

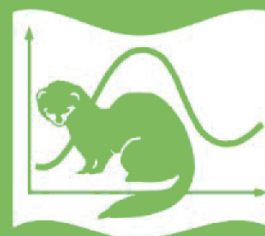
ISSN 0367-0597

Номер 1

Январь - Февраль 2024



ЭКОЛОГИЯ



НАУКА

— 1727 —

СОДЕРЖАНИЕ

Номер 1, 2024

Динамика растительности Центрального Ямала в голоцене <i>Е. Г. Лаптева, О. М. Корона, П. А. Косинцев</i>	3
Реликтовые популяции <i>Ranunculus kamtschaticus</i> DC. (Ranunculaceae) на Урале <i>Л. В. Тетерюк, Ю. А. Бобров, О. Ф. Кирсанова</i>	14
Особенности горизонтальной структуры древесного яруса ценопопуляции <i>Larix gmelinii</i> (Rupr.) Rupr. в лесотундровом экотоне на полуострове Таймыр <i>А. И. Бондарев, О. П. Секретенко</i>	22
Накопление и локализация металлов в слоевищах лишайников в условиях пылевого загрязнения при открытой разработке месторождения бокситов <i>И. Г. Захожий, М. А. Шелякин</i>	34
Динамика численности генерации пеляди Нижней Оби в период 1981–2021 гг. <i>В. Д. Богданов, И. А. Кишняев, И. П. Мельниченко, А. Р. Копориков, О. А. Госькова, Я. А. Кижеватов</i>	46
Изменчивость размеров черепа обыкновенной лисицы вдоль Уральского меридиана: правило Бергмана или правило оптимума? <i>Н. С. Корытин, А. М. Госьков</i>	56
Краткие сообщения	
Низкая устойчивость аборигенных видов кустарников и кустарничков острова Сахалин к малоснежной зиме <i>В. В. Шейко</i>	65
Стекло или пластик? Влияние материала воронки на эффективность экстракции нематод методом Бермана <i>А. Д. Логинова</i>	71

Content

No 1, 2024

Dynamics of Vegetation of Central Yamal in the Holocene <i>E. G. Lapteva, O. M. Korona, P. A. Kosintsev</i>	3
Relic Populations of <i>Ranunculus kamtschaticus</i> DC. (Ranunculaceae) in the Urals <i>L. V. Teteryuk, Yu. A. Bobrov, O. F. Kirsanova</i>	14
Horizontal Pattern of Trees in the Cenopopulation of <i>Larix gmelinii</i> (Rupr.) Rupr. in the Forest Tundra Ecotone on the Taimyr Peninsula <i>A. I. Bondarev, O. P. Secretenko</i>	22
Accumulation and Localization of Metals in Lichen Thallus under Conditions of Dust Pollution During Open Mining of Boxite Deposits <i>I. G. Zakhochiy, M. A. Shelyakin</i>	34
Generation Abundance Dynamics of Peled at the Lower Reaches of the Ob' River in 1981–2021 <i>V. D. Bogdanov, I. A. Kshnyasev, I. P. Melnichenko, A. R. Koporikov, O. A. Goskova, Ya. A. Kizhevatonov</i>	46
Red Fox Skull Size Variability Along the Ural's Meridian: Bergmann's Rule or the Optimum Rule? <i>N. S. Korytin, A. M. Goskov</i>	56

Short communications

Low Resistance of Native Species of Shrubs and Bushes on Sakhalin Island to Winters with Little Snow <i>V. V. Sheiko</i>	65
Glass or Plastic? Influence of Funnel Material on the Efficiency of Nematode Extraction using the Baermann Method <i>A. D. Loginova</i>	71

УДК 56:[581.524.3+581.33]/(571.121)"627"

ДИНАМИКА РАСТИТЕЛЬНОСТИ ЦЕНТРАЛЬНОГО ЯМАЛА В ГОЛОЦЕНЕ

© 2024 г. Е. Г. Лаптева^а, *, О. М. Корона^а, П. А. Косинцев^а

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

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

Поступила в редакцию 25.05.2023 г.

После доработки 13.09.2023 г.

Принята к публикации 15.09.2023 г.

В работе представлены новые палеоботанические данные в совокупности с результатами радиоуглеродного датирования, полученные из органоминеральных отложений северного берега оз. Печевалавато (70°13'22.3" с.ш., 71°50'57.6" в.д.) в бассейне р. Сеяхи и характеризующие динамику растительности северной части Центрального Ямала в голоцене. Установлено, что в раннем голоцене (10.2–8.7 тыс. л. н.) на Ямале береза древовидной формы (*Betula* sect. *Betula*) произрастала не менее чем на 400 км севернее современной северной границы распространения *Betula pubescens* ssp. *tortuosa*. Благоприятные условия для существования березовых редколесий в это время были обусловлены более высокой температурой вегетационного периода, превышающей примерно на 3–4°C современные параметры самого теплого месяца летнего сезона. В финале раннего голоцена (после 8.5 тыс. кал. л. н.) лесная растительность начала деградировать, распространились открытые ландшафты с разнообразными растительными сообществами субарктических тундр и единичными деревьями в долине реки. Около 6.5 тыс. кал. л. н. северные субарктические тундры стали формировать зональный облик района исследования в климатических условиях, близких к современным.

Ключевые слова: палеоэкология, динамика растительности, спорово-пыльцевой и карпологический анализы, голоцен, Субарктика Западной Сибири

DOI: 10.31857/S0367059724010012 EDN: XJKFDU

Полуостров Ямал – регион Арктики, активно изучаемый в палеоэкологическом плане на протяжении многих десятилетий. К настоящему времени накоплен довольно обширный материал по динамике растительных сообществ и распространению древесных пород на Южном Ямале в голоцене, основанный на результатах палинологического изучения, анализа растительных макроостатков и древесно-кольцевого анализа полуископаемой древесины [1–8]. Для северных районов полуострова такие материалы немногочисленны и представлены преимущественно палинологическими данными и единичными находками стволов деревьев [3, 9–12]. Карпологические данные для этих районов отсутствуют. Получение новых палеоботанических данных из отложений разного генезиса с северных территорий Ямала является актуальным для уточнения истории формирования современных экосистем полуострова в течение голоцена и оценки их возможной трансформации при последующих климатических изменениях.

Цель работы – реконструировать динамику растительности Центрального Ямала в голоцене по результатам палинологического и карпологического изучения органоминеральных отложений берегового обнажения оз. Печевалавато.

РАЙОН, ОБЪЕКТ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследован разрез органоминеральных отложений берегового обнажения оз. Печевалавато (70°13'22.3" с.ш., 71°50'57.6" в.д.) в бассейне р. Сеяхи на северо-востоке полуострова Ямал (рис. 1). Озеро расположено на второй морской террасе (высота над уровнем моря около 20 м) и имеет термокарстовое происхождение. Изученное обнажение образовалось в результате термоабразии голоценовых отложений, сформировавшихся на поверхности второй террасы. Район исследования расположен в субарктическом климате со среднегодовой температурой 8–10°C ниже нуля (температура января от –22 до –24°C



Рис. 1. Район исследования: 1 — оз. Печевалавато (данная работа); 2 — торфяник в устье р. Сеяхи [11]; 3 — разрез Марре-Сале [25]; 4 — разрез Ямб-Ярто [6]; 5 — торфяник Сютявкото [6]; 6 — разрез Паютакоя [6]; 7 — разрез Нгоюн [7]; 8 — оз. Нюлсавэйто [5]. Черная пунктирная линия — Северный полярный круг; белая пунктирная линия — северная граница лесотундры по [14]; черный ромб — самая северная находка *Menyanthes trifoliata* L. по [14]; белый ромб — самая северная находка *Alnus alnobetula* ssp. *fruticosa* (Rupr.) Raus по [14].

и июля 6–8°C) и количеством осадков около 400 мм/год, где распространены северные субарктические тундры с господством травяно-моховых сообществ с ерником и ивами [13–15]. Непосредственно в окрестностях озера в кустарниковом ярусе встречаются карликовая березка (*Betula nana* L.) и ива (*Salix* sp.), в травянисто-кустарничковом ярусе — брусника (*Vaccinium vitis-idaea* L.), голубика (*Vaccinium uliginosum* L.), дриада (*Dryas* sp.), виды мятликовых (Poaceae) и осоковых (*Carex* sp., *Eriophorum* sp.). Лишайниково-моховой покров образован зелеными мхами и кустистыми лишайниками, на переувлажненных участках обильны сфагновые мхи.

Из разреза отложений мощностью более 3 м в береговом обнажении озера были отобраны

48 образцов непрерывной колонкой для спорово-пыльцевого и карпологического анализов. Лабораторную обработку образцов проводили по стандартным методикам [16, 17]. Анализ полученных данных и построение диаграмм выполняли с помощью программы Tilia v. 2.6.1. [18]. На спорово-пыльцевой диаграмме доля пыльцы таксонов деревьев и кустарников, кустарничков и трав, а также спор высших споровых растений была рассчитана от общей суммы пыльцы древесных и травянистых растений, принятой за 100%. На карпологической диаграмме показано количество макроостатков того или иного таксона в каждом изученном образце объемом около 70–350 мл. Латинские названия таксонов микро- и макроостатков растений приведены в соответствии с Международным указателем научных названий растений (International Plant Names Index) [19], для ряда таксонов указаны ранее употребляемые синонимы. Типы растительности по результатам спорово-пыльцевого анализа выделены на основе метода биомизации, разработанного при моделировании растительности и климата Земли на основе биомной концепции [20].

Возраст изученных отложений установлен по серии радиоуглеродных дат (AMS-даты), которые получены по растительным остаткам в ЦКП «Лаборатория радиоуглеродного датирования и электронной микроскопии» Института географии РАН (г. Москва, Россия) и Центре прикладных изотопных исследований Университета Джорджии (США). Значения календарного возраста при калибровке радиоуглеродных дат рассчитаны с использованием калибровочной кривой IntCal20 [21]. На основании полученной серии радиоуглеродных дат построена глубинно-возрастная модель в программе Bchron v. 4.7.3 [22]. Для определения хронологии изменений природной среды применяли схему периодизации голоцена, утвержденную Международным союзом геологических наук (International Union of Geological Sciences (IUGS)) [23].

РЕЗУЛЬТАТЫ

Литологическое описание и радиоуглеродный анализ. В строении изученного разреза отложений берегового обнажения оз. Печевалавато выделено семь литологических слоев (сверху вниз): дерновина мощностью до 4 см; супесь желто-серая (до 25 см); супесь сильно оторфованная, в которой содержание органической фракции снизу вверх постепенно уменьшается

(до 150 см); песок светло-серый (до 10 см); торф слаборазложившийся с ветками кустарников и прослоями супеси серого цвета и алевроитами синего цвета (до 135 см); песок светло-серый (до 13 см); торф на урезе воды с видимой мощностью около 7 см.

Для растительного детрита из органоминеральных отложений разреза получены шесть радиоуглеродных дат (табл. 1), пять из которых располагаются в хронологической последовательности. Радиоуглеродная дата 8195 ± 30 л. н. ($IGAN_{AMS}-9234$) по образцу из нижнего слоя торфа находится в хронологическом несоответствии с датами по образцам из вышележащего автохтонного торфа (см. табл. 1). Наблюдаемая инверсия радиоуглеродных дат может быть объяснена возможным аллохтонным происхождением торфяного слоя на урезе воды, который формировался за счет накопления приносимых водотоком разновозрастных остатков — как более древних в результате размыва других органогенных отложений, так и современных из окружающих прибрежных фитоценозов. Радиоуглеродные даты 9100 ± 30 л.н. ($IGAN_{AMS}-9235$) и 7860 ± 30 л. н. ($IGAN_{AMS}-9236$) маркируют начало и окончание накопления толщи автохтонного торфа ранним голоценом [23]. Согласно расчетам, данный торфяной слой мощностью 125 см накапливался в интервале 10200–8700 кал.л.н. со скоростью 0.83 мм/год. Это соответствует максимальным значениям вертикального прироста торфяных отложений в раннем голоценое независимо от типа залежи и территориальной приуроченности болот в Западной Сибири [24]. Период осадконакопления вышележащего слоя супеси оторфованной мощностью 150 см определен радиоуглеродными датами 7570 ± 30 л. н. ($IGAN_{AMS}-9237$) и 4315 ± 25 л. н. ($IGAN_{AMS}-9239$), и расчетная скорость накопления этого органоминерального слоя в интервале 8500–4500 кал. л. н. составила лишь 0.2 мм/год. Выявленное уменьшение скорости накопления органических осадков соот-

ветствует общей тенденции снижения скорости осадконакопления на территории Западной Сибири в среднем голоценое [24].

Спорово-пыльцевой и карпологический анализы. Результаты палеоботанического изучения образцов представлены на рис. 2 и 3. Определены микро- и макроостатки деревьев, кустарников, травянистых растений и мхов. По изменению соотношения доминантов и сопутствующих таксонов выделены шесть локальных пыльцевых зон (ЛПЗ) и семь локальных комплексов макроостатков (ЛКМ).

В образце из нижнего слоя торфа (ЛПЗ 1 и ЛКМ 1, глубина 335–328 см), лежащего на урезе воды, обильны пыльца, крылатки и чешуи березы древовидной группы (*Betula* sect. *Betula* = *Betula* sect. *Albae*) с небольшим содержанием микро- и макроостатков (*Betula nana*, *Salix* sp.) и осоковых (Cyperaceae), в том числе осоки водяной (*Carex* cf. *aquatilis*) (см. рис. 2, 3).

В образце из вышележащего слоя песка светло-серого (ЛПЗ 2 и ЛКМ 2, 328–315 см) обильны крылатки и чешуи карликовой березки, встречаются листья ивы, орешки осоки водяной, семена брусники (*Vaccinium vitis-idaea*) и остатки мхов (*Sphagnum* и Bryales) (см. рис. 3). В спорово-пыльцевом спектре доминирует пыльца осоковых и кустарников (*B. nana* и *Salix* sp.) (см. рис. 2).

Образцы из толщи торфа слаборазложившегося с вкраплениями супеси и алевроитов в интервале глубин от 315 до 190 см можно разделить на две группы (см. рис. 2, 3). Первая группа включает образцы нижней части слоя (ЛПЗ 3 и ЛКМ 3, 315–255 см), в которых на фоне обилия Cyperaceae и *Carex* cf. *aquatilis*, *B. nana*, *Salix* sp. и *Alnus alnobetula* ssp. *fruticosa* (Rupr.) Raus (= *Alnaster fruticosus* (Rupr.) Ledeb.), *Menyanthes trifoliata* L. и *Comarum palustre* L. наблюдается увеличение доли пыльцы и появление крылаток *Betula* sect.

Таблица 1. Радиоуглеродные даты по растительным остаткам из береговых отложений оз. Печевалаватто

Глубина отбора образцов, см	Лаб. индекс и номер	Радиоуглеродный возраст, лет	Календарный возраст (1 σ), л. н.
50–60	$IGAN_{AMS}-9239$	4315 ± 25	4842–4874
60–70	$IGAN_{AMS}-9238$	4680 ± 30	5371–5412
170–180	$IGAN_{AMS}-9237$	7570 ± 30	8367–8402
185–190	$IGAN_{AMS}-9236$	7860 ± 30	8593–8648
309–315	$IGAN_{AMS}-9235$	9100 ± 30	10221–10256
328–335	$IGAN_{AMS}-9234^*$	8195 ± 30	9085–9141

* Радиоуглеродная дата исключена из анализа.

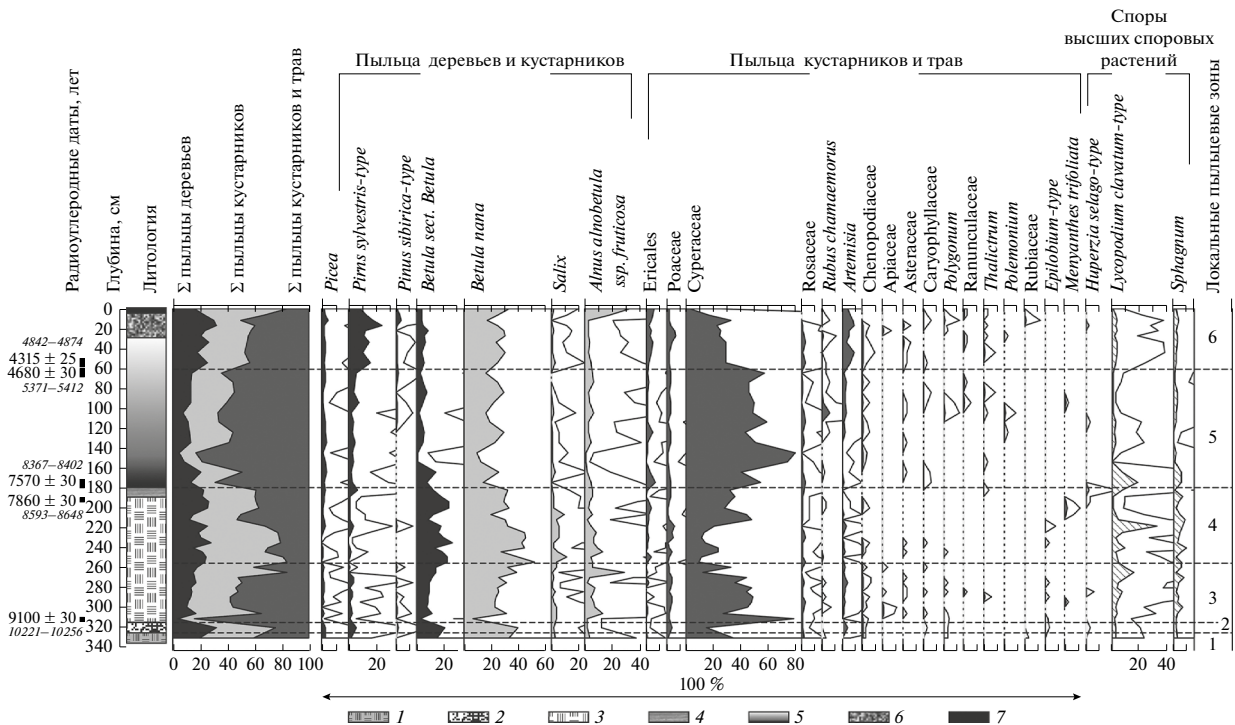


Рис. 2. Спорово-пыльцевая диаграмма разреза береговых отложений оз. Печевалаватто: 1 – торф аллохтонный (?); 2 – песок светло-серый; 3 – торф слаборазложившийся с ветками кустарников и маломощными прослоями супеси и алевроитов; 4 – песок; 5 – супесь оторфованная; 6 – супесь желто-серая; 7 – дерн. Курсивом указан интервал калиброванных значений радиоуглеродных дат (кал. л. н.); дублирующая кривая обилия таксонов – увеличение в 10 раз.

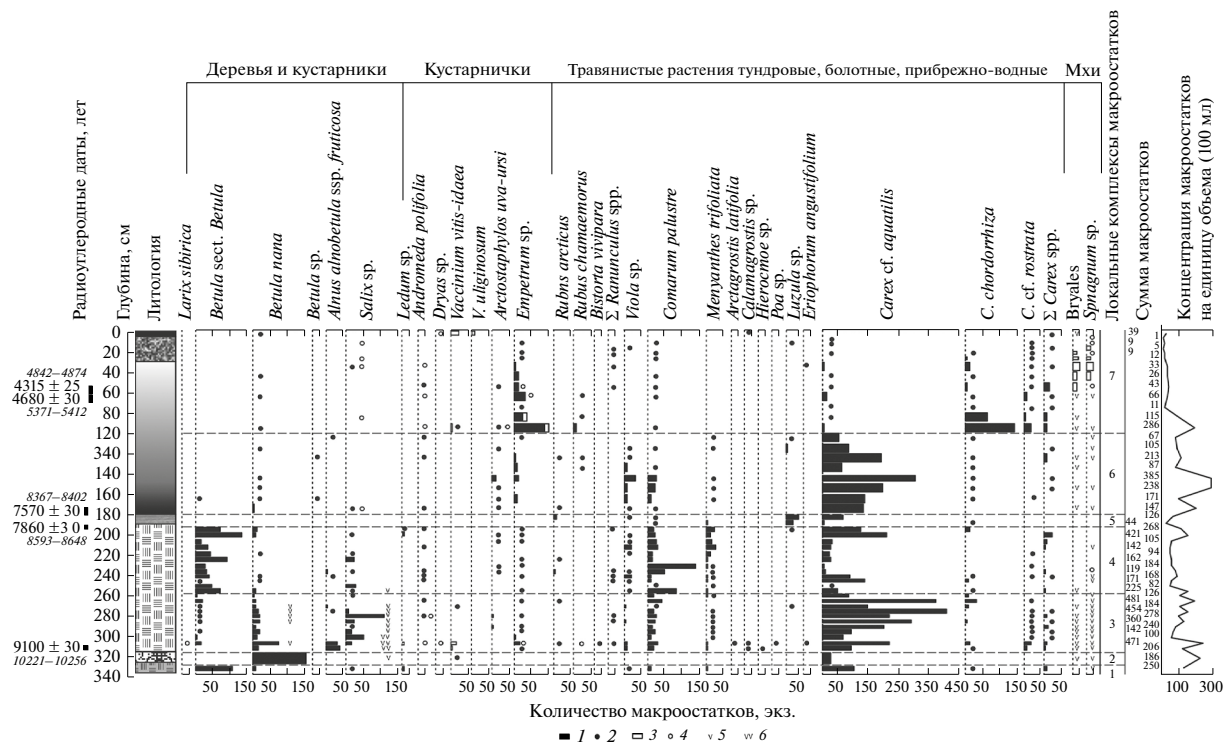


Рис. 3. Карпологическая диаграмма разреза береговых отложений оз. Печевалаватто: 1, 2 – семена/плоды: 1 – обильные (более 5), 2 – единичные (менее 5); 3, 4 – листья/веточки: 3 – обильные (более 5), 4 – единичные (менее 5); 5, 6 – неопределенно-количественное содержание: 5 – мало, 6 – много. Курсивом указан интервал калиброванных значений радиоуглеродных дат (кал.л.н.); условные обозначения к литологии см. рис. 2.

Betula. В образце торфа с глубины 309–304 см обнаружен фрагмент укороченного побега лиственницы (*Larix sibirica* L.). Вторая группа объединяет образцы верхней части слоя (ЛПЗ 4 и ЛКМ 4, 255–190 см), которые отличаются максимальным содержанием микро- и макроостатков березы древовидной.

Выше по разрезу слой торфа перекрывается слоем песка мощностью менее 10 см, и в ЛКМ 5 (190–180 см) выявлены существенные отличия от ниже- и вышележащих комплексов (см. рис. 3). Преобладают остатки *Luzula* sp. при участии осоки водной. Макроостатки *Betula* sect. *Betula* не обнаружены, но доля ее пыльцы в спорово-пыльцевых спектрах конца ЛПЗ 4 уменьшилась (см. рис. 2).

В ЛПЗ 5 (180–60 см) и ЛКМ 6 (180–100 см), объединяющих образцы из слоя супеси оторфованной, преобладают пыльца *Cyperaceae* и макроостатки водяной осоки, а содержание болотных растений значительно уменьшилось (см. рис. 2, 3). Доля пыльцы *Betula* sect. *Betula* сократилась до 5–10%, а крылатки березы древовидной обнаружены лишь в образце с глубины 160–170 см.

От вышеописанных комплексов ЛКМ 7 (100–0 см) отличается обилием макроостатков осоки плетевидной (*Carex chordorrhiza* Ehrh.), водяники (*Empetrum* sp.) и вегетативных частей мхов (*Bryales* и *Sphagnum* sp.) (см. рис. 3). В спорово-пыльцевых спектрах ЛПЗ 6 (60–0 см) на фоне обилия *Cyperaceae* и *B. nana* постепенно возрастает доля пыльцы *Pinus sylvestris*-type до максимального содержания 25% (см. рис. 2).

ОБСУЖДЕНИЕ

Реконструировать природные условия района исследования в период накопления нижнего слоя торфа на урезе воды, где в ЛПЗ 1 и ЛКМ 1 фиксируется нижний максимум пыльцы и макроостатков *Betula* sect. *Betula* (см. рис. 2, 3), не представляется возможным, поскольку по образцу торфа получена радиоуглеродная дата, находящаяся в хронологическом несоответствии с вышележащими датами (см. табл. 1). В связи с этим вопросы о возрасте этих торфяных отложений и положении *in situ* остатков березы древовидной пока остаются открытыми.

Возраст слоя песка светло-серого пока тоже не определен. Принимая во внимание радио-

углеродную дату из вышележащего слоя торфа автохтонного (см. табл. 1), можно предположить, что слой песка накапливался в позднем дриасе (Younger Dryas, 12900–11700 кал. л. н. [25]) – финальном стадиале позднего плейстоцена или в начале раннего голоцена (начало гренландской стадии (Grenlandian stage), 11700–10200 кал. л. н. [23]). В период накопления этих песчаных отложений, вероятно, существовали растительные сообщества ерниковой тундры с кустарничками, осокой и мхами, о чем свидетельствуют палеоботанические данные ЛПЗ 2 и ЛКМ 2 (см. рис. 2, 3) с обилием микро- и макроостатков карликовой березки и ивы, осоки водяной и мхов. В настоящее время подобные растительные сообщества широко распространены в субарктических тундрах полуострова Ямал [14, 15].

На основе пяти радиоуглеродных дат, расположенных в хронологической последовательности (см. табл. 1), построена глубинно-возрастная модель накопления изученных органоминеральных береговых отложений озера, охватывающая период с раннего голоцена до современности – примерно за 10.2 тыс. кал.л.н. (рис. 4). Полученная модель использована для определения возрастных границ реконструированных фаз динамики растительности.

Формирование толщи автохтонного торфа началось в раннем голоцене, в интервале ~10300–10200 кал.л.н. (см. табл. 1). Ранее, при изучении голоценовых повторно-жильных льдов в торфяниках на р. Сеяхе была получена близкая радиоуглеродная дата 9110 ± 120 л. н., $Hel-4057$ (10580–9900 кал. л. н.) [10, 11]. Обе даты маркируют начало болотообразования и торфонакопления на северо-востоке Центрального Ямала в раннем голоцене, который соответствует началу непрерывного торфонакопления в голоцене по всей территории Западной Сибири [24].

Согласно полученным данным, в интервале 10200–9500 кал. л. н. (ЛПЗ 3 и ЛКМ 3, см. рис. 2–4) преобладали открытые тундровые ландшафты, на что указывает доминирование удельного веса биомы тундры по результатам биомизации на основе палинологических данных (см. рис. 4). Береза древовидной формы и лиственница встречались в небольшом количестве. Кустарниковые заросли из ивы и карликовой березки с участием ольхи кустарниковой были распространены по берегам озера и на плакорных местообитаниях. На приозерной пойме формировались осоковые топи из осоки водяной, кото-

рая произрастает по берегам водоемов, нередко в воде, на заливных лугах и низинных осоковых болотах [26], и участием осоки плетевидной (*Carex chordorrhiza* Ehrh.), пушицы (*Eriophorum* sp.), сабельника болотного и вахты трехлистной.

Затем в интервале 9500–8500 кал. л. н. (ЛПЗ 4 и ЛКМ 4, см. рис. 2–4) распространились березовые редколесья с участием кустарников, о чем свидетельствует высокое обилие пыльцы и макроостатков *Betula* sect. *Betula*. Результаты биомизации также указывают на смену типа растительности на границе ЛПЗ 3 и 4 (~9500 кал. л. н.): удельный вес лесного биома становится наибольшим или равным по значению биому тундры (см. рис. 4). В это время происходило активное заболачивание берегов озера, накапливался низинный древесно-травяной торф, о чем свидетельствует увеличение обилия макроостатков болотных растений (*Menyanthes trifoliata* и *Comarum palustre*). Благоприятные условия для произрастания березы дре-

вовидной и существования редколесий в районе исследования сохранялись до 8700 кал. л. н. согласно радиоуглеродной дате (см. табл. 1), которая маркирует исчезновение макроостатков *Betula* sect. *Betula* и уменьшение доли ее пыльцы до 10%.

Широкое распространение березы древовидной в регионе в этот период подтверждают находки полуископаемых стволов березы в основании торфяников на восточном побережье Центрального Ямала, радиоуглеродные даты которых укладываются в диапазон 10240–8720 кал. л. н. [10, 11]. Аналогичная картина распространения березы древовидной наблюдается и на западном побережье полуострова, где найдены полуископаемые стволы березы, возраст которых соответствует интервалу 9300–8770 кал.л.н. [3, 9, 27].

Таким образом, совокупность имеющихся данных доказывает произрастание березы древовидной и существование редколесий на се-

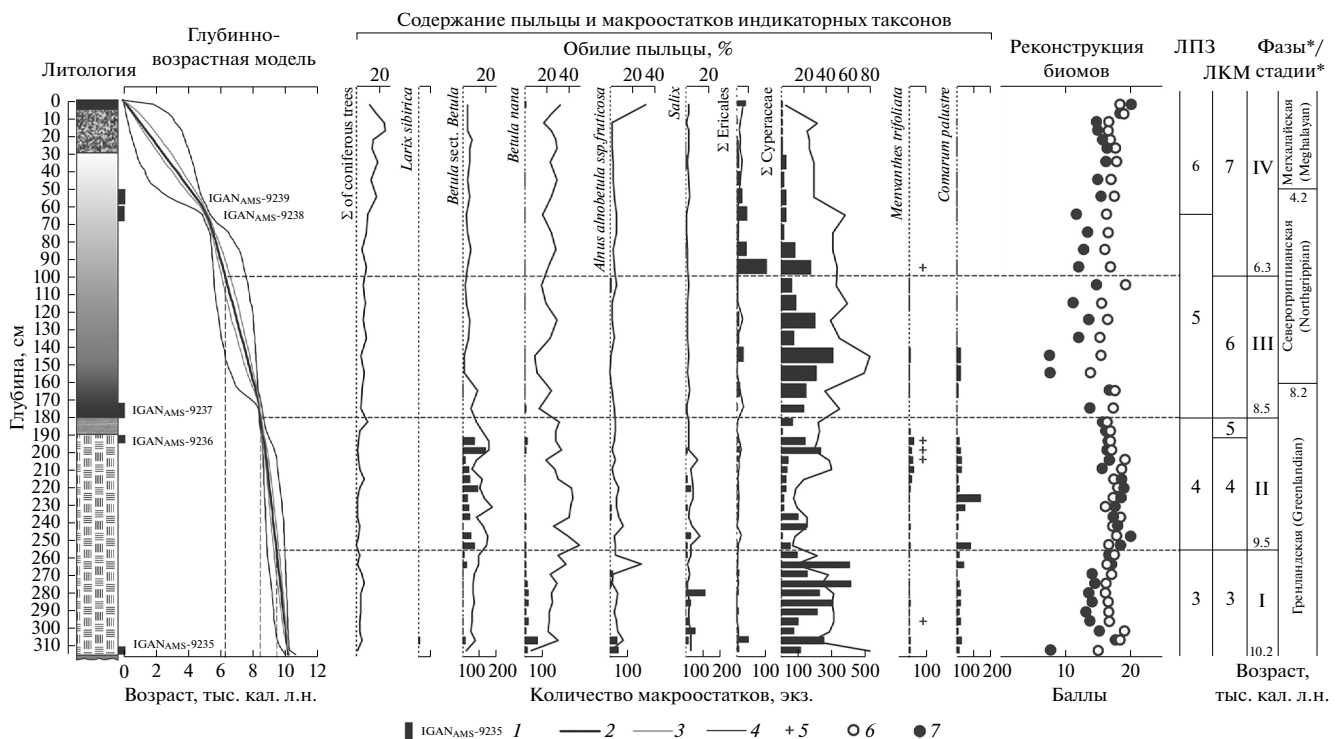


Рис. 4. Этапы изменения растительности окрестности оз. Печевалават в голоцене на основе корреляции результатов палеоботанических методов и радиоуглеродного датирования: 1 – место отбора и лаб. индекс/номер радиоуглеродной даты; 2–4 – глубинно-возрастная модель: 2 – наилучшая модель, 3 – 68%-ный (1 σ) доверительный интервал, 4 – 95%-ный (2 σ) доверительный интервал; 5 – находки пыльцы; 6, 7 – доминирующие биомы: 6 – биом тундры, 7 – биом тайги; ЛПЗ – локальные пыльцевые зоны, ЛКМ – локальные комплексы макроостатков; * – фазы изменения растительности: I, III – субарктические тундры южного типа с участием древесных пород, II – березовые редколесья, IV – субарктические тундры северного типа; ** – подразделение голоцена согласно IUGS [20]. Линейная диаграмма – изменение процентного содержания пыльцы индикаторных таксонов; горизонтальная столбчатая диаграмма – изменение абсолютного количества макроостатков индикаторных таксонов; условные обозначения к литологии см. рис. 2.

вере Центрального Ямала (~70° с. ш.) в раннем голоцене. В настоящее время береза древовидной формы (*Betula pubescens* ssp. *tortuosa* (Ledeb.) Numan) встречается в лиственнично-березовых, лиственничных и елово-лиственничных редколесьях по речным долинам в северной лесотундре и южных субарктических тундрах полуострова, южнее 67°30' с.ш. [14, 15].

Вероятно, в интервале 10200–8700 кал. л. н. средняя температура самого теплого летнего месяца в районе исследований была не ниже +12 °С, поскольку данная изотерма июля определяет современную северную границу распространения древесных пород на полуострове Ямал [13]. В настоящее время средняя температура июля по данным метеостанции Сеяха [28] составляет 8.3 °С. Средняя температура самого теплого летнего месяца в то время могла превышать современную на 3–4 °С, что обеспечивало благоприятные условия вегетационного периода для продвижения древесной растительности на север.

О более теплых условиях летнего сезона в раннем голоцене свидетельствуют обилие пыльцы и находки макроостатков ольхи кустарниковой (*Alnus alnobetula* ssp. *fruticosa*) (см. рис. 2–4), которая в настоящее время не произрастает в окрестностях озера, и ее современная северная граница ареала на Ямале проходит южнее 68° с. ш. (см. рис. 1) [15]. Также в пользу этого свидетельствует обилие семян вахты трехлистной в отложениях низинного древесно-травяного торфа. В настоящее время данный вид бореальной группы обильно произрастает по болотистым берегам рек и озер в лесотундре и южных субарктических тундрах полуострова, а в северных субарктических тундрах встречается спорадически (см. рис. 1) [15].

Наша палеоклиматическая реконструкция на основе эколого-ценотической характеристики отдельных видов растений, микро- и макроостатки которых обнаружены в изученных отложениях, сопоставима с ранее сделанной реконструкцией температуры летнего периода по наличию в торфе древесных остатков в положении *in situ* и зимнего периода на основе изотопно-кислородной и дейтериевой характеристик льда из полигонально-жильного торфяника в устье р. Сеяхи [11]. Согласно этим данным, климатические условия в интервале 10240–8720 кал. л. н. отличались большей суровостью зимнего сезона: среднезимняя температура была ниже современной на 2–4 °С, а летняя – на 2–3 °С выше.

В интервале 8700–8500 кал. л. н. произошло кратковременное локальное изменение в растительном покрове побережья. Обилие остатков *Luzula* sp. в ЛКМ 5 (190–180 см, см. рис. 3 и 4) характеризует появление эродированных песчаных раздувов, на которых активно расселялась ожика. Это, вероятно, было связано с изменением гидрологического режима водоема, что приостановило накопление торфяных отложений и привело к смене типа осадконакопления.

Результаты биомизации показывают преобладание удельного веса биома тундры для ЛПЗ 5 (~8500 кал. л. н., см. рис. 4), что совпадает с началом накопления толщи супеси оторфованной и маркируется датой 8415–8343 кал. л. н. (см. табл. 1), соответствующей финалу раннего голоцена – гренландской стадии [23]. С этого времени стали распространяться тундрово-болотные сообщества с участием кустарников (ерники, ивняки) и кустарничков, близкие к современным южным субарктическим тундрам. В настоящее время подобные сообщества распространены в южной части полуострова Ямал [14, 15]. Единичные деревья березы еще встречались в районе исследования, о чем свидетельствует находка полуископаемой древесины *Betula* sp. возрастом 8520–8420 кал. л. н. [3, 10, 11]. В отложениях изученного разреза крылатки березы древовидной не встречаются позднее рубежа ~8200 кал. л. н., а доля ее пыльцы сократилась до минимального значения (ЛПЗ 5 и ЛКМ 6, см. рис. 2–4).

Около 6300 кал.л.н. субарктические тундры начали трансформироваться в их северный тип. Климатическая обстановка стала близка к современной. Сократили свое присутствие или исчезли ольха кустарниковая и вахта трехлистная. По берегу озера и низинным межозерным участкам обильно распространилась осока плетевидная, макроостатки которой преобладают в отложениях верхней части слоя супеси (ЛКМ 7, см. рис. 3). Данная осока широко распространена в современных северных субарктических тундрах полуострова [26]. Следует отметить возрастание доли пыльцы сосен (*Pinus sylvestris*-type и *P. sibirica*-type) в ЛПЗ 6 (см. рис. 2, 4). Усиление ветрового заноса пыльцы хвойных пород, особенно сосны, характерно для открытых ландшафтов, в том числе тундровых [29]. На высоком берегу растительные сообщества формировали кустарнички с преобладанием водяники (*Empetrum* sp.), макроостатки которой обильны. Также возросла встречаемость пыльцы верескоцветных кустарничков (Ericales) (см.

рис. 2–4). Данные изменения в растительном покрове маркируются двумя радиоуглеродными датами (см. табл. 1), которые соответствуют финалу среднего голоцена [23].

Верхний слой, супесь желто-серая, накапливался в позднем голоcene (мегхалайская стадия (Meghalayan stage) с 4200 кал. л. н. по настоящее время [23]). Низкая насыщенность этого слоя растительными остатками не позволяет установить возраст отложений радиоуглеродным методом (см. рис. 3). Спорово-пыльцевые спектры и единичные макроостатки характеризуют сообщества современных северных субарктических тундр: кустарничковые тундры с ерником и доминированием брусники и голубики (*Vaccinium uliginosum*) в травяно-кустарничковом ярусе при участии видов осоковых и злаковых (ЛПЗ 6 и ЛКМ 7, см. рис. 2–4). Обилие пыльцы хвойных растений и ольхи кустарниковой является следствием ветрового заноса пыльцы с северной границы ареала кустарника и деревьев (см. рис. 1, 2).

Полученные палеоботанические данные не позволяют проследить непрерывную динамику хвойных пород в районе оз. Печевалават. Фрагмент укороченного побега лиственницы, найденный в основании автохтонного торфяного слоя, может свидетельствовать о произрастании этой древесной породы в районе исследования около 10200–10100 кал. л. н. В отложениях выше по разрезу ее микро- и макроостатки не обнаружены. Однако имеются сведения о находке иглки лиственницы в гнезде торфа рядом с ледяной жилой над пирогенным слоем в полигональном торфянике в пределах 24-метровой террасы в устье р. Сеяхи, датированной 5990±80 ВР, Nela-200 (6638–7020 кал. л. н.) [10], что может указывать на произрастание данной хвойной породы в долине реки в среднем голоcene.

В изученных образцах макроостатки ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) не обнаружены (см. рис. 3). Среднее содержание ее пыльцы составляет менее 2%, максимальное в отдельных образцах не превышает 5% (см. рис. 2). В субрецентных спорово-пыльцевых спектрах современных субарктических тундр Ямала, вне ареала ели, среднее содержание пыльцы *Picea* не превышает 2%, в отдельных спектрах может достигать 4–7% [29, 30]. Выявленное низкое содержание пыльцы *Picea* в изученных отложениях свидетельствует о ее дальнем заносе воздушными массами, а не о произрастании этой хвойной породы в районе

исследования. На Ямале наиболее ранние находки фрагментов хвоинки *Picea obovata* обнаружены в аллювиальных отложениях р. Юрибей, примерно в 150 км южнее, и датируются межстадиалом аллеред (Allerød, 13 900–12 700 кал. л. н.) в конце позднего плейстоцена [7]. Полуископаемая древесина, хвоинки и семена, пыльца (10–30%) ели сибирской также встречаются в отложениях реликтовых торфяников голоценового возраста южнее района исследования (см. рис. 1) [4–6]. В настоящее время ель сибирская, наряду с березой, встречается в лиственничных редколесьях по долинам рек Южного Ямала [14, 15].

Следует также отметить чрезвычайно низкое содержание в изученных отложениях пыльцы сосен (*Pinus sylvestris*-type и *Pinus sibirica*-type) — древесных пород с высокой пыльцевой продуктивностью и хорошей летучестью зерен. Так, в интервале от 10 200 до 4800 кал. л. н. при накоплении торфяного слоя и супеси оторфованной доля *Pinus sylvestris*-type составляет лишь 0.5–7% и возрастает до 10–24% в верхних слоях разреза после 4800 кал. л. н. (см. рис. 2, 4). Подобное низкое содержание пыльцы сосны указывает на ее дальнезаносное происхождение, и резкое увеличение ее доли в спорово-пыльцевых спектрах образцов верхней толщи отложений соответствует времени деградации лесной растительности и распространения открытых ландшафтов почти на всей территории Ямала в конце среднего голоцена [4, 8]. Макроостатки сосен ни нами, ни другими исследователями при изучении голоценовых реликтовых торфяных отложений полуострова не обнаружены [1, 2, 5, 6].

Таким образом, полученные палеоботанические данные из разреза береговых органоминеральных отложений оз. Печевалават отражают следующие изменения природной среды на севере Центрального Ямала в голоcene. В конце позднеледниковья (поздний дриас) — начале раннего голоцена господствовала тундровая растительность с ерниковыми зарослями, климатические условия были близки к современным. Около 10 300–10 200 кал. л. н. фиксируется смягчение климатических условий. Сообщества приобрели черты южных субарктических тундр, появилась и стала расселяться береза древовидная и, вероятно, лиственница. В результате распространились березовые редколесья с подлеском из ольхи кустарниковой, ивы и ерника. Благоприятные условия для произрастания древесных пород просуществовали примерно до 8700 кал. л. н. Затем березовые редколесья начали деградиро-

вать, и к финалу раннего голоцена (8500–8300 кал. л. н.) стали снова преобладать открытые ландшафты южных субарктических тундр с единичным участием деревьев в долине реки. Трансформация в зональный тип растительности — северные субарктические тундры — началась после 6300 кал. л. н., когда северная граница древесной растительности сместилась южнее.

Палеоклиматическая реконструкция на основе анализа эколого-ценотических характеристик отдельных видов растений, остатки которых были найдены, хорошо сопоставима с древесно-кольцевой хронологией Ямала [8, 31]. Выделенный нами благоприятный период произрастания древесной растительности на 70° с.ш. совпадает с результатами дендрохронологических исследований [4, 8]. Согласно этим данным, одна из находок субфоссиальной древесины, обнаруженная севернее 68° с. ш., свидетельствует о гибели дерева в 2419 г. до н.э. (4370 кал. л. н.), что коррелирует с рубежом исчезновения макроостатков и уменьшения обилия пыльцы березы древовидной в береговых отложениях оз. Печевалават.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате изучения разреза береговых органо-минеральных отложений оз. Печевалават палеоботаническими методами получен фактический материал, уточняющий динамику природной среды Центрального Ямала в голоцене. Наиболее благоприятные условия для произрастания березы древовидной формы и распространения редколесий на севере Центрального Ямала (~70° с. ш.) существовали в интервале 10 300 (10 200)–8700 кал. л. н., что соответствует раннеголоценовому потеплению. В этот период температура июля могла быть выше современной на 3–4°С. В конце раннего голоцена (~8500 тыс. л. н.) лесная растительность начала деградировать, распространились открытые ландшафты с тундровыми сообществами, хотя отдельные деревья встречались до середины среднего голоцена (~6800 кал. л. н.). Таким образом, полученные палеоботанические данные позволили восстановить комплексную динамику растительного покрова в голоцене, затрагивая развитие кустарникового и травяно-кустарничкового ярусов зональных фитоценозов, прибрежно-водной и болотной растительности.

Авторы выражают благодарность Администрации Ямало-Ненецкого автономного округа за финансовую поддержку. Работа выполнена

также в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН № 122021000095–0. Авторы признательны С. С. Трофимовой (ИЭРиЖ УрО РАН) за помощь в оформлении рис. 1 для публикации.

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Кац Н. Я., Кац С. В. История растительности болот севера Сибири как показатель изменений послеледниковой ландшафта // Труды Ин-та геогр. АН СССР. 1946. Т. 37. С. 331–348.
2. Кац Н. Я., Кац С. В. Стратиграфия торфяников Приобского Севера // Труды Комиссии по изучению четвертичного периода. 1948. Т. 7. Вып. 1. С. 15–54.
3. Васильчук Ю. К., Петрова Е. А., Серова А. К. Некоторые черты палеогеографии голоцена Ямала // Бюлл. Комиссии по изучению четвертичного периода. 1983. № 52. С. 73–89.
4. Хантемиров Р. М., Шиятов С. Г. Основные этапы развития древесной растительности на Ямале в голоцене // Экология. 1999. № 3. С. 163–169. [Hantemirov R. M., Shiyatov S. G. Main stages of woody vegetation development in the Yamal Peninsula in the Holocene // Russ. J. Ecol. 1999. V. 30. № 3. P. 141–147.]
5. Панова Н. К., Трофимова С. С., Антипина Т. Г. и др. Динамика растительности и экологических условий в голоцене на Южном Ямале (по данным комплексного анализа отложений реликтового торфяника) // Экология. 2010. № 1. С. 22–30. [Panova N. K., Trofimova S. S., Antipina T. G. et al. Holocene dynamics of vegetation and ecological conditions in The Southern Yamal Peninsula according to the results of comprehensive analysis of a relict peat bog deposits // Russ. J. Ecol. 2010. V. 41. № 1. P. 20–27. <https://doi.org/10.1134/S1067413610010042>]
6. Лантева Е. Г., Трофимова С. С., Корона О. М. Флора и растительность р. Юрибей полуострова Ямал в позднеледниковье и голоцене // Динамика современных экосистем в голоцене. Казань: Изд-во «Отечество», 2013. С. 226–227.
7. Корона О. М., Трофимова С. С., Лантева Е. Г. Первые реконструкции позднеледниковых растительных сообществ полуострова Ямал на основе растительных макроостатков // Докл. РАН. 2014. Т. 455. № 1. С. 110–113.
8. Хантемиров Р. М., Шиятов С. Г., Горланова Л. А. и др. 8768-летняя Ямальская древесно-кольцевая хронология как инструмент для палеоэкологических реконструкций // Экология. 2021. № 5. С. 388–397.

- [*Hantemirov R. M., Shiyatov S. G., Gorlanova L. A.* et al. An 8768-year Yamal tree-ring chronology as a tool for paleoecological reconstructions // *Russ. J. Ecol.* 2021. V. 52. № 5. P. 419–427. <https://doi.org/10.1134/S1067413621050088>]
9. *Kremenetski C. V., Sulerzhitsky L. D., Hantemirov R.* Holocene history of the northern range limits of some trees and shrubs in Russia // *Arct. Alp. Res.* 1998. V. 30. № 4. P. 317–333.
 10. *Васильчук А. К.* Палинология и хронология полигонально-жилых комплексов в криолитозоне России. М.: Изд-во Моск. гос. ун-та, 2007. 488 с.
 11. *Васильчук Ю. К., Васильчук А. К.* Мощные полигональные торфяники в зоне сплошного распространения многолетнемерзлых пород Западной Сибири // *Криосфера Земли.* 2016. Т. 20. № 4. С. 3–15.
 12. *Васильчук А. К., Васильчук Ю. К.* Палинологические диаграммы голоценовых отложений и повторно-жилых льдов в устье реки Сеяха (Зеленая), полуостров Ямал // *Арктика и Антарктика.* 2021. № 2. С. 93–105. <https://doi.org/10.7256/2453-8922.2021.2.36003>
 13. Атлас Арктики. М.: Главное управление геодезии и картографии при Совете Министров СССР, 1985. 204 с.
 14. *Магомедова М. А., Морозова Л. М., Эктова С. Н.* и др. Полуостров Ямал: растительный покров. Тюмень: Сити-пресс, 2006. 360 с.
 15. *Ребристая О. В.* Флора полуострова Ямал. Современное состояние и история формирования. СПб.: Изд-во СПбГЭТУ «ЛЭТИ», 2013. 312 с.
 16. *Гричук В. П., Заклинская Е. Д.* Анализ ископаемой пыльцы и спор и его применение в палеогеографии. М.: Географгиз, 1948. 224 с.
 17. *Никитин В. П.* Палеокарпологический метод. Томск: Изд-во Томского ун-та, 1969. 89 с.
 18. <https://tilia-manual.readthedocs.io/en/latest/tools.html> [дата посещения – май 2022 г.]
 19. <https://www.ipni.org/> [дата посещения – апрель 2023 г.]
 20. *Prentice I. C., Guiot J., Huntley B.* et al. Reconstructing biomes from palaeoecological data: a general method and its application to European pollen data at 0 and 6 ka // *Clim. Dyn.* 1996. V. 12. P. 185–194.
 21. *Reimer P. J., Austin W. E. N., Bard E.* et al. The IntCal20 Northern Hemisphere radiocarbon age calibration curve (0–55 cal kBP) // *Radiocarbon.* 2020. V. 62. P. 725–757. <https://doi.org/10.1017/RDC.2020.41>
 22. *Parnell A. C., Haslett J., Allen J. R. M.* et al. A flexible approach to assessing synchronicity of past events using Bayesian reconstructions of sedimentation history // *Quat. Sci. Rev.* 2008. V. 27. № 19–20. P. 1872–1885. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2008.07.009>
 23. *Walker M., Head M. J., Berkelhammer M.* et al. Formal ratification of the subdivision of the Holocene Series/ Epoch (Quaternary System/Period): two new Global Boundary Stratotype Sections and Points (GSSPs) and three new stages/subseries // *Episodes.* 2018. V. 41. № 4. P. 213–223. <https://doi.org/10.18814/epiiugs/2018/018016>
 24. *Инишева Л. И., Березина Н. А.* Возникновение и развитие процесса заболачивания на Западно-Сибирской равнине // *Вестн. Том. гос. ун-та.* 2013. № 366. С. 172–179.
 25. *Rasmussen S. O., Andersen K. K., Svensson A. M.* et al. A new Greenland ice core chronology for the last glacial termination // *J. Geophys. Res.* 2006. V. 111. D06102. <https://doi.org/10.1029/2005JD006079>
 26. *Егорова Т. В.* Осоки (*Carex* L.) России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). Санкт-Петербург: Санкт-Петербургская гос. химико-фармацевтическая академия; Сент-Луис: Миссурийский ботанич. сад, 1999. 772 с.
 27. *Болховская Н. С., Болховский В. Ф.* Радиоуглеродная хронология и палиностратиграфия едомных отложений Западной Сибири // *Геохронология четвертичного периода.* М.: Наука, 1992. С. 102–111.
 28. <https://ru.climate-data.org/> [дата посещения – июнь 2022 г.]
 29. *Васильчук А. К.* Региональная и дальнезаносящая пыльца в тундровых палиноспектрах // *Изв. РАН. Сер. биологич.* 2005. № 1. С. 85–99.
 30. *Эктова С. Н., Лаптева Е. Г., Трофимова С. С.* Отражение флористического состава тундровой растительности долины р. Юрибей (Средний Ямал) в рецентных комплексах растительных остатков // *Проблемы региональной экологии.* 2013. № 4. С. 39–44.
 31. *Hantemirov R. M., Corona C., Guillet S.* et al. Current Siberian heating is unprecedented during the past seven millennia // *Nat. Commun.* 2022. V. 13. 4968. <https://doi.org/10.1038/s41467-022-32629-x>

Dynamics of Vegetation of Central Yamal in the Holocene

E. G. Lapteva^{1, *}, O. M. Korona¹, P. A. Kosintsev¹

¹*Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Russia 620144 Ekaterinburg*

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

The paper presents new paleobotanical data in combination with the results of radiocarbon dating obtained from organomineral deposits of the northern shore of Lake. Pechevalavato (70°13'22.3" N, 71°50'57.6" E) in the Seyakha river basin and characterizing the dynamics of vegetation in the northern part of Central Yamal in the Holocene. It has been established that in the Early Holocene (10.2–8.7 thousand years ago) in Yamal, tree-shaped birch (*Betula* sect. *Betula*) grew no less than 400 km north of the modern northern limit of distribution of *Betula pubescens* ssp. *tortuosa*. Favorable conditions for the existence of birch woodlands at this time were due to the higher temperature of the growing season, exceeding by approximately 3–4 °C the modern parameters of the warmest month of the summer season. At the end of the Early Holocene (after 8.5 thousand cal BP), forest vegetation began to degrade, and open landscapes with diverse plant communities of the subarctic tundra and single trees in the river valley spread. About 6.5 thousand cal BP the northern subarctic tundra began to form the zonal appearance of the study area in climatic conditions close to modern ones.

Keywords: paleoecology, vegetation dynamics, pollen and plant macrofossil analyses, Holocene, Subarctic of Western Siberia

УДК 581.42(581.52)

РЕЛИКТОВЫЕ ПОПУЛЯЦИИ *RANUNCULUS KAMTSCHATICUS* DC. (RANUNCULACEAE) НА УРАЛЕ

© 2024 г. Л. В. Тетерюк^а, *, Ю. А. Бобров^б, О. Ф. Кирсанова^с

^а Институт биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН, Россия, 167982,
Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28

^б Сыктывкарский государственный университет им. Питирима Сорокина, Россия, 167001, Сыктывкар,
ул. Петрозаводская, 12

^с Печоро-Илычский природный заповедник, Россия, 169436,
Республика Коми, Троицко-Печорский р-он, п. Якша, ул. Ланиной, 8

*e-mail: teteryuk@ib.komisc.ru

Поступила в редакцию 12.05.2023 г.

После доработки 30.08.2023 г.

Принята к публикации 28.09.2023 г.

В условиях глобального изменения климата представляет большой интерес оценка адаптационных возможностей гляциальных реликтов Урала и перспектив их сохранения. *Ranunculus kamtschaticus* DC. обладает высокой степенью экологической специализации к условиям высокогорий и крайне низкой пластичностью. Он сохранился в среднегорьях Урала на отдельных вершинах. Жизненная форма *R. kamtschaticus* в уральском фрагменте ареала — кистекорневая недерновая поликарпическая трава с прямостоячими ассимилирующими побегами несуккулентного типа. Показана вариабельность развития его побегов и побеговых систем под воздействием климатических и погодных условий, отмечено преимущественное развитие побегов с неполным циклом развития. Нерегулярность плодоношения, длительный период прорастания, быстрая потеря всхожести семян снижают конкурентоспособность *R. kamtschaticus* на Урале и его способность к колонизации новых территорий. Оценка угроз по критериям IUCN показала, что популяции вида на территории Республики Коми и Свердловской области находятся в критическом состоянии.

Ключевые слова: гляциальные реликты, жизненная форма, адаптации, структура популяций, потепление климата

DOI: 10.31857/S0367059724010026 EDN: XIIUOG

Изменения климата оказывают выраженное воздействие на горные экосистемы, приводят к смещению границ высотных поясов, изменению флористического состава и структуры сообществ [1, 2]. Особенно большое влияние повышение температуры может оказать на высокогорные виды с ограниченным ареалом обитания, в том числе эндемиков и гляциальных реликтов [3, 4]. Основой выявления индивидуальных реакций у высокогорных растений на изменение климата [5] является изучение их биологических особенностей.

В горах Урала сохранилась целая группа гляциальных реликтов арктогенного и альпигенного происхождения [6, 7]. Как правило, ареал их фрагментирован, виды представлены рядом реликтовых популяций на отдельных массивах, хребтах или вершинах. В связи с трансформацией растительного покрова Урала под влиянием изменений климата [8–10] большой интерес

представляет оценка их адаптационных возможностей и перспектив сохранения.

Одним из представителей этой группы на Урале является *Ranunculus kamtschaticus* DC. [syn. *Oxygraphis glacialis* (Fisch. ex DC.) Bunge, *Oxygraphis kamchatica* (DC.) R. R. Stewart, *Ficaria glacialis* Fisch. ex DC.] из сем. Ranunculaceae. Его ареал охватывает арктические районы Сибири, горы Сибири, Средней Азии и Северной Монголии, Тибет, Гималаи, запад Аляски и Алеутские острова. В основной части ареала является диагностическим видом сообществ класса *Rhodioletea quadrifidae* Hilbig 2000 и порядка *Rhodioletalia quadrifidae* Hilbig 2000, приуроченных к каменистым участкам высокогорий [11]. Реликтовые популяции *R. kamtschaticus* сохранились на Среднем Урале — массив Денежкин Камень [12], Приполярном Урале — гора Баркова (выявлен А. Н. Лашенковой в 1978 г.) и в верховьях р. Хулги [13], на Полярном

Урале [14]. *Oxygraphis glacialis* занесен в Красные книги Республики Коми [15], Свердловской области [16], Ханты-Мансийского автономного округа и Югры [17], Ямало-Ненецкого автономного округа [14] как исчезающий (статус 1) или сокращающий свою численность (2). Его ограниченное распространение и редкость на Урале связаны с высокой степенью экологической специализации вида к условиям высокогорий и крайне низкой пластичностью [18, 19].

Цель настоящей работы — изучить биоморфологические особенности и структуру реликтовых популяций *R. kamtschaticus* в среднегорьях Урала, оценить перспективы их сохранения.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Обследованы две наиболее южные реликтовые популяции *R. kamtschaticus* на Урале, находящиеся на расстоянии 530 км друг от друга.

1. Средний Урал, восточный макросклон, горный массив (г. м.) Денежкин Камень, седловина перевала Сорокинские ворота (60.4229° с. ш., 59.5354° в. д., высота 1180 м над ур. м.). Каменистая (щебнистая) горная тундра, разреженные травяно-кустарничковые группировки. Мохово-лишайниковый покров слабо развит, проективное покрытие (ПП) трав и кустарничков до 20%. В нем единично или с малым обилием представлены 24 вида, в том числе эндемики среднегорий Урала (*Anemonastrum biarmiense* (Juz.) Holub, *Gypsophila uralensis* Less., *Lagotis uralensis* Schischk., *Saussurea × uralensis* Lipsch.), представители арктической и аркто-альпийской широтных групп (включая *Androsace lehmanniana* Spreng, *Persicaria vivipara* (L.) Ronse Decr., *Carex glacialis* Mack., *Diapensia lapponica* L., *Dryas octopetala* L., *Gagea serotina* (L.) Ker Gawl., *Rhodiola quadrifida* Fisch. et C.A. Mey) и др. Заложена пробная площадь 10×10 м с учетными площадками 1 м². Наблюдения проведены в 2000, 2001, 2004, 2007 гг., разово в период массового цветения растений (середина июля).

2. Приполярный Урал, гора Баркова (65.2081° с. ш., 60.3161° в. д., высота 1320 м над ур. м.). Плоская вершина горы, каменистая тундра. Вид встречается преимущественно по краям пятен-медальонов, на участках с развитым мохово-лишайниковым покровом (ПП = 50%, образован 34 видами). Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса до 15%. В его составе отмечены 20 видов, среди которых пре-

обладают виды арктической и аркто-альпийской широтных групп, включая *Cardamine bellidifolia* L., *Crepis chrysantha* (Ledeb.) Turcz., *Dryas octopetala* L., *Gagea serotina* (L.) Ker Gawl., *Lagotis minor* (Willd.) Standl., *Persicaria vivipara* (L.) Ronse Decr., *Rhodiola quadrifida* Fisch. et C.A. Mey, *Silene acaulis* (L.) Jacq. и др. Наибольшее обилие отмечено для *Carex bigelowii* subsp. *arctisibirica* (Jurtzev) Á. Löve & D. Löve. Использован метод трансект с учетными площадками 1 м². Наблюдения проведены в 2012 и 2013 гг., разово в период массового плодоношения растений (конец июля).

Жизненную форму определяли в соответствии с системой биоморф И.Г. Серебрякова [20, 21]. Морфологический анализ проведен сравнительно-морфологическим методом. Для выявления поливариантности развития проанализированы 900 побегов в обеих локальных популяциях за весь период исследований.

При изучении популяций использованы подходы и методы популяционной биологии растений [22, 23]. Счетной единицей популяционных исследований на ранних этапах развития *R. kamtschaticus* была принята особь, позднее — ее часть (надземная часть вегетативного или вегетативно-генеративного одноосного побега). Выделены следующие условные возрастные группы: ювенильная (*j*) — молодые особи и вегетативные побеги с одним листом; имматурная (*im*) — молодые особи и вегетативные побеги с двумя листьями; виргинильная (*v*) — молодые особи и вегетативные побеги с тремя—четырьмя (*v1*) или пятью—девятью (*v2*) листьями (включая временно нецветущие); генеративная (*g1*) — вегетативно-генеративные побеги с цветком и тремя—четырьмя (*g1*) или пятью—десятью (*g2*) листьями.

При изучении семенной продуктивности использованы методы репродуктивной биологии растений [24, 25]. Для определения лабораторной всхожести семена (по 10–30 шт.) проращивали в чашках Петри в трехкратной повторности при температуре 20°C и 12-часовом световом дне, увлажняли дистиллированной водой. Варианты проращивания: свежесобранные семена; после 8 и 20 мес. сухого хранения при комнатной температуре; после 8 мес. сухого хранения и стратификации методом снегования в течение 30 дней.

Названия растений приведены по базе данных WFO Plant List [26]. Климатические характе-

Таблица 1. Климатические и погодные условия мест произрастания модельных популяций *Ranunculus kamtschaticus*

Параметры	Места проведения наблюдений	
	Средний Урал, массив Денежкин Камень	Приполярный Урал, г. Баркова
Средняя годовая температура воздуха, °С	0.0–1.0	–6.0–7.0
Среднемесячная температура воздуха января и июля, °С	–19/+15.0	–21.0/+13.0
Продолжительность вегетационного (выше 5 °С) периода, сут.	110–120	70–80
Продолжительность безморозного периода, сут. (возможность летних заморозков)	70–80 (+)	50–60 (+)
Продолжительность периода с устойчивым снежным покровом, сут.	180–190	240–250
Годовое количество осадков, мм	900	1100
Отклонение среднемесячных летних температур от нормы (июнь/июль/август), °С: 2011 г. 2012 г. 2013 г.	нет данных	+6 / –2.5 / –3 +7 / +2.3 / –1 +3.8 / +6.0 / +1.6

ристики местоположения модельных популяций (табл. 1) приведены по литературным данным [27, 28], показатели температуры и осадков на г. Баркова за период 2011–2013 гг. – по данным Коми ЦГМС.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Биоморфология. Жизненная форма *R. kamtschaticus* в уральском фрагменте ареала – кистекорневая недерновая поликарпическая трава с прямостоячими ассимилирующими побегами несуккулентного типа. Слабая вегетативная подвижность, редкое ветвление и быстрая морфологическая дезинтеграция приводят к формированию клонов, напоминающих дерновинки.

Взрослое генеративное растение *R. kamtschaticus* состоит из побеговой и корневой частей. Корневая система вторичная гоморизная. Корни появляются в год активного роста побега и отмирают вместе с ним через несколько лет. Их масса достигает 60% от общей массы растений *R. kamtschaticus* [29]. Побеговая часть обычно представлена симподиальной системой побегов. В основе побеговой системы *R. kamtschaticus* лежит олиственный подземно-надземный ортотропный нижнерозеточный полициклический дву- или малолетний вегетативно-генеративный одноосный побег, структурно состоящий из нескольких элементарных побегов (как правило, двух пар розеточных вегетативных и удлинненных генеративных разного возраста и ритма развития) (рис. 1). Развитие такого одноосного побега обычно начинается из пазушной почки верхнего листа такого же материнского побега и заканчивается формированием верхушечной генеративной почки. Из нее к концу вегетационного сезо-

на формируется генеративный побег длиной до 1.0 см, с полностью сформированным бутонем на верхушке. В начале следующего сезона побег достигает длины до 3.0 см, на его верхушке развивается одиночный цветок. После обсеменения генеративный побег отмирает, и его резид входит

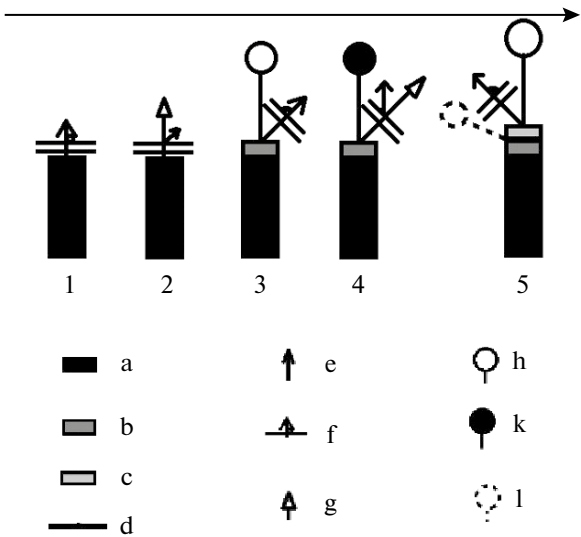


Рис. 1. Схема развития побеговой системы *Ranunculus kamtschaticus*: 1 – часть растения весной условно первого года, 2 – осенью условно первого года, 3 – весной условно второго года, 4 – осенью условно второго года, 5 – весной условно третьего года развития; а – многолетняя часть побеговой системы (придаточные корни опущены); б – резид условно первого монокарпического побега; в – резид условно второго монокарпического побега; д – часть побега текущего года с листьями; е – верхушка побега текущего года с вегетативной верхушечной почкой; ф – верхушка побега текущего года с вегетативной верхушечной почкой и почкой дочернего побега в пазухе верхнего листа; г – верхушка побега с генеративной почкой; h – цветущий генеративный побег; k – отцветший генеративный побег; l – отмерший генеративный побег.

в состав отмирающей с основания многолетней побеговой системы.

Описанная схема развития вегетативно-генеративного побега характерна для хорошо развитых растений в благоприятных условиях. В иных случаях перехода к цветению не происходит, и формируются побеги с неполным циклом развития: одноосные олиственные подземно-надземно-ортотропные розеточные, одно- или малоциклические, одно- или двулетние вегетативные побеги. Они так же, как и вегетативно-генеративные побеги, способны к ветвлению за счет почек регулярного возобновления. Выявлено, что в обследованных популяциях *R. kamtschaticus* на Урале преобладают именно такие вегетативные побеги с неполным циклом развития (рис. 2). Доля цветущих побегов за годы наблюдений на массиве Денежкин Камень не превышала 15%, на г. Баркова – 28%.

Способность *R. kamtschaticus* к формированию развитых генеративных почек в конце вегетационного сезона позволила проследить вариативность развития его побегов под воздействием погодных условий (табл. 2). На Приполярном Урале (г. Баркова) в 2012 г. доля вегетативно-генеративных побегов, сформировавшихся в холодный 2011 г. и отцветших в 2012 г., составляла 21% (табл. 1, 2). Часть из них к осени вновь сформировали на верхушке цветочную почку, а другая часть продолжила развитие побега по пути неполного цикла развития. Полициклические вегетативные побеги в 2012 г. составляли 79% популяции. Из них 22% к осени 2012 г. сформировали верхушечную генеративную почку, остальные продолжали развиваться по пути неполного цикла. Таким образом, в популяции были одновременно представлены побеги с нормальными и замедленными темпами развития.

Состояние популяций. Наиболее южная на Урале локальная популяция *R. kamtschaticus* на Денежкином Камне занимает площадь около 600 м², численность ее за период наблюдений колебалась в пределах 1800–2500 шт. На г. Баркова *R. kamtschaticus* встречается на площади около 1500 м², образуя несколько локусов общей численностью до 1000–1500 шт. Размещение растений по площади сообществ неравномерное – от отдельных особей до скоплений в несколько десятков. По положению максимума онтогенетический спектр обследованных популяций *R. kamtschaticus* левосторонний, с доминированием группы вегетирующих побегов (рис. 3).

Самоподдержание популяций *R. kamtschaticus* осуществляется за счет семенного и вегетативного размножения. Плод *R. kamtschaticus* – многоорешек, семена со слабо дифференцированным и очень маленьким зародышем [30]. Длина орешков на Приполярном Урале достигает 2.20 ± 0.044 мм (от 1.79 до 2.68 мм, CV=11%), ширина 0.78 ± 0.024 мм (от 0.59 до 1.04 мм, CV=18%). Ус-

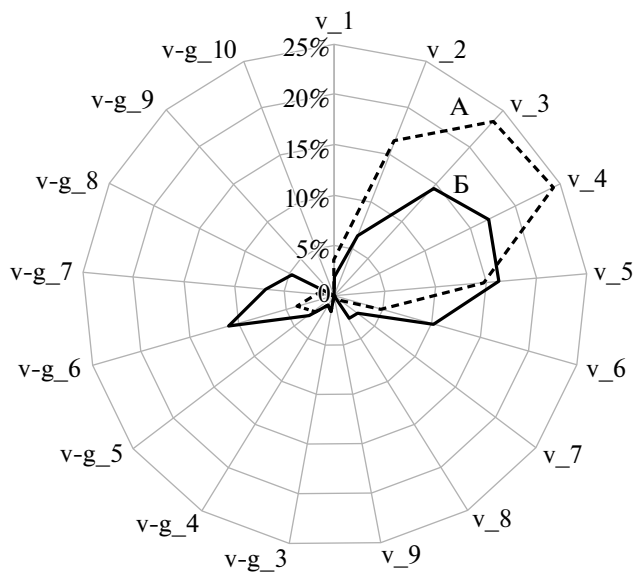


Рис. 2. Распределение вегетативных (v) и вегетативно-генеративных (v-g) побегов в популяциях *Ranunculus kamtschaticus* на массиве Денежкин Камень (А) и г. Баркова (Б): 1–10 – число листьев на годичном побеге.

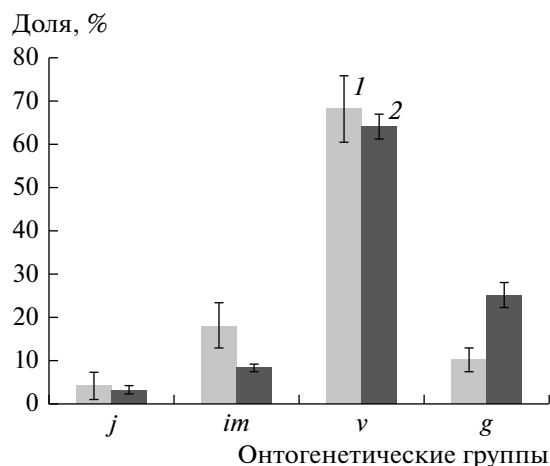


Рис. 3. Усредненные онтогенетические спектры реликтовых популяций *Ranunculus kamtschaticus* на Среднем Урале (1 – горный массив Денежкин Камень) и Приполярном Урале (2 – г. Баркова). Обозначения онтогенетических групп: j – ювенильная, im – имматурная, v – виргинильная, g – генеративная. Планки погрешностей отражают ошибку среднего значения.

Таблица 2. Вариабельность развития побегов *Ranunculus kamtschaticus* (v – вегетативные, v-g – вегетативно-генеративные) на Приполярном Урале (г. Баркова, 2012 г.)

Показатели	Варианты переходов и темпы их развития			
	v-g → v-g	v-g → v	v → v	v → v-g
Доля, %	6	15	57	22
Число листьев на годичном приросте, шт.	6–8	5–6 (3–8)	2–5 (2–6)	5–8
Темпы развития	Нормальные	Замедленные	Нормальные или замедленные	

Таблица 3. Характеристика локальных популяций *Ranunculus kamtschaticus*

Параметры	Средний Урал, массив Денежкин Камень				Приполярный Урал, г. Баркова	
	2000	2001	2004	2007	2012	2013
Год наблюдений	2000	2001	2004	2007	2012	2013
Наличие проростков (плотность), шт./м²	+ (–)				+ (1.6)	
Плотность, шт./м²	6.7–15.1				46.0–51.0	
Возрастность (Δ)	–	–	0.2036	0.2236	0.2229	0.2532
Энергетическая эффективность (ω)	–	–	0.4438	0.3894	0.5168	0.5530
Высота генеративных побегов, мм (среднее±ошибка среднего, min–max, CV, %)	25.7±2.5 17–38 30	20.4±1.2 10–49 38	20.0±1.3 10–50 43	10.7±0.9 5–20 37	26.5±0.9 15–40 23	24.2±0.8 15–37 21

Таблица 4. Лабораторная всхожесть семян *Ranunculus kamtschaticus* (Приполярный Урал, г. Баркова)

Варианты проращивания	Урожай семян 2012 г.		Урожай семян 2013 г.	
	Среднее ± ошибка среднего, %	CV, %	Среднее ± ошибка среднего, %	CV, %
Свежесобранные	9±5	93	20±10	87
После 8 мес. сухого хранения	4±4	173	60±7	21
После 8 мес. сухого хранения и стратификации	39±7	33	76±8	18
После 20 мес. сухого хранения	Потеря всхожести		7±4	100

ловно-реальная продуктивность семян на побег *R. kamtschaticus* на Приполярном Урале в 2013 г. составляла 52.4±2.42 (от 33 до 89, CV=28%), урожай семян в скоплениях вида – 690.4 шт./м². Семена, формирующиеся в условиях среднегорий Урала, разнокачественные, доля нормальных выполненных семян в 2013 г. составляла около 60%. Показатели лабораторной всхожести и сохранения жизнеспособности семян *R. kamtschaticus* отличаются в зависимости от года формирования (табл. 4). Для них характерен длительный период набухания и проклевывания (у свежих и стратифицированных семян от 16 до 22 дней) и растянутый до 5–6 мес. период прорастания. Стратификация способствовала увеличению всхожести семян урожая 2012 г. на 35%, 2013 г. – на 16%.

ОБСУЖДЕНИЕ

Сохранение *R. kamtschaticus* в виде небольших реликтовых популяций лишь на отдельных горных вершинах Урала связано со стенобионтностью

этого высокогорного азиатского вида. Миниатюрность растений *R. kamtschaticus* за счет формирования укороченных малометамерных побегов, компактной «розетки» листьев вегетативного побега с чертами суккулентности, редукции генеративной части до одного цветка, превышение массы корневой части над побеговой, перенос начала внепочечной фазы роста побегов на конец вегетационного сезона предыдущего года являются успешными адаптациями для произрастания вида в высокогорьях. Все это уменьшает транспирацию и помогает избежать механического повреждения растений снегом и ветром, позволяет развиваться на бедных и подвижных субстратах, использовать короткий вегетационный период.

В среднегорьях Урала к морфологическим адаптациям *R. kamtschaticus* можно отнести вариабельность развития побегов и побеговых систем под воздействием климатических условий. В реликтовых местонахождениях на Среднем и Приполярном Урале для обследованных популяций

R. kamtschaticus характерно доминирование вегетативных побегов с неполным циклом развития (рис. 2). Причем их доля значительно выше в популяции вида на массиве Денежкин Камень, которая находится на 530 км южнее и на 140 м ниже по высоте, чем популяция на г. Баркова. В этой наиболее южной на Урале популяции *R. kamtschaticus* увеличена доля молодых вегетативных побегов с небольшим числом листьев на годичном приросте, что можно связать с активностью ветвления побегов и их замедленным (полициклическим) развитием. Активное вегетативное разрастание при потеплении характерно для многих арктических и аркто-альпийских растений, особенно в условиях низких высот или широт Арктики [31].

Особенности развития *R. kamtschaticus* в среднегорьях Урала отражаются на структуре и функционировании его популяций. Обе популяции по классификации Л.А. Животовского [23] можно отнести к «молодым». Доля генеративной группы и показатели индекса энергетической эффективности популяции *R. kamtschaticus* ниже на Среднем Урале (см. табл. 3, рис. 3).

Для сохранения изолированных реликтовых популяций важны процессы поддержания численности. Вегетативное размножение *R. kamtschaticus* осуществляется за счет взрослой партикуляции особей без омоложения партикул. Однако в условиях меняющегося климата более значимо семенное размножение, которое определяет потенциал сохранения популяции и распространения вида.

Особенности развития побегов *R. kamtschaticus* в модельных популяциях ограничивают активность их семенного возобновления. В период исследований на массиве Денежкин Камень доля вегетативно-генеративных побегов составляла всего около 10%, в то время как в популяции на Приполярном Урале цвело около 25% побегов (см. рис. 3). Эти показатели могут изменяться в зависимости от погодных условий, поскольку летние температуры оказывают активное влияние на развитие генеративных органов у альпийских растений [32]. Так, на Приполярном Урале в год с пониженными температурными показателями июля — августа доля побегов, сформировавших цветочную почку, составила 21%, а в теплый — 28%.

Полученные нами показатели лабораторной всхожести семян *R. kamtschaticus* (табл. 4) крайне вариабельны. Чтобы не нанести урон возобновлению популяции охраняемого вида, мы могли

собрать не более 10% от урожая семян. Учитывая малые размеры популяции и низкий урожай семян из-за преобладания вегетативных побегов с неполным циклом развития, собрать необходимое количество семян для проращивания согласно методическим рекомендациям и статистической обработке не представляется возможным. Однако, несмотря на высокую вариабельность показателей, полученные результаты позволяют проследить некоторые закономерности.

На качество формирующихся семян влияют погодные условия. В 2013 г., наиболее теплом за период наблюдений, всхожесть семян была выше. Проращивание свежесобранных семян показало, что осенью, без периода покоя, может прорасти лишь небольшая часть семян (9–20%). Основная же масса семян *R. kamtschaticus* на Приполярном Урале способна к прорастаню после перезимовки — после 8 мес. хранения и стратификации их всхожесть в лабораторных условиях была максимальна (см. табл. 4). Однако растянутый до 5–6 месяцев период их прорастаня, скорее всего, не позволяет полностью реализовать эту возможность в природных условиях из-за короткого вегетационного сезона (см. табл. 1). Для сравнения: по данным В.В. Вихиревой-Василевской [30], семена *R. kamtschaticus*, сформировавшиеся в арктической тундре (бухта Тикси), при весеннем посеве прорастали в лабораторных условиях на 6–7-й день, а основная их масса прорастала в течение 1.5 мес. (76% из 83%). После 20 мес. хранения семена *R. kamtschaticus* значительно снижают/теряют свою всхожесть (см. табл. 4).

Важным фактором для оценки потенциала выживания вида является способ распространения его семян. Учитывая отсутствие специальных приспособлений у семян *R. kamtschaticus*, а также малую высоту его вегетативно-генеративных побегов (см. табл. 3), площадь осыпания и рассеивания семязачатков вокруг материнского растения крайне мала.

Таким образом, к рискам для семенного размножения в реликтовых популяциях можно отнести нерегулярность семяобразования из-за летних заморозков (см. табл. 1), низкую долю вегетативно-генеративных побегов в популяциях, разнокачественность формирующихся семян, увеличение длительности периода их прорастаня в среднегорьях Урала и быструю потерю всхожести. Малочисленность популяций и способ распространения семян *R. kamtschaticus* (осыпание вблизи материнского растения) также ограничивают способность вида к колонизации новых местообитаний и тер-

риторий [33], что увеличивает угрозу вымирания при изменениях климата. Оценка рисков и угроз по критериям IUCN [34] показала, что *Ranunculus kamchaticus* находится на грани полного исчезновения (CR: B1ab(iii)c(iv)+2ab(iii)c(iv)) на территории Республики Коми и Свердловской области.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Жизненная форма *R. kamtschaticus* в уральском фрагменте ареала — кистекорневая недерновая поликарпическая трава с прямостоячими ассимилирующими побегами несуккулентного типа. Показана вариабельность развития побегов в реликтовых популяциях под воздействием климатических и погодных условий. В среднегорьях Урала отмечено преимущественное развитие побегов с неполным циклом развития, что проявляется на популяционном уровне в снижении доли вегетативно-генеративных побегов. Нерегулярность плодоношения, длительный период прорастания и быстрая потеря всхожести семян снижают конкурентоспособность *R. kamtschaticus* на Урале и его способность к колонизации новых территорий.

Обследованные популяции *R. kamchaticus* находятся в критическом состоянии. Для их сохранения, помимо юридической и территориальной охраны, необходим мониторинг вида, создание межрегионального генетического банка семян, при необходимости — реконструкция природных популяций методом прямого посева семян в подходящие микросайты.

Работа выполнена в рамках государственного задания Института биологии Коми НЦ УрО РАН № 122040600026-9. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Gottfried M., Pauli H., Futschik A. et al. Continent-wide response of mountain vegetation to climate change // Nature Climate Change. 2012. № 2. P. 111–115.
2. Mountain Research Initiative EDW Working Group. Elevation-dependent warming in mountain regions of the world // Nature Climate Change. 2015. № 5. P. 424–430.
<https://doi.org/10.1038/nclimate2563>
3. Dirnböck T., Essl F., Rabitsch W. Disproportional risk for habitat loss of high-altitude endemic species under climate change // Global Change Biology. 2011. V. 17. № 2. P. 990–996.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02266.x>
4. Kulonen A., Imboden R.A., Rixen C. et al. Enough space in a warmer world? Microhabitat diversity and small-scale distribution of alpine plants on mountain summits // Diversity and Distributions. 2018. V. 24. № 2. P. 252–261.
<https://doi.org/10.1111/ddi.12673>
5. Alexander J.M., Chalmandrier L., Lenoir J. et al. Lags in the response of mountain plant communities to climate change // Global Change Biology. 2018. V. 24. № 2. P. 563–579.
<https://doi.org/10.1111/gcb.13976>
6. Горчаковский П.Л. Основные проблемы исторической фитогеографии Урала // Труды Института экологии растений и животных УФАН СССР. Свердловск: Урал. фил. АН СССР, 1969. Вып. 66. 286 с.
7. Куликов П.В. Особенности и структура генезиса высокогорной флоры массива Денежкин Камень (Северный Урал) // Труды государственного заповедника «Денежкин Камень». Екатеринбург: Изд-во «Академкнига», 2003. Вып. 2. С. 102–113.
8. Шиятов С.Г. Динамика древесной и кустарниковой растительности в горах Полярного Урала под влиянием современных изменений климата. Екатеринбург: Уральское отделение РАН, 2009. 216 с.
9. Григорьев А.А., Моисеев П.А., Нагимов З.Я. Динамика верхней границы древесной растительности в высокогорьях Приполярного Урала под влиянием современного изменения климата // Экология. 2013. № 4. С. 284–295.
<https://doi.org/10.7868/S0367059713040069>
10. Дэви Н.М., Кукарских В.В., Галимова А.А. и др. Современная динамика высокогорных лесов на Северном Урале: основные тенденции // Журнал Сибирского федерального ун-та. Биология. 2018. Т. 11. № 3. С. 248–259.
<https://doi.org/10.17516/1997-1389-0069>
11. Hilbig W. Kommentierte Übersicht über die Pflanzengesellschaften und ihre höheren Syntaxa in der Mongolei // Feddes Repertorium. V. 111. № 1–2. P. 75–120.
12. Сарapultцев И.Е., Куликов П.В., Кирсанова О.Ф. О находках новых и редких растений в заповеднике «Денежкин Камень» // Исследования эталонных природных комплексов Урала: Мат-лы научной конференции. Екатеринбург: Изд-во «Екатеринбург», 2001. С. 189–190.
13. Игошина К.Н. Флора равнинных и горных тундр и редколесий Урала // Растительность Крайнего Севера СССР и ее освоение. М.; Л.: Наука, 1966. Вып. 6. С. 135–223.
14. Морозова Л.М. *Oxygraphis glacialis* (Fisch.) Bunge. // Красная книга Ямало-Ненецкого автономного округа: животные, растения, грибы. Екатеринбург: Изд-во «Баско», 2010. С. 135.
15. Мартыненко В.А., Тетерюк Л.В. *Oxygraphis glacialis* (Fisch.) Bunge. // Красная книга Республики Коми.

- Сыктывкар: Коми республиканская типография, 2019. С. 543.
16. Золотарева Н.В. *Oxygraphis glacialis* (Fisch.) Bunge. // Красная книга Свердловской области: животные, растения, грибы. Екатеринбург: ООО «Мир», 2018. С. 311.
 17. Васина А.Л. *Oxygraphis glacialis* (Fisch.) Bunge // Красная книга Ханты-Мансийского автономного округа-Югры: животные, растения, грибы. Екатеринбург: Изд-во «Баско», 2013. С. 131.
 18. Юдин С.И. Результаты интродукции растений Алтая в Киеве // Бюлл. Главного бот. сада. 2001. № 182. С. 25–30.
 19. Ачимов А.А., Буглова Л.В., Васильева О.Ю. Растения Горного Алтая для ландшафтной архитектуры Сибири (семейство Ranunculaceae) // Успехи современной науки. 2016. Т. 7. № 4. С. 110–114.
 20. Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. М.: Высшая школа, 1962. 379 с.
 21. Серебряков И.Г. Жизненные формы высших растений // Полевая геоботаника. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1964. Т. 3. С. 164–205.
 22. Ценопопуляции растений: основные понятия и структура. М.: Наука, 1976. 215 с.
 23. Животовский Л.А. Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений // Экология. 2001. № 1. С. 3–7.
 24. Левина Р.Е. Репродуктивная биология семенных растений. Обзор проблемы. М.: Наука, 1981. 96 с.
 25. Ишмуратова М.М., Ткаченко К.Г. Семена травянистых растений: особенности латентного периода, использование в интродукции и размножении *in vitro*. Уфа: Гилем, 2009. 116 с.
 26. WFO Plant List. <http://www.wfoplantlist.org> (Accessed 07.06.2023).
 27. Свердловская область. Атлас: учеб. пос. / Ред. Капустин В.Г., Корнев И.Н. Екатеринбург: ФГУП «Уральская картографическая фабрика», 2003. 24 с.
 28. Атлас Республики Коми по климату и гидрологии. М.: Дрофа; Дик, 1997. 116 с.
 29. Семихатова О.А., Иванова Т.И., Кирпичникова О.В. Растения Севера: дыхание и его связь с продукционным процессом // Физиология растений. 2009. Т. 56. № 3. С. 340–350.
 30. Вихурева-Василевская В.В. О прорастании семян некоторых арктических растений // Ботан. журн. 1958. Т. 43. № 7. С. 1024–1029.
 31. Arft M., Walker M. D., Gurevitch J. et al. Responses of tundra plants to experimental warming: meta-analysis of the international tundra experiment // Ecological Monographs. 1999. V. 69. № 4. P. 491–511.
 32. Abeli T., Rossi G., Gentili R. et al. Response of alpine plant flower production to temperature and snow cover fluctuation at the species range boundary // Plant Ecology. 2012. V. 213. P. 1–13.
 33. Engler R., Randin C. F., Vittoz P. et al. Predicting future distributions of mountain plants under climate change: does dispersal capacity matter? // Ecography. 2009. V. 32. P. 34–45. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2009.05789.x>
 34. IUCN Standards and Petitions Committee. 2019. Guidelines for Using the IUCN Red List Categories and Criteria. Version 14. Prepared by the Standards and Petitions Committee. Downloadable from <http://www.iucnredlist.org/documents/RedListGuidelines.pdf>.

Relic Populations of *Ranunculus kamtschaticus* DC. (Ranunculaceae) in the Urals

L. V. Teteryuk^{1, *}, Yu. A. Bobrov², O. F. Kirsanova³

¹Institute of Biology, Federal Research Center Komi Scientific Center, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Russia, 167982, Syktyvkar

²Syktyvkar State University, Russia, 167001, Syktyvkar

³Pechora-Ilychsky Nature Reserve, Russia, Komi Republic, Troitsko-Pechorsky district, 169436, Yaksha village

* e-mail: teteryuk@ib.komisc.ru

In the context of global climate change, it is of great interest to assess the adaptive capabilities of the glacial relics of the Urals and the prospects for their conservation. *Ranunculus kamtschaticus* DC. has a high degree of ecological specialization for high mountain conditions and extremely low plasticity. It is preserved in the midlands of the Urals on individual peaks. The life form of *R. kamtschaticus* in the Ural fragment of its range is a brush-rooted non-turf polycarpic grass with erect assimilating shoots of a non-succulent type. The variability of the development of its shoots and shoot systems under the influence of climatic and weather conditions is shown, the preferential development of shoots with an incomplete development cycle is noted. Irregular fruiting, a long period of germination, and rapid loss of seed germination reduce the competitiveness of *R. kamtschaticus* in the Urals and its ability to colonize new territories. Threat assessment according to IUCN criteria showed that populations of the species in the Komi Republic and Sverdlovsk region are in critical condition.

Keywords: glacial relics, life form, adaptations, population structure, climate warming

УДК 630*182.41: 630*228.6+57.087.1

ОСОБЕННОСТИ ГОРИЗОНТАЛЬНОЙ СТРУКТУРЫ ДРЕВЕСНОГО ЯРУСА ЦЕНОПОПУЛЯЦИИ *LARIX GMELINII* (RUPR.) RUPR. В ЛЕСОТУНДРОВОМ ЭКОТОНЕ НА ПОЛУОСТРОВЕ ТАЙМЫР

© 2024 г. А. И. Бондарев^а, *, О. П. Секретенко^а

^а Институт леса им. В. Н. Сукачева ФИЦ КНЦ СО РАН,
Россия, 660036, Красноярск, Академгородок, 50/28

*e-mail: abondarev@ksc.krasn.ru

Поступила в редакцию 23.05.2023 г.

После доработки 29.06.2023 г.

Принята к публикации 07.08.2023 г.

Рассмотрены особенности горизонтальной пространственной структуры разновозрастных редколесий лиственницы Гмелина (*Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr.), формирующих северную границу древесной растительности в лесотундровом экотоне в восточной части полуострова Таймыр. Установлено, что для всех исследованных древостоев характерна мозаичная структура, при которой участки, занятые древесной растительностью, чередуются с открытыми пространствами, площадь которых колеблется от 37 до 50%. В сложении древесного яруса во всех случаях участвуют как одиночные деревья, так и их агрегации (био группы), удельный вес которых варьирует от 17 до 32%. В био группах преобладает парная агрегация деревьев – 83%. Установлено преобладание случайного характера расположения деревьев в сложении горизонтальной структуры, однако конкретный тип пространственного распределения определяется также стадией онтогенеза, в которой находится ценопопуляция.

Ключевые слова: полуостров Таймыр, лиственница Гмелина, лесотундровый экотон, горизонтальная структура, ценопопуляция, индекс дисперсии Морисита, однородный процесс Пуассона

DOI: 10.31857/S0367059724010035 EDN: XCJDLF

Переходная зона между северотаежными лесами и арктическими тундрами формирует своеобразный биом, в котором отдельные лесные массивы и участки лесной растительности проникают далеко на север, достигая в зоне Российской Арктики на полуострове Таймыр широты 72.57° с. ш. [1], в то время как, например, на американском континенте северная граница распространения лесной растительности расположена существенно южнее и ограничена 68° с.ш. [2].

Лесотундровый экотон (ЛТЭ), или в английской аббревиатуре FTE (forest-tundra ecotone [3] либо TTE (taiga-tundra ecotone) [4, 5], простирается на 13400 км в пределах арктической зоны Евразии, Скандинавии и Северной Америки [6]. Площадь, занимаемая собственно лесной древесной растительностью в пределах этой зоны, оценивается в 1.9 млн км² [4]. Внимание к изучению ЛТЭ существенно возросло в последние годы, в первую очередь в связи с возможным влиянием климатических изменений, которые в Арктике проявляются в наибольшей степени [7, 8].

Характер растительности ЛТЭ определяется широким спектром разномасштабных факторов [9]. На локальном уровне они включают сочетание гидрологических условий, распространения и глубины сезонного оттаивания вечной мерзлоты, рельефа, геоморфологии, нарушенности территории и пр. [9–15]. Гетерогенность влияния различных факторов определяет структуру древесной растительности, которая на популяционном уровне может быть представлена различными типами: диффузным распределением деревьев в пределах отдельных лесных массивов, прерывистым характером их самих на контакте с тундровыми пространствами, отдельными лесными массивами (островами), а также отдельными полустланиковыми и стланиковыми агрегациями, расположенными среди тундровой растительности [5, 16].

Изучение горизонтальной структуры древостоя позволяет судить о характере конкурентных отношений между особями, а также о степени воздействия факторов внешней среды как на

отдельный организм, так и на их совокупность. Специфика структуры редколесий севера заключается в редкостойном характере произрастания, небольших размерах отдельных деревьев, в первую очередь по высоте [17], что до минимума сводит световую конкуренцию и лимитирует последнюю конкуренцией за почвенную влагу и минеральное питание, доступность которых существенно ограничивается наличием подстилающих вечномёрзлых грунтов и коротким вегетационным периодом.

В этих условиях фактор самоизреживания древостоев в результате световой конкуренции в процессе роста и развития перестает быть доминирующим в формировании горизонтальной структуры, и особенности пространственного расположения деревьев в большей степени зависят от распространения семян и выживаемости молодых особей. В свою очередь редкостойный характер древесного яруса обеспечивает потенциальную возможность постоянного поступления новых экземпляров в древостой, создавая условия для формирования разновозрастной его структуры. Очевидно, что в таких условиях распределение деревьев по площади должно стремиться к случайному, что и было принято в качестве проверяемой гипотезы.

Многие исследователи древесной растительности ЛТЭ отмечают групповой характер расположения деревьев, формирующих, особенно на границе с тундровыми ассоциациями, своеобразные агрегации (био группы), состоящие из двух и более стволов [1, 18–21 и др.]. Однако за пределами рассмотрения остаются вопросы: а) какова доля био групп и их количественный состав в структуре ценопопуляции; б) каков тип пространственной структуры и какое влияние на него оказывают группы и отдельно стоящие деревья; в) какова степень «заполняемости» деревьями пространства; г) существует ли связь между морфометрическими характеристиками древостоя и показателями, характеризующими степень их агрегированности?

Выяснению этих вопросов и посвящена настоящая работа.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Характеристика экспериментальных объектов

Исследования проводили на полуострове Таймыр на территории Таймырского государ-

ственного биосферного заповедника в нижнем течении р. Лукунской (72.45° – 72.53° с. ш. и 105° – 105.37° в. д.) В геологическом плане территория представляет собой флювио-гляциально-аллювиальную террасу р. Хатанги, сложенную песками и супесями со значительными линзами торфов мощностью до 5–7 м, с преобладающими абсолютными отметками 25–40 м. На территории повсеместно развиты криогенные процессы и формы рельефа, встречается значительное количество термокарстовых озер [20].

Климат по данным метеостанции Хатанга¹, расположенной в 110 км в юго-западном направлении, характеризуется исключительной суровостью. Среднегодовая температура воздуха за период инструментальных измерений с 1906 г. по 2022 г. составляет -12.4°C , а абсолютный минимум достигает -59°C . Средняя положительная температура воздуха наблюдается в период с июня по сентябрь, но в течение всего периода возможны отрицательные температуры. Наиболее теплый месяц – июль со средней температурой $+12.5^{\circ}\text{C}$, среднегодовое количество осадков – 280 мм. Устойчивый снежный покров устанавливается в сентябре и сходит в июне, его максимальная глубина может достигать в отдельные годы 83 см, но обычно не превышает 44 см.

Изучаемые древостои представлены монодоминантными разновозрастными лиственничными редколесьями и рединами [22] из лиственницы Гмелина (*Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr.). В географическом аспекте популяция образует северную границу распространения лесной растительности в лесотундровом экотоне на правобережье р. Хатанги [1, 20, 23]. На ценоотическом уровне ЛТЭ в пределах рассматриваемой территории представлен сложной мозаикой из лесотундровых и озерно-болотных комплексов (рис. 1).

Лесная растительность приурочена к плакорным пространствам, занимая повышенные элементы рельефа и пологие склоны. Преобладающим типом почв под лесной растительностью являются криоземы (мерзлотно-таежные неоглеенные почвы), различающиеся по мощности и степени оторфованности верхних горизонтов, а также насыщенности их растительными остатками. Широко распространены проявления криогенных процессов, обусловленных сезонным протаиванием вечной мерзлоты. Типологическая структура не отличается большим разнообразием. Повсеместно преобладают кустарничково-тра-

¹ <http://www.pogodaiklimat.ru/climate/20891.htm>.

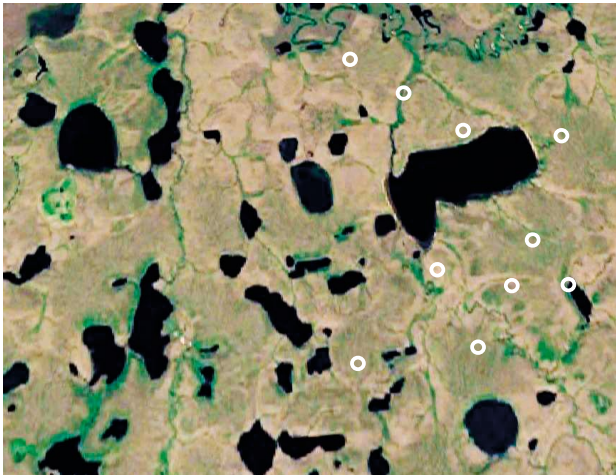


Рис. 1. Фрагмент космического снимка (<https://www.google.com/intl/ru/earth/versions/#earth-pro>) центральной части участка Лукунский: серо-зеленым цветом представлена лесная растительность, светло-желтым — тундровая растительность, черным — водные объекты, зеленым — элементы гидросети, кружками красного цвета отмечены места расположения пробных площадей.

вяные фитоценозы с различным сочетанием и долей участия в травяно-кустарничковом ярусе: *Betula exilis* Sukaczew, *Salix hastata* L., *Vaccinium uliginosum* L., *Ledum decumbens* (Aiton) Lodd. ex Steud., *Cassiope tetragona* (L.) D. Don, *Dryas*

punctata Juz, *Carex arctisibirica* (Jurtsev) Czerep., *Eriophorum vaginatum* L. и др. высотой 25–40 см с проективным покрытием 30–50% и хорошо развитым мохово-лишайниковым ярусом из *Tomentypnum nitens* (Hedw.) Loeske, *Hylocomium splendens* (Hedw.) Brunch et al., *Aulacomnium turgidum* (Wahlenb.) Schwägr., *Cetraria islandica* (L.) Ach., *Cladonia rangiferina* (L.) F. H. Wigg., *C. stellaris* (Opiz) Pouzar et Vězda, *Dactylina arctica* (Hook. F.) Nyl. и др. с проективным покрытием 50–90%. Кустарниковый ярус отсутствует, хотя встречаются отдельные экземпляры *Duschekia fruticosa* (Rupr.) Pouzar высотой 1.5–2.5 м [20].

Горизонтальную структуру исследовали на 10 постоянных пробных площадях (ПП), заложенных в 1990 г. (табл. 1), последний этап инвентаризации проведен в 2021 г.

Характерной особенностью изучаемой популяции является ее разновозрастность [24]. Средний возраст определяется соотношением деревьев, находящихся на различных стадиях онтогенеза, и отражает процесс генезиса отдельных древостоев. Наиболее старые древостои характеризуют близкую к климаксовой стадию, в которой преобладают старовозрастные деревья с минимальной долей молодого поколения (ПП 11, 15). Молодые, напротив, отражают процесс ак-

Таблица 1. Характеристика древесного яруса ценопопуляции *Larix gmelinii* по данным измерений на пробных площадях

№ ПП	Размер ПП, м × м	Число стволов, экз/га	Возраст*, лет	Диаметр*, см	Высота*, м	Сумма площадей сечений, м²/га	Сомкнутость полога, %	Запас стволовой древесины, м³/га
11	50 × 50	592	$\frac{199}{43-407}$	$\frac{11.5}{2.5-27.2}$	$\frac{6.5}{2.6-11.1}$	7.07	34	24.8
12	100 × 50	436	$\frac{207}{47-431}$	$\frac{9.9}{2.3-22.9}$	$\frac{5.3}{2.1-9.0}$	3.93	19	11.4
13	100 × 50	318	$\frac{208}{48-391}$	$\frac{8.1}{2.3-18.0}$	$\frac{4.5}{2.0-8.2}$	1.97	12	5.2
14	100 × 50	468	$\frac{69}{27-220}$	$\frac{6.5}{1.9-19.9}$	$\frac{4.4}{2.1-8.8}$	2.24	20	6.4
15	100 × 50	570	$\frac{186}{40-378}$	$\frac{8.5}{2.0-19.3}$	$\frac{4.9}{1.9-9.0}$	3.85	26	11.1
16	100 × 100	137	$\frac{150}{40-407}$	$\frac{8.9}{2.1-19.7}$	$\frac{4.8}{1.8-8.8}$	1.07	9	3.1
17	100 × 50	334	$\frac{139}{49-321}$	$\frac{8.9}{2.2-19.4}$	$\frac{5.1}{1.6-9.9}$	2.46	14	7.3
18	100 × 50	326	$\frac{164}{48-365}$	$\frac{10.5}{2.2-20.5}$	$\frac{6.3}{1.5-9.2}$	3.35	17	10.8
19	100 × 100	318	$\frac{113}{33-214}$	$\frac{6.9}{1.8-19.4}$	$\frac{4.4}{1.7-10.1}$	1.55	10	4.9
20	100 × 50	346	$\frac{156}{51-402}$	$\frac{9.3}{2.2-18.8}$	$\frac{5.0}{1.7-9.1}$	2.74	16	7.8

* В числителе приведены среднеарифметические значения, в знаменателе — интервал морфометрических параметров.

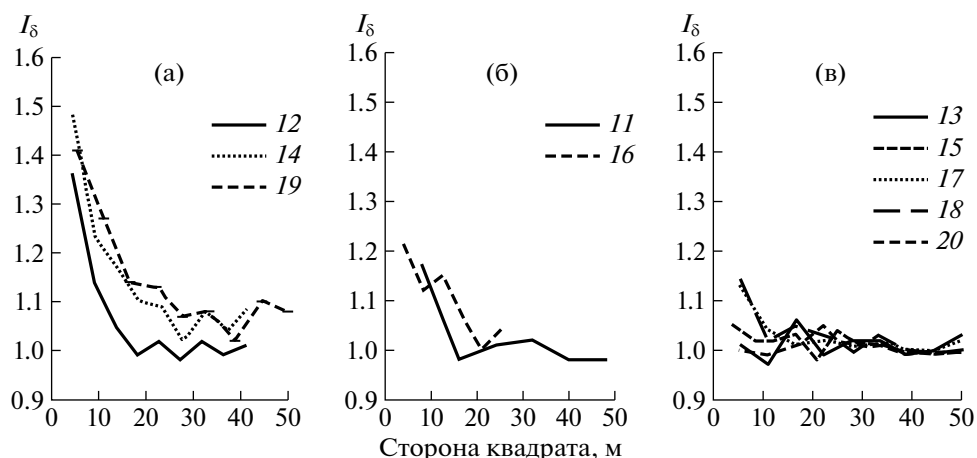


Рис. 2. Группировка пробных площадей (11–20) по типам пространственной структуры: а – групповое расположение деревьев, б – переходный тип от группового к случайному, в – случайное. Линии характеризуют изменение индекса Морисита в зависимости от размера ячейки.

тивного формирования древостоя с преобладанием молодых экземпляров (ПП 14). Большая же часть исследованной популяции представлена промежуточными стадиями онтогенеза.

Методика исследований

Пробные площади закладывали с помощью стандартных методик [25, 26]. Для анализа горизонтальной структуры древостоя использовали метод квадратов (учетных ячеек) [27]. Принципиальными требованиями для этого метода являются: отсутствие перекрытия отдельных ячеек и постоянство их площади. Размер ячеек различался по пробным площадям и определялся условной площадью, приходящейся на одно дерево [28, 29], по выражению

$$S_i = \frac{S}{N}, \quad (1)$$

где S_i – площадь учетной ячейки, м²; S – площадь пробной площади, м²; N – количество отдельных экземпляров (деревьев), экз/га.

После определения размера элементарной площадки вычисляли ее стороны и производили разбивку пробной площади регулярной сеткой ячеек в соответствии с установленными размерами. На каждой элементарной площадке подсчитывали количество отдельно стоящих деревьев, а также отдельных групп и составляющих их экземпляров.

Для каждой учетной ячейки определяли несколько показателей, характеризующих число особей и характер их агрегированности: а) общее количество как одиночных деревьев, так

и входящих в состав отдельных групп; б) количество отдельных групп; в) количество экземпляров в каждой группе. К группе относили агрегацию особей в количестве 2 экз. и более. Диагностическим признаком группы являлось наличие кратно меньшего расстояния между отдельными экземплярами в группе, по сравнению с расстоянием между отдельно стоящими деревьями или их агрегациями, либо наличие общего основания, из которого росли два ствола и более. Среднее расстояние между особями определяли путем возведения выражения (1) в степень $\frac{1}{2}$ [30].

Для оценки типа горизонтального размещения деревьев использовали индекс дисперсии Морисита (I_δ) [31–33]: значения индекса больше единицы характерны для групповых распределений и меньше единицы – для равномерных, в случае $I_\delta=1$ распределение является случайным (рис. 2). Расчет индексов выполняли в двух вариантах. В первом варианте в ячейках подсчитывали количество деревьев независимо от того, были ли деревья одиночно стоящими или принадлежали агрегации (группе) деревьев. При втором варианте каждая отдельная агрегация деревьев (группа) выступала в качестве одного учетного экземпляра, наряду с отдельно стоящими деревьями, которые в данном случае рассматривались как группа, состоящая из одного дерева. Сравнение результатов этих вариантов расчета индексов позволяет сделать предположения о том, существуют ли иные механизмы и масштабы взаимодействия деревьев, помимо образования естественных биогрупп.

Расчет индексов дисперсии Морисита при переменных размерах ячеек и оценку зависимости I_8 от морфометрических показателей древостоя выполняли в приложении Excel пакета офисных программ Microsoft Office. Для дополнительных вычислений, например, моделирования однородного пуассоновского распределения, использовали скрипты, написанные с помощью языка программирования R [34].

РЕЗУЛЬТАТЫ

Характеристика пространственного расположения деревьев на пробных площадях
В процессе измерений фиксировали степень агрегированности деревьев путем учета отдельных групп и количества составляющих их деревьев (табл. 2). Среднее расстояние между

особями оказалось достаточно стабильным – 5.4 ± 1.2 м, и лишь в случае редины (ПП 16) значение оказалось существенно выше – 8.5 м. Все исследуемые древостои имеют сложную горизонтальную структуру, включающую как отдельно стоящие деревья, так и их группы, состоящие из различного числа особей (от 2 до 5). Степень агрегированности, определяемая как доля деревьев, составляющих группы в общем количестве особей, колеблется от 17 до 32%. В составе групп во всех случаях преобладает парная агрегация деревьев – 83%.

Размеры учетных ячеек, рассчитанные по уравнению (1), варьируют в достаточно широких пределах – от 17 до 72 м² (табл. 3); их заполняемость по отдельным пробным площадям приведена в Приложении 1, доступном в эл. версии.

Таблица 2. Характеристика агрегированности деревьев на пробных площадях

№ ПП	Среднее расстояние между особями, м	Доля стволов в группах, %	Количество отдельных групп				
			итого, шт./га	в том числе по числу входящих экземпляров, %			
				2	3	4	5
11	4.1	20	48	75	8	17	
12	4.8	17	30	73	13	7	7
13	5.6	24	36	89	11		
14	4.6	32	66	79	15	6	
15	4.2	19	52	92	8		
16	8.5	31	18	83	11		6
17	5.5	22	44	91	9		
18	5.6	20	30	80	20		
19	5.6	19	26	73	19	8	
20	5.4	17	28	93	7		
Среднее значение	5.4	22	42	83	12		
Среднеквадратическое отклонение	1.2	5.4	12.3	7.9	4.6		

Таблица 3. Распределение ячеек по числу расположенных на них деревьев

№ ПП	Размер ячейки, м ²	Доля ячеек с количеством деревьев, %					
		0	1	2	3	4	5
11	17	38	37	15	6	3	1
12	23	45	34	14	5	1	1
13	31	38	38	15	8	1	
14	21	42	32	16	6		2
15	18	39	35	20	5	1	1
16	72	44	37	13	2	4	
17	30	40	35	15	7	3	
18	31	42	34	19	3	3	
19	31	42	32	15	7	2	2
20	29	39	32	22	5	1	1
Среднее значение		41	35	16	5	2	1
Среднеквадратическое отклонение		2.3	2.2	2.9	1.9	1.2	0.9

Расчет индекса дисперсии Морисита

Проверку соответствия предположения об однородном независимом расположении объектов данным наблюдений выполняли на основе рассчитанных значений индекса I_δ (табл. 4). Результаты расчета индекса I_δ для общего количества деревьев без учета их агрегированности приведены на рис. 2. Для трех древостоев установлено групповое расположение деревьев, при котором значение $I_\delta > 1$, для пяти – случайное и для оставшихся двух характер распределения носит переходный характер – от случайного к групповому. По мере увеличения размера ячейки значение $I_\delta \rightarrow 1$.

На рис. 3А приведены результаты проверки нулевой гипотезы моделированием однородного пуассоновского процесса для отдельных

деревьев. Для ПП 14, 19, в меньшей степени для ПП 12 характерен «выход» графика изменения I_δ в зависимости от размера ячейки за пределы пуассоновского процесса или области принятия нулевой гипотезы [10], особенно при небольших размерах ячеек, что свидетельствует об агрегированном характере горизонтальной структуры. Учет агрегаций деревьев (рис. 3Б) существенно меняет картину. Значение I_δ становится меньше 1, хотя достоверно от нее не отличается. Групповое распределение сохраняется только для ПП 19. Для большинства же пробных площадей сохраняется случайный тип пространственного распределения (ПП 11, 12, 14, 19, 20), но в то же время для некоторых (ПП 13, 15, 16) отмечается переходный тип от случайного к равномерному.

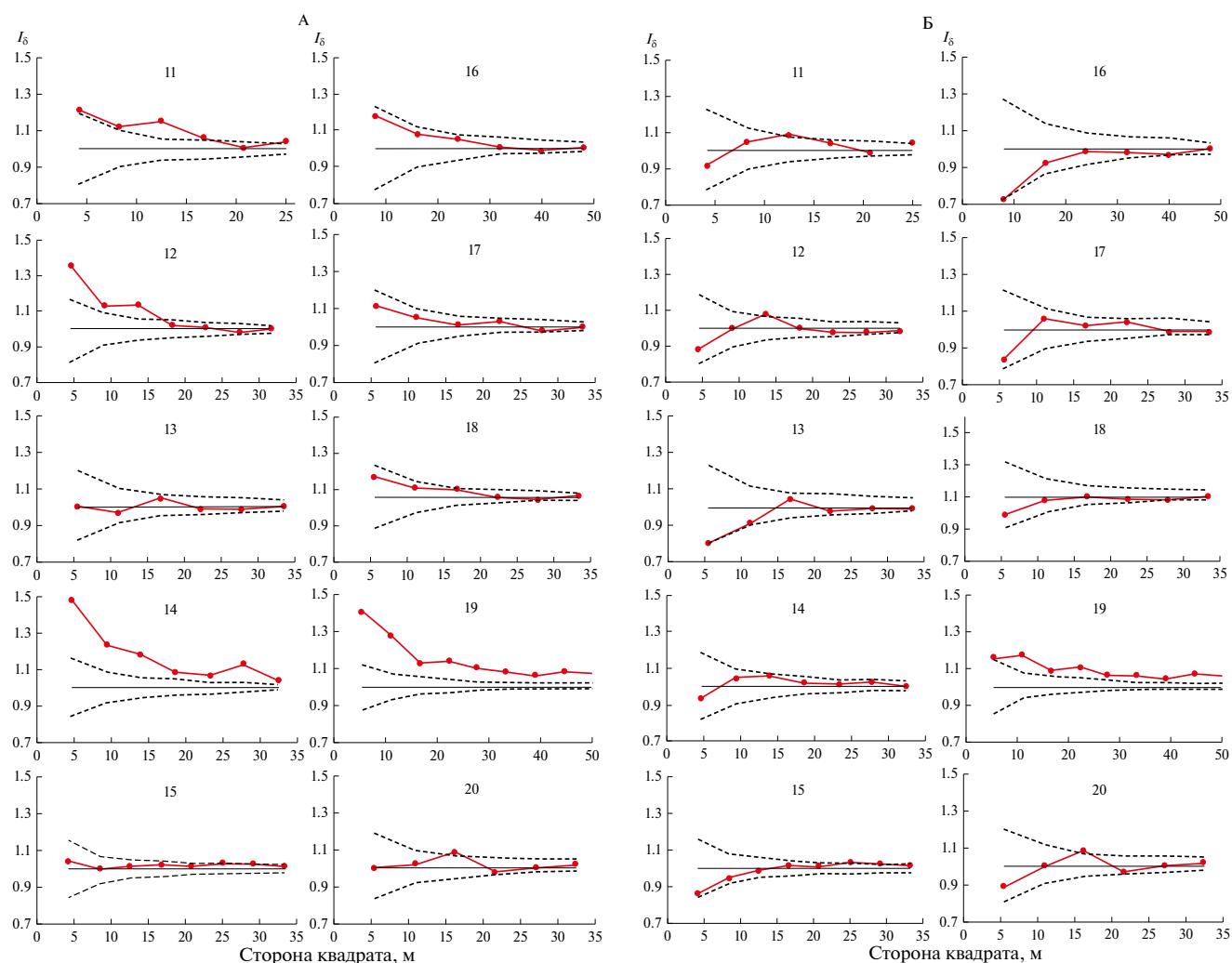


Рис. 3. Проверка гипотезы о случайном расположении деревьев моделированием однородного пуассоновского процесса: А – для отдельных деревьев, Б – для агрегаций деревьев. Цифрами указаны номера пробных площадей. Сплошная красная линия отражает изменение индекса Морисита в зависимости от размера квадрата, огибающие пунктирные линии ограничивают зону моделирования для различных уровней пуассоновского процесса.

Таблица 4. Результаты расчета индекса I_δ

№ ПП	Число ячеек, шт.	Количество экземпляров на пробной площади, шт.		Значение индекса I_δ	
		без учета агрегации	с учетом агрегации ^а	без учета агрегации	с учетом агрегации
11	144	147	127	1.21**	0.92
12	242	217	163	1.36***	0.89
13	162	159	141	1.01	0.80
14	231	233	168	1.48***	0.96
15	288	282	141	1.05	0.80
16	156	133	115	1.17	0.74*
17	162	161	139	1.13	0.84
18	162	156	143	1.14	0.89
19	324	333	292	1.41***	1.16**
20	171	170	152	1.00	0.88

Примечание. а — учтены одиночные экземпляры и отдельные группы. Уровень значимости: * — 0.05, ** — 0.01, *** — 0.001.

Анализ связи индекса дисперсии Морисита с морфометрическими характеристиками древостоев

Для выявления возможных факторов, определяющих характер горизонтальной структуры, рассчитывали соотношение I_δ с морфометрическими характеристиками: диаметром, высотой, возрастом, сомкнутостью полога, количеством экземпляров (густотой) и запасом стволовой древесины, а также долей участия отдельных групп в структуре древостоя. Анализ проводился в двух вариантах: в первом случае — для I_δ , вычисленного без учета агрегации деревьев в группы, во втором — с учетом группировки деревьев.

Без учета агрегации деревьев (рис. 4) положительная связь, при которой отмечается увеличение анализируемого показателя с ростом значения I_δ , выявлена с долей участия отдельных групп деревьев и густотой. Для среднего диаметра, высоты и возраста тренд отрицателен. В случае сомкнутости полога и объема стволовой древесины тренды менее выражены, поскольку данные характеристики тесно связаны с рассмотренными выше, тренды изменения которых имеют разнонаправленный характер.

В целом агрегированный тип горизонтальной структуры характерен для более молодых древостоев, с большим участием отдельных групп деревьев, более сомкнутых, имеющих большую густоту и меньшие значения средней высоты и диаметра. И напротив, случайный характер распределения в большей степени присущ разреженным древостоям с преобладанием старовозрастных крупных деревьев.

При включении в анализ агрегации деревьев картина принципиально не меняется, за исключением соотношения I_δ с долей отдельных групп, где тенденция изменяется на противоположную, т.е. значение I_δ возрастает по мере уменьшения доли отдельных групп в составе древостоя. Впрочем, для обоих вариантов зависимости оказались незначимыми ($p > 0.05$), а значение I_δ соответствует случайному расположению деревьев.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

А.В. Кнорре [19], характеризуя особенности древесной растительности участка Ары-Мас, выделяет достаточно много типов пространственного размещения деревьев, которые можно свести к нескольким группам: а) относительно равномерное с незначительным участием групп деревьев; б) смешанное (равномерное и неравномерное) с участием как отдельных деревьев, так и их групп, в составе которых обычно от 2 до 7 стволиков; в) групповое из 20–50 деревьев, разделенных не занятыми древесной растительностью пространствами; г) групповое (куртинное) с преобладанием групп деревьев, объединенных в куртины с количеством стволиков от 2 до 15 (40) экз. Последняя группа чаще характерна для редин, в то время как все остальные группы представлены в редколесьях.

Большинство исследователей в качестве характерной особенности древесной растительности в лесотундровом экотоне Таймыра отмечают наличие группового расположения деревьев [1, 18–20, 35 и др]. При этом количественные оценки численности отдельных биогрупп варьируют в достаточно широких пределах — от 2–4 [1, 18] до 20–50 [1, 19], а в составе отдельных биогрупп,

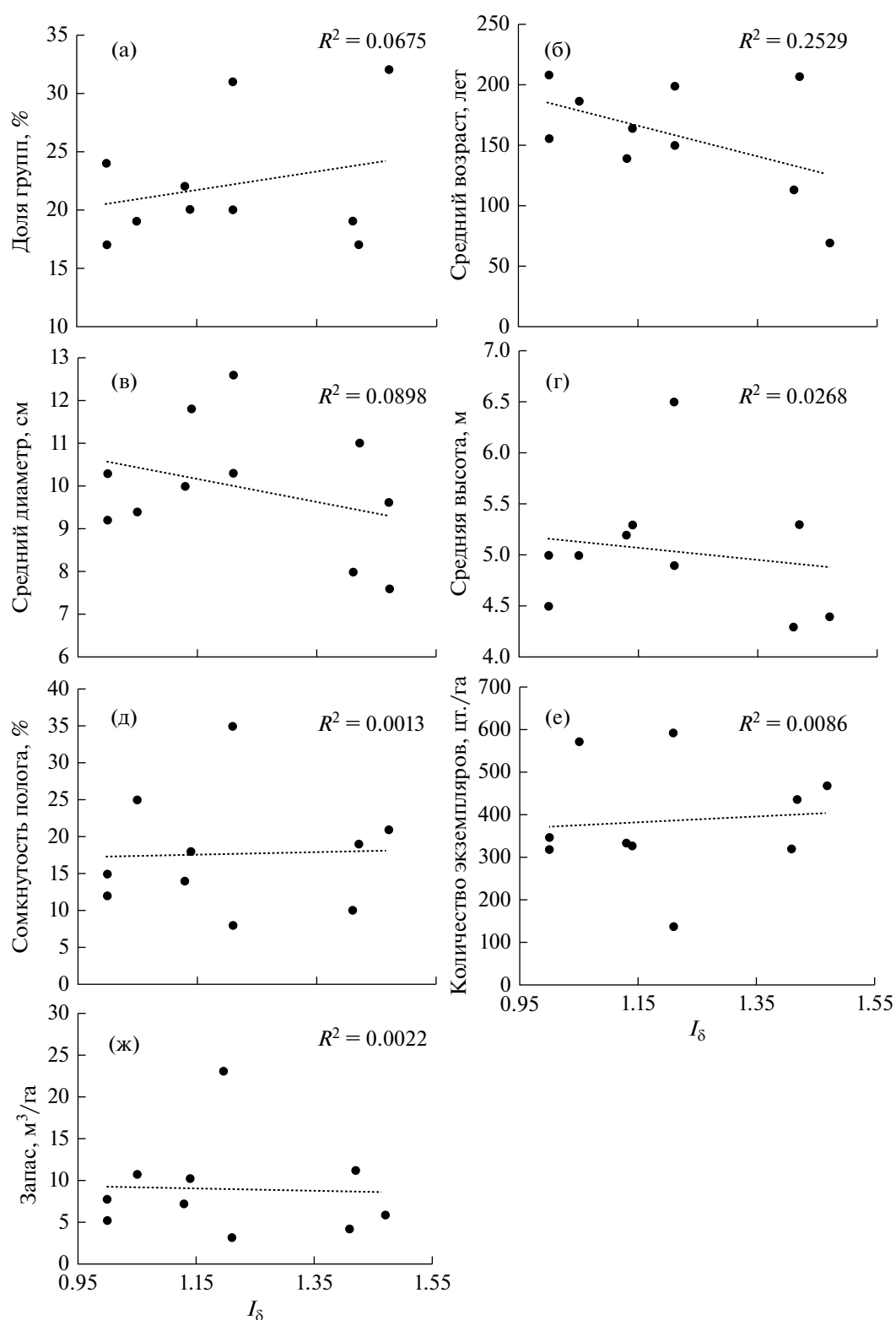


Рис. 4. Соотношение индекса дисперсии Морисита (I_δ) и морфометрических показателей: а – с количеством агрегаций в структуре древостоя, б – со средним возрастом, в – со средним диаметром, г – со средней высотой, д – с сомкнутостью полога, е – с количеством деревьев, ж – с запасом стволовой древесины. Пунктиром показана линия линейного тренда.

расположенных вне лесных участков, число отдельных стволиков может достигать 125 экз. [35]. Вместе с тем в типичных лесотундровых редколесьях преобладает одиночное расположение деревьев [19, 35]. Этот вывод подтверждают и наши исследования. На северной границе распространения типичных редколесий из лиственницы Гмелина преобладает одиночное расположение деревьев, доля экземпляров, представленных отдельными группами, редко превышает 30%, при этом преобладают агрегации, состоящие из двух, реже трех стволов.

Многие исследователи сходятся во мнении, что размещение деревьев в естественных древостоях меняется с возрастом. Причинами неравномерности горизонтальной структуры могут выступать особенности обеспечения семенами и неоднородности микроусловий среды [29] либо способ размножения, неоднородность среды, определяемая абиотическими или биотическим условиями, а также взаимодействие растений между собой и окружающей средой [36]. При этом для разновозрастных древостоев характер горизонтальной структуры меняется от группового в молодом возрасте к случайному или регулярному к возрасту спелости [29, 37–39 и др.].

В темнохвойных разновозрастных древостоях Сибири и Урала чаще отмечается агрегированное (групповое) размещение деревьев по площади с чередованием плотных биогрупп и световых окон в пологе [30, 40–44 и др.]. Аналогичный тип горизонтальной структуры отмечается в сосняках Казахского мелкосопочника, произрастающих в условиях повышенной аридности климата [45]. В то же время для абсолютно разновозрастных коренных ельников, находящихся в стадии климакса в подзоне северной и средней тайги Республики Коми, характерно случайное размещение деревьев, описываемое однородным процессом Пуассона [46, 47]. Аналогичный тип горизонтальной структуры выявлен в этом регионе и для перестойного постпирогенного сосняка, имеющего ступенчато-разновозрастный тип возрастной структуры [48].

Проведенный анализ показывает, что для исследованных нами древостоев достаточно типичным, хотя и не всегда однозначным правилом является формирование групповой структуры. Вместе с тем наличие агрегаций деревьев (биогрупп), отличающихся значительной продолжительностью своего существования, вносит определенный диссонанс в типизацию про-

странственного размещения особей, поскольку сами биогруппы, выступающие как самостоятельный элемент формирования горизонтальной структуры, могут быть размещены случайно либо регулярно, или формировать группы более высокого ранга (куртины). В связи с этим подход, используемый нами в настоящей работе, при котором на первом этапе анализируется размещение отдельных деревьев без учета их агрегации, а на втором в анализ включаются как отдельно стоящие деревья, так и их агрегации, представляется вполне рациональным, поскольку более полно отражает характер горизонтальной структуры изучаемых ценопопуляций.

Таким образом, для древостоев лиственницы Гмелина, формирующих северную границу распространения древесной растительности в восточной части полуострова Таймыр, характерна достаточно сложная мозаичная структура как на популяционном уровне, так и на уровне отдельных ценопопуляций, которая включает отдельно стоящие деревья, их группы, состоящие из различного числа особей, а также значительные по площади пространства, не занятые древесной растительностью. Исследуемым древостоям присущ комбинированный (смешанный) тип горизонтальной структуры с преобладанием случайного пространственного распределения особей. Агрегированный тип горизонтальной структуры характерен для более молодых древостоев, с большим участием отдельных групп деревьев, более сомкнутых, имеющих большую густоту и меньшие значения средней высоты и диаметра. И напротив, случайный характер распределения в большей степени присущ разреженным древостоям с преобладанием старовозрастных крупных деревьев.

Результаты проведенных исследований подтвердили тестируемую нами гипотезу о преобладании случайного характера в сложении горизонтальной структуры древесного яруса ценопопуляции лиственницы Гмелина на северном пределе ее распространения, но при этом следует учитывать, что конкретный тип пространственного распределения определяется также стадией онтогенеза, в которой находится древостой.

Работа выполнена в рамках проекта FWES-2021–0010 «Научные основы сохранения ресурсного и экологического потенциала лесов Сибири в условиях кумулятивных антропогенных и природных рисков» (Рег. НИОКТР № 1210309001.81–4).

Авторы выражают глубокую признательность администрации Объединенной дирекции «Заповедники Таймыра» и Таймырского государственного биосферного заповедника за организационную и логистическую поддержку при проведении исследований.

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Крючков В.В.* Самые северные на земном шаре лесные массивы на р. Лукунской в бассейне р. Хатанги // Ботан. журн. 1972. Т. 57. № 10. С. 1213–1220.
2. *Payette S., Fortin M.J., Gamache I.* The subarctic forest-tundra: the structure of a biome in a changing climate // Bioscience. 2001. V. 51. P. 709–718. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2001\)051\[0709:TSFTTS\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2001)051[0709:TSFTTS]2.0.CO;2)
3. *Clements F.E.* Nature and structure of the climax // Journal of Ecology. 1936. V. 24. P. 253–284.
4. *Ranson K.J., Montesano P.M., Nelson R.* Object based mapping of the circumpolar taiga–tundra ecotone with MODIS tree cover // Remote Sens. Environ. 2011. V. 115. P. 3670–3680. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2011.09.006>
5. *Montesano P.M., Sun G., Dubayah R.O., Ranson K.J.* Spaceborne potential for examining taiga–tundra ecotone form and vulnerability // Biogeosciences. 2016. V.13. P. 3847–3861. <https://doi.org/10.5194/bg-13-3847-2016>
6. *Callaghan T.V., Crawford R.M., Eronen M.* et al. The dynamics of the tundra-taiga boundary: An overview and suggested coordinated and integrated approach to research // Ambio. 2002. Special report № 12. Dynamics of the Tundra-Taiga Interface. P. 3–5.
7. *Stocker T.F., Qin G.-K., Plattner L.V.* et al. Technical Summary // Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Eds. Stocker T. F., Qin D., Plattner G.-K. et al. Cambridge. Cambridge University Press, 2014. P. 33–115. <https://doi.org/10.1017/CBO9781107415324.005>
8. *Bader J.* Climate science: The origin of regional Arctic warming // Nature. 2014. V. 509. P. 167–168. <https://doi.org/10.1038/509167a>
9. *Holtmeier F.-K., Broll G.* Sensitivity and response of northern hemisphere altitudinal and polar treelines to environmental change at landscape and local scales // Global Ecol. Biogeogr. 2005. V.14. P. 395–410. <https://doi.org/10.1111/j.1466-822X.2005.00168.x>
10. *Грабарник П.Я.* Анализ горизонтальной структуры древостоя: модельный подход // Лесоведение. 2010. № 2. С. 77–85.
11. *Dalen L., Hofgaard A.* Differential regional treeline dynamics in the Scandes Mountains // Arct. Antarct. Alpine Res. 2005. V.37. P. 284–296. [https://doi.org/10.1657/1523-0430\(2005\)037\[0284:DRTDIT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1657/1523-0430(2005)037[0284:DRTDIT]2.0.CO;2)
12. *Danby R.K., Hik D.S.* Variability, contingency and rapid change in recent subarctic alpine tree line dynamics // J. Ecol. 2007. V.95. P. 352–363. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2006.01200.x>
13. *Frost G.V., Epstein H.E., Walker D.A.* Regional and landscape-scale variability of Landsat-observed vegetation dynamics in northwest Siberian tundra // Environ. Res. Lett. 2014. V.9. P. 1264–1277. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/9/2/025004>
14. *Haugo R.D., Halpern C.B., Bakker J.D.* Landscape context and long-term tree influences shape the dynamics of forest-meadow ecotones in mountain ecosystems // Ecosphere. 2011. V. 2(8). Article 91. P. 1–24. <https://doi.org/10.1890/ES11-00110.1>
15. *Lloyd A.H., Yoshikawa K., Fastie C.L.* et al. Effects of permafrost degradation on woody vegetation at arctic treeline on the Seward Peninsula, Alaska, Permafrost Periglac // Permafrost and Periglacial Processes. 2003. V. 14(2). P. 93–101. <https://doi.org/10.1002/ppp.446>
16. *Харук В.И., Буренина Т.А., Федотова Е.Ф.* Анализ экотона «лес-тундра» по данным космосъемки // Лесоведение. 1999. № 3. С. 59–67.
17. *Абаимов А.П., Бондарев А.И., Зырянова О.А., Шитова С.А.* Леса Красноярского Заполярья. Новосибирск: Наука, 1997. 208 с.
18. *Тюлина Л.Н.* Лесная растительность Хатангского района у ее северного предела // Тр. Арктического института. 1937. Т. 63. Геоботаника. С. 83–180.
19. *Кнопере А.В.* Редколесья и редины Ары-Маса // Ары-Мас. Природные условия, флора и растительность самого северного в мире лесного массива. Л.: Наука, 1978. С. 162–183.
20. *Поспелов И.Н., Поспелова Е.Б., Чиненко С.В.* Притундровые редколесья и редины бассейна р. Лукунской (восточный Таймыр) // Современные проблемы притундровых лесов: Мат-лы. Всерос. конф. с междунар. участием. Архангельск, 2012. С. 174–180.
21. *Поспелов И.Н., Поспелова Е.Б.* О северном пределе распространения лиственницы Гмелина (*Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr.) на Восточном Таймыре // Ботан. журн. 2013. Т. 98. № 5. С. 621–629.
22. *Абаимов А.П., Бондарев А.И.* Критерии выделения категорий лесных земель в редкостойных лесах Севера // Лесоведение. 1997. № 1. С. 45–49
23. *Бондарев А.И.* Таксационный очерк самых северных в мире лесов // Лесная таксация и лесострой-

- ство / Межвуз. сб. науч. тр. Красноярск: КПИ, 1989. С. 35–39.
24. *Bondarev Alexander*. Age distribution patterns in open boreal Dahurican larch forests of Central Siberia // *Forest Ecology and Management*. 1997. V. 93. № 3. P. 205–214.
[https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(96\)03952-7](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(96)03952-7)
 25. *Сукачев В.Н., Зонн С.В.* Методологические указания к изучению типов леса. М.: Наука, 1961. 144 с.
 26. ОСТ 56–69–83. Площади пробные лесоустойчивые. Метод закладки. М.: Госкомлес СССР, 1983. 60 с.
 27. *Greig-Smith P.* The use of random and contiguous quadrats in the study of the structure of plant communities // *Ann. Bot. London, N.S.* 1952. V. 16. P. 293–316.
 28. *Плотников В.В.* О путях развития древесных растений в связи с динамикой их численности в сообществе // *Экология*. 1973. № 3. С. 44–51.
 29. *Кузьмичев В.В.* Закономерности динамики древостоев: принципы и модели. Новосибирск: Наука, 2013. 208 с.
 30. *Бузыкин А.И., Гавриков В.Л., Секретенко О.П., Хлебоброс Р.Г.* Анализ структуры разновозрастных древесных ценозов // *Анализ структуры древесных ценозов*. Новосибирск: Наука, 1985. С. 50–80.
 31. *Грейг-Смит П.* Количественная экология растений. М.: Мир, 1967. 359 с.
 32. *Morisita M.* Measuring of the dispersion of individuals and analysis of the distributional patterns // *Memoir of the Faculty of Science, Kyushu University*. 1959. Series E: Biology. V. 2. № 4. P. 215–235.
 33. *Ripley B.D.* *Spatial Statistics*. John Wiley & Sons, 1981. 252 p.
 34. R Core Team R: a language and environment for statistical computing. Vienna: R foundation for statistical computing. 2019. <http://www.r-project.org>.
 35. *Wieczorek M., Kruse S., Epp L.S.* et al. Dissimilar responses of larch stands in northern Siberia to increasing temperatures – a field and simulation based study // *Ecology*. 2017. V. 98(9). P. 2343–2355.
<https://doi.org/10.1002/ecy.1887>
 36. *Василевич В.И.* Статистические методы в геоботанике. Л.: Наука, 1969. 232 с.
 37. *Поздняков Л.К.* Мерзлотное лесоведение. Новосибирск: Наука, 1986. 192 с.
 38. *Каволонене Д.К.* Типы размещения деревьев в свете закономерностей роста древостоев // Тезисы докл. научн. конф. Каунас, 1981. С. 40–42.
 39. *Тябера А.П.* Вопросы территориального размещения деревьев в сосновых древостоях // *Лесной журнал*. 1980. № 5. С. 5–7.
 40. *Вайс А.А.* Горизонтальная структура пихтовых насаждений // *Вестник СибГТУ*. 2005. № 1. С. 24–27.
 41. *Вайс А.А.* Горизонтальная структура древостоев Средней Сибири // *Научный журнал КубГАУ*. 2009. № 45 (1). С. 1–15.
 42. *Москвина И.В., Гетманец И.А.* Популяционная организация растительного покрова в подзоне южно-таежных лесов Челябинской области // *Фундаментальные исследования*. 2014. № 12-2. С. 322–326.
 43. *Данилина Д.М., Назимова Д.И., Коновалова М.Е.* Пространственно-временная структура и динамика позднесукцессионного черневого кедровника Западного Саяна // *Лесоведение*. 2020. № 5. С. 387–398.
<https://doi.org/10.31857/S0024114820050034>
 44. *Коновалова М.Е., Данилина Д.М.* Структура ценопопуляций ключевых видов черневых кедровых лесов Западного Саяна на климаксовой стадии развития // *Экология*. 2019. № 3. С. 189–195.
<https://doi.org/10.1134/S0367059719030089>
 45. *Колтунова А.И.* О формировании горизонтальной структуры и срастании корневых систем в древостоях сосны // *Эко-потенциал*. 2013. № 3–4. С. 136–142.
 46. *Манов А.В., Кутявин И.Н.* Горизонтальная структура древостоев и подрост северо-таежных коренных ельников чернично-сфагновых в Приуралье // *Лесн. журнал. Изв. высш. учеб. заведений*. 2018. № 6. С. 78–88.
<https://doi.org/10.17238/issn0536-1036.2018.6.78>
 47. *Манов А.В.* Горизонтальная структура древостоя и подрост ельника разнотравно-черничного средней тайги Республики Коми // *Лесоведение*. 2019. № 4. С. 286–293.
<https://doi.org/10.1134/S0024114819030069>
 48. *Манов А.В., Кутявин И.Н.* Структура древостоя в старовозрастном постпирогенном сосняке бруснично-лишайниковом в бассейне реки Печоры // *Лесоведение*. 2018. № 6. С. 434–443.
<https://doi.org/10.1134/S0024114818050054>

Horizontal Pattern of Trees in the Cenopopulation of *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr. in the Forest Tundra Ecotone on the Taimyr Peninsula

A. I. Bondarev^{1, *}, O. P. Secretenko¹

¹Forest Institute, Federal Research Center Krasnoyarsk Scientific Center, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, 660036, Krasnoyarsk

*e-mail: abondarev@ksc.krasn.ru

The features of the horizontal spatial structure of multi-aged open forests of Gmelin larch (*Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr.), forming the northern limit of tree vegetation in the forest-tundra ecotone in the eastern part of the Taimyr Peninsula, are considered. It was found that all studied tree stands are characterized by a mosaic structure, in which areas occupied by woody vegetation alternate with open spaces, the area of which ranges from 37 to 50%. In all cases, the composition of the tree layer includes both single trees and their aggregations (biogroups), share of which varies from 17 to 32%. Pair aggregation of trees predominates in biogroups, amounting to 83%. The predominance of the random nature of the location of trees in the formation of the horizontal pattern has been shown, but the specific type of spatial distribution is also determined by the stage of ontogenesis in which the cenopopulation is located.

Keywords: Taimyr Peninsula, Gmelin larch, forest-tundra ecotone, horizontal pattern, cenopopulation, Morisita dispersion index, homogeneous Poisson process

УДК 574.2+504.054+553.492.1+582.29

НАКОПЛЕНИЕ И ЛОКАЛИЗАЦИЯ МЕТАЛЛОВ В СЛОЕВИЩАХ ЛИШАЙНИКОВ В УСЛОВИЯХ ПЫЛЕВОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ ПРИ ОТКРЫТОЙ РАЗРАБОТКЕ МЕСТОРОЖДЕНИЯ БОКСИТОВ

© 2024 г. И. Г. Захожий^а, *, М. А. Шелякин^а

^аИнститут биологии Коми научного центра УрО РАН, Россия, 167982, Сыктывкар,
ул. Коммунистическая, 28

*e-mail: zakhzhij@ib.komisc.ru

Поступила в редакцию 11.07.2023 г.

После доработки 18.08.2023 г.

Принята к публикации 15.09.2023 г.

Исследовали накопление и локализацию металлов в листоватых лишайниках *Lobaria pulmonaria*, *Hypogymnia physodes* и *Peltigera aphthosa*, обитающих в импактной зоне Средне-Тиманского бокситового рудника. Выявлено значительное накопление талломами Al (16–19 г/кг), Fe (16–20 г/кг) и Ti (0.3–0.7 г/кг). От 29 до 82% от общего содержания этих металлов локализовано в слабо закрепленных на поверхности слоевищ пылевых частицах. Суммарная доля интра- и экстрацеллюлярно связанных Al, Fe и Ti не превышала 11%. В остаточной фракции обнаруживалось 15–56% данных металлов. В талломах, отобранных на импактной территории, выявлено увеличение содержания Cu, Pb, Co и Ni. Показано, что локализация металлов в талломах зависит как от рассматриваемого элемента, так и от морфолого-анатомических характеристик слоевищ: у *L. pulmonaria* мелкодисперсные минеральные частицы были локализованы на поверхности талломов, в талломах *P. aphthosa*, не имеющих нижнего корового слоя, минеральные включения обнаружены по всей толще слоевищ.

Ключевые слова: лишенизированные грибы, Республика Коми, Средний Тиман, бокситы, поллютанты, металлы, аккумуляция, последовательная экстракция, электронная микроскопия

DOI: 10.31857/S0367059724010045 **EDN:** XBSGIO

Добыча и переработка полезных ископаемых практически неизбежно приводят к эмиссии поллютантов. Загрязнение окружающей среды пылевыми выбросами оказывает значительное негативное влияние на все структурные элементы биосферы. Мониторинг поступления пылевых выбросов и оценка влияния содержащихся в них минеральных и органических веществ на почвенно-растительный покров являются важной задачей, особенно для северных экосистем с низкой способностью к самоочищению и самовосстановлению.

Лишайники широко используются в системе биоиндикации окружающей среды, в том числе при мониторинге загрязнения атмосферы металлами [1]. Их талломы не имеют защитных покровов, могут в значительных количествах накапливать химические соединения из атмосферы и осадков в течение жизненного цикла [2]. К основным механизмам связывания металлов в талломах относят физическое связывание частиц на поверхности талломов и в межклеточном

пространстве слоевищ, внеклеточное и внутриклеточное накопление [3]. Большое количество работ посвящено изучению накопления тяжелых металлов в лишайниках в зоне деятельности металлургических предприятий [4–6], их локализации [3, 7], механизмам поглощения [8, 9] и детоксикации [10]. В ряде исследований [11, 12] показано, что длительное загрязнение территорий пылевыми выбросами при разработке рудных месторождений приводило к изменению численности и структуры сообществ лишайников и морфологии их талломов. Пылевые выбросы являются сложной гетерогенной смесью взвешенных в воздухе, часто нерастворимых, твердых частиц, различающихся по размеру, происхождению и химическому составу [13]. Физико-химические свойства соединений, содержащихся в атмосферных выбросах, опосредуют интенсивность поглощения и локализации металлов в лишайниках, в связи с чем необходима количественная оценка этих показателей при поступлении пылевых частиц на поверхность талломов.

Цель настоящей работы — изучение закономерностей и специфики накопления и локализации металлов в листоватых лишайниках, обитающих в импактной зоне бокситового рудника. Результаты исследования позволят охарактеризовать влияние поступления в окружающую среду пылевых выбросов бокситового рудника на изменения элементного состава лишайников, оценить вклад различных механизмов связывания металлов лишайнизированными грибами в условиях полиметаллического загрязнения при атмосферном осаждении пылевых выбросов, изучить влияние морфологических особенностей талломов на поглощение ими мелкодисперсных минеральных частиц.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объекты исследования и характеристика местобитаний лишайников. Исследования проведены на территории Средне-Тиманского бокситового рудника (СТБР), расположенного на стыке Усть-Цилемского, Княжпогостского и Удорского районов Республики Коми. Добыча бокситов на руднике проводится открытым способом более 20 лет. Прогнозное количество ежегодно поступающих в атмосферу от объектов Вежаю-Ворыквинского месторождения выбросов составляет более 5500 т: оксиды азота — 636 т, оксид углерода — 1112 т, сернистый ангидрид — 786 т, пыль неорганическая — 1059 т, сажа — 345 т [12]. Основными источниками поступления в окружающую среду загрязнителей от производственных объектов СТБР являются буровзрывные работы, выемка рудного тела, перемещение бокситовой руды и вмещающих ее горных пород, пыление шлехтовального склада и отвалов вскрышных пород, перемещение транспорта по межпромысловым и технологическим дорогам. Мониторинговые исследования на территории деятельности СТБР свидетельствуют о постепенном росте площадей, испытывающих устойчивое загрязнение. Анализ снежного покрова выявил, что в пылевых выпадениях вблизи основных технологических объектов рудника отмечается четырехкратное и более увеличение концентраций Al, Fe, Si, Mn, Ni, Co, Ti, Cu, Pb, Zn, Cd по сравнению с фоновыми значениями. В зоне влияния объектов бокситового рудника обнаружены превышающие ПДК уровни взвешенных частиц Al, Fe, Co, Ti, Cu и ряда других металлов в снеговой воде и водах временных водотоков. В почвах, приуроченных к бокситовым карьерам, наблюдается интенсивное накопление Al, Ti и Pb [14]. С вводом в эксплуатацию Верхне-Шугорского месторождения

бокситов, в рамках освоения карьеров второй очереди СТБР, можно ожидать увеличения поступления атмосферных выбросов.

В качестве модельных объектов использовали эпифитные листоватые лишайники *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm., *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl. и эпигейный листоватый лишайник *Peltigera aphthosa* (L.) Willd. Отбор проб лишайников проведен в елово-березовом с примесью осины лесу вблизи объектов производственной и транспортной инфраструктуры рудника. В качестве условно-фоновой территории (далее фоновая территория) выбран участок, удаленный от рудника на расстояние около 4 км и имеющий сходный с импактной территорией почвенный и растительный покров. Талломы *L. pulmonaria* отбирали со стволов осины, слоевища *H. physodes* — со стволов и ветвей ели. Отбор проб лишайников (не менее чем по 3–5 талломов на 15–30 деревьях) проводили со всего ствола (ветвей) в промежутке высот 1–2,5 м от земли. Сбор слоевищ *P. aphthosa* осуществляли с растительных остатков или мха на поверхности почвы. Для составления средней пробы отбирали 5–8 крупных лопастей с 20–25 талломов, расположенных на расстоянии более 5 м друг от друга. После отделения от субстрата талломы высушивали до воздушно-сухого состояния и составляли среднюю пробу, используя не менее 30 индивидуальных образцов слоевищ.

Химический анализ лишайников. Анализ содержания металлов в талломах выполняли методом атомно-эмиссионной спектроскопии с индуктивно-связанной плазмой (ФР.1.31.2006.02149) на спектрометре «Spectro Ciros CCD» (SPECTRO Analytical Instruments, Германия). Минерализацию образцов талломов осуществляли под воздействием микроволнового поля в присутствии HNO_3 (конц.) и H_2O_2 . Анализы выполнены в Эко-аналитической лаборатории Института биологии Коми НЦ УрО РАН (аттестат аккредитации РОСС RU.0001.511257 от 25.09.2015). Распределение металлов в талломах лишайников между различными фракциями оценивали с помощью процедуры последовательной экстракции [15], модернизированной нами с учетом специфики поступления и физико-химических свойств приоритетного поллютанта [16].

Для проведения процедуры последовательной экстракции использовали средние пробы талломов. Общее содержание металлов в талломах оценивали в навеске из средней пробы слоевищ до удаления пылевых отложений с их поверхности.

Для удаления слабо закрепленных на поверхности пылевых частиц оставшиеся талломы трижды промывали деионизированной водой и отбирали навеску для элементного анализа. Оставшуюся часть среднего образца трижды экстрагировали 20 мМ раствором ЭДТА- Na_2 для извлечения неспецифически связанных с клеточными стенками ионов металлов (экстрацеллюлярная фракция) и отбирали навеску для анализа. После извлечения из слоевищ экстрацеллюлярной фракции оставшиеся талломы выдерживали 12 ч. при температуре 80 °С для разрушения клеточных мембран, вновь экстрагировали раствором ЭДТА- Na_2 для выделения интрацеллюлярной фракции металлов и проводили элементный анализ слоевищ.

Пул остаточной фракции металлов оценивали по их содержанию в талломах после удаления пылевой, экстра- и интрацеллюлярной фракций, затем осуществляли расчет содержания металлов в отдельных фракциях:

$$P(\text{Me})_{\text{пыл.}} = \rho(\text{Me})_{\text{общ.}} - \rho(\text{Me})_{\text{водн.}}, \quad (1)$$

$$P(\text{Me})_{\text{экт.}} = \rho(\text{Me})_{\text{водн.}} - \rho(\text{Me})_{\text{ЭДТА}}, \quad (2)$$

$$P(\text{Me})_{\text{инт.}} = \rho(\text{Me})_{\text{ЭДТА}} - \rho(\text{Me})_{\text{темп.}}, \quad (3)$$

$$P(\text{Me})_{\text{ост.}} = \rho(\text{Me})_{\text{общ.}} - P(\text{Me})_{\text{пыл.}} - P(\text{Me})_{\text{экт.}} - P(\text{Me})_{\text{инт.}}, \quad (4)$$

где $P(\text{Me})_{\text{пыл.}}$ — содержание металла в пылевой, $P(\text{Me})_{\text{экт.}}$ — в экстрацеллюлярной, $P(\text{Me})_{\text{инт.}}$ — в интрацеллюлярной, $P(\text{Me})_{\text{ост.}}$ — в остаточной фракциях; $\rho(\text{Me})_{\text{общ.}}$ — общее содержание металла в талломе; $\rho(\text{Me})_{\text{водн.}}$ — содержание металла в талломе после промывки водой; $\rho(\text{Me})_{\text{ЭДТА}}$ — содержание металла в талломе после экстракции раствором ЭДТА- Na_2 ; $\rho(\text{Me})_{\text{темп.}}$ — содержание металла в талломе после экспозиции при 80 °С и последующей экстракции раствором ЭДТА- Na_2 . Если результаты анализов не позволяли идентифицировать распределение того или иного металла между интра- и экстрацеллюлярной фракциями (табл. 1), рассчитывали суммарное содержание элемента в составе двух этих фракций (здесь они трактуются как общее содержание металлов, локализованных внутриклеточно и связанных на клеточных стенках симбионтов).

Электронная микроскопия и энергодисперсионный анализ. Для анализа локализации металлов в лишайниках методом сканирующей электронной микроскопии слоевища отмывали деионизированной водой, замораживали в жидком азоте и подвергали лиофилизации. Поперечные срезы талломов иммобилизовали полиэфирной смолой. Полученные препараты подвергали вакуумной полимеризации. Полированную поверхность препаратов покрывали токопроводящим углеродным покрытием толщиной около 25 нм. Электронная микроскопия образцов была проведена на сканирующем электронном микроскопе «TESCAN Vega 3 LMN» (Tescan, s.r.o., Чехия). Анализ химического состава минеральных частиц и построение карт распределения химических элементов в препаратах лишайников осуществляли с использованием энергодисперсионного спектрометра «X-MAX» (Oxford Instruments plc, Великобритания). Сканирующую электронную микроскопию и рентгеновский микроанализ образцов лишайников проводили в ЦКП «Геонаука» Института геологии Коми НЦ УрО РАН.

Статистическая обработка данных. Для оценки изменений распределения относительной доли металлов между различными фракциями в талломах лишайников на фоновых и загрязненных территориях использовали анализ главных компонент с помощью программного обеспечения Statistica 10 («StatSoft Inc.», США).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Содержание металлов в талломах лишайников.

Согласно полученным данным (см. табл. 1), талломы *L. pulmonaria* и *P. aphthosa* на условно-фоновой территории практически не отличались по содержанию большинства рассматриваемых элементов. Общее содержание металлов в талломах *P. aphthosa* находилось вблизи оцененных нами ранее значений для слоевищ этого вида, отобранных на удалении от производственных объектов рудника [16]. Концентрации Fe, Al, Mn, Ti, Zn и Pb в талломах *H. physodes* на фоновой территории в 2 раза и более превосходили данные показатели, характерные для *L. pulmonaria* и *P. aphthosa*. Обнаруженные нами для *H. physodes* значения оказались несколько выше фоновых показателей, приводимых для этого вида в ходе проведения многолетних мониторинговых исследований на территории воздействия СТБР [12].

Абсолютные величины общего содержания Al и Fe в слоевищах на импактной территории в 18–51 раз, Ti — в 6–40 раз превосходили эти показатели для фоновой территории (см. табл. 1). Также отмечена аккумуляция талломами Ni, Co, Cu и Pb

Таблица 1. Содержание металлов в талломах лишайников, отобранных на фоновом участке (Фон) и импактной территории (Загрязнение) Средне-Тиманского бокситового рудника, мг/кг

Фракция	Вариант	Al	Fe	Mn	Ti	Cu	Zn	Pb	Co	Ni
<i>Hypogymnia physodes</i>										
Интрацеллюлярная	Фон	70 (9)	160 (18)	13 (2)	11 (21)	1.6 (26)	39 (33)	<0.1	0.17 (27)	0.4 (18)
	Загрязнение	500 (3)	400 (3)	8 (2)	9 (3)	1.4 (9)	34 (43)	0.9 (8)	0.13 (3)	0.5 (4)
Экстрацеллюлярная	Фон	110 (14)	170 (19)	611 (89)	12 (23)	2.0 (33)	62 (52)	3.0 (50)	0.28 (44)	0.9 (45)
	Загрязнение	1000 (6)	1300 (8)	386 (71)	5 (1)	4.2 (26)	32 (40)	1.8 (15)	0.86 (22)	2.5 (21)
Остаточная	Фон	390 (51)	420 (47)	46 (7)	13 (25)	2.5 (41)	19 (16)	2.4 (40)	0.18 (29)	0.7 (37)
	Загрязнение	4100 (26)	3600 (23)	66 (12)	59 (17)	2.8 (18)	10 (12)	4.4 (37)	0.61 (15)	2.3 (19)
Пылевая	Фон	190 (25)	140 (16)	20 (3)	17 (32)	< 0.1	< 0.1	0.6 (10)	< 0.01	< 0.1
	Загрязнение	10400 (65)	10700 (67)	80 (15)	267 (79)	7.6 (48)	4.0 (5)	4.9 (41)	2.40 (60)	6.7 (56)
Общее содержание	Фон	760	890	690	53	6.1	120	6.0	0.63	2.0
	Загрязнение	16000	16000	540	340	16	80	12.0	4.00	12.0
<i>Lobaria pulmonaria</i>										
Интрацеллюлярная	Фон	30 (7)	40 (10)	9 (2)	6 (32)	1.0 (21)	29 (47)	0.1 (5)	0.06 (14)	0.1 (9)
	Загрязнение	800*	500*	7 (2)	35 (5)	2.8 (9)	45 (69)	0.2 (2)	0.20 (4)	0.1 (1)
Экстрацеллюлярная	Фон	70 (16)	80 (21)	198 (52)	4 (22)	1.2 (26)	9 (15)	0.4 (33)	0.08 (19)	0.3 (21)
	Загрязнение	800*	500*	96 (30)	40 (6)	3.6 (12)	6 (9)	0.9 (10)	1.00 (18)	2.0 (13)
Остаточная	Фон	190 (43)	170 (44)	4 (1)	6 (35)	2.5 (53)	13 (21)	0.5 (38)	0.05 (12)	0.6 (53)
	Загрязнение	2900 (15)	3300 (17)	27 (8)	55 (8)	7.0 (23)	10 (15)	1.7 (18)	0.80 (14)	3.3 (21)
Пылевая	Фон	150 (34)	100 (26)	170 (45)	2 (11)	< 0.1	11 (18)	0.3 (25)	0.24 (56)	0.2 (17)
	Загрязнение	15300 (81)	16200 (81)	190 (59)	590 (82)	17.6 (57)	4 (6)	6.4 (70)	3.60 (64)	10.6 (66)
Общее содержание	Фон	440	390	380	18	4.7	62	1.2	0.43	1.2
	Загрязнение	19000	20000	320	720	31	65	9.2	5.60	16.0
<i>Peltigera aphthosa</i>										
Интрацеллюлярная	Фон	20 (5)	20 (4)	30 (13)	1 (3)	2.6 (50)	23.5 (43)	0.2 (11)	0.04 (12)	0.5 (30)
	Загрязнение	1400*	1500*	26 (5)	30 (6)	8.0 (36)	18.1 (24)	1.0 (11)	0.90 (23)	2.2 (16)
Экстрацеллюлярная	Фон	20 (5)	50 (11)	122 (53)	1 (3)	0.1 (2)	25.0 (45)	1.1 (61)	0.15 (44)	0.2 (13)
	Загрязнение	1400*	1500*	210 (43)	50 (10)	4.0 (18)	25.0 (33)	1.1 (12)	0.60 (15)	< 0.1
Остаточная	Фон	320 (78)	350 (74)	8 (3)	24 (77)	1.7 (33)	2.5 (5)	0.3 (17)	0.15 (44)	0.8 (51)
	Загрязнение	8500 (53)	8500 (53)	84 (17)	290 (56)	8.0 (36)	9.9 (13)	5.0 (54)	1.20 (30)	6.8 (49)
Пылевая	Фон	50 (12)	50 (11)	70 (30)	5 (16)	0.8 (15)	4.0 (7)	0.2 (11)	< 0.01	0.1 (6)
	Загрязнение	6100 (38)	6000 (38)	170 (35)	150 (29)	2.0 (9)	22.0 (29)	2.1 (23)	1.30 (33)	5.0 (36)
Общее содержание	Фон	410	470	230	31	5.2	55	1.8	0.34	1.6
	Загрязнение	16000	16000	490	520	22	75	9.2	4.00	14.0

Примечание. В скобках приведена доля (%) каждой из фракций от общего содержания металла; символом * обозначено суммарное содержание металла в составе интра- и экстрацеллюлярной фракций.

в количествах, от 2 до 13 раз превышающих фоновые значения. Содержание Zn и Mn в слоевищах лишайников в рассматриваемых местообитаниях отличалось существенно меньше (см. табл. 1).

Локализация металлов в талломах лишайников. Результаты оценки локализации металлов в лишайниках, обитающих в условиях хронического загрязнения, показали многократное увеличение абсолютных значений содержания Al и Fe во всех фракциях по сравнению с величинами для

фоновой территории. Суммарное содержание Al в составе интра- и экстрацеллюлярной фракций увеличилось в 8–20 раз, Fe – в 4–20 раз. Содержание Ti в этих фракциях увеличивалось более чем в 7 раз для *L. pulmonaria* и *P. aphthosa*, в то время как у *H. physodes* снизилось наполовину. Для всех видов отмечен рост содержания в остаточной фракции Al – в 11–27 раз, Fe – в 9–24 и Ti – в 5–12. Накопление этих металлов на поверхности лишайников в пылевой фракции на загрязненных участках возрастало на 1–2 порядка.

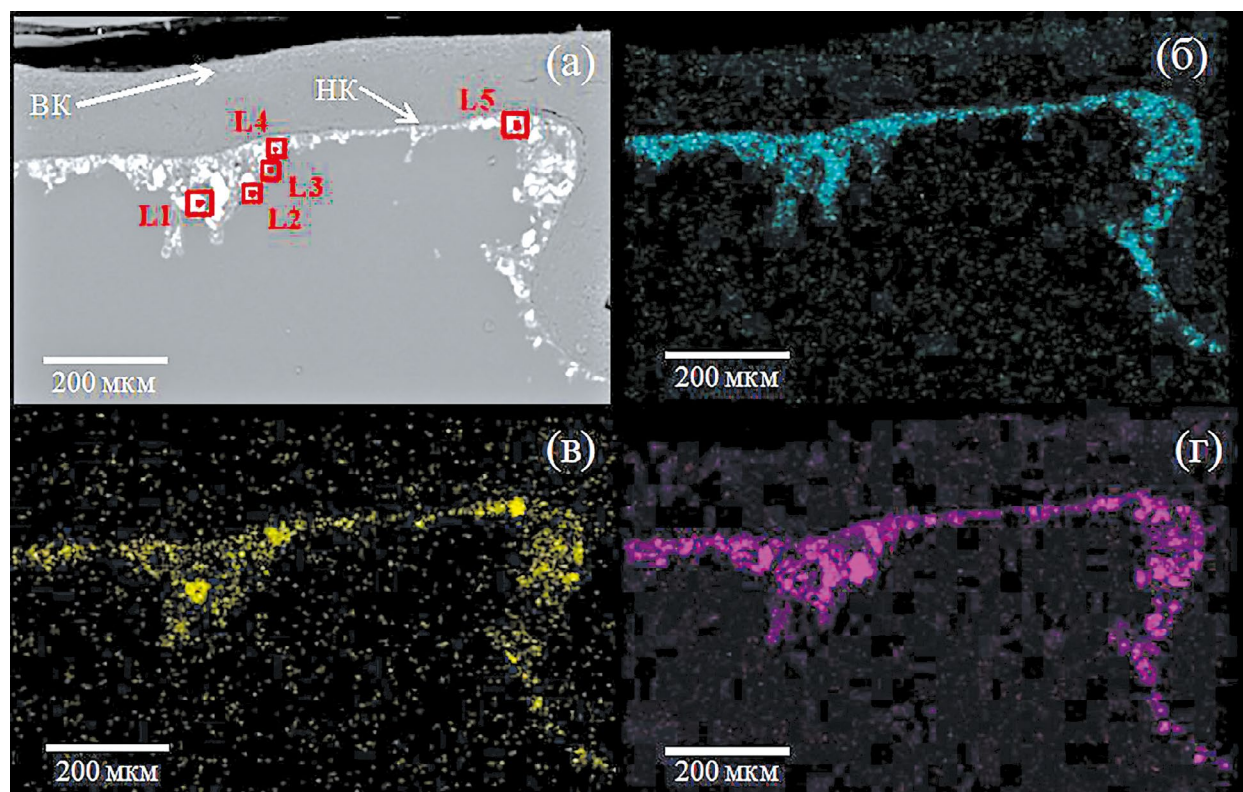


Рис. 1. Изображение поперечного среза таллома *Lobaria pulmonaria*, полученное в режиме детектирования обратно рассеянных электронов (а) и карты распределения элементов: б – Al, в – Fe, г – Si. Областям с яркой окраской соответствует максимальное содержание элемента; ВК – верхний коровый слой, НК – нижний коровый слой; элементный состав минеральных частиц (L1–L5) приведен в табл. 2.

Содержание Co и Ni в пылевой фракции превышало фоновые значения более чем в 15 раз, в экстрагируемых раствором ЭДТА- Na_2 фракциях (суммарно) – в 2–8 раз. Накопление Zn в интрацеллюлярной фракции талломов *H. physodes* и *P. aphthosa* на загрязненной территории было ниже, а в пылевой фракции выше, чем на фоновом участке. Для слоевищ *L. pulmonaria* отмечена обратная закономерность.

Содержание Cu в экстрацеллюлярной фракции талломов *L. pulmonaria* и *H. physodes* в условиях загрязнения увеличивалось в 2–3 раза, а у *P. aphthosa* более чем на порядок. Основной вклад в изменение общего содержания Cu в талломах эпифитных видов *L. pulmonaria* и *H. physodes* вносила пылевая фракция, в составе которой обнаруживали около половины общего накопления меди. У эпигейного вида *P. aphthosa* основная часть Cu была сосредоточена в интрацеллюлярной и остаточной фракциях.

Внутриклеточное содержание Mn в талломах на импактной территории незначительно отличалось от фоновых значений. В условиях пылевого

загрязнения для *P. aphthosa* отмечено двукратное увеличение экстрацеллюлярно связанного Mn, при этом в талломах *L. pulmonaria* и *H. physodes* отмечали практически двукратное снижение. Содержание Mn в остаточной фракции возрастало у всех исследованных видов.

Распределение минеральных частиц в талломах лишайников. Согласно данным сканирующей электронной микроскопии, оставшиеся после удаления пылевой фракции мелкодисперсные частицы имели контрастное распределение в талломах разных видов лишайников. У *L. pulmonaria* нерастворимые в воде минеральные частицы были расположены на поверхности талломов. При этом большую их часть обнаруживали на нижнем коровом слое, и она была ассоциирована с ризинами (рис. 1а). В талломах *P. aphthosa* (рис. 2а) большая часть оставшихся после удаления поверхностного пылевого загрязнения микрочастиц была локализована в медулярном слое, образованном рыхло расположенными гифами микобионта. Непосредственно под верхним параплектенхимным коровым слоем количество минеральных включений было минимально.

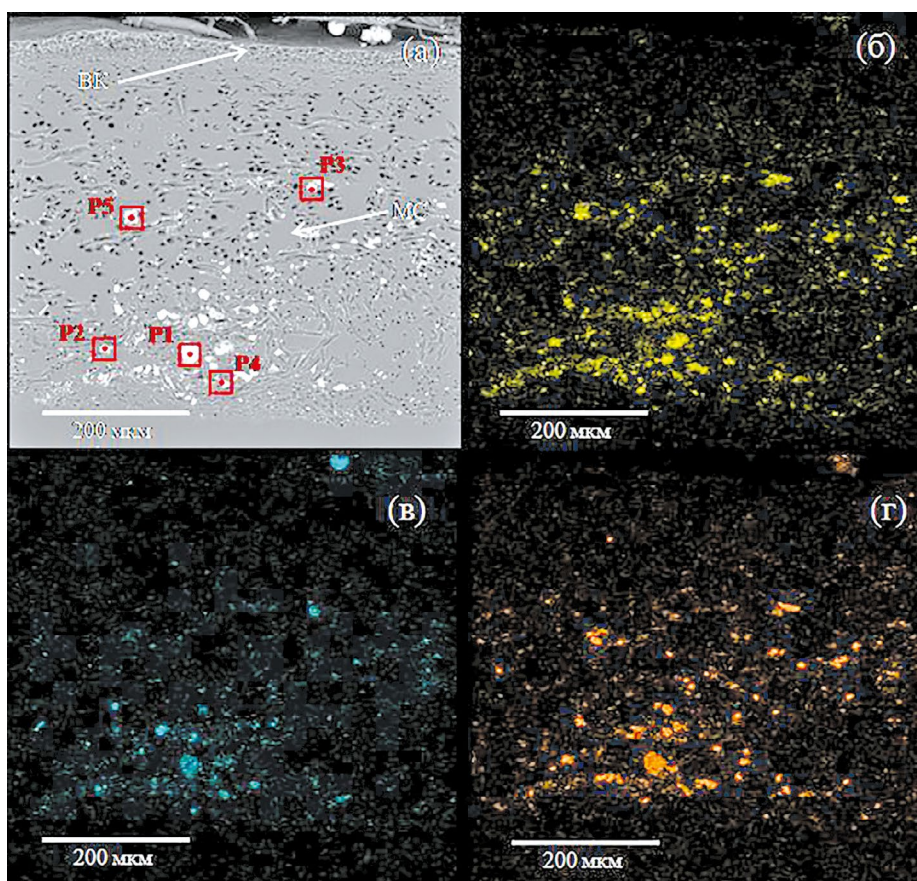


Рис. 2. Изображение поперечного среза таллома *Peltigera aphthosa*, полученное в режиме детектирования обратно рассеянных электронов (а) и карты распределения элементов: б – Al, в – Fe, г – Si. Областям с яркой окраской соответствует максимальное содержание элемента; BK – верхний коровый слой, MC – медулярный слой; элементный состав минеральных частиц (P1–P5) приведен в табл. 2.

Анализ EDX-спектров, обнаруженных в талломах частиц (табл. 2), показал, что в их составе преобладают соединения Al, Fe,

Si. Помимо этого, для некоторых частиц характерна сравнительно высокая массовая доля Ca, Mg и Ti.

Таблица 2. Массовая доля элементов в пылевых частицах, %

№ частицы	Na ₂ O	MgO	Al ₂ O ₃	SiO ₂	P ₂ O ₅	K ₂ O	CaO	TiO ₂	MnO ₂	Fe ₂ O ₃
<i>Lobaria pulmonaria</i>										
L1	-	-	1.7	3.2	-	-	-	-	-	66.4
L2	3.9	-	29.0	51.7	-	0.2	12.3	-	-	0.9
L3	1.2	2.5	16.2	56.5	-	9.2	0.7	0.8	-	5.6
L4	-	-	80.9	1.3	-	-	-	-	-	2.1
L5	-	-	2.3	1.0	-	-	0.2	25.8	1.5	58.7
<i>Peltigera aphthosa</i>										
P1	5.5	-	27.8	57.5	-	0.3	10.0	-	-	0.7
P2	-	1.2	26.9	22.1	0.4	-	0.2	-	-	35.7
P3	3.2	-	30.7	50.3	-	-	14.4	-	-	0.7
P4	-	-	3.4	0.7	0.3	-	0.2	1.8	0.8	71.8
P5	-	15.8	2.4	52.0	-	-	18.2	0.9	-	10.6

Примечание. * – номера частиц соответствуют приведенным на рис. 1 и 2 обозначениям; прочерк означает, что содержание элемента было ниже предела обнаружения.

Карты распределения элементов, полученные на основании анализа спектров характеристического рентгеновского излучения, показали, что в талломах *L. pulmonaria* наиболее высокие концентрации Al, Fe и Si обнаружены на наружной части нижнего корового слоя и в области ризин (см. рис. 16–г). В талломах *P. aphthosa* распределение концентраций Al, Fe и Si также имело выраженный дискретный характер (см. рис. 2 б–г). Области с высокой концентрацией металлов и кремния соответствовали положению обнаруженных на поперечных срезах талломов минеральных включений, имеющих форму рыхлых агрегатов, зерен или чешуек, локализованных в сердцевинном слое.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Накопление поллютантов лишайниками зависит от их физико-химических свойств и интенсивности эмиссии, удаленности местообитаний от источника выбросов, погодных условий, сезона отбора образцов, положения талломов в пространстве [1, 17]. Абсолютные величины общего содержания металлов в талломах *L. pulmonaria* и *P. aphthosa* на условно-фоновой территории (см. табл. 1) находились в верхней части диапазона региональных значений, а для слоевищ *H. physodes* несколько превышали показатели, приводимые в литературе для лишайников на территориях, не испытывающих значительного влияния источников техногенного загрязнения [18, 19]. Рост накопления металлов в талломах *H. physodes* может указывать на расширение площади импактной территории рудника и изменения поступления к лишайникам, отобраным на периферии условно-фоновой участка, пылевых выбросов при разработке новых карьеров или прокладке межпромысловых и технологических дорог.

Химический состав талломов, отобранных вблизи рудника, в значительной степени отражал элементный профиль образующихся при добыче высокожелезистых бокситов пылевых выбросов. Существенная аккумуляция талломами Al, Fe и Ti вполне закономерна, так как химические соединения этих металлов составляют основную часть добываемой рудной массы и вмещающих пород [20]. Накопление Ni, Co и Pb также можно считать следствием седиментации на талломах взвешенных частиц (содержание этих металлов в бокситах и сопутствующих им породах измеряется десятками и сотнями г/т).

Полученные нами данные указывают на значительную способность листоватых лишайников

аккумулировать поступающие мелкодисперсные частицы и содержащиеся в них металлы независимо от приуроченности к субстрату. В импактной зоне СТБР содержание металлов в эпифитных видах *L. pulmonaria* и *H. physodes* было сопоставимо с накоплением поллютантов эпигейным лишайником *P. aphthosa*. Ранее было показано [21, 22], что столь высокие значения накопления Fe и Al характерны для лишайников при сухом осаждении на их поверхности пылевых частиц. Сопоставимые с полученными нами значения содержания Fe (32–90 г/кг) обнаруживали на загрязненных предприятиями сталелитейной промышленности территориях в талломах *Peltigera rufescens* [21]. Содержание Fe и Al в *Circinaria aspera*, обитающего в аридных условиях и поглощающего металлы, поступающие на поверхность слоевищ при сухом осаждении частиц, может достигать нескольких процентов от сухой массы талломов [22].

Одним из показателей, используемых для оценки загрязнения среды под воздействием металлургических предприятий, считается отношение абсолютных значений содержания железа и титана в талломах лишайников [23]. В норме соотношение Fe/Ti для лишайников определяется региональными кларками этих элементов и составляет 6–9 отн. ед., отклонение Fe/Ti в большую сторону указывает на поступление железа от источников загрязнения. У обитающих в условиях хронического загрязнения выбросами СТБР листоватых лишайников отношение Fe/Ti составляло 27–47 отн. ед., тогда как для талломов с фоновой территории эта величина равнялась 15–21 отн. ед. Более селективным индикатором поступления в атмосферу выбросов от объектов бокситового рудника можно рассматривать соотношение содержания в слоевищах лишайников Al и Mn. Для талломов с фоновых участков величина Al/Mn составляла 1–2 отн. ед., в то время как для загрязненной территории это значение находилось в диапазоне от 30 до 60 отн. ед. Показатель Al/Mn может быть полезен для разграничения поступления алюминия в талломы лишайников в результате естественного биогеохимического цикла от притока Al с атмосферными выбросами при добыче бокситов.

Входящие в состав бокситов минералы представлены преимущественно гидратами оксида алюминия, оксидами железа, титана и кремния, гидроксидами и силикатами железа [20]. Данные соединения характеризуются низкой гео-

химической подвижностью и, попадая на слоевища лишайников, концентрируются в виде слаборастворимых мелкодисперсных частиц (см. рис. 1, 2). Относительно инертные химические соединения металлов, попадая на талломы, могут подвергаться химической модификации под воздействием внешних (низкие значения pH атмосферных осадков и подкрановых вод) или внутренних (лишайниковые и карбоновые кислоты) факторов [10]. Значительное увеличение содержания Al и Fe в составе интра- и экстрацеллюлярной фракций в талломах на импактной территории СТБР (см. табл. 1) указывает на возможность частичного перехода локализованных в пылевой и остаточной фракциях алюминия и железа в водорастворимые формы и последующее связывание с ионообменными группами и специфическими белками клеточных стенок и внутриклеточному поглощению.

Учитывая, что интрацеллюлярное поглощение металлов тесно связано с метаболизмом талломов [3, 8], изменение ионного гомеостаза может быть причиной токсического действия пылевых частиц. Как было показано ранее, талломы *H. physodes*, отобранные вблизи производственных объектов СТБР, характеризовались наличием некрозов центральных участков и лопастей, изменениями анатомии верхнего корового слоя [12], высоким уровнем окислительного стресса [16].

Обнаруженные нами изменения общего содержания Cu, Zn, Pb, Co, Ni и накопление этих металлов в экстра- и интрацеллюлярной фракциях в талломах зависели как от рассматриваемого элемента, так и от видовой принадлежности лишайников. Вполне вероятно, что причины различного фракционирования этих металлов связаны с взаимодействием ряда факторов (химический состав и pH субстрата и влаги, поступающей с осадками и подкрановыми водами к талломам, различия в динамике гидратации и дегидратации слоевищ, химическая структура синтезируемых лишайниковых кислот, сродство центров связывания на поверхности клеточных стенок микобионтов к различным катионам металлов), влияющих на кинетику и термодинамику ионного обмена, рассмотрение которых требует дополнительных исследований. Следует отметить, что содержание Cu, Pb, Co, Ni в экстрацеллюлярной фракции в условиях пылевого загрязнения оставалось на относительно низком уровне (см. табл. 1).

Расчет главных компонент (рис. 3) показал, что у лишайников с фоновой территории большин-

ство исследуемых металлов по их относительной доле от общего содержания было сгруппировано в ЭДТА-Na₂-экстрагируемой (суммарное содержание различных форм элемента в интра- и экстрацеллюлярной фракциях) и остаточной фракциях. В талломах *L. pulmonaria* и *H. physodes* с импактной территории основная часть рассматриваемых металлов группировалась в пылевой фракции, и только Mn и Zn характеризовались преимущественно интра- и экстрацеллюлярным поглощением. У талломов *P. aphthosa* на загрязненной территории исследуемые элементы (за исключением Fe и Al) были сгруппированы в ЭДТА-Na₂-экстрагируемой и остаточной фракциях. Можно полагать, что распределение металлов в талломах между различными фракциями в условиях загрязнения имеет видоспецифичный характер.

Предположение об отличительных особенностях распределения металлов у разных видов лишайников подтверждают данные электронной микроскопии. В талломах *L. pulmonaria* наиболее высокие концентрации Al, Fe и Si обнаружены на нижнем коровом слое и в области ризин. При этом не наблюдалось равномерного распределения элементов в клетках нижней поверхности слоевищ и отходящих от нее пучков гиф, как того следовало бы ожидать в случае связывания элементов во внутриклеточной и экстрацеллюлярной фракциях. В талломах *P. aphthosa* распределение Al, Fe и Si также имело выраженный дискретный характер. Области с высокой концентрацией металлов и кремния соответствовали положению минеральных включений, локализованных в сердцевинном слое. В работе [9] наглядно продемонстрировано, что обработка талломов *H. physodes* раствором Pb(NO₃)₂ приводит к значительному росту концентрации свинца в верхнем и нижнем коровых слоях. Сходная картина латерального распределения концентрации Co, преимущественно локализованного в нижнем коровом слое, отмечена при обработке талломов *Permotrema tinctorum* раствором CoCl₂ [24], что указывает на вовлечение механизмов сорбции на поверхности клеток или внутриклеточного поглощения ионов этого металла из растворов солей. При этом спецификой аккумуляции при внесении водорастворимых соединений Pb и Co являлось отсутствие резких изменений концентрации металлов в коровых слоях. В случае же сухого осаждения минеральных частиц на поверхности талломов отмечается резкий градиент содержания металлов в наружных и более глубоких слоях верхней коры слоевищ *Circinaria*

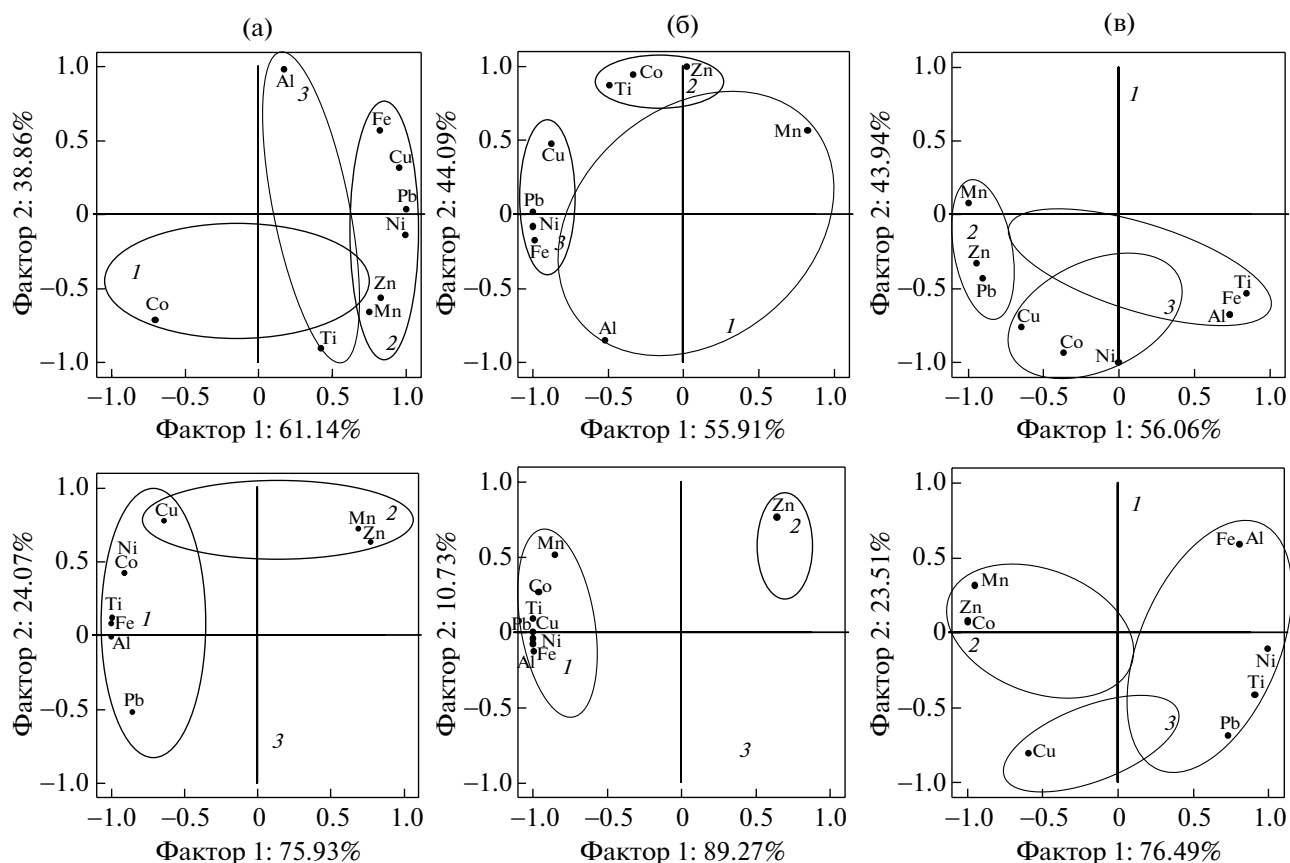


Рис. 3. Анализ главных компонент распределения относительной доли металлов в разных фракциях из талломов лишайников *Hypogymnia physodes* (а), *Lobaria pulmonaria* (б) и *Peltigera aphthosa* (в): сверху представлены результаты для талломов из условно-фоновой территории, снизу – для отобранных в импактной зоне. Сплошной линией объединены металлы, вносящие основную нагрузку в Фактор 1 (горизонтальная ось) и/или Фактор 2 (вертикальная ось); 1, 2 и 3 – пылевая, ЭДТА- Na_2 -экстрагируемая и остаточная фракции металлов соответственно.

aspera [22], т.е. сходная с обнаруженной нами по результатам электронно-микроскопических исследований закономерность распределения концентраций Al, Fe и Si.

Важно отметить, что в слоевищах *P. aphthosa*, лишённых нижнего корового слоя, минеральные включения локализованы медуллярно и отмечаются практически по всей толще таллома (см. рис. 2), а содержание Al и Fe в остаточной фракции достигало 8500 мг/кг (см. табл. 1). В слоевищах *L. pulmonaria* и *H. physodes* с развитыми нижним и верхним коровыми слоями, препятствующими проникновению частиц в медуллярную часть талломов, содержание Al и Fe в составе остаточной фракции было в 2–3 раза меньше. Противоположная тенденция отмечалась при сравнении содержания этих металлов в пылевой фракции. При сопоставимых значениях общего накопления Al и Fe слоевища *H. physodes* и *L. pulmonaria* в 1.7–2.5 раза пре-

восходили талломы *P. aphthosa* по содержанию металлов в составе мелкодисперсных частиц на поверхности талломов. Следовательно, распределение минеральных частиц у рассматриваемых видов лишайников в существенной степени зависело от морфологических особенностей слоевищ и определялось наличием нижнего корового слоя. Полученные данные хорошо согласуются с представлениями о влиянии характеристик поверхности талломов лишайников на эффективность захвата и удержания минеральных частиц [1, 25, 26].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенное исследование позволило выявить особенности накопления металлов в слоевищах листоватых лишайников, обитающих в условиях хронического загрязнения выбросами бокситового рудника. Максимальные уровни аккумуляции выявлены для Al и Fe, отмечен рост относитель-

но фоновых значений общего содержания Ti, Cu, Pb, Co и Ni. Показана возможность применения показателя Al/Mn (соотношение абсолютных значений массовых долей Al и Mn) для оценки поступления к лишайникам алюминия в результате эмиссии в окружающую среду пылевых выбросов при добыче бокситов. Накапливаемые лишайниками металлы существенно отличались по их распределению между интра- и экстрацеллюлярной, остаточной и пылевой фракциями. В условиях полиметаллического загрязнения от объектов СТБР изученные виды аккумулировали избыток металлов преимущественно в составе слабо закрепленных на поверхности талломов пылевых частиц, а также связанных с ризинами или инкорпорированных в медулярный слой минеральных включений. Локализация минеральных частиц в существенной степени зависела от строения слоевищ. Присутствие у талломов параплектенхимных верхнего и нижнего коровых слоев препятствовало проникновению мелкодисперсных металлосодержащих частиц в медулярный слой, в то время как для слоевищ без нижнего корового слоя минеральные включения обнаружены по всей толще слоевищ.

Следует отметить, что часть поступающих к лишайникам с пылевыми выбросами металлов проникала через плазматические мембраны симбионтов и накапливалась в интрацеллюлярной фракции, что может приводить к негативным последствиям для фото- и микобионта. Мы не исключаем физического влияния осажденных минеральных частиц на функциональное состояние лишайников. Значительное накопление пылевых частиц может существенно изменять интенсивность и спектральный состав поступающего к фотобионту светового потока, оказывать влияние на влагоудерживающую способность слоевищ, нуклеацию льда в межклеточных пространствах талломов. Оценка влияния атмосферных выбросов при добыче бокситов на функциональное состояние отдельных компонентов лишайникового симбиоза требует проведения дальнейших исследований.

Исследование выполнено в рамках НИОКТР «Фотосинтез, дыхание и биоэнергетика растений и фототрофных организмов (физиолого-биохимические, молекулярно-генетические и экологические аспекты)» (№ 122040600021-4).

Авторы выражают благодарность сотрудникам Института геологии Коми НЦ УрО РАН

А. Е. Шмырову, А. С. Шуйскому и Е. М. Тропникову за подготовку препаратов, выполнение электронной микроскопии и рентгеновского микроанализа образцов лишайников.

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов. Настоящая статья не содержит описания каких-либо экспериментов с участием людей и животных в качестве объектов исследования.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Garty J. Biomonitoring atmospheric heavy metals with lichens: Theory and application // Crit. Rev. Plant. Sci. 2001. V. 20. № 4. P. 309–371.
<https://doi.org/10.1080/20013591099254>
2. Bačkor M., Loppi S. Interactions of lichens with heavy metals // Biol. Plant. 2009. V. 53. № 2. P. 214–222.
<https://doi.org/10.1007/s10535-009-0042-y>
3. Rola K. Insight into the pattern of heavy-metal accumulation in lichen thalli // J. Trace Elem. Med. Biol. 2020. V. 61. P. 126512.
<https://doi.org/10.1016/j.jtemb.2020.126512>
4. Bačkor M., Kováčik J., Dzubaj A., Bačkorová M. Physiological comparison of copper toxicity in the lichens *Peltigera rufescens* (Weis) Humb. and *Cladonia arbuscula* subsp. mitis (Sandst.) Ruoss // Plant Growth Regul. 2009. V. 58. № 3. P. 279–286.
<https://doi.org/10.1007/s10725-009-9376-x>
5. Bačkor M., Kováčik J., Piovár J. et al. Physiological aspects of cadmium and nickel toxicity in the lichens *Peltigera rufescens* and *Cladonia arbuscula* Subsp. mitis // Water Air Soil Pollut. 2010. V. 207. № 1–4. P. 253–262.
<https://doi.org/10.1007/s11270-009-0133-6>
6. Parviainen A., Casares-Porcel M., Marchesi C., Garrido C. J. Lichens as a spatial record of metal air pollution in the industrialized city of Huelva (SW Spain) // Environ. Pollut. 2019. V. 253. P. 918–929.
<https://doi.org/10.1016/j.envpol.2019.07.086>
7. Mikhailova I. N., Sharunova I. P. Dynamics of heavy metal accumulation in thalli of the epiphytic lichen *Hypogymnia physodes* // Russ. J. Ecol. 2008. V. 39. № 5. P. 346–352.
<https://doi.org/10.1134/S1067413608050068>
8. Beckett R. P., Brown D. H. The control of cadmium uptake in the lichen genus *Peltigera* // J. Exp. Bot. 1984. V. 35. № 7. P. 1071–1082.
<https://doi.org/10.1093/jxb/35.7.1071>
9. Budka D., Przybyłowicz W. J., Mesjasz-Przybyłowicz J., Sawicka-Kapusta K. Elemental distribution in lichens transplanted to polluted forest sites near Kraków (Poland) // Nucl. Instrum. Methods Phys. Res. B. 2002. V. 189. № 1–4. P. 499–505.
[https://doi.org/10.1016/S0168-583X\(01\)01131-4](https://doi.org/10.1016/S0168-583X(01)01131-4)

10. Purvis O.W., Pawlik-Skowrońska B. Lichens and metals // British Mycological Society Symposia Series. Amsterdam: Elsevier, 2008. V. 27. P. 175–200.
[https://doi.org/10.1016/S0275-0287\(08\)80054-9](https://doi.org/10.1016/S0275-0287(08)80054-9)
11. Degtjarenko P., Matos P., Marmor L. et al. Functional traits of epiphytic lichens respond to alkaline dust pollution // Fungal Ecol. 2018. V. 36. P. 81–88.
<https://doi.org/10.1016/j.funeco.2018.08.006>
12. Pystina T.N., Kuznetsova E.G., Novakovskiy A.B. Reaction of the lichen *Hypogymnia physodes* to dust pollution in the influence zone of the middle timan bauxite mine // Contemp. Probl. Ecol. 2023. V. 16. № 3. P. 379–389.
<https://doi.org/10.1134/S1995425523030101>
13. Grantz D., Garner J. H., Johnson D. Ecological effects of particulate matter // Environ. Int. 2003. V. 29. № 2–3. P. 213–239.
[https://doi.org/10.1016/S0160-4120\(02\)00181-2](https://doi.org/10.1016/S0160-4120(02)00181-2)
14. Афанасенко О.В., Бармин А.В., Потапова М.А. Землянский В.Н. Исследования экологической безопасности и мониторинг воздействия источников загрязнения на территории Средне-Тиманского бокситового рудника ОАО «Боксит Тимана» // Изв. Коми научного центра УрО РАН. 2010. Т. 2. № 2. С. 44–47.
15. Branquinho C., Brown D.H. A method for studying the cellular location of lead in lichens // Lichenologist. 1994. V. 26. № 1. P. 83–90.
<https://doi.org/10.1006/lich.1994.1007>
16. Головки Т.К., Шелякин М.А., Захожий И.Г. и др. Реакция лишайников на загрязнение среды при добыче бокситовой руды в таежной зоне // Теоретическая и прикладная экология. 2018. № 2. С. 44–53.
<https://doi.org/10.25750/1995-4301-2018-2-044/2-053/1>
17. Wolterbeek H. T., Garty J., Reis M. A., Freitas M. C. Bio-monitors in use: lichens and metal air pollution // Trace Metals and Other Contaminants in the Environment. Elsevier. 2003. V. 6. P. 377–419.
[https://doi.org/10.1016/S0927-5215\(03\)80141-8](https://doi.org/10.1016/S0927-5215(03)80141-8)
18. Василевич М.И., Василевич Р.С. Особенности накопления тяжелых металлов эпифитными лишайниками в таежной зоне фоновых территорий Европейского Северо-Востока России // Экология. 2018. № 1. С. 17–23.
<https://doi.org/10.7868/S036705971801002X>
19. Табаленкова Г.Н., Далькэ И.В., Головки Т.К. Элементный состав некоторых видов лишайников бореальной зоны на Европейском Северо-Востоке // Изв. Самарского научного центра РАН. 2016. Т. 18. № 2. С. 221–225.
20. Вахрушев А.В., Лютов В.П., Силаев В.И. Кристаллохимические особенности железистых минералов в бокситах Вежаю-Ворыквинского месторождения (Средний Тиман) // Вестник Института геологии Коми НЦ УрО РАН. 2012. № 10. С. 14–18.
21. Seaward M.R.D. Lichen ecology of the Scunthorpe Heathlands. I. Mineral accumulation // Lichenologist. 1973. V. 5. № 5–6. P. 423–433.
<https://doi.org/10.1017/S0024282973000472>
22. Пауков А.Г., Круглова Е.П., Пряхина В.И. и др. Накопление элементов в талломах представителей рода *Circinaria link* (лихенизированные аскомицеты) в аридных местообитаниях // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии. 2021. Т. 20. № 1. С. 341–342.
<https://doi.org/10.14258/pbssm.2021068>
23. Clark B.M., Mangelson N.F., St. Clair L.L. et al. Analysis of rocky mountain lichens using PIXE: Characteristics of iron and titanium // AIP Conference Proceedings – American Institute of Physics. 1997. P. 559–562.
<https://doi.org/10.1063/1.52702>
24. Ohnuki T., Sakamoto F., Kozai N. et al. Micro-pixe study on sorption behaviors of cobalt by lichen biomass // Nucl. Instrum. Methods Phys. Res. B. 2003. V. 210. P. 407–411.
[https://doi.org/10.1016/S0168-583X\(03\)01048-6](https://doi.org/10.1016/S0168-583X(03)01048-6)
25. Puckett K.J., Finegan E.J. An analysis of the element content of lichens from the Northwest Territories, Canada // Can. J. Bot. 1980. V. 58. № 19. P. 2073–2089.
<https://doi.org/10.1139/b80-240>
26. Chiarenzelli J.R., Aspler L.B., Ozarko D.L. et al. Heavy metals in lichens, southern district of keewatin, Northwest Territories, Canada // Chemosphere. 1997. V. 35. № 6. P. 1329–1341.
[https://doi.org/10.1016/S0045-6535\(97\)00168-9](https://doi.org/10.1016/S0045-6535(97)00168-9)

Accumulation and Localization of Metals in Lichen Thallus under Conditions of Dust Pollution During Open Mining of Bauxite Deposits

I. G. Zakhozhiy¹, *, M. A. Shelyakin¹

¹*Institute of Biology, Komi Scientific Center, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Russia, 167982, Syktyvkar*

*e-mail: zakhozhiy@ib.komisc.ru

We studied the accumulation and localization of metals in the foliose lichens *Lobaria pulmonaria*, *Hypogymnia physodes* and *Peltigera aphthosa*, living in the impact zone of the Sredne-Timansky bauxite mine. A significant accumulation of Al (16–19 g/kg), Fe (16–20 g/kg) and Ti (0.3–0.7 g/kg) by thalli was revealed. From 29 to 82% of the total content of these metals is localized in dust particles weakly attached to the surface of the thalli. The total proportion of intra- and extracellularly bound Al, Fe and Ti did not exceed 11%. 15–56% of these metals were found in the residual fraction. An increase in the content of Cu, Pb, Co and Ni was detected in thalli collected in the impact area. It has been shown that the localization of metals in thalli depends both on the element under consideration and on the morphological and anatomical characteristics of the thalli: in *L. pulmonaria*, fine mineral particles were localized on the surface of the thalli; in the thalli of *P. aphthosa*, which do not have a lower cortex, mineral inclusions were found throughout the entire thickness of the thalli.

Keywords: lichenized fungi, Komi Republic, Middle Timan, bauxite, pollutants, metals, accumulation, sequential extraction, electron microscopy

УДК [574.24+574.34]:597.555.5–134.3:551.435.122

ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ ГЕНЕРАЦИЙ ПЕЛЯДИ НИЖНЕЙ ОБИ В ПЕРИОД 1981–2021 ГГ.

© 2024 г. В. Д. Богданов^{а, *}, И. А. Кшнясев^а, И. П. Мельниченко^а, А. Р. Копориков^{а, **},
О. А. Госькова^а, Я. А. Кижеватов^а

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

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

**e-mail: Koporikov@mail.ru

Поступила в редакцию 05.10.2023 г.

После доработки 10.10.2023 г.

Принята к публикации 12.10.2023 г.

Представлены результаты оценки численности генераций пеляди Нижней Оби. На основании данных о численности скатившихся с нерестилищ личинок, полученных в 1981–2021 гг. на основных нерестовых реках, сделаны выводы о современной демографической ситуации в популяции пеляди Нижней Оби, о влиянии антропогенных факторов и водности поймы Оби на воспроизводство. Установлено, что решающее значение в воспроизводстве пеляди неизменно принадлежит р. Северной Сосьве. В последние годы произошло увеличение доли вклада рек Войкара и Соби. Выявлены семилетние циклы (между пиками численности личинок), максимумы которых, с лагом в один год, совпадают с пиками водности Нижней Оби, что обеспечивает существование самой многочисленной в мире популяции речной пеляди. Наличие таких циклов позволяет прогнозировать фазы численности. Предложено уравнение, описывающее зависимость численности генерации пеляди Нижней Оби от среднего (июнь–август) уровня Оби (по гидропосту г. Салехарда) в предшествующем году.

Ключевые слова: пойма, водность Оби, сиговые рыбы, нерестовые притоки, воспроизводство, генерация, личинки, динамика численности

DOI: 10.31857/S0367059724010052 **EDN:** XBPZVL

В настоящей работе мы исходим из положения, что существует единая популяция полупроходной пеляди р. Оби [1, 2], у которой репродуктивная, нагульная, зимовальная части ареала занимают огромную акваторию и не совпадают. Основной частью репродуктивного ареала пеляди являются уральские притоки Оби. Ведущее значение уральских притоков для обеспечения размножения, инкубации икры и частично зимовки пеляди определяет необходимость проведения постоянного мониторинга состояния воспроизводства, важным элементом которого являются сведения о численности генераций.

Ранее было установлено, что загрязнение воды и грунтов на нерестилищах в уральских притоках Оби минимальное [3, 4], и эффективность воспроизводства сиговых рыб определяется в основном масштабами перемерзания нерестовых участков, вызывающих локальные заморы, а также количеством и качеством нерестящихся производителей [5]. Экологическое

состояние нерестилищ продолжает оставаться в пределах нормы, что обеспечивает воспроизводство сиговых рыб, в том числе пеляди. О нормальном состоянии среды свидетельствует также тот факт, что среди вылупившихся личинок сиговых рыб почти нет особей с аномальными внешними признаками [2]. За период наших исследований гибели от паразитарных эпизоотий пеляди в нерестовых уральских притоках Оби не наблюдалось [6].

Цель работы – на основе многолетних данных о численности покатных личинок на основных уральских нерестовых притоках дать оценку демографической ситуации в популяции пеляди Нижней Оби и выявить закономерности ее динамики численности в связи с водностью. Актуальность исследования определяется высокой значимостью пеляди Оби как биологического ресурса, используемого в промысле, аквакультуре и компенсации ущерба, нанесенного водным биоресурсам хозяйственной деятельностью, т.е.

при решении социальных и природоохранных проблем.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Климат территории восточного склона Полярного и Приполярного Урала, поймы Нижней Оби континентальный, с очень коротким прохладным летом и холодной продолжительной зимой [7]. Средняя годовая температура воздуха в районе п. Мужы составляет -4.3°C . Абсолютные максимальные температуры воздуха достигают 35°C (июль, август), а минимальные — -58°C (февраль). В горах зима длится до 7 мес. Средняя температура воздуха в январе от -19 до -21°C . Устойчивый снежный покров устанавливается во второй половине октября. Продолжительность залегания снежного покрова 200–240 дней. Интенсивное таяние снега начинается в конце мая и сопровождается сильным подъемом воды в реках. Теплый сезон, характеризующийся положительными среднесуточными температурами и отсутствием устойчивого снежного покрова, длится менее 3 мес. — с середины июня до начала сентября. Годовое количество осадков составляет в среднем около 800 мм. Основная масса осадков выпадает в летние месяцы (июнь — август) — 45–40%.

Оценка численности генераций. Учеты численности покатных личинок пеляди проведены в бассейнах левобережных нерестовых притоков Нижней Оби — Северной Сосьвы, Сыни, Войкара, Соби в 1981–2021 гг. (рис. 1). Река Северная Сосьва — длина 866 км, площадь бассейна 89.7 тыс. км² [7]. Учетный створ находится в 195 км от устья. Ширина русла в учетном створе — 400 м, наибольшая глубина в межень — 6 м, в паводок — 13.8 м. Река Сыня — протяженность 322 км, площадь водосбора 11.95 тыс. км² [7]. Учетный створ находился в 120 км от устья реки. В разные годы в период наблюдений ширина реки на створе изменялась от 80 до 157 м, максимальная глубина русла — от 0.7 м подо льдом до 7.5 м в ледоход. Река Войкар — протяженность 225 км, площадь водосборного бассейна 7.53 тыс. км² [7]. Учетный створ оборудован в 36 км от устья. За годы наблюдений ширина реки в месте створа изменялась от 185 м в зимнюю межень до 236 м во время паводка, максимальная глубина русла реки — от 2.1 м в межень и до 5.4 м во время паводка. Река Сосьва — протяженность 190 км, площадь водосбора 6.32 тыс. км² [7]. Учетный створ находится в среднем течении реки в районе ур. Тусигорт. Ширина учетного створа в зимнюю межень — 95 м, перед ледоходом она увеличивается

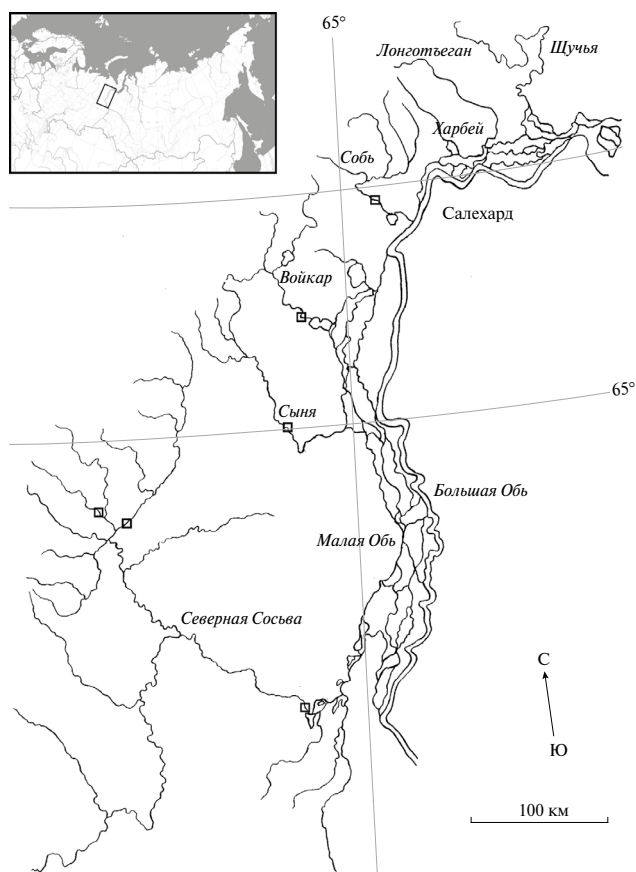


Рис. 1. Карта-схема расположения учетных створов (обозначены квадратом) на нерестовых притоках.

до 140 м, в пик половодья — около 180 м, максимальная глубина на стрежне в зимнюю межень — 2.3 м, перед ледоходом — до 4.7–5.3 м.

При сборе материала по скату личинок применяли метод учета стока [8, 9]. Всего собрано 5.8 тыс. проб. Видовую принадлежность личинок устанавливали по описаниям и определителю В.Д. Богданова [10].

Абсолютную численность личинок, прошедших через учетный створ, определяли по формуле (1), предложенной Д.С. Павловым [8]:

$$N = (Q_p m T) / Q_{\text{лов}}, \quad (1)$$

где: N — общее число личинок; Q_p — средний расход воды в реке за учетный период времени (м³/с); m — среднее арифметическое число личинок в пробах за расчетный период времени; T — расчетный период времени (сек), составляющий обычно 6, 12 или 24 ч.; $Q_{\text{лов}}$ — расход воды через сетку, равный SV/t (м³/с); S — площадь входно-

го отверстия (m^2); V — скорость течения в сетке (m/c); t — время лова (сек).

При определении погрешности метода учета численности личинок использовали ошибки, возникающие за счет изменения количества личинок в пробах, величины расхода воды и эффективности фильтрации ловушки. Используя данные «Гидрологических ежегодников», согласно которым систематическая погрешность определения расходов воды обычно составляет 5–10%, установили, что общая погрешность применяемого метода не превышала 40%, чаще была близка к 30% [11]. Эффективность фильтрации ловушки изменялась в зависимости от времени лова, скорости течения и количества выносимых взвесей от 0.8 до 0.7. Эта величина установлена эмпирически по соотношению скоростей течения в ловушке и потоке.

Взрослых рыб ловили ставными, плавными сетями и неводами. Биологический анализ проведен на свежем материале по общепринятым методикам [12]. Возраст рыб определен по чешуе. Индивидуальную абсолютную плодовитость самок (ИАП) определяли как

$$ИАП = \text{вес гонад} \times \text{количество икринок} \\ \text{в навеске} / \text{навеска.} \quad (2)$$

Оценка водности поймы Оби. При анализе гидрологического режима нижнего течения Оби для построения гидрографов уровня воды, вычисления средних уровней воды и длительности затопления поймы использовали данные о суточных уровнях воды в створе гидрологического поста (ГП) Салехард. Для характеристики водности сезона открытого русла применяли средний уровень за июнь — август — это период основного времени нагула пеляди в пойме. Длительность затопления определяли для отметки 3.8 м от нуля ГП Салехард (ноль поста — 0.52 м над ур. м.) [13], которая соответствует верхней границе затопляемого ежегодно нижнего экологического яруса поймы.

Статистическая обработка материала. Анализ и визуализация данных выполнены в программах «Past», v.2.17b [14] и «STATISTICA» [15]. Данные о численности скатывающихся личинок пеляди логарифмировали, что позволяет стабилизировать дисперсию и сделать временные ряды (и распределения наблюдаемых оценок) более симметричными. Для «свертки» данных ежегодных наблюдений численности личинок на четырех нерестовых реках в один общий временной

ряд (выделение общего сигнала) использовали метод главных компонент (PCA/EOF) — эмпирических ортогональных функций. Анализировали первую главную компоненту, воспроизводящую максимальную долю полной дисперсии исходного 4-мерного временного ряда. Для выявления скрытых периодичностей использовали гармонический, спектральный анализ, а для статистического моделирования — аппарат обобщенных регрессионных моделей (GRM) [16]. Для оценки связи численности генераций с гидрологическими факторами применяли коэффициент ранговой корреляции Спирмена (r_{sp}) и проводили линейный регрессионный анализ.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Установлено, что в годы с невысокими и непродолжительными половодьями резко ухудшаются условия обитания обских рыб, нарушаются их воспроизводственные циклы, приводящие к снижению запасов [17–20]. Водность периода открытого русла и продолжительность затопления поймы определяют рыбопродуктивность бассейна. Размерный и весовой состав производителей пеляди отражает состояние, характерное для конкретных периодов водности, важный показатель которой — продолжительность стояния воды в пойме [17].

За период наблюдений на ГП Салехард (1934–2021 гг.) самый низкий средний уровень воды в июне–августе зафиксирован в 2012 г., самый высокий — в 1979 г. (рис. 2). За последние 40 лет низкий уровень воды этого периода наблюдался также в 1982, 1989, 1991, 1992, 1995, 2004 и 2005 гг. (рис. 3). Коэффициент вариации уровня воды июня — августа высокий ($CV=19.1\%$), что указы-

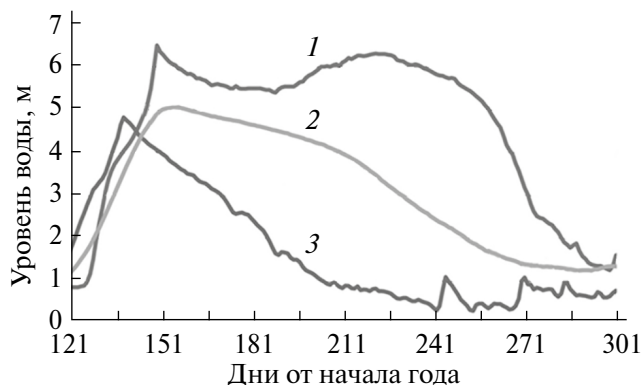


Рис. 2. Суточные гидрографы уровней воды: 1 — максимальной (1979 г.), 2 — усредненной (1934–2021 гг.), 3 — минимальной (2012 г.) водности (май–октябрь).

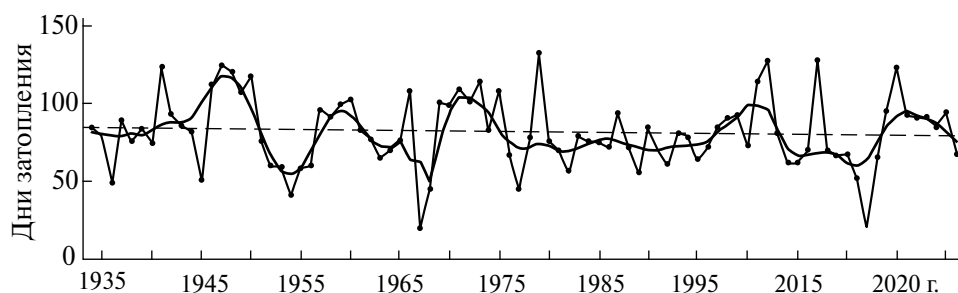


Рис. 3. Многолетняя динамика продолжительности затопления нижнего экологического яруса поймы в 1934–2021 гг. в Салехардском пойменном районе и ее линейный тренд (штриховая линия: $y = 200.6 - 0.06t$) и локальное сглаживание (Lowess — жирная кривая).

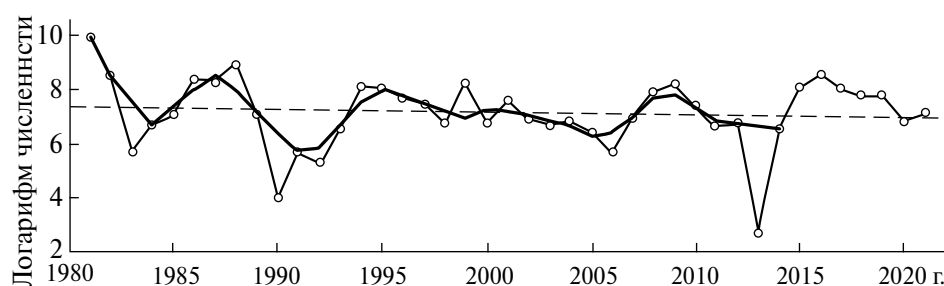


Рис. 4. Динамика логарифма численности (Ln, млн экз.) генераций пеляди Нижней Оби, 1981–2021 гг.: пунктирная линия — линейный тренд численности генерации $LnSS = 26.4285 - 0.01t$; жирная кривая — локальное сглаживание (Lowess).

вает на выраженную от года к году изменчивость этого элемента гидрологического режима Оби. Длительность полного затопления нижнего экологического яруса поймы варьирует в широком пределе — от 21 до 132 дней, а средняя многолетняя продолжительность затопления — 81 день. Из-за снижения уровней воды в летние месяцы в последние четыре года длительность затопления поймы приближается к локальному минимуму.

Численность генераций пеляди Нижней Оби (сумма по четырем притокам) крайне изменчива (рис. 4). В среднем за годы наблюдений (1981–2021 гг.) общая численность генерации составила 2418 млн экз., минимальная (2013 г.) — 15 млн экз., максимальная (1981 г.) — 20 139 млн экз. (различие в 1350 раз). Появление многочисленных генераций в 2015–2019 гг. позволяет надеяться на восстановление запаса.

Среди исследованных нерестовых притоков ведущее значение в воспроизводстве пеляди за все годы наблюдений принадлежит р. Северной Сосьве и составляет в среднем около 70% (табл. 1), затем по значимости вклада в воспроизводство идут реки Сыня, Войкар, Сось. В последнее десятилетие наблюдается повышение значения северных нерестовых притоков (Войкар и Сось). Так, в р. Соби в 2015 г. численность скатившихся личинок пеляди впервые составила 83 млн экз. (2.4% от численности генерации) при среднем значении за многолетний период 8.4 млн. По сравнению с реками Войкаром и Сосью значение р. Сыни в воспроизводстве пеляди снизилось, что связано с локальными заморами из-за перемерзания нерестилищ, свойственных этому притоку, увеличением смертности икры от выедания рыбами, так как численность зимующих в районе нерестилищ окуневых увеличилась.

Таблица 1. Значение уральских нерестовых притоков р. Оби в воспроизводстве пеляди по десятилетиям, %

Годы	Река			
	Северная Сосьва	Сыня	Войкар	Сось
1981–1989	73.20	22.37	4.42	0.01
1990–1999	63.96	24.98	11.06	—
2000–2009	68.11	19.51	12.18	0.20
2010–2021	71.80	13.70	13.20	1.30

Прямым следствием понижения водности Оби является снижение репродуктивных показателей пеляди, так как это приводит к сокращению площади и продолжительности затопления поймы — основных мест нагула. Так, сокращение нагульного периода влечет за собой угнетение роста, снижение упитанности и плодовитости и в итоге приводит к замедлению полового созревания. Разница в массе производителей в маловодные и многоводные годы составляет 8% от массы тела у рыб длиной 31 см и 16–18% у рыб большего размера. В год с длительным периодом нагула линейные приросты впервые созревающей пеляди в 1.4 раза выше, чем в год со средней водностью, и в 2.4 раза выше, чем в маловодный. С меньшими значениями (в 1.2 и 1.8 раза) эта закономерность сохраняется у повторно созревающих рыб. Продолжительное стояние пойменных вод на Нижней Оби в 2014–2019 гг. способствовало увеличению репродукционных характеристик производителей пеляди. За 3 года многоводных и 3 года средней водности средние значения массы и длины тела пеляди в основных возрастных группах (4+ ... 6+ лет) увеличились на 158–182–184 г и 3.2–4.4–3.9 см соответственно. При одинаковой массе производителей пеляди в годы с разной продолжительностью нагула различия в плодовитости могут достигать 50% (рис. 5).

После нагула в год с очень высоким уровнем воды или после двух лет с высоким и продолжительным половодьем содержание жира в тушке у производителей пеляди на местах размножения составляет от 5.6 до 7.4% массы тела, тогда как в годы с плохими условиями нагула — только до 3.1–4.5% [21], что обуславливает распределение рыб преимущественно на нижних нерестилищах.

Обнаружена сильная синхронность ($r_0 = 0.76$) динамики численности пеляди на реках Северная Сосьва и Войкар (рис. 6). Пики численности покатных личинок по времени совпадают,

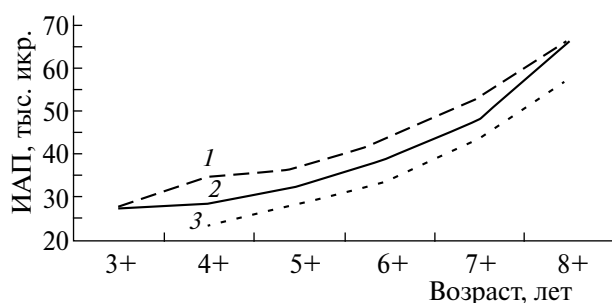


Рис. 5. Усредненная абсолютная индивидуальная плодовитость (ИАП) пеляди в разные по водности годы: 1 — многоводные, 2 — в среднем за годы наблюдений, 3 — маловодные.

а период между пиками составляет 7 лет. Синхронность с р. Сыня слабее, очевидно, из-за периодического возникновения локальных заморозов. Указанный факт свидетельствует о том, что в первых двух реках имеется связь между численностью производителей и потомством, определяющаяся стабильно высоким выживанием икры на нерестилищах. Выживание икры на р. Сыня ниже, и численность потомства в большей мере зависит от изменения условий инкубации, чем на других притоках.

Для выявления связи динамики численности рыб с водностью ряды по уровню и продолжительности затопления низкой поймы сопоставляли с данными по численности генераций сиговых рыб. Выявлена связь численности генераций пеляди с гидрологическим режимом предшествующего года (рис. 7). Более ранние исследования с использованием арифметической шкалы показывали наиболее сильную зависимость урожайности генераций пеляди от водности за год до нереста [22, 23]. Годы с длительным затоплением низкой поймы обуславливают высокую численность генераций сиговых рыб в последующие годы. При этом следует отметить явную синхронность, с лагом в один год, динамики численности

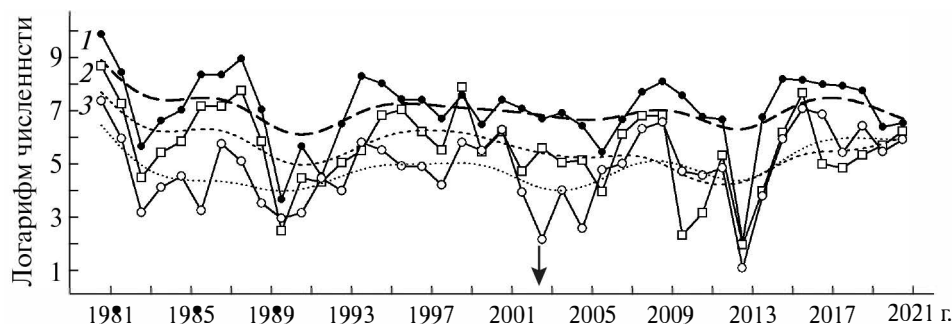


Рис. 6. Динамика численности покатных личинок пеляди (логарифм численности) на реках Северная Сосьва (1), Сыня (2) и Войкар (3). Штриховые линии — соответствующее локальное сглаживание (Lowess).

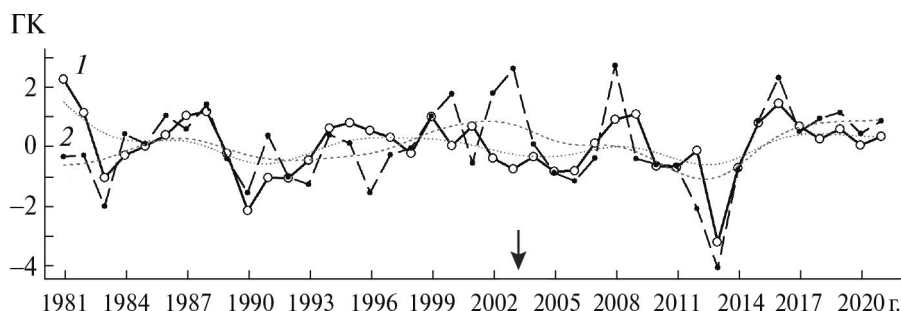


Рис. 7. Динамика первой главной компоненты (ГК1) логарифма численности генераций пеляди в четырех уральских притоках (1 — кружки и сплошная линия) и ГК1 двух параметров режима поемности (2 — точки и штрих): среднего уровня июня — августа и длительности затопления отметки 3.8 м годом ранее, ГП Салехард. Стрелкой выделена максимальная рассогласованность динамики водности и численности генераций пеляди в 2003 г.

генераций пеляди с рядами продолжительности затопления низкой поймы.

при $p = 0.010$). Численность пеляди была рекордно высокой.

ОБСУЖДЕНИЕ

В условиях климатических изменений и значительных трансформаций ландшафтов водосборного бассейна р. Оби (вырубка леса, распашка земель, увеличение площади урбанизированных территорий, повышение безвозвратного водопотребления, рост зарегулированности и создание новых водохранилищ и др.) создаются условия для увеличения контрастности режима водности — годы экстремально низкой и экстремально высокой водности [24]. Средние месячные уровни воды и длительность затопления низкой поймы являются основными факторами, определяющими особенности режима поемности.

Полученные в ходе исследования результаты свидетельствуют о зависимости количества скатывающихся личинок пеляди от гидрологических условий предшествующего года. При оценке уровня корреляции численности покатных личинок с гидрологическими факторами предшествующего года ($t-1$) — средним уровнем затопления поймы в июне — августе и длительностью затопления нижнего яруса поймы в Салехардском пойменном районе Оби выявлено, что эта зависимость больше от среднего уровня затопления поймы ($r_{sp} = 0.606$ при $p < 0.001$ и $r_{sp} = 0.529$ при $p = 0.001$ соответственно).

Для 1983–1990 гг. (период планового ведения хозяйства СССР) отмечена положительная, сильная, высокосignифицирующая зависимость численности генераций пеляди от среднего уровня затопления поймы Оби в Салехардском пойменном районе предшествующего года ($r_{sp} = 0.833$

Для периода 1991–2003 гг. (“лихие 90-е”) не выявлены значимые статистические связи между численностью генераций пеляди и средним уровнем затопления поймы предшествующего года ($r_{sp} = 0.181$ при $p = 0.553$). На рис. 7 стрелкой выделен 2003 г., когда наблюдалась максимальная рассогласованность динамики водности и численности генераций пеляди. На эти годы приходится и относительно низкая численность генераций пеляди. Благоприятный гидрологический режим должен был способствовать росту численности пеляди, но этого не произошло. Можно предположить, что основное негативное влияние на численность генераций оказал неконтролируемый промысел в этот период времени.

На интервал от 2004 г. до 2021 г. (период восстановления контроля добычи водных биоресурсов России) приходятся как неблагоприятные (2009–2012 гг.), так и очень благоприятные (2014–2019 гг.) гидрологические условия. Особенно неблагоприятным был 2012 г., который стал экстремальным по гидрологическому режиму для всего региона Нижней Оби за всю историю инструментальных наблюдений — исключительное маловодье и незаполнение нижнего яруса поймы водой. Однако именно во второй половине этого периода происходит резкий и продолжительный рост численности генераций пеляди, демонстрирующий их положительную, сильную, высокосignифицирующую связь с длительностью затопления поймы ($r_{sp} = 0.770$ при $p < 0.001$). Численность генераций достигла уровня 1980-х годов. Уникальный по длительности период многоводья способствовал снижению нагрузки промысла, сохранению потенциала урожайных генераций 2008–2009 гг. рождения, росту попу-

ляционной плодовитости, нересту большей части рыб на горных нерестилищах. В целом нужно рассматривать синергетический эффект влияния этих факторов на динамику численности генераций.

Исходя из представлений о цикличности увлажнения ландшафта [25], был выполнен анализ цикличности среднего уровня воды июня – августа. Спектральный анализ ряда средних уровней воды летних месяцев и логарифма численности особей в генерациях показывает единственный совпадающий период – 7 лет (рис. 8). На основании этого вполне логично объяснить возникновение 7-летнего периода динамики численности генераций (от пика до пика) естественной причиной, обусловленной выраженной (с лагом в один год) 7-летней цикличностью стока Оби, что обеспечивает существование самой многочисленной в мире популяции речной пеляди. Наличие таких циклов позволяет прогнозировать фазы депрессии и пика численности пеляди.

Примечательно, что из сиговых рыб Нижней Оби высокой численности достигает вид, динамика которого совпадает с циклами водности. Продолжительные периоды большой водности Оби создают эколого-биологические предпосылки формирования высокой численности популяции пеляди. У пеляди наблюдается планктонный тип питания, а продукция зоопланктона значительно выше в многоводные годы [20, 26], когда на длительный срок затопляются обширные пространства понижений поймы и автоматически улучшаются условия нагула планктофагов.

Установлено, что уровень и продолжительность стояния воды в пойме Оби предшествующим летом – фактически основной естественный фактор, влияющий на численность особей в генерациях пеляди. Водность поймы Оби сильнее влияет на численность покатных личинок пеляди в р. Северной Сосьве и, по убывающей, на реках Сыне и Войкаре. Менее всего водность поймы влияет на численность покатных личинок в р. Сось (рис. 9), так как основные места нагула пеляди находятся выше ее устья.

В реку Северную Сосьву обычно заходит в среднем более крупная пелядь, чем в другие нерестовые притоки Нижней Оби [27]. В пределах нерестовой реки более крупные и жирные производители поднимаются на верхние (горные) участки нерестилищ. Плодовитость самок, размножающихся на нижних нерестилищах, в 1.5

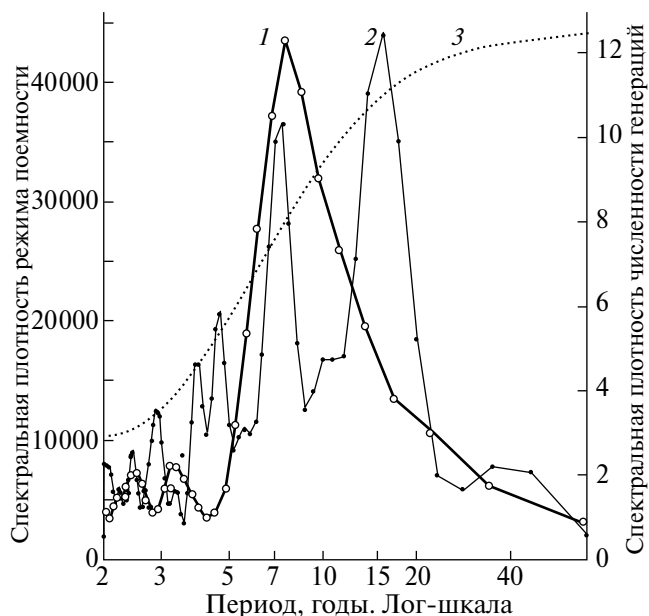


Рис. 8. Спектральная плотность временных рядов: 1 – логарифма численности генераций пеляди (1981–2021 гг.) и 2 – среднего уровня воды Оби в июне – августе по ГП Салехард 1934–2021 гг.; 3 – 95%-ный уровень доверия.

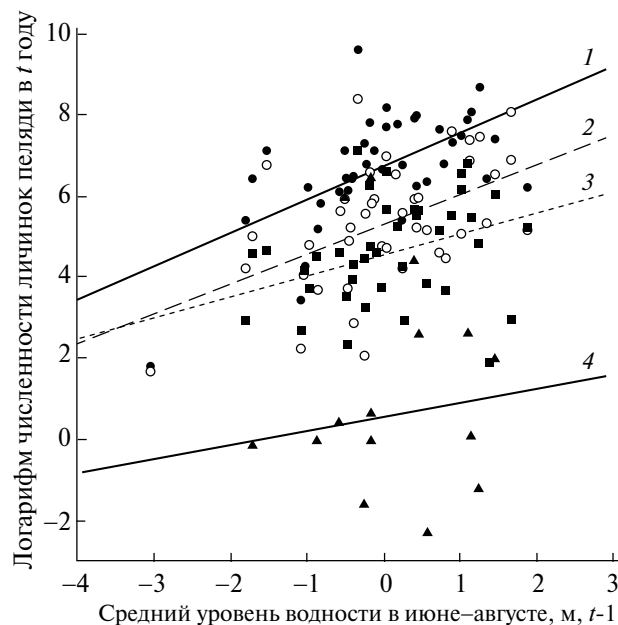


Рис. 9. Зависимость логарифма оценок численности покатных личинок пеляди (для 4 притоков) от среднего (июнь–август) уровня Оби (ГП Салехард) в предшествующем ($t-1$) году (данные за 1981–2021 гг.). Регрессии: 1 – Северная Сосьва $\ln(N_i)$: $y = 6.75 + 0.82x$; $r = 0.60$; $p < 0.001$; 2 – Сыня $\ln(N_i)$: $y = 5.31 + 0.73x$; $r = 0.50$; $p = 0.001$; 3 – Войкар $\ln(N_i)$: $y = 4.54 + 0.52x$; $r = 0.38$; $p = 0.014$; 4 – Сось $\ln(N_i)$: $y = 0.56 + 0.34x$; $r = 0.23$; $p = 0.426$. Свободные члены в уравнениях (и их разности) характеризуют средний вклад 4 притоков в воспроизводство пеляди Нижней Оби, а угловые коэффициенты – силу отклика на режим поемности.

раза ниже, чем размножающихся на верхних. Выживание икры на верхних нерестилищах в 4–5 раз выше, чем на нижних. В результате от одного и того же количества самок на горных нерестилищах может появиться в 50 раз больше личинок, чем на нижних, а на верхние нерестилища могут подняться высококачественные особи, которые появляются в массовых количествах только в годы многоводья в пойме Оби. При этом многочисленная генерация, вступая в воспроизводство на четвертый и пятый годы жизни, не дает такого эффекта, как на шестой и седьмой годы.

Таким образом, размерный и весовой состав производителей отражает состояние, характерное для конкретных периодов водности, важный показатель которой – уровень и продолжительность стояния воды в пойме. Высокая и продолжительная водность на Нижней Оби в 70-е годы XX в. и в 2014–2019 гг. способствовала значительному увеличению репродукционных характеристик производителей пеляди и в итоге рекордному росту численности генераций. При этом условия водности поймы Оби в год, предшествующий нересту, могут более сильно влиять на структуру нерестовых стад пеляди и их распределение по нерестилищам по сравнению с условиями водности в год нереста.

На основе полученных многолетних данных было построено уравнение натурального логарифма численности особей в генерациях пеляди Нижней Оби от среднего (июнь – август) уровня затопления поймы реки Оби (ГП Салехард) в предшествующем ($t-1$) году: $y = 1.42x + 1.30$ при $R^2 = 0.71$ (рис. 10). При наличии связи численности особей в генерациях пеляди с динамикой уровня и продолжительности затопления низкой поймы Оби появляется возможность прогнозировать численность популяции. В обобщенном виде цепь событий, приводящих к появлению высокочисленных генераций пеляди, следующая: высокое и длительное стояние воды в пойме за год до нереста и в год нереста – повышение темпа весового роста – повышение популяционной плодовитости – размножение на верхних нерестилищах – повышенное выживание икры – появление многочисленного потомства.

В последние годы для восстановления запасов рыб Оби все больше внимания уделяется искусственному воспроизводству сиговых рыб в ущерб сохранения естественного. В качестве основного объекта искусственного воспроизвод-

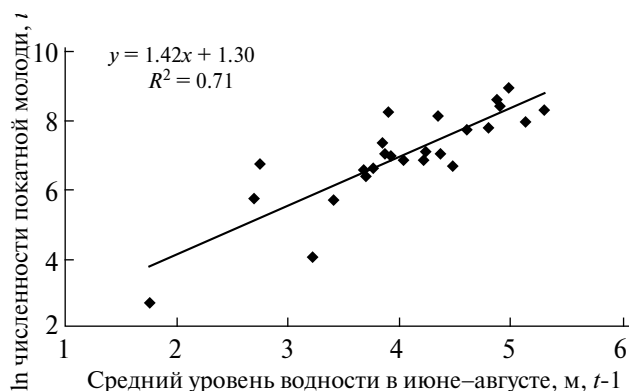


Рис. 10. Зависимость натурального логарифма суммы оценок численности личинок пеляди (генерации) от среднего (июнь–август) уровня реки Обь (ГП Салехард) в предшествующем ($t-1$) году (данные за 1981–1990 и 2004–2021 гг.). Черная линия – линия тренда. График построен без учета данных 1991–2003 гг., когда в бассейне Нижней Оби наблюдался неконтролируемый промысел производителей пеляди (пояснение в тексте).

ства и компенсации ущерба водным биоресурсам в бассейне Оби [28] много лет используется пелядь. Полученные данные динамики генераций за многолетний период показывают, что пелядь в бассейне Оби в настоящее время не нуждается в искусственном воспроизводстве. Для сохранения высокого уровня естественного воспроизводства необходимо прекратить сбор икры обской пеляди на р. Северной Сосьве для рыболовных целей, что отмечали ранее другие исследователи [23].

ВЫВОДЫ

1. Ведущее значение в воспроизводстве пеляди Оби за период с 1981 г. по 2021 г. неизменно принадлежит р. Северной Сосьве. В последние годы увеличивается значимость северных притоков (рек Войкар и Сось) в ее воспроизводстве и снижается вклад р. Сыни.
2. Колебания численности генераций пеляди тысячекратные. В популяции пеляди Оби в 2015–2018 гг. появились генерации выше средней многолетней величины, что не происходило 30 лет.
3. Выявлена положительная статистически высокозначимая зависимость численности особей в генерациях пеляди от гидрологического режима Оби. Несколько лет подряд (4–6) длительное затопление низкой поймы приводит к значительному росту численности популяции пеляди. Изменения численности особей в генерациях пеляди

и продолжительности затопления низкой поймы происходят синхронно, с лагом в один год.

4. Водность поймы Оби более сильно влияет на численность покатных личинок пеляди в р. Северной Сосьве и в меньшей степени, по убывающей, на реках Сыня, Войкар и Сось.

5. Выявлены 7-летние циклы численности особей в генерациях пеляди (по максимальным пикам), совпадающие с лагом в 1 год с водностью Нижней Оби, что обеспечивает существование самой многочисленной в мире популяции речной пеляди.

6. Уравнение натурального логарифма численности особей в генерациях пеляди Нижней Оби от среднего (июнь – август) уровня Оби (по ГП Салехард) в предшествующем ($t-1$) году может быть использовано для прогноза урожайности поколений.

Работа выполнена в рамках Государственных заданий ФГБУН ИЭРиЖ УрО РАН по темам «Состояние и динамика биоресурсов животного мира Уральского региона, разработка научных основ его мониторинга и охраны» (№ 122021000084-4) и «Эколого-демографические механизмы устойчивости, структурно-функциональной организации и адаптивных перестроек популяций и сообществ в меняющейся среде» (№ 122021000085-1).

Авторы выражают благодарность д. б. н. Л. Н. Агафонову за предоставленный материал по водности поймы Оби. Также признательны сотрудникам ИЭРиЖ УрО РАН (ИЭРиЖ УрО АН СССР), которые собирали материал, использованный в статье: С. М. Мельниченко (1981–1994 гг., р. Северная Сосьва), к. б. н. П. П. Прасолову (1986–1992 гг., р. Войкар), д. б. н. М. Г. Головатину (1986–2012 гг., р. Войкар), А. Л. Гаврилову (1991–2020 гг., р. Сыня), Л. Н. Степанову (1996–2011 гг., р. Северная Сосьва), Л. С. Горбунову (2021 г., р. Сыня).

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов и подтверждают, что в работе при использовании живых организмов в качестве объектов исследования соблюдались правовые и этические нормы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Крохалевский В. Р. Морфологические особенности и пространственная структура популяции пеляди

реки Оби // Изв. НИИ озерного и речного рыбн. хоз-ва. 1978. Вып. 133. С. 56–67.

2. Экология рыб Обь-Иртышского бассейна. М.: Тов-во научных изд. КМК, 2006. 596 с.
3. Богданов В. Д., Богданова Е. Н., Госькова О. А. и др. Экологическое состояние притоков Нижней Оби (реки Сыня, Войкар, Сось). Екатеринбург: УрО РАН, 2002. 135 с.
4. Богданов В. Д., Богданова Е. Н., Госькова О. А. и др. Экологическое состояние притоков Нижней Оби (реки Харбей, Лонготъеган, Шучья). Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2005. 236 с.
5. Богданов В. Д. Современное состояние воспроизводства сиговых рыб Нижней Оби // Рыбоводство и рыбное хозяйство. 2008. № 9. С. 33–37.
6. Гаврилов А. Л., Госькова О. А. Многолетняя динамика зараженности паразитами сиговых рыб с разной пищевой специализацией // Экология. 2018. № 6. С. 465–470.
7. Кеммерих А. О. Гидрография Северного, Приполярного и Полярного Урала. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 138 с.
8. Пахоруков А. М. Изучение распределения рыб в водохранилищах и озерах. М.: Наука, 1980. 64 с.
9. Павлов Д. С., Нездолый В. К., Ходоревская Р. П. и др. Покатная миграция молоди рыб в реках Волга и Или. М.: Наука, 1981. 320 с.
10. Богданов В. Д. Морфологические особенности развития и определитель личинок сиговых рыб р. Оби. Екатеринбург, 1998. 54 с.
11. Богданов В. Д. Изучение динамики численности и распределения личинок сиговых рыб реки Северной Сосьвы. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1987. 60 с.
12. Правдин И. Ф. Руководство по изучению рыб. М.: Пищепромиздат, 1966. 376 с.
13. Государственный Водный Кадастр. Многолетние данные о режиме и ресурсах поверхностных вод суши. Л.: Гидрометеиздат, 1984. Т. 1. Вып. 10. 320 с.
14. Hammer O. PAST Paleontological Statistics. Version 3.18. Reference Manual. 2017. 259 p.
15. Weiss C. H. StatSoft, Inc., Tulsa, OK.: STATISTICA, Version 8 // AStA Advances in Statistical Analysis. 2007. V. 91. № 3. P. 339–341.
<https://doi.org/10.1007/s10182-007-0038-x>
16. Дрейнер Н., Смит Г. Прикладной регрессионный анализ. М.: Изд-во “Диалектика”, 2017. 912 с.
17. Богданов В. Д., Агафонов Л. И. Влияние гидрологических условий поймы Нижней Оби на воспроизводство сиговых рыб // Экология. 2001. № 1. С. 50–56.
18. Матковский А. К., Красноперова Т. А. Рост муксуна *Coregonus tuksun* в различных условиях водности р. Обь // Биология внутренних вод. 2022. № 3. С. 278–289.

19. Попов П. А. Влияние уровня режима водоемов реки Оби на экологию рыб // Изв. АО РГО. 2022. № 2. С. 59–77.
20. Матковский А. К., Кочетков П. А., Степанова В. Б. и др. Обеспеченность пищей необходимых объемов искусственного воспроизводства осетровых и сиговых видов рыб в водных объектах Обь-Иртышского бассейна // Вестник рыбохозяйственной науки. 2017. Т. 4. № 1. С. 20–40.
21. Мельниченко С. М. Содержание жира у пеляди при миграции на нерест в р. Северной Сосьве // Экологическая энергетика животных. Свердловск, 1988. С. 118–124.
22. Богданов В. Д. Состояние воспроизводства сиговых рыб Нижней Оби // Перспективы и пути развития рыбной промышленности и охотничьего хозяйства в Ханты-Мансийском автономном округе. Мат-лы научно-практической конф. Ханты-Мансийск: Изд-во ГУП ХМАО «Информационно издательский центр», 2003. С. 164–172.
23. Матковский А. К., Крохалевский В. Р. Изучение закономерности изменения численности пеляди (*Coregonus peled*) бассейна реки Оби // Вопросы рыболовства. 2010. Т. 11. № 2. С. 280–299.
24. Neill A. J., Birkel Ch., Maneta M. P. et al. Structural changes to forests during regeneration affect water flux partitioning, water ages and hydrological connectivity: Insights from tracer-aided ecohydrological modeling // Hydrology and Earth System Sciences. 2021. V. 25. Is. 9. P. 4861–4886.
25. Петров И. Б. Обь-Иртышская пойма (типизация и качественная оценка земель). Новосибирск: Наука, 1979. 136 с.
26. Крохалевская Н. Г., Алексюк В. А. Зоопланктон, его продукция и сток биомассы в нижнем течении Оби // Биология и экология гидробионтов экосистемы Нижней Оби. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1983. С. 3–11.
27. Мельниченко И. П., Богданов В. Д. Современное состояние нерестового стада пеляди р. Северной Сосьвы // Научный вестник. Вып. 6. Т. 2. Экология растений и животных севера Западной Сибири. Салехард, 2006. С. 24–27.
28. Литвиненко А. И., Семенченко С. М., Капустина Я. А. Искусственное воспроизводство ценных видов рыб Урала и Сибири: состояние, проблемы и перспективы // Труды ВНИРО. Аквакультура. 2015. Т. 153. С. 77–78.

Generation Abundance Dynamics of Peled at the Lower Reaches of the Ob' River in 1981–2021

V. D. Bogdanov^{1, *}, I. A. Kshnyasev¹, I. P. Melnichenko¹, A. R. Koporikov^{1, **}, O. A. Goskova¹,
Ya. A. Kizhevator¹

¹Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch, Russian Academy of Sciences, Yekaterinburg, 620144, Russia

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

**e-mail: Koporikov@mail.ru

The generation abundance of peled has been assessed at the lower reaches of the Ob' River. Based on data on the number of larvae migrated downstream from spawning grounds, obtained in 1981–2021 on the main spawning rivers, current population structure of peled at the lower reaches of the Ob' River is described, the influence of anthropogenic factors and of the water content of the Ob' River floodplain on peled reproduction is analyzed. The Severnaya Sos'va River definitely plays a decisive role in the reproduction of peled. In recent years, there has been an increase in the contribution of the Voikar and Sob' rivers. Seven-year cycles have been identified (between the peaks in the larvae number); their maximums coincide with the peaks of water content at the lower reaches of the Ob' River with a 1-year lag, which supports the world's largest river peled population abundance. The presence of such cycles makes it possible to predict phases of high fish abundance. An equation describing the dependence of the generation size of peled at the lower reaches of the Ob' River on the average water level of Ob' River in June–August at the Salekhard gauging level in the previous year is proposed.

Keywords: floodplain, water content of the Ob' River, whitefish, spawning tributaries, reproduction, generation, larvae, population dynamics

УДК 599.742.17–147.14(470.5)

ИЗМЕНЧИВОСТЬ РАЗМЕРОВ ЧЕРЕПА ОБЫКНОВЕННОЙ ЛИСИЦЫ ВДОЛЬ УРАЛЬСКОГО МЕРИДИАНА: ПРАВИЛО БЕРГМАНА ИЛИ ПРАВИЛО ОПТИМУМА?

© 2024 г. Н. С. Корытин^{а, *}, А. М. Госьков^а

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

*e-mail: nsk@ipae.uran.ru, nikkor@olympus.ru

Поступила в редакцию 08.06.2023 г.

После доработки 26.09.2023 г.

Принята к публикации 30.09.2023 г.

Проанализированы изменения размеров черепа обыкновенной лисицы (*Vulpes vulpes* L.) вдоль восточного макросклона Уральского хребта от лесотундры до степи. Размеры изменялись от минимальных на севере до максимальных в предлесостепных сосново-березовых лесах. Далее к югу размеры черепа снова уменьшались. Аналогично изменялась средняя плотность населения лисицы. На основании этих данных сделан вывод о том, что размеры изменяются в соответствии с правилом оптимума, а не с правилом Бергмана. Вероятно, микроэволюционные адаптации к условиям обитания происходят под воздействием общих факторов, оказывающих влияние как на размеры тела, так и на плотность населения вида.

Ключевые слова: биогеографические закономерности, внутривидовая изменчивость, географическая изменчивость, половой диморфизм, плотность населения

DOI: 10.31857/S0367059724010069 **EDN:** XBPLPA

Обыкновенная лисица — вид, занимающий огромный, вероятно, один из самых больших среди млекопитающих ареал и демонстрирующий значительную географическую изменчивость. На всем ареале выделяют до 45 подвидов [1]. По разным сводкам на территории бывшего СССР известны 14–17 подвидов, объединяемых в 3 группы: *vulpes*, *karagan*, *caucasica* [2–4], а на территории России — 12 подвидов [5]. Подвиды группы *vulpes* населяют лесную зону, *karagan* — лесостепи, степи и пустыни, *caucasica* — горы.

В. Г. Гептнер с соавт. [2] и А. А. Аристов, Г. Ф. Барышников [4] при описании подвидов лисицы указывают, что наиболее крупные звери населяют лесную зону как в пределах европейской части России, так и в Сибири: *v. v. vulpes*, *v. v. tobolica*, *v. v. jakutensis*, *v. v. beringiana*, *v. v. daurica*. Также к крупным относят спорные подвиды, которые выделяют не все систематики: *v. v. kamtschadensis*, *v. v. shantaricus*, *v. v. dolichocrania*, *v. v. schrencki*. Авторы, выделяющие *v. v. diluta*, лесостепную лисицу [2, 3, 6–8], указывают на такие же крупные размеры этой формы. Более мелкие размеры свойственны степным лисицам *v. v. stepensis*, *v. v. karagan*, еще

более мелкие лисицы обитают южнее — в полупустынях и пустынях Средней Азии (*v. v. flavescens*). В целом можно полагать, что изменение размеров лисицы по изложенному выше описанию соответствует правилу Бергмана. На севере и северо-востоке ареала обитают наиболее крупные звери, далее на юг размеры уменьшаются.

На карте изолиний общей длины черепа лисицы, опубликованной П. В. Терентьевым [9], размеры лисиц изменяются несколько по-иному и, по заключению автора, в большей мере соответствуют правилу оптимума. В западной части ареала, в пределах бывшего СССР, длина черепа возрастает от южной части пустынь Туранской низменности на северо-запад, приблизительно до южнотаежных лесов Русской равнины. Далее к северу и западу размер черепа несколько уменьшается. В восточной части ареала картина менее однозначная: от минимума на Среднесибирском плоскогорье размеры лисиц увеличиваются на юго-восток и северо-восток, в свою очередь основные изолинии идут в северо-восточном направлении приблизительно до бассейна Колымы.

По материалам В. Г. Юдина [10] на Дальнем Востоке наиболее крупная форма (*dolichocrania*, [6]) обитает в Приморье, Нижнем и Среднем Приамурье (в лесной зоне). Далее к северу размеры лисиц уменьшаются. На Чукотском полуострове, в бассейне р. Анадырь и, вероятно, в бассейне р. Индигирки обитает относительно мелкая лисица (кондилобазальная длина черепа самцов 141.9 мм, самок — 135.3 мм) [10], т.е. на северо-востоке ареала в Евразии обитает не крупная форма, как этого следовало ожидать в соответствии с правилом Бергмана, а относительно мелкая лисица. Информация о размерах лисиц из других частей ареала, где лисица обитает в лесотундре либо тундре, отсутствует.

Анализ географической изменчивости размеров животных показывает, что размеры тела большинства видов как среди пойкилотермных, так и среди гомойотермных изменяются, следуя правилу Бергмана. М. В. Мина и Г. А. Клевезаль [11] на большом числе примеров детально обсудили влияние различных факторов на рост животных, объясняющих природу географической изменчивости, которая может проявляться в соответствии с правилом Бергмана. В частности, эти авторы описали результаты опытов Барнетта с соавт., показывающие, «что выращиваемые на холоде мыши при отборе на высокие темпы размножения (именно такой отбор идет в природе) через 10–12 поколений достигали больших размеров, чем особи из нормальных условий, и эти свои особенности роста сохраняли при любом температурном режиме выращивания» (цит. по: [11], стр. 152).

Ревизия правила Бергмана на большом числе видов показывает, что, например, 72.34% птиц следуют правилу Бергмана, а 27.66% не следуют [12]. Эти же авторы выявили, что среди проанализированных 149 видов млекопитающих данному правилу следуют только 65.1%, в том числе лисица. При более детальном рассмотрении изменчивости размеров у представителей отряда Carnivora (46 видов) оказалось, что только у 50% видов (включая лисицу) размеры изменяются в соответствии с правилом Бергмана [13].

Увеличение или уменьшение массы тела млекопитающих некоторые авторы [14] связывают с продуктивностью кормовых объектов, изменение размеров хищников — с массой основных видов жертв, в частности волка [15] и лисицы [16]. Лисица была также крупнее в регионах, где более развито сельское хозяйство [17].

Ревизия правила Бергмана за более чем полуторавековой период с момента его опубликования проводилась неоднократно, есть как сторонники, так и противники этого постулата. Выполненные в последние десятилетия работы на большом числе видов птиц и млекопитающих [12, 13] свидетельствуют о том, что половина или более видов следуют правилу Бергмана, в том числе и интересующий нас вид — обыкновенная лисица.

На Урале и прилегающих территориях лисица обитает от северной до южной оконечности Уральских гор, включая южную тундру, лесотундру, тайгу, лесостепь и степь. По Уралу проводят условную границу между *v.v. vulpes* и *v.v. tobolica*, однако информация о размерах собственно уральских лисиц отсутствует.

В целом по известным на настоящий момент сведениям о размерах лисиц в пределах ареала на территории бывшего СССР нельзя однозначно утверждать, по какому из географических правил изменяются размеры — Бергмана или оптимума ареала (*abundant centre hypothesis*). В связи с этим представляется актуальным изучить изменение размеров лисицы на достаточно протяженном по меридиану участке ареала — от лесотундры до степи. Такой подход к анализу позволит нивелировать в какой-то мере возможное влияние на размеры широты и высоты местности.

Цель настоящей работы — восполнить пробел в недостающей информации о размерах уральских лисиц и попытаться выявить возможную закономерность изменения их размеров вдоль Уральского меридиана.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для анализа послужили черепа из коллекций музея ИЭРиЖ УрО РАН и Арктического научно-исследовательского стационара ИЭРиЖ УрО РАН, собранные (в том числе авторами) за периоды 1955–1990 гг. и 2012–2019 гг. у охотников в течение промыслового сезона, который продолжается с ноября до начала марта. Всего было использовано 1473 черепа лисиц, добытых преимущественно в Свердловской, Челябинской, Курганской и Оренбургской областях (табл. 1), т.е. с восточного макросклона Уральских гор и прилегающей территории.

В анализ включены черепа, для которых были известны пол, сезон и место добычи. По возмож-

ности определяли приблизительные координаты места добычи. В случаях, когда был известен только район добычи, животному присваивали координаты, близкие к центральным для административного района. Исследуемая территория имеет протяженность с юга на север 51.4–68.4° с.ш. и с запада на восток 56–73.6° в.д. В меридиональном направлении крайние точки отстоят друг от друга на расстояние около 2000 км.

Таблица 1. Структура и объем выборки

Регион	Самцы		Самки		Общий итог
	0+	1++	0+	1++	
Свердловская обл.	426	184	259	159	1028
Челябинская обл.	36	20	29	15	100
Казахстан	6	2	9		17
Курганская обл.	50	15	37	25	127
ЯНАО	11	5	11	3	30
Башкирия	3	5	1		9
Тюменская обл.	23	13	27	8	71
Оренбургская обл.	14	18	34	18	84
ХМАО	2	4		1	7
Общий итог	571	266	407	229	1473

Возраст лисиц определяли, используя несколько методов. На первом этапе измеряли ширину канала и диаметр верхнего клыка, рассчитывали относительную ширину канала клыка к диаметру самого клыка [18]. При относительной ширине канала более 45% животных считали молодыми [19], остальных относили к взрослым, возраст которых определяли путем подсчета числа годовых слоев в цементе клыка по стандартной методике [20, 21]. При отсутствии клыков изучали шов между основной клиновидной костью и передней клиновидной костью (*sutura presphenoid-basis phenoidalis*). Этот шов открыт и хорошо различим у сеголеток, а на второй год жизни закрывается полностью и становится неразличимым на черепе [22–24]. Анализировали изменения размеров признаков в 4 группах: молодых самцов и самок; взрослых самцов и самок.

Измеряли следующие признаки черепа (по [7]), снятые с помощью штангенциркуля ШЦ-II-250-0.05 с точностью до 0.05 мм (рис. 1): кондилобазальную длину черепа (КБЗ), длину лицевого отдела, длину мозгового отдела, скуловую ширину, межглазничную ширину, заглазничную ширину, мастоидную ширину, высоту черепа в области барабанных камер, диаметр

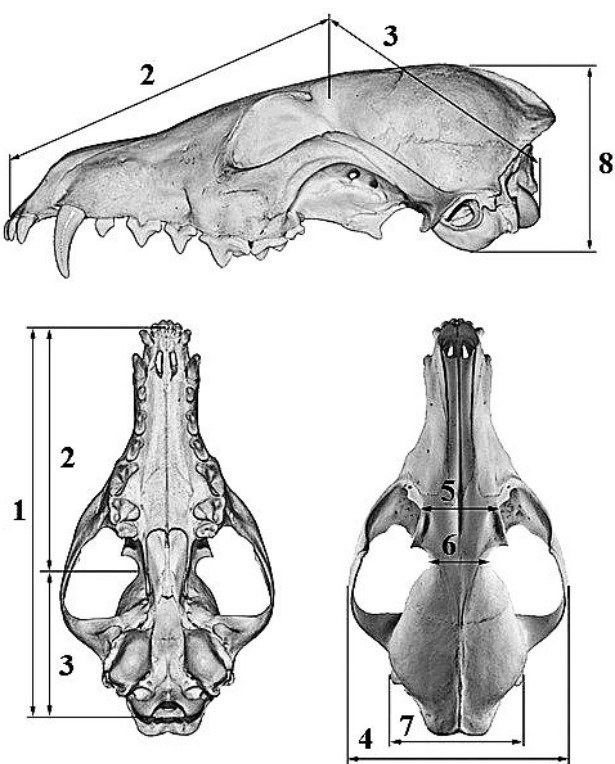


Рис. 1. Схема измерения признаков черепа: 1 – кондилобазальная длина, 2 – длина лицевого отдела, 3 – длина мозгового отдела, 4 – скуловая ширина, 5 – межглазничная ширина, 6 – заглазничная ширина, 7 – мастоидная ширина, 8 – высота черепа в области слуховых капсул.

клыка. Предположили, что изменение длины черепа отражает изменение длины тела.

Изменения признаков рассматривали как в широтном диапазоне, так и в группах, соответствующих тем или иным природным зонам согласно картам ботанико-географического районирования [25–28]. Как видно из табл. 1, имеющийся в нашем распоряжении материал распределен крайне неравномерно по административным образованиям, соответственно и по природным зонам и подзонам. Малый объем материала получен из лесотундры и северной тайги, в связи с чем они были объединены в одну группу. С другой стороны, достаточный объем материала из южной тайги и лесостепи позволил выделить в отдельную группу подзону предлесостепи (или подзону осиново-березовых или сосново-березовых подтаежных лесов) [25, 26], расположенную в юго-восточной части Свердловской области и отличающуюся высокой мозаичностью местообитаний, значительной антропогенной трансформацией и низким уровнем среднегодовых осадков.

При сравнении плотности населения лисицы в разных природных зонах использовали средний выход шкурок с 10 000 га. Ранее нами было показано [29], что этот показатель лучше описывает динамику численности лисицы, чем показатель численности, полученный с помощью зимнего маршрутного учета. Использовали сведения за 10-летний период – с 1961-го по 1970-й годы, когда промысел лисицы был хорошо развит. Подсчитывали среднее число заготовленных шкурок в административных районах Свердловской, Курганской, Челябинской и Тюменской (в состав которой на тот период входили Ямало-Ненецкий и Ханты-Мансийский автономные округа) областей. Административные районы относили к той или иной природной зоне (подзоне), если более 50% площади района располагалось в пределах зоны.

При статистической обработке материала использовали дисперсионный и регрессионный анализы. Обработку проводили в программе Statistica 8.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Результаты измерения основного признака, характеризующего размер черепа, – кондилобазальной длины – приведены в табл. 2 и 3. Этот признак используется для анализа большинством авторов, изучающих географическую изменчивость лисицы, и в связи с этим он позво-

ляет сравнивать изменения размеров в ареале вида.

В трех из четырех групп (повторностей) мы видим закономерно изменяющийся результат в пяти категориях растительных зон – постепенное нарастание величины КБЗ от лесотундры и северной тайги до предлесостепи и плавное снижение в южном направлении. И только величина черепа взрослых самцов из лесотундры и северной тайги несколько нарушает полученный результат – она оказалась больше при сопоставлении с другими группами. В целом изменения КБЗ черепа в зависимости от принадлежности к природной зоне оказались высокосignификантными ($F(4, 1378) = 17.83$; $p = 0.000$). Корреляция между средними значениями и стандартными отклонениями отсутствует, дисперсии однородны. Практически сходный результат получен при несколько ином сравнении – изменении КБЗ в зависимости от широты местности (рис. 2, 3). Наибольшие средние размеры характерны для широты от 56.7° до 57.5° . Именно в этом диапазоне широты расположен участок предлесостепи. К северу и югу от него средние размеры уменьшаются.

Аналогично кондилобазальной длине изменяются во всех 4 группах длина лицевого отдела, длина мозгового отдела, скуловая ширина, межглазничная ширина, мастоидная ширина, высота черепа в области слуховых камер (Приложение 1, доступно в электронной версии).

Таблица 2. Изменения кондилобазальной длины черепа молодых (0+) лисиц по природным зонам

Растительная зона (подзона)	Самцы		Самки	
	<i>n</i>	$M \pm SE$	<i>n</i>	$M \pm SE$
Лесотундра+северная тайга	10	144.22 ± 1.25	10	136.43 ± 1.42
Южная тайга	30	146.41 ± 0.92	32	139.34 ± 0.87
Предлесостепь	351	148.08 ± 0.26	201	141.18 ± 0.33
Лесостепь	125	145.79 ± 0.46	93	139.64 ± 0.54
Степь	27	143.17 ± 0.87	50	138.55 ± 0.58

Таблица 3. Изменения кондилобазальной длины черепа взрослых (1++) лисиц по природным зонам

Растительная зона (подзона)	Самцы		Самки	
	<i>n</i>	$M \pm SE$	<i>n</i>	$M \pm SE$
Лесотундра+северная тайга	9	148.79 ± 0.97	3	137.58 ± 1.86
Южная тайга	34	147.86 ± 0.84	23	140.91 ± 1.01
Предлесостепь	137	149.21 ± 0.38	124	142.16 ± 0.35
Лесостепь	52	147.86 ± 0.74	47	140.70 ± 0.46
Степь	19	145.56 ± 1.11	21	139.66 ± 1.06

Между широтой местности и растительными зонами (подзонами) существует тесная отрицательная связь ($r = -0.81$, $p = 0.000$), что вполне ожидаемо. Тем не менее мы не ограничились приведением только одного параметра. В градиенте широты обнаружено плавное увеличение размеров черепа лисицы с севера на юг до подзоны предлесостепи и затем плавное их снижение до зоны степи. Оценка средней величины КБЗ в пределах одной растительной зоны дает возможность с помощью

определенно объективного параметра сравнивать полученные значения с другими регионами.

При анализе рис. 3 обращает на себя внимание сужение расстояния между кривыми (величиной КБЗ у взрослых самцов и самок) от высоких широт к низким. Этот факт указывает на однозначное снижение степени полового диморфизма от северных широт к более южным. Отметим также, что на рис. 2, отражающем изменение КБЗ мо-

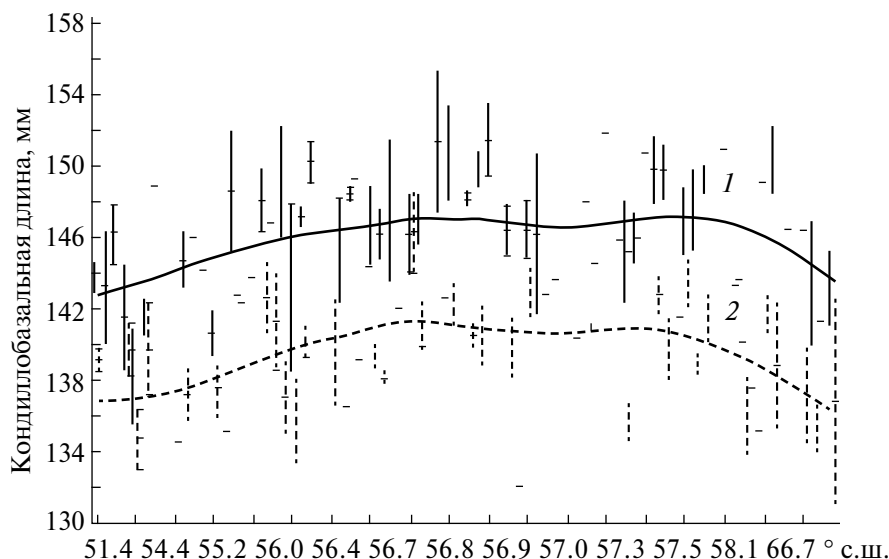


Рис. 2. Изменение кондилобазальной длины черепа молодых самцов (1) и самок (2) в градиенте широты: линия — аппроксимация среднего по методу взвешенных наименьших квадратов; точки — единичные наблюдения; точки и вертикальные линии — среднее $\pm$ SE. Самцы $F(63;407) = 1.89$; $p = 0.0001$; самки $F(48;293) = 1.57$; $p = 0.0119$.

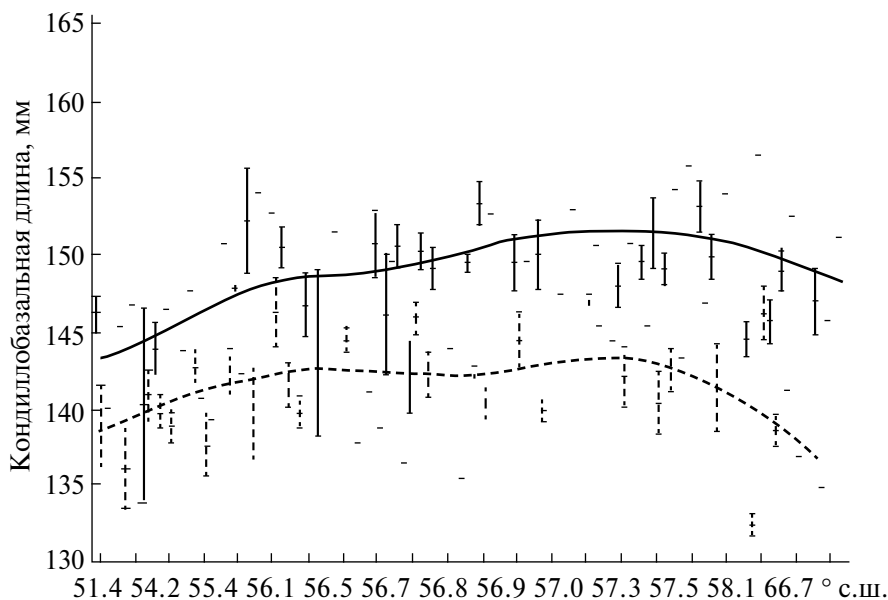


Рис. 3. Изменение кондилобазальной длины черепа взрослых самцов (1) и самок (2) в градиенте широты: линия — аппроксимация среднего по методу взвешенных наименьших квадратов, точки — единичные наблюдения; точки и вертикальные линии — среднее $\pm$ SE. Самцы $F(51;170) = 1.8$; $p = 0.0027$; самки $F(44;158) = 1.95$; $p = 0.0015$.

лодых самцов и самок, кривые идут параллельно, т.е. у молодых зверей из разных частей ареала половой диморфизм остается одним и тем же.

Для того чтобы понять, к какой относительной размерной категории (крупные, средние, мелкие) принадлежат полученные нами величины КБЗ из разных природных зон, мы собрали литературные сведения о размерах лисиц [2, 6, 10, 30–44]. Всего получилось 45 средних значений КБЗ для самцов и 41 – для самок. Точки охватывают почти всю Европу и часть ареала в Азии, расположенную в пределах бывшего СССР. Весь диапазон значений разделили на три равные части: в категорию крупных попали значения КБЗ самцов, равные 148.6 мм и более; в категорию средних – от 148.5 до 144.6 мм; в категорию мелких – 144.5 мм и менее. Аналогичное деление для самок выглядит следующим образом: крупные – более 142.1 мм; средние – от 142.0 до 138.0 мм; мелкие – менее 137.9 мм. Самцы и самки уральских взрослых лисиц из степи и лесостепи попали в категорию средних по размеру, также к средним следует относить лисиц из южной тайги. Крупные лисицы населяют предлесостепь.

Относительно противоречивая ситуация получилась для взрослых лисиц из северных регионов, лесотундры и северной тайги: самки попали в категорию мелких, самцы – в категорию крупных. Молодые звери из этих подзон оказались самыми мелкими. Следует отметить малый объем выборок из северных регионов, соответственно и оценки средних недостаточно надежны. Тем не менее мы полагаем, что фактов, свидетельствующих о малом размере лисиц из этих регионов, больше, чем противоположных. По нашим данным, молодые самцы и самки, а также взрослые самки оказались мельче зверей из южной тайги и тем более мельче зверей из предлесостепи.

Таким образом, наибольшие размеры лисиц свойственны срединной части ареала, к северу и югу размеры уменьшаются. Полученные результаты совпадают с данными В. Г. Юдина [10] о мелких размерах лисиц, обитающих на Чукотке, а также с частью данных на карте, опубликованной П. В. Терентьевым [9]. На карте видно некоторое снижение размеров к северу от средней полосы европейской части России.

Изменение размеров черепа лисицы происходит в соответствии с правилом оптимума.

Явно отсутствует соответствие правилу Бергмана – в более холодном климате размеры уменьшаются.

Параллельно с изменением размеров черепа сравнили среднюю плотность населения лисицы в разных природных зонах. Оказалось, что кривая изменений плотности ведет себя идентично с кривой изменений размеров черепа (рис. 4). Минимальная плотность населения характерна для северных регионов, затем она постепенно повышается до предлесостепи, а далее к югу, в лесостепи и степи выход шкурок с 10 000 га снижается ($p = 0.000$). Разница в плотности между лесотундрой, северной тайгой и предлесостепью достигает 2–7 порядков, между последней и южной тайгой разница почти двукратная. Далее к югу плотность снижается не столь существенно – в 1.5–2.3 раза.

Итак, в предлесостепи мы наблюдаем не только максимальные размеры лисиц, но и самую высокую плотность вида, т. е. правило оптимума подтверждает не один параметр (размеры), а два – размеры и плотность населения.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Относительно высокая плотность населения лисиц – есть следствие повышенной выживаемости и (или) плодовитости, что вкупе с размерами тела говорит о том, что условия предлесостепи наиболее благоприятны для этого вида. Условия обитания как в лесотундре и северной тайге, так и в степи менее благоприятны, что выражается не

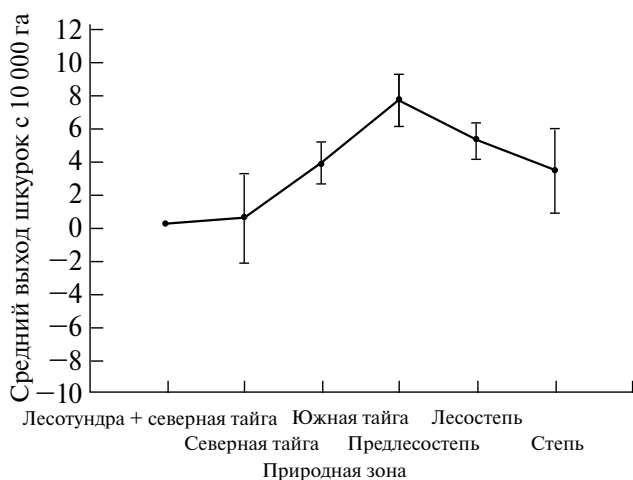


Рис. 4. Изменение средней плотности населения лисицы, выраженной в среднем выходе шкурок с 10000 га местообитаний, в разных природных зонах и подзонах. Среднее ± SE. $F(5; 91)=5.67$; $p=0.00013$.

только в более низкой плотности населения, но также и в размерах животных. Вполне вероятно, что в пессимальных условиях лисица испытывает не только прямое влияние температуры, но также и более мощное воздействие других факторов. К таковым можно отнести малый объем экологической ниши, который явно меньше как на севере ареала, так и в степной зоне.

Одновременное уменьшение средней плотности населения и размеров черепа свидетельствует о том, что как на севере, в подзонах лесотундры и северной тайги, так и на юге, в степи, лисица испытывает воздействие комплекса неблагоприятных факторов, влияющих не только на размеры животных, но и на плодовитость и выживаемость.

Наши результаты имеют большое сходство с данными, полученными при изучении размеров и массы тела европейского барсука [45]. Длина и масса тела барсука из популяции, обитающей западнее 40° в. д., изменяются в соответствии с правилом оптимума, а не с правилом Бергмана. Наиболее крупные барсуки обитают в центральной части ареала этой популяции, севернее и южнее размеры уменьшаются.

Полагаем, что на севере и юге ареала лисицы доминирующими факторами, определяющими некоторое уменьшение размеров, могут быть факторы различной природы: где-то определяющим может быть фактор или, скорее всего, факторы абиотические, где-то факторы биотической природы. Вероятно, те преимущества, которые дает правило Бергмана (физический смысл которого определяется правилом Рубнера) более крупным особям благодаря снижению теплопотерь в северных широтах, нивелируются каким-то более мощным фактором, приводящим не к увеличению, а к уменьшению размеров тела. Уровень теплопотерь в большей мере определяется теплозащитными свойствами волосяного покрова, густота и высота которого в зимний период существенно выше у северных форм многих широко распространенных видов [46]. В целом, скорее всего, в центре ареала лисицы факторы воздействия складываются таким образом, что баланс между потребляемой и расходуемой энергией оказывается более выгодным, чем на севере и юге.

Обнаруженный нами факт изменения размеров черепа (тела) лисицы в соответствии с правилом оптимума, а не правилом Бергмана, позволяет предположить, что микроэволюционная

дифференциация популяций лисицы в ареале идет под влиянием иных факторов, отличных от тех, которые определяют изменение отношения площади поверхности к объему тела. Поэтому необходим детальный анализ размеров тела лисицы как одного из важнейших видовых признаков в пределах всего ареала, изучения зависимостей изменения размеров от потенциальных факторов воздействия.

Работа выполнена в рамках бюджетной тематики (государственное задание № 122021000084-4). Авторы декларируют отсутствие конфликта интересов. Работа выполнена на музейном материале, без постановки экспериментов на живых зверях. Тушки лисиц были собраны у охотников, имевших специальные разрешения на их добычу.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Wilson D.E., Reeder D.M.* Mammal species of the world / Ed. Wilson D.E., Reeder D.M. Baltimore, Maryland: JHU Press, 2005. 2000 p.
2. *Гептнер В.Г., Наумов Н.П., Юргенсон П.Б.* и др. Млекопитающие Советского Союза. Т. 2. Морские коровы и хищные. М.: Высшая школа, 1967. 1004 с.
3. *Барышников Г.Ф., Гаррут В.Е., Громов И.М.* и др. Каталог млекопитающих СССР (плиоцен–современность) Л.: Наука, 1981. 456 с.
4. *Аристов А.А., Барышников Г.Ф.* Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Хищные и ластоногие. СПб., 2001. 560 с.
5. *Абрамов А.В., Хляп Л.А.* Отряд Carnivora // Млекопитающие России: систематико-географический справочник: Сборник трудов Зоологического музея МГУ. Т. 52. / Под ред. Павлинова И.Я., Лисовского А.А. М.: Тов-во научн. изд. КМК, 2012. С. 313–382.
6. *Огнев С.И.* Звери Восточной Европы и Северной Азии. Хищные млекопитающие. М.; Л.: Государственное изд-во, 1931. 776 с.
7. *Новиков Г.А.* Хищные млекопитающие фауны СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. 294 с.
8. *Павлинов И.Я., Россолимо О.Л.* Систематика млекопитающих СССР: дополнения. (Исследования по фауне). М.: Изд-во МГУ, 1998. С. 190.
9. *Терентьев П.В.* Методические соображения по изучению внутривидовой географической изменчивости // Внутривидовая изменчивость наземных позвоночных животных и микроэволюция / Труды Всесоюзного совещания. Под ред. Шварца С.С. Свердловск, 1966. С. 3–20.
10. *Юдин В.Г.* Лисица Дальнего Востока СССР. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1986. 284 с.
11. *Мина М.В., Клевезаль Г.А.* Рост животных. Анализ

- на уровне организма. М.: Наука, 1976. 291 с.
12. *Meiri S., Dayan T.* On the validity of Bergmann's rule // *Journal of Biogeography*. 2003. V. 30. P. 331–351.
 13. *Meiri S., Dayan T., Simberloff D.* Carnivores, biases and Bergmann's rule // *Biol. J. Linn. Soc.* 2004. V. 81. P. 579–588.
 14. *McNab B.K.* Geographic and temporal correlations of mammalian size reconsidered: a resource rule // *Oecologia*. 2010. V. 164. P. 13–23. DOI 10.1007/s00442–010–1621–5
 15. *Geist V.* Bergmann's rule is invalid. // *Canad. Journal of Zoology*. 1987. V. 65. P. 1035–1038.
 16. *Kolb H. H.* Variation in the size of foxes in Scotland // *Biol. J. Linn. Soc.* 1978. V. 10. P. 291–304.
 17. *Yom-Tov Y., Yom-Tov Sh., Barreiro J. et al.* Body size of the red fox *Vulpes vulpes* in Spain: the effect of agriculture. // *Biol. J. Linn. Soc.* 2007. V. 90. P. 729–734.
 18. *Смирнов В.С.* Определение возраста и возрастная структура популяции песца на Ямале // *Тр. Салехардского стационара УФАН СССР*. Тюмень, 1959. Вып. 1. С. 220–238.
 19. *Корытин Н.С., Ендукин А.Ю.* Сравнение двух методов определения возраста у красной лисицы // *Информационные материалы ИЭРиЖ*. Свердловск, 1982. С. 17.
 20. *Клевезаль Г.А., Клейненберг С.Е.* Определение возраста млекопитающих по слоистым структурам зубов и кости. М.: Наука, 1967. 144 с.
 21. *Клевезаль Г.А.* Принципы и методы определения возраста млекопитающих. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2007. 283 с.
 22. *Churcher C.S.* Cranial variation in the North American Red Fox // *J. Mammal.* 1960. V. 41. № 3. P. 349–360.
 23. *Johnston D.H., Beauregard M.* Rabies epidemiology in Ontario // *Bull. Wildl. Dis. Assoc.* 1969. V. 5. № 3. P. 357–370.
 24. *Harris S.* Age determination in the Red fox (*Vulpes vulpes*) – an evaluation of technique efficiency as applied to a sample of suburban foxes // *J. Zool. London*. 1978. V. 184. P. 91–117.
 25. *Колесников Б. П.* Лесорастительные условия и типы лесов Свердловской области: практическое руководство. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1973. 176 с.
 26. *Капустин В.Г., Корнев И. Н.* Свердловская область. Природа, население, хозяйство, экология. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 1998. 300 с.
 27. *Юрковская Т.К.* Карта растительности // *Национальный атлас почв Российской Федерации* / Под ред. чл.-корр. РАН Шоба С.А. М.: Астрель, 2011. С. 46–47.
 28. *Куликов П.В., Золотарева Н.В., Подгаевская Е.Н.* Эндемичные растения Урала во флоре Свердловской области / Под ред. Мухина В.А. Екатеринбург: Гошицкий, 2013. 612 с.
 29. *Корытин Н.С.* Достоверность оценок численности крупных млекопитающих, получаемых разными способами // *Динамика популяций охотничьих животных Северной Европы: Мат-лы III Международ. симп.* / Науч. ред. Данилов П.И. и др. Петрозаводск: Ин-т биологии КарНЦ РАН, 2003. С. 117–118.
 30. *Гидаятов Ю.Х., Насибов С.Б., Алиев Р.А.* Краниометрические особенности лисиц в различных природных областях Азербайджана // *Тезисы докл. IV съезда Всесоюзного териологического общ-ва*. М., 1986. С. 120–121.
 31. *Данилов П.И., Русаков О.С., Туманов И.Л.* Хищные звери Северо-Запада СССР. Л.: Наука, 1979. 161 с.
 32. *Лебедева Н.И.* Морфологические особенности обыкновенной лисицы (*Vulpes vulpes* L., 1758) нижнего Приднепровья // *Вісник Запорізького державного університету*. 2000. № 2. С. 210–214.
 33. *Полещук Е.М., Сидоров Г.Н.* Морфологическая и краниологическая характеристика лисицы и корсака Западной Сибири. СПб.: ЛиСС, 2004. 100 с.
 34. *Сидорович А.А., Орлов И. А.* Влияние кормовых условий на рост и развитие молодых особей лисицы обыкновенной (*Vulpes vulpes* L.) в центральной Беларуси // *Вестник фонда фундаментальных исследований*. 2012. Т. 62. № 4. С. 60–70.
 35. *Слудский А.А. Варшавский С.Н., Исмаилов М.И. и др.* Млекопитающие Казахстана. В 4-х т. Хищные (собаки, медведи, енотовые), ластиногие (настоящие тюлени). Алма-Ата: Наука КазССР, 1981. 244 с.
 36. *Чернявский Ф.Б.* Млекопитающие Крайнего Северо-Востока Сибири. М.: Наука, 1984. 388 с.
 37. *Шевченко Л.С.* Краниометрические показатели обыкновенной лисицы европейской части СССР // *Вестник зоологии*. 1987. № 3. С. 63–71.
 38. *Кораблев Н.П., Кораблев М.П., Кораблев А.П. и др.* Факторы полиморфизма краниометрических признаков лисицы обыкновенной (*Vulpes vulpes*, Carnivora, Canidae) в центре европейской части России // *Зоол. журн.* 2018. Т. 97. Вып. 9. С. 1175–1188. DOI: 10.1134/S0044513418090064
 39. *Amaike Y., Oishi T., Uruguchi K. et al.* Geographical variation in skull morphology in the Hokkaido population of the Red Fox, *Vulpes vulpes* // *Mammal Study*. 2015. V. 40. № 4. P. 245–256. DOI: 10.3106/041.040.0405
 40. *Ansorge H.* Intrapopular skull variability in the red fox, *Vulpes vulpes* (Mammalia: Carnivora: Canidae) // *Zool. Abhandlungen*. 1994. V. 48. № 6. P. 103–123.
 41. *Fairley J.S., Bruton T.* Some observations on a collection of fox skulls from North-East Ireland // *Irish Nat. J.* 1984. V. 21. № 8. P. 349–351.
 42. *Hartová-Nentvichová M., Anděra M., Hart V.* Cranial ontogenetic variability, sex ratio and age structure of the

- Red fox // Cent. Eur. J. Biol. 2010. V. 5. № 6. P. 894–907.
43. *Hell P., Paule L., Shevchenko L.S.* et al. Craniometrical investigation of the Red fox (*Vulpes vulpes*) from the Slovak Carpathians and adjacent lowlands // *Folia Zool.* 1989. V. 38. № 2. P. 139–155.
44. *Huson L.W., Page R.J.C.* A comparison of fox skulls from Wales and South-East England // *J. Zool.* London. 1979. V. 187. № 4. P. 465–470.
45. *Virgo's E., Kowalczyk R., Trua A.* et al. Body size clines in the European badger and the abundant centre hypothesis // *Journal of Biogeography.* 2011. V. 38. P. 1546–1556.
46. *Scholander P.F.* Evolution of climatic adaptation in homeotherms // *Evolution.* 1955. V. 9. P. 15–26. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1955.tb01510.x>

Red Fox Skull Size Variability Along the Ural's Meridian: Bergmann's Rule or the Optimum Rule?

N. S. Korytin¹, *, A. M. Goskov¹

¹*Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Russia, 620144, Ekaterinburg*

*e-mail: nsk@ipae.uran.ru, nikkor@olympus.ru

Changes in the skull size of the red fox (*Vulpes vulpes* L.) along the eastern macroslope of the Ural Range from the forest-tundra to the steppe are analyzed. The sizes varied from minimum in the north to maximum in pre-forest-steppe pine-birch forests. Further south, the size of the skull decreased again. The average fox population density changed similarly. Based on these data, it was concluded that the sizes change in accordance with the optimum rule, and not with Bergman's rule. Probably, microevolutionary adaptations to living conditions are influenced by general factors that influence both body size and the population density of the species.

Keywords: biogeographical patterns, intraspecific variability, geographic variability, sexual dimorphism, population density

УДК 58.056

НИЗКАЯ УСТОЙЧИВОСТЬ АБОРИГЕННЫХ ВИДОВ КУСТАРНИКОВ И КУСТАРНИЧКОВ ОСТРОВА САХАЛИН К МАЛОСНЕЖНОЙ ЗИМЕ

© 2024 г. В. В. Шейко^а, *^а Сахалинский филиал Ботанического сада-института ДВО РАН, Россия, 693023, Южно-Сахалинск, ул. Горького, 21

*e-mail: viktorsheiko@mail.ru

Поступила в редакцию 09.08.2023 г.

После доработки 26.09.2023 г.

Принята к публикации 05.10.2023 г.

Ключевые слова: остров Сахалин, зимостойкость инорайонных видов, стратегии адаптации к похолоданию климата, экстремальные зимы

DOI: 10.31857/S0367059724010079 **EDN:** WZKGWF

Остров Сахалин расположен в зоне холодно-умеренного муссонного климата с океаническим влиянием, которым обусловлен мощный снежный покров в зимний период. Влияние таких условий на растения и растительные сообщества исследовалось в ряде работ [1–3]. Выявлены механизмы акклиматизации инорайонных растений и адаптации аборигенных видов к местным природно-климатическим особенностям. К числу в целом благоприятных местных факторов можно отнести мощный снежный покров, слабое промерзание грунта и снижение температурных контрастов под пологом елово-пихтовых лесов. В периоды криостадиалов происходят похолодание и аридизация с резким уменьшением мощности снежного покрова. Реакция видов, адаптированных к сахалинскому климату, на такие условия слабо изучена. Возможность для ее исследования предоставляют аномально малоснежные зимы, случающиеся приблизительно раз в 20 лет. Знание реакции растений на аномалии может позволить оценить значимость адаптаций, существующих у аборигенных видов к тем или иным местным факторам. Подобные сравнения могут быть продуктивными при сравнении реакций аборигенных видов с инорайонными, особенно происходящими из более теплых климатических зон. В настоящей работе проверили гипотезу, что зимостойкость сахалинских кустарников в аномальную зиму снизилась сильнее, чем зимостойкость инорайонных кустарников.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объектом наблюдения были кустарники и кустарнички 18 аборигенных видов – как на экспо-

зициях и в питомниках Сахалинского филиала Ботанического сада-института Дальневосточного отделения РАН (СФ БСИ ДВО РАН), расположенного на окраине г. Южно-Сахалинска, так и в его ближайших окрестностях, и 53 вида из 13 родов (с преобладанием видов *Lonicera* L. и *Viburnum* L.) из других регионов (36 – из умеренной зоны, 17 – преимущественно из субтропической) (табл. 1).

Средняя высота снежного покрова определена за 20-летний период. Данные получены в районе Ботанического сада на стационарной площадке Сахалинского филиала Дальневосточного геологического института ДВО РАН (ДВГИ ДВО РАН) [4]. Суточные колебания температуры воздуха оценивали с помощью установленной той же организацией с 2016 г. автоматической метеостанции Davis Instruments Vantage Pro. Среднемесячные значения температуры воздуха приводятся по данным наблюдений на метеостанции Южно-Сахалинск. Значения температуры осреднены за период 1966–2022 гг. по данным АИСОРИ [5].

Зимостойкость оценивали по общепринятой в России 7-балльной шкале [6] в период с 1998 г. по 2022 г. Согласно этой методике, баллы, именуемые баллами зимостойкости, в действительности отражают, наоборот, интенсивность зимних повреждений: низшая зимостойкость – 7 баллов (вымерзание), максимальная – 1 балл (отсутствие повреждений). Совокупность исследуемых видов разделили на 2 группы: аборигенные и инорайонные. Средние значения минимальной зимостойкости для двух групп

Таблица 1. Список исследованных аборигенных и инорайонных видов

Название вида	На открытом участке	В тени	Число лет наблюдений	Название вида	На открытом участке	В тени	Число лет наблюдений
Аборигенные виды				<i>L. hispida</i> Pall. ex Roem. et Schult.	+		18
<i>Empetrum stenopetalum</i> V. N. Vassil.	+	+	12	<i>L. involucrata</i> Banks ex Spreng.	+	+	24
<i>Euonymus miniatus</i> Tolm.	+	+	23	<i>L. ligustrina</i> var. <i>pileata</i> (Oliv.) Franch.	+		22
<i>E. sieboldianus</i> Blume	+	+	24	<i>L. maackii</i> (Rupr.) Herder	+		24
<i>Gaultheria miqueliana</i> Takeda	+	+	12	<i>L. maximowiczii</i> (Rupr.) Regel	+		23
<i>Lonicera caerulea</i> L.	+	+	24	<i>L. morrowii</i> A. Gray	+		24
<i>L. chamissoi</i> Bunge ex P. Kir.	+	+	23	<i>L. myrtillus</i> Hook.f. et Thoms.	+		12
<i>L. chrysantha</i> Turcz. ex Ledeb.	+		24	<i>L. nigra</i> L.	+		22
<i>L. glehnii</i> F. Schmidt	+	+	24	<i>L. olgae</i> Regel et Schmalh.	+		21
<i>L. sachalinensis</i> (F. W. Schmidt) Nakai	+	+	23	<i>L. periclymenum</i> L.	+		24
<i>L. tolmatchevii</i> Pojark.	+	+	24	<i>L. praeflorens</i> Batalin	+		23
<i>Ribes sachalinense</i> (F. Schmidt) Nakai	+	+	24	<i>L. prostrata</i> Rehd.	+		21
<i>Sambucus miquelii</i> (Nakai) Kom.	+		24	<i>L. tatarica</i> L.	+		24
<i>Spiraea media</i> Schmidt	+	+	24	<i>L. utahensis</i> S. Wats.	+		24
<i>Vaccinium ovalifolium</i> Sm.	+	+	9	<i>L. webbiana</i> Wall.	+		23
<i>Viburnum furcatum</i> Blume ex Maxim.	+	+	20	<i>L. xylostium</i> L.	+		24
<i>V. sargentii</i> Koehne	+	+	24	<i>Mespilus germanica</i> L.	+		9
<i>V. wrightii</i> Miq.	+	+	15	<i>Pyracantha coccinea</i> M. Roem.	+		9
<i>Weigela middendorffiana</i> (Carrière) K. Koch	+	+	24	<i>Sambucus canadensis</i> L.	+		18
Инорайонные виды				<i>S. nigra</i> L.	+		23
<i>Buxus sempervirens</i> L.	+	+	9	<i>Smilax excelsa</i> L.	+		9
<i>Cryptomeria japonica</i> D. Don	+		12	<i>Staphylea colchica</i> Steven	+		9
<i>Jasminum fruticans</i> L.	+		9	<i>Symphoricarpos albus</i> (L.) S. F. Blake	+		23
<i>Kolkwitzia amabilis</i> Graebn.	+		21	<i>Viburnum acerifolium</i> L.	+		12
<i>Lonicera alpigena</i> L.	+		24	<i>V. buddleifolium</i> C. H. Wright	+		23
<i>L. altmannii</i> Regel et Schmalh.	+		24	<i>V. cassinoides</i> L.	+		18
<i>L. canadensis</i> Marsh.	+		24	<i>V. cotinifolium</i> D. Don	+		23
<i>L. caucasica</i> Pall.	+		24	<i>V. dentatum</i> var. <i>venosum</i> (Brit.) Gleas.	+		22
<i>L. demissa</i> Rehder	+		24	<i>V. lantana</i> L.	+	+	24
<i>L. dioica</i> L.	+		24	<i>V. lentago</i> L.	+		18
<i>L. discolor</i> Lindl.	+		17	<i>V. nudum</i> L.	+		18
<i>L. ferdinandi</i> Franch.	+		24	<i>V. opulus</i> L.	+		23
<i>L. floribunda</i> Boiss.	+		17	<i>V. rafinesquianum</i> Schult.	+		10
<i>L. fragrantissima</i> Lindl. et Paxton	+		23	<i>V. rhytidophyllum</i> Hemsl.	+		10
<i>L. gracilipes</i> var. <i>glandulosa</i> Maxim.	+		24	<i>V. sieboldii</i> Miq.	+		13
				<i>V. trilobum</i> Marshall	+		23
				<i>V. veitchii</i> C. H. Wright	+		23
				<i>Weigela hortensis</i> K. Koch	+	+	9

определяли отдельно в аномальном 2019 г. и за многолетний период, а также отдельно на освещенных местах и под пологом деревьев. Для двух групп видов – аборигенных и инорайонных, наблюдавшихся отдельно в тени или на солнце, сравнили между собой как сами средние значения, так и разность между данными за 2019 г. и многолетний период.

Дескриптивная статистика включала расчет медианы с межквартильным размахом. Единицей измерения в одном случае было минимальное значение зимостойкости, зафиксированное среди всей совокупности экземпляров того или иного вида, испытанных либо на солнце, либо в тени – отдельно для 2019 г. и многолетнего периода (т.е. всего 4 категории наблюдений). В другом случае единицей измерения была разность между минимальными значениями зимостойкости для каждого вида в 2019 г. и за многолетний период – отдельно для тех же 4 категорий. Объем выборок был следующий: аборигенные виды на открытых участках – 18 видов, в затенении – 16; инорайонные виды на открытых участках – 53, в затенении – 4. Выборки сравнивали попарно. Сравнение двух выборок проводили с помощью критерия Манна-Уитни (U). Статистическую значимость оценивали рандомизационной техникой Монте-Карло ($n = 99\,999$). Эффекты считали статистически значимыми при $p \leq 0.05$. Расчеты и графические построения выполнены в пакетах PAST (v. 4.13; [7]) и GraphPad Prism9 (GraphPad Software, Inc.).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Зима 2018/19 гг. была аномально малоснежной (рис. 1). Ранее подобное явление отмечали в 1997/98 гг. В обоих случаях этому событию предшествовало более холодное, чем обычно, лето. В первую половину зимы 2018/19 гг. толщина снега не превышала 30 см. К 10 декабря толщина снега была около 10 см, несколько недель оставаясь столь же низкой – притом, что среднемноголетняя мощность снега к 15 декабря составляет 30 см. Наледи на реках и ручьях свидетельствовали о более глубоком, чем обычно, промерзании грунта даже в поймах. К концу января средняя температура воздуха опустилась ниже нормы, а 9 февраля зафиксировали температуру -34°C при абсолютном минимуме для Южно-Сахалинска -39°C . Мощность снегового покрова возросла до 39–48 см лишь во второй половине зимы, особенно к концу марта, одно-

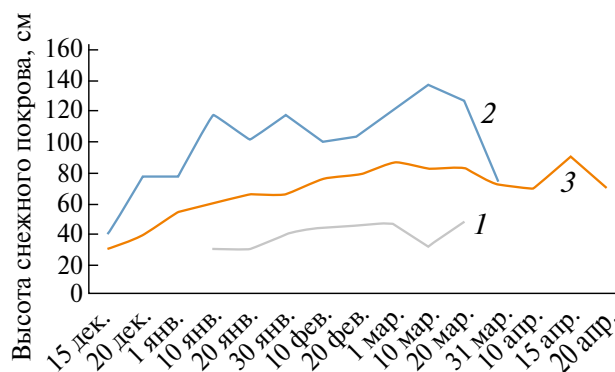


Рис. 1. Высота снежного покрова в Ботаническом саду в малоснежную зиму 2018/19 гг. (1), многоснежную 2017/18 гг. (2) и средняя высота (3) за 20 лет [2].

временно с повышением температуры воздуха выше нормы. Это усилило зимнее иссушение побегов. Повышение среднесуточной температуры сопровождалось ее резкими суточными перепадами.

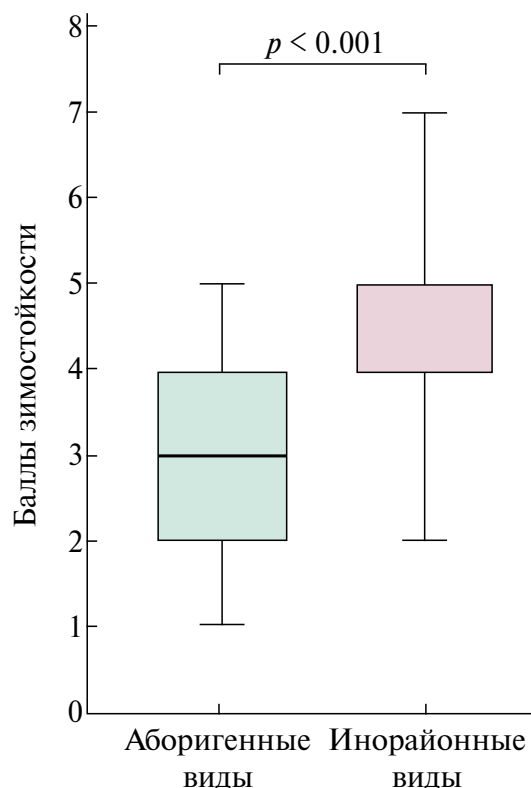


Рис. 2. Минимальная зимостойкость за многолетний период на открытых местах у аборигенных и инорайонных видов. Здесь и на рис. 3 коробчатая диаграмма показывает межквартильный размах, горизонтальная линия внутри – медиана, вертикальные линии – минимальный и максимальный диапазоны баллов.

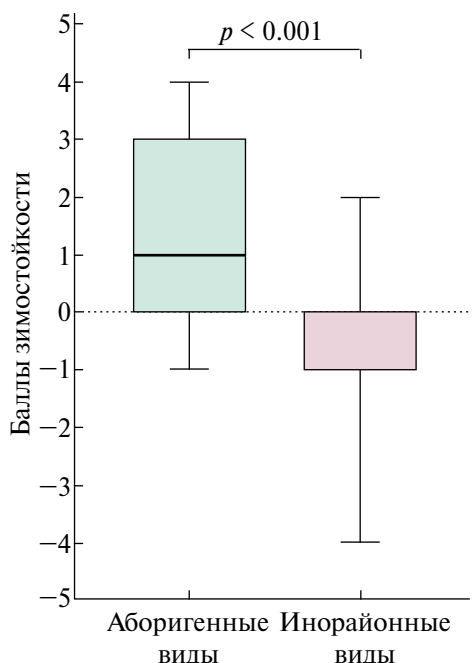


Рис. 3. Разность минимальной зимостойкости в 2019 г. и за многолетний период на открытых местах у аборигенных и инорайонных видов.

При сопоставлении средних значений минимальной зимостойкости за многолетний период на открытых местах между аборигенными и инорайонными видами обнаружены статистически значимые различия: $U = 196.0$, $p < 0.001$ (рис. 2). Более высокая зимостойкость в среднем установлена у аборигенных растений. В 2019 г. значимые различия между двумя категориями видов отсутствуют ($U = 355.5$, $p = 0.071$), так как зимостойкость аборигенных и инорайонных видов одинаково низкая. Разность минимальной зимостойкости в 2019 г. и за многолетний период у двух категорий видов значима при $U = 139.0$, $p < 0.001$ (рис. 3). Минимальная зимостойкость аборигенных видов в 2019 г. существенно снизилась по сравнению со среднемноголетней (значения медиан различаются на 2 балла) при $U = 47.5$, $p < 0.001$, тогда как у инорайонных значимо не изменилась ($U = 1239.0$, $p = 0.158$). Из 18 аборигенных видов более низкие показатели в 2019 г. отмечены у представителей 14 видов, или 78%. Снижение зимостойкости отмечено: на 4 балла у 1 вида (*Empetrum stenopetalum*), на 3 балла — у 5 видов (или 27.8%), на 2 балла — у 2 (11.1%), на 1 балл — у 5 (27.8%), не отмечено — у 5 (27.8%). Из 54 видов инорайонных кустарников зимостойкость снизилась у представителей 5 видов, или 9%, все они из рода *Lonicera*.

Разность минимальной зимостойкости аборигенных и инорайонных кустарников, наблюдавшихся под пологом деревьев, оказалась статистически незначимой ($U = 27.0$, $p = 0.675$), вероятно, из-за малого (4 вида, или 7.4%) числа видов инорайонных растений. У кустарников 14 аборигенных видов, наблюдавшихся в тени, минимальная зимостойкость в 2019 г. статистически значимо ($U = 43.0$, $p = 0.006$) снизилась, хотя и незначительно: медианы совпадают, но межквартильный размах в 2019 г. от 2 до 4 баллов, за остальные годы — от 1 до 2. Разница незначительна из-за отсутствия изменений в 2019 г. у половины видов и малых изменений у большинства остальных: снижение на 4 балла у 2 видов (12.5%) — *Gaultheria miqueliana* и *Ribes sachalinense*, на 3 балла — у 1 вида (6.3%), на 2 балла — у 3 (18.8%), на 1 балл — у 2 (12.5%).

Более сильные, чем у инорайонных видов, зимние повреждения аборигенных кустарников в аномально малоснежную зиму можно объяснить адаптацией большинства из них к факторам, связанным с мощным снежным покровом. С адаптацией к защите побегов от зимнего иссушения можно связать реакции видов, ареалы которых расположены в зоне холоднотемперного климата, преимущественно в регионах с глубоким снегом: *Gaultheria miqueliana* [8], *Ribes sachalinense* [9], *Lonicera chamissoi* [9, 10], *Viburnum wrightii*, в меньшей степени — *Spiraea media* и *Empetrum stenopetalum* [8].

Другой фактор, на который влияет глубокий снег, — слабое промерзание грунта. Оно может быть обусловлено как собственно снежным укрытием, так и высоким уровнем грунтовых вод. В первом случае к данному фактору адаптированы *Gaultheria miqueliana* из зоны океанического влияния [8] и виды, предпочитающие среднюю и верхнюю части горных склонов: *Ribes sachalinense* [9], *Vaccinium ovalifolium*, *Viburnum furcatum*, *Weigela middendorffiana*, *Euonymus miniatus*, иногда рассматриваемый как *E. sachalinensis* Maxim. [9]. На острове Сахалин *E. miniatus* чаще встречается в среднегорьях, часто в зарослях бамбука *Sasa*. Растения *Sasa* spp. массово обмерзли в низкогорьях (но не в среднегорьях) зимой 2018/19 гг. К прирусловым участкам и местам выклинивания грунтовых вод приурочены местообитания *Ribes sachalinense*, *Lonicera tolmatchevii* [10, наши данные], *Euonymus sieboldiana*.

Часть видов, не отреагировавших на малоснежность зимы под пологом деревьев, адапти-

рованы к минимизации зимнего иссушения из-за их приуроченности к произрастанию под пологом елово-пихтовых лесов: *Weigela middendorffiana* [11], *Lonicera glehnii*, *Viburnum wrightii*. Последние два – реликтовые виды южного генезиса [10, 12]. Даже на освещенных участках на погодную аномалию не отреагировали *Lonicera chrysantha*, *L. caerulea*, *Viburnum sargentii*, *Sambucus miquelii*. Первые три – это виды, основная часть ареалов которых находится в регионах с более суровыми или даже малоснежными зимами [8]. *S. miquelii* – самый быстрорастущий сахалинский кустарник, что, возможно, позволяет его корням достигать грунтовых вод. Приуроченность к перечисленным местообитаниям можно рассматривать как разные стратегии адаптации дальневосточных видов к похолоданию климата.

Из инорайонных кустарников снизили зимостойкость в 2019 г. лишь некоторые виды жимолости. Из них *Lonicera involucrata* и *L. maximowiczii* близкородственны, соответственно, *L. tolmatchevii* и *L. sachalinensis* [10], *L. webbiana* и *L. alpigena* входят в одну подсекцию с аборигенной *L. glehnii* [10]. Стелющаяся *L. prostrata* из субальпийского пояса гор Западного Китая [13] адаптирована к зимовке под снежным укрытием. Факт слабой реакции многих инорайонных видов на погодную аномалию следует учитывать при исследовании возможностей натурализации инвазионных видов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В Ботаническом саду г. Южно-Сахалинска сравнили зимостойкость 18 видов кустарников и кустарничков, аборигенных для о. Сахалин, и 53 инорайонных видов. Обнаружено статистически значимое превышение средних значений (медиан) минимальной зимостойкости за многолетний период на открытых местах у аборигенных видов в сравнении с инорайонными. В аномально малоснежную зиму 2018/19 гг. значимых различий между двумя категориями видов не зафиксировано. Это результат значимого снижения минимальной зимостойкости у аборигенных видов в 2019 г. в сравнении с многолетним периодом. У аборигенных кустарников зимостойкость в 2019 г. снизилась у 78% видов, у инорайонных – у 9% (все из рода *Lonicera*).

Негативная реакция аборигенных видов, вероятно, связана с адаптациями к мощному снежному укрытию и слабому промерзанию грунта.

Другая категория – растения, чаще реликтовые, адаптированные к условиям елово-пихтовых лесов, уберегающих их от температурных контрастов. Не отреагировали на погодную аномалию виды, распространенные больше в малоснежных районах умеренной зоны и в регионах с более суровым климатом. Инорайонные виды *Lonicera*, отреагировавшие на аномалию, либо родственны сахалинским видам, либо адаптированы к снежному укрытию.

Работа выполнена в рамках темы государственного задания «Введение в культуру, изучение и сохранение генетических ресурсов хозяйственно ценных растений Восточной Азии», № 122040800086-1. Выражаю признательность коллективу лаборатории лавинных и селевых процессов Сахалинского филиала ДВГИ ДВО РАН за материалы по снежному покрову и помощь в обработке климатических данных.

Автор подтверждает отсутствие конфликта интересов. Сообщение не содержит исследований с участием людей или животных в качестве объектов изучения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Клиңцов А.П. Защитная роль лесов Сахалина. Южно-Сахалинск: Дальневост. кн. изд-во, Сахалин. отд-ние, 1973. 233 с.
2. Воронова Т.Г. Корневые системы плодовых и ягодных растений в условиях Сахалина. Новосибирск: Наука, 1973. 216 с.
3. Шейко В.В. Итоги интродукции видов *Lonicera* (Caprifoliaceae) на юге Сахалина // Бюл. Главного ботан. сада. М., 2008. Вып. 193. С. 33–40.
4. Музыченко А.А., Лобкина В.А. Оценка снежности зим на юге острова Сахалин по данным контрольной площадки наблюдения // Вестник ДВО РАН. 2018. № 6. С. 115–121.
5. Веселов В.М., Прибыльская И.Р., Мирзеабасов О.А. Специализированные массивы для климатических исследований. Copyright © 2000-2011-2018-2022 ВНИИГМИ-МЦД. URL: <http://aisori-m.meteo.ru>
6. Методика фенологических наблюдений в ботанических садах СССР // Бюл. Главного ботан. сада. М., 1979. Вып. 113. С. 3–11.
7. Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. PAST: paleontological statistics software package for education and data analysis // Palaeontologia Electronica. 2001. V. 4 (1). P. 1–9.
8. Сосудистые растения советского Дальнего Востока / Отв. ред. Харкевич С.С. Ленинград (СПб.): На-

- ука, 1985–1996. Т. 1–8.
9. Global Biodiversity Information Facility, 2021.
<https://www.gbif.org/what-is-gbif>.
 10. Недолужко В.А. Систематический и географический обзор жимолостей северо-востока Евразии // Комаровские чтения. Владивосток, 1986. Вып. 33. С. 54–109.
 11. Krestov P.V., Nakamura Y. Phytosociological study of the *Picea jezoensis* forests of the Far East // Folia Geobotanica. 2002. V. 37. N4. P. 441–474.
<https://doi.org/10.1007/BF02803257>
 12. Clement W.L., Donoghue M.J. Barcoding success as a function of phylogenetic relatedness in *Viburnum*, a clade of woody angiosperms // BMC Evol. Biol., 2012. V. 12. Art. 73. P. 1–13.
 13. Flora of China. V. 19. St. Louis – Beijing, 2011. P. 478–640.

Low Resistance of Native Species of Shrubs and Bushes on Sakhalin Island to Winters with Little Snow

V. V. Sheiko^{1, *}

¹Botanical Garden Institute, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Sakhalin oblast, Russia, 693023, Yuzhno-Sakhalinsk

*e-mail: viktorsheiko@mail.ru

Keywords: Sakhalin Island, winter hardiness of non-regional species, adaptation strategies to climate cooling, extreme winters

СТЕКЛО ИЛИ ПЛАСТИК? ВЛИЯНИЕ МАТЕРИАЛА ВОРОНКИ НА ЭФФЕКТИВНОСТЬ ЭКСТРАКЦИИ НЕМАТОД МЕТОДОМ БЕРМАНА

© 2024 г. А. Д. Логинова^а, *

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

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

Поступила в редакцию 22.05.2023 г.

После доработки 11.08.2023 г.

Принята к публикации 28.08.2023 г.

Ключевые слова: свободноживущие нематоды, почва, лесная подстилка, оценка численности

DOI: 10.31857/S0367059724010089 **EDN:** WVQCLN

Нематоды — одна из наиболее распространенных и многочисленных групп беспозвоночных: они встречаются практически повсюду [1], а численность может достигать 20 млн экз./м² [2]. Обилие нематод — важный индикатор состояния почвы [3–5]. Для корректной оценки численности и возможности сравнивать величины, полученные в разных исследованиях, необходима стандартизация методики экстракции. Выделение нематод методом Бермана — наиболее часто используемая техника, разработанная еще в начале XX в. и неоднократно модифицированная в целях максимизации эффективности [6]. При ее стандартизации уделяли внимание выбору оптимального времени экстракции, массе пробы, количеству воды [6], а также рассматривали вариации оборудования: сита с разным размером ячеек, разные типы фильтров [7, 8]. Однако вопрос о возможности оседания нематод на стенках экстракционных воронок, а также о влиянии материала, из которого они изготовлены, на эффективность экстракции ранее не рассматривался. Между тем в разных исследованиях используют воронки как из стекла [9–11], так и из пластика [12–14]. Чаще всего авторы вообще не указывают материал воронки, например [7, 15]. Цель данной работы — ответить на вопрос, влияет ли материал воронок на эффективность экстракции нематод.

Отбор образцов почвы (органический и органоминеральный горизонты) проводили на двух участках соснового леса в парковой зоне г. Екатеринбурга (Юго-Западный лесопарк и территория Ботанического сада УрО РАН). На обоих участках с каждой из 5 пробных площадей отобрали по 5 образцов из каждого горизонта с помощью

лопатки и рамки (10×10 см) на глубину 5 см. Расстояние между точками сбора составляло не менее 2 м, между пробными площадями — 150 м. Затем образцы каждого горизонта, отобранные с одной площадки, объединяли и тщательно перемешивали, чтобы добиться гомогенности пробы. Объединенную пробу делили на 6 равных частей (органический горизонт — 10 г, органоминеральный — 25 г, с точностью 0.02 г) — подпроб. Для экстракции нематод из каждой пробы (6 подпроб) одновременно были использованы три стеклянные и три пластиковые воронки (полиэтилен низкого давления, марка Gigant GT-67830). Диаметр всех типов воронок был равен 16 см, угол наклона стеклянной воронки составлял 60°, пластиковой — 50°, остальное оборудование было идентичным (рис. 1). Также было

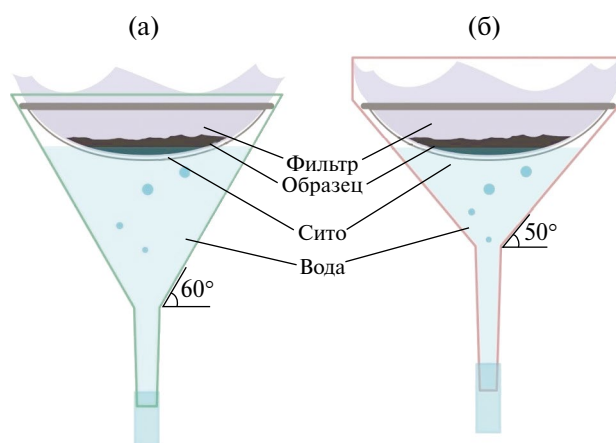


Рис. 1. Сборная конструкция стеклянной (а) и пластиковой (б) воронки для экстракции нематод методом Бермана.

использовано стальное сито диаметром 14 см, не касающееся стенок воронки, размер ячеек составлял 100 мкм.

В соответствии со стандартным протоколом метода Бермана экстракцию нематод проводили с помощью установки, состоящей из воронки, силиконовой трубки и пробирки объемом 2 мл. Сито с фильтром (тонкая бумажная салфетка) и помещенной на него пробой ставили в воронку и заполняли систему водой так, чтобы вода смачивала образец, но не покрывала его полностью. Длительность экстракции составляла 48 ч при комнатной температуре в темноте. После снятия сита с образцом и стреливания оставшейся в установке воды делали смывы нематод в отдельную пробирку со стенок воронок с помощью лабораторной промывалки одним круговым движением. Таким образом было получено 120 пробирок с суспензией нематод (2 горизонта $\times$ 10 площадок $\times$ 6 подпроб), а также 100 пробирок со смывами со стенок воронок (20 смывов не были сделаны по техническим причинам).

Для подсчета численности нематод из каждой пробирки объемом 1 мл после встряхивания было отобрано по 3 аликвоты (0.1 мл). Численность нематод (экз./100 г) рассчитывали как среднее количество нематод в аликвоте, умноженное на 10, а затем нормированное на сухую массу подпробы. Для анализа данных и визуализации использовали пакеты nlme, ggpubr и multcomp в среде программирования Rv.4.2.2 [16]. Статистический анализ включал двухфакторный дисперсионный анализ: фиксированные факторы – материал воронки, почвенный горизонт и их взаимодействие (далее «материал $\times$ горизонт»), случайный фактор – площадка. Множественные сравнения выполнили с использованием критерия Тьюки. Величины численности были предварительно логарифмированы, а данные, выраженные в долях от единицы, преобразованы в $\arcsin(\sqrt{p})$.

Численность нематод органического и органо-минерального горизонтов составила (медиана, в скобках доверительный интервал) 13 114 (12 229 – 15 257) и 3271 (3055–3985) экз./100 г. соответственно (рис. 2), что согласуется с данными для средней и южной тайги [17–19]. В минеральном горизонте, содержащем меньше органических остатков по сравнению с лесной подстилкой, плотность нематод существенно ниже ($F(1;105) = 392.7$; $p < 0.001$, рис. 2а), что также

хорошо согласуется с литературными данными [19, 20].

Численность нематод, экстрагированных с помощью пластиковой воронки, значимо больше, чем с помощью стеклянной ($F(1;105) = 8.7$; $p = 0.039$), при отсутствии взаимодействия факторов «материал $\times$ горизонт» ($F(1;105) = 2.16$; $p = 0.144$). При использовании критерия Тьюки различия в численности экстрагированных нематод обнаружены только для органо-минерального горизонта (см. рис. 2а). Таким образом, материал воронки влияет на эффективность экстракции нематод. Более выражено влияние на результаты экстракции из образцов с низкой численностью нематод.

Численность нематод, остающихся на стенках воронок, также зависит от материала воронки ($F(1;87) = 61.1$; $p < 0.001$) – на стеклянных воронках их остается больше (см. рис. 2б). Взаимодействие факторов также статистически незначимо ($F(1;87) = 2.19$; $p = 0.14$). Усредненные по горизонтам потери нематод со стеклянных воронок составили 21.7 (17.4–25.2)%, тогда как с пластиковых почти в 3 раза меньше – 7.6 (6.4–8.8)% (см. рис. 2г). Авторы большинства работ и учебных пособий не упоминают о необходимости смыва нематод со стенок воронок по окончании экстракции [6, 7, 21]. Между тем полученные нами данные свидетельствуют о значительном смещении оценок обилия нематод из-за их оседания на стенках, причем при использовании любого материала воронок.

Различия между разными типами воронок объяснимы с точки зрения свойств материалов: стекло обладает гидрофильными свойствами [22], а значит, что во время экстракции на него налипают больше нематод по сравнению с пластиком. Также отметим, что в нашем эксперименте угол стеклянных воронок меньше по сравнению с пластиковыми, а потери, наоборот, больше. Это означает, что при одинаковом угле наклона не исключена еще большая разница в эффективности экстракции между воронками из разных материалов.

Суммарная численность нематод, т.е. сумма экстрагированных из образца и смытых со стенок, не различается между разными типами воронок: $F(1;87) = 1.52$; $p = 0.22$ (см. рис. 2в), взаимодействия факторов незначимы ($F(1;87) = 1.23$; $p = 0.27$). Это свидетельствует о том, что смывы с воронок нивелируют погрешность экстракции, вызванную адгезией нематод на стенки воронок.

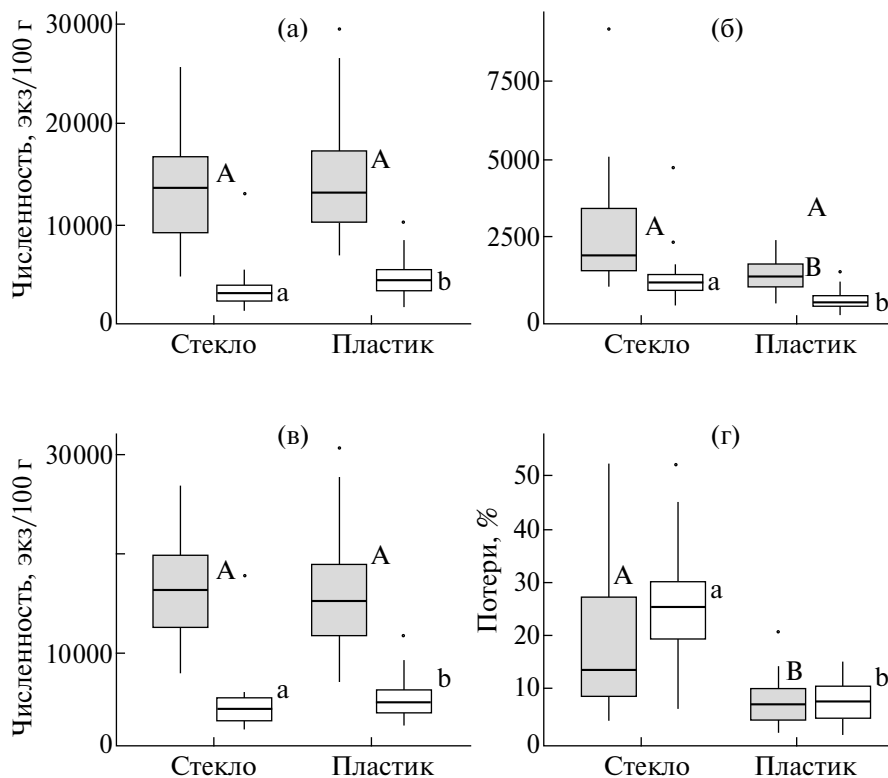


Рис. 2. Влияние материала воронки и горизонта на численность экстрагированных нематод (а); численность нематод, смытых со стенок воронок (б); суммарная численность нематод (экстрагированных и смытых) (в); процент потерь нематод (г) (численность рассчитана на сухую массу почвы, $n = 120$). Серая заливка – органический горизонт, белая – органоминеральный горизонт. Одинаковые буквы означают отсутствие статистически значимых различий по критерию Тьюки ($p < 0.05$): заглавные буквы использованы при сравнении вариантов для органического горизонта, а строчные – для органоминерального. Горизонтальная черта – медиана, границы ящика – межквартильный размах, усы – размах, точка – выброс.

Таким образом, выбор материала для воронок важен, поскольку он влияет на оценки численности нематод из-за различий в доле особей, оседающих на их стенках. Поэтому необходимо осторожно подходить к объединению данных разных исследований, если в публикациях не указан материал воронок. Смыв нематод, оставшихся на стенках воронок, позволяет снизить недооценку их численности, но в несколько раз увеличивает время работы, что нежелательно из-за короткого срока хранения образцов. Альтернативой смыву нематод со стенок для минимизации потерь может быть использование воронок и других компонентов установки из материалов с гидрофобными свойствами.

Анализ данных и подготовка рукописи выполнены в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН (проект № 122021000076-9). Автор выражает благодарность А. И. Ермакову за общую идею работы, Г. Ю. Смирнову и Т. Н. Орехову – за помощь

на всех этапах работы, О. В. Дуле и Е. Л. Воробейчику – за обсуждение результатов, а также двум анонимным рецензентам за полезные замечания.

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Yeates G.W., Gaugler R., Bilgrami A. Ecological and behavioural adaptations // *Nematode Behaviour* / Eds. Gaugler R. and Bilgrami A. L. 2004. Chapter 1. P. 1–24.
2. Van Den Hoogen J., Geisen S., Routh D. et al. Soil nematode abundance and functional group composition at a global scale // *Nature*. 2019. V. 572. № 7768. P. 194–198.
3. Yeates G.W. Nematodes as soil indicators: functional and biodiversity aspects // *Biology and Fertility of Soils*. 2003. V. 37. № 4. P. 199–210.
4. Maurya S., Abraham S., Somasundaram S. et al. Indicators for assessment of soil quality: a mini-

- review // Environmental Monitoring and Assessment. 2020. V. 192. № 9. P. 1–22.
5. Bongers T., Ferris H. Nematode community structure as a bioindicator in environmental monitoring // Trends in Ecology & Evolution. 1999. V. 14. № 6. P. 224–228.
 6. Bezooijen J.V. Methods and techniques for nematology. Wageningen: Wageningen University, 2006. 112 p.
 7. Cesarz S., Schulz A.E., Beugnon R. et al. Testing soil nematode extraction efficiency using different variations of the Baermann funnel method // Soil Organisms. 2019. V. 91. № 2. P. 61.
 8. Viglierchio D., Schmitt R.V. On the methodology of nematode extraction from field samples: Baermann funnel modifications // Journal of Nematology. Society of Nematologists. 1983. V. 15. № 3. P. 438.
 9. Sultonovich B.K., Jamalova F.A., Mamarasulova N.I. et al. A comparative study of nematoda-fauna of pastoral plants in forest biotopes // Acad. Globe: Inderscience Research. 2022. V. 3. № 5. P. 41–45.
 10. Karmez M., Bataka A., Papachristos D. et al. Nematodes in the pine forests of northern and central greece // Insects. 2022. V. 13. № 2. P. 194.
 11. Gorny A.M., Ye W., Cude S. et al. Soybean root-knot nematode: a diagnostic guide // Plant Health Progress. 2021. V. 22. № 2. P. 164–175.
 12. Van Sinh N., Kato R., Linh D. et al. Influence of rice husk biochar on soil nematode community under upland and flooded conditions: A microcosm experiment // Agronomy. 2022. V. 12. № 2. P. 378.
 13. Tintori S.C., Sloat S.A., Rockman M.V. et al. Rapid Isolation of Wild Nematodes by Baermann Funnel // J. of Visualized Experiments. 2022. P. 179.
 14. Ptatscheck C., Gansfort B., Traunspurger W. The extent of wind-mediated dispersal of small metazoans, focusing nematodes // Scientific Reports. 2018. V. 8. № 1. P. 1–10.
 15. Goncharov A.A., Gorbatova A.S., Sidorova A.A. Mathematical modelling of the interaction of winter wheat (*Triticum aestivum*) and Fusarium species (*Fusarium* spp.) // Ecological Modelling. 2022. V. 465. P. 109856.
 16. Team R.C.R. A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing // <http://www.R-project.org/>. 2021.
 17. Груздева Л.И., Матвеева Е.М., Коваленко Т.Е. Фауна почвенных нематод различных типов леса заповедника «Кивач» // Труды Карельского научного центра РАН. 2006. № 10. С. 14–21.
 18. Сушук А.А., Матвеева Е.М., Калинкина Д.С. Почвенные нематоды лесных биоценозов особо охраняемых природных территорий Республики Карелия // Труды Карельского научного центра РАН. 2017. № 4. С. 49–61.
 19. Рахлеева А.А., Семенова Т.А., Стриганова Б.Р. и др. Динамика зоомикробных комплексов при разложении растительного опада в ельниках южной тайги // Почвоведение. 2011. № 1. С. 44–55.
 20. Li S., Song M., Jing S. Effects of different carbon inputs on soil nematode abundance and community composition // Applied Soil Ecology. 2021. V. 163. P. 103915.
 21. Кудрин А.А., Сушук А.А. Методы исследования сообществ почвенных нематод // Russ. J. of Ecosystem Ecology. 2022. Т. 7. № 2. С. 44–71.
 22. DeRosa R.L., Schader P.A., Shelby J.E. Hydrophilic nature of silicate glass surfaces as a function of exposure condition // J. of Non-Crystalline Solids. 2003. V. 331. № 1–3. P. 32–40.

Glass or Plastic? Influence of Funnel Material on the Efficiency of Nematode Extraction using the Baermann Method

A. D. Loginova^{1, *}

¹Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Russia, 620144, Ekaterinburg

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

Keywords: free-living nematodes, soil, forest litter, population assessment