

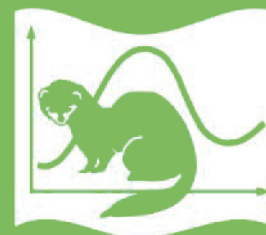
ISSN 0367-0597

Номер 3

Май - Июнь 2024



ЭКОЛОГИЯ



НАУКА

— 1727 —

СОДЕРЖАНИЕ

Номер 3, 2024

Индикация радиоактивного загрязнения лесных экосистем в зоне Восточно-Уральского радиоактивного следа методами количественной анатомии древесины <i>В. В. Кукарских, А. В. Комарова, А. Д. Вахрушева, А. Арцак, М. В. Модоров</i>	165
Структура древостоев в переходной полосе лес–горная степь на склонах массива Крака (Южный Урал) и определяющие ее факторы <i>И. К. Гайсин, П. А. Моисеев, И. Б. Воробьев, А. А. Константинов</i>	173
Продуктивность растительных сообществ Бакcharского болота на начальных этапах пирогенной сукцессии (южная тайга Западной Сибири) <i>Н. П. Косых, Н. П. Миронычева-Токарева, Н. Г. Коронатова, Е. К. Вишнякова</i>	185
Влияние химического загрязнения на фертильность самцов грызунов из природных популяций: сравнение реакции морфологии, подвижности и концентрации сперматозоидов <i>Г. Ю. Смирнов, Ю. А. Давыдова</i>	198
Макрозообентос субарктических озер как показатель климатических изменений <i>А. А. Максимов, Н. А. Березина</i>	217
Поврежденность листьев березы насекомыми в градиенте загрязнения выбросами Среднеуральского медеплавильного завода <i>Е. А. Бельская, Г. А. Замшина</i>	227
Распространение полосатого рака <i>Faxonius limosus</i> в водных объектах Беларуси <i>А. В. Алехнович</i>	233

Content

No 3, 2024

Indication of radioactive contamination of forest ecosystems in the zone of the east Ural radioactive trace using methods of quantitative wood anatomy <i>V. V. Kukarskih, A. V. Komarova, A. D. Vakhrusheva, A. Arzac, M. V. Modorov</i>	165
Tree stand structure in the forest–mountain steppe transition zone on the slopes of the Kraka massif (Southern Urals) and its determining factors <i>I. K. Gaisin, P. A. Moiseev, I. B. Vorobyov, A. A. Konstantinov</i>	173
Productivity of the Bakchar bog plant communities in the initial stages of pyrogenic succession (southern taiga of Western Siberia) <i>N. P. Kosykh, N. P. Mironycheva-Tokareva, N. G. Koronatova, E. K. Vishnyakova</i>	185
Effect of chemical pollution on the fertility of male rodents from natural populations: comparing the response of sperm morphology, motility, and concentration <i>G. Yu. Smirnov, Yu. A. Davydova</i>	198
Macrozoobenthos of subarctic lakes as an indicator of climate change <i>A. A. Maximov, N. A. Berezina</i>	217
Proportion of birch leaves damaged by insects along the pollution gradient of the Middle Ural copper smelter <i>E.A. Belskaya, G.A. Zamshina</i>	227
Distribution of striped cancer <i>Faxonius limosus</i> in water bodies of Belarus <i>A. V. Alekhnovich</i>	233

ИНДИКАЦИЯ РАДИОАКТИВНОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ В ЗОНЕ ВОСТОЧНО-УРАЛЬСКОГО РАДИОАКТИВНОГО СЛЕДА МЕТОДАМИ КОЛИЧЕСТВЕННОЙ АНАТОМИИ ДРЕВЕСИНЫ

© 2024 г. В. В. Кукарских^а, А. В. Комарова^а, А. Д. Вахрушева^а,

А. Арцак^б, М. В. Модоров^{а, *}

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

^б Институт экологии и географии, Сибирский федеральный университет, Россия 660041 Красноярск, просп. Свободный, 79

*e-mail: mmodorov@gmail.com

Поступила в редакцию 28.11.2023 г.

После доработки 18.01.2024 г.

Принята к публикации 16.02.2024 г.

Проанализирована анатомическая структура годичных колец сосны обыкновенной, образованных до и после Кыштымской аварии. У деревьев, растущих ближе к центральной оси Восточно-Уральского радиоактивного следа, отмечено уменьшение числа клеток в годичном кольце, а также снижение диаметра люменов и толщины клеточных стенок. Предполагается, что радиационно-индуцированные повреждения фотоассимиляционного аппарата деревьев привели к нарушениям физиологических процессов, отразившихся в анатомической структуре древесины.

Ключевые слова: Кыштымская авария, сосна обыкновенная, анатомия древесины, радиоактивное загрязнение

DOI: 10.31857/S0367059724030015 **EDN:** BKGKKX

В конце сентября 1957 г. на Южном Урале произошла Кыштымская авария, которая по настоящее время остается одной из крупнейших радиационных аварий в истории человечества. В результате взрыва емкости с радиоактивными отходами, хранящимися на ПО «Маяк», был образован Восточно-Уральский радиоактивный след (ВУРС). Присутствие в выброшенной смеси радионуклидов с коротким периодом полураспада обусловило высокую интенсивность облучения живых организмов ВУРСа в первые месяцы и годы после аварии [1–3]. После 1962 г. и по настоящее время радиоактивное загрязнение экосистем ВУРСа связано главным образом с изотопом ^{90}Sr , содержание которого в начальной смеси радионуклидов составляло около 5%, в меньшем количестве в экосистемах присутствуют изотопы ^{137}Cs и $^{239,240}\text{Pu}$ [4, 5].

Наиболее заметным последствием облучения биоты ВУРСа стала полная гибель древостоев сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) на площади около 50 км² с плотностью начального загрязнения ^{90}Sr более 6.3–7.4 МБк/м². Поражение сосны

с усыханием 95% кроны и остановкой апикального роста было отмечено на территории с начальной плотностью загрязнения ^{90}Sr 3.7–7.4 МБк/м² и площадью около 80 км². На территории с плотностью начального загрязнения ^{90}Sr 1.5–1.8 МБк/м² (200–250 км²) обнаружено неполное повреждение крон сосны – усыхание и отпад хвои в нижней части кроны, снижение прироста побегов и прироста по диаметру [2, 3].

К настоящему времени на территории ВУРСа древесные растения, появившиеся ранее 1957 г., являются единственным объектом природных экосистем, несущих информацию о реакции биоты на начальный «острый» период облучения. Основной лесобразующей породой на территории головной части следа является береза бородавчатая, рощи сосен старше 80 лет в этом районе немногочисленны и занимают небольшую площадь [5]. Однако в качестве радиоэкологического и дендроиндикационного объектов исследования сосна имеет ряд преимуществ перед березой. В частности, для сосны обыкновенной характерна высокая радиочувствительность, кроме того, этот вид является референтным модельным

организмом, рекомендованным Международной комиссией по радиационной защите [6]. В настоящее время наиболее загрязненным участком ВУРСа, на котором сохранились древостои сосны старше 1957 г. рождения, является участок с плотностью современного загрязнения почвы ^{90}Sr около 6 МБк/м² (начальный уровень загрязнения 26.7 МБк/м²). Ранее нами была определена динамика радиального прироста растущих здесь деревьев и показано связанное с облучением снижение их радиального прироста в 1959–1962 гг. [7].

Помимо исследования линейных параметров годичного прироста деревьев, все большее количество дендрохронологических работ фокусируется на анализе других характеристик годичных колец [8, 9]. В частности, для реконструкции динамики климата и экстремальных событий используется анализ анатомического строения древесины [10–14]. Применение методов количественной анатомии древесины позволяет охарактеризовать клеточный уровень организации тканей деревьев, который зачастую проявляет большую чувствительность к факторам внешней среды, чем ширина годичного кольца [15, 16]. В данной работе рассматривается влияние облучения на количественные параметры анатомической структуры годичных колец сосны обыкновенной в зоне ВУРСа.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Образцы древесины получены на участке, обозначенном в работе Kukarskih et al. [7] как Impact2, на котором современный уровень плотности загрязнения почвы ^{90}Sr составляет около 6 МБк/м².

Для анализа анатомического строения древесины *P. sylvestris* были отобраны керны с четырех деревьев, переживших Кыштымскую аварию. На подготовительном этапе все образцы были перекрестно сдатырованы по ширине годичных колец относительно выборки контрольных деревьев, качество датировки проверяли в программе COFESHA [17, 18].

Подготовка микропрепаратов ксилемы проведена по стандартной методике [19, 20]. Для периода с 1952 г. по 1962 г. в трех рядах каждого кольца были измерены анатомические параметры клеток, а именно число клеток в ряду (ЧК), толщина клеточной стенки (ТКС) и диаметр люмена каждой клетки (ДЛ) (рис. 1). Таким образом, для каждого дерева проведена оценка анатомических параметров до Кыштымской аварии (1952–1957 гг.) и в первые годы после нее (1958–1962 гг.).

Измерения выполнены в программе ImageJ 1.53t с использованием пакета Fiji 2.14.0, а также плагина Bio-formats 6.11.1. Всего параметры были измерены у 11 699 клеток в годичных слоях радиального прироста. Разделение клеток на раннюю и позднюю древесину проведено на основании индекса Морка [21, 22]. Клетки со значением индекса более 1 включительно относили к поздней древесине, а менее 1 – к ранней. В ряде случаев в ранней древесине в середине периода роста наблюдались мелкие клетки с толстыми клеточными стенками (так называемые флуктуации плотности древесины) [23]. Для исключения влияния флуктуации плотности древесины при количественном описании параметров клеток, а именно ТКС и ДЛ, в анализ были включены клетки, входящие во второй и третий

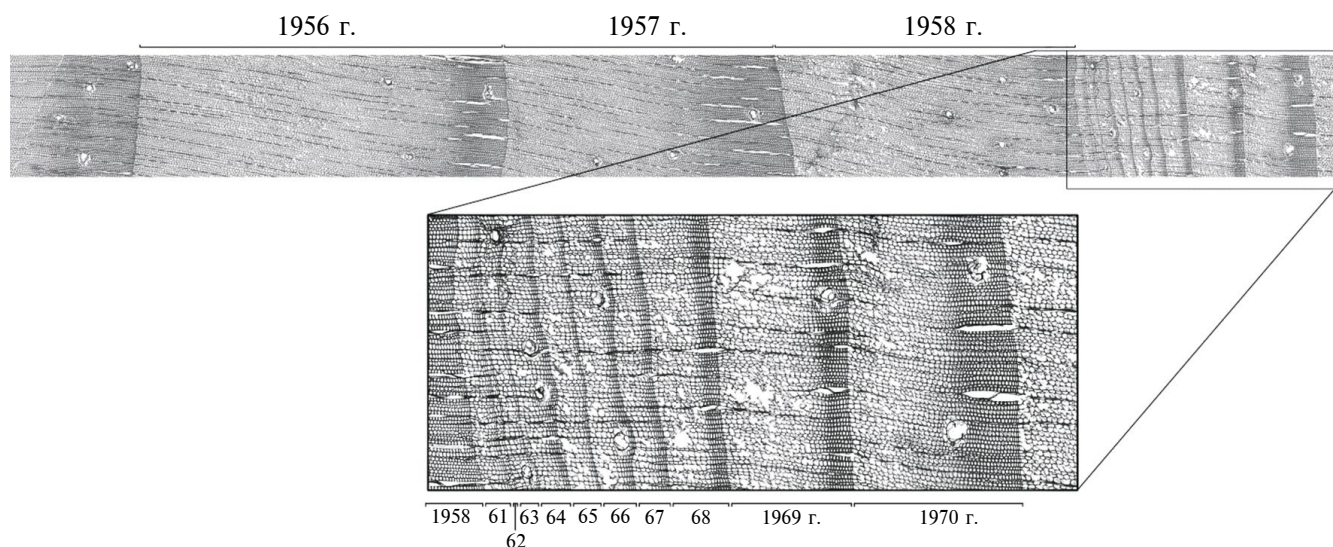


Рис. 1. Тонкий срез керна сосны обыкновенной из головной части ВУРСа (дерево № 1). На увеличенном фрагменте четко видны изменения анатомической структуры в годы после Кыштымской аварии.

квартили по индексу Морка как для ранней, так и для поздней древесины каждого кольца.

Выраженным откликом анатомических параметров на аварию считали значения ДЛ и ТКС, которые в годичных кольцах, образованных после Кыштымской аварии, имеют статистически значимые отличия от параметров всех колец, образованных до времени облучения (в 1952–1957 гг.). Сравнения проводили для выборок от восьми клеток включительно, использовали *t*-критерий Стьюдента. Для ЧК выраженным откликом считали двукратное изменение числа клеток относительно минимального значения данного параметра в 1952–1957 гг.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Реакция числа клеток ксилемы. Среднее число клеток ранней древесины дерева № 1 в 1952–1957 гг. составляло 150 (размах от 126 до 172 клеток), в 1958 г. показатель не изменился (145 клеток), тогда как в последующие годы произошло его резкое снижение. В 1959–1962 гг. он составлял 0, 0, 8 и 2 клеток соответственно (рис. 2). Поздняя древесина отреагировала на облучение уже в 1958 г. (образовалось только 2 клетки), тогда как в 1952–1957 гг. таких клеток было от 5 до 52 (в среднем 26). После 1958 г. число клеток поздней древесины у дерева № 1 было не более одной в год. Сходные, но менее выраженные закономерности отмечены для дерева № 2. В 1952–1957 гг. клеток ранней древесины было от 69 до 103 (в среднем 86), в 1958 г. – 99, а в 1959–1962 гг. – от 10 до 17 (см. рис. 2). Поздняя древесина дерева № 2 не показала реакции в 1958 г. (22 клетки), тогда как в 1952–1957 гг. их число составляло

от 19 до 34 (в среднем 30). В 1959–1962 гг. число клеток поздней древесины существенно уменьшилось и составляло от 3 в 1959 г. до 15 в 1962 г. Дерево № 3 сформировало относительно немного клеток в течение всего периода наблюдений (1952–1962 гг.), значительного снижения их числа в послеварийный период не отмечено. Для дерева № 4 обнаружено существенное снижение числа клеток ксилемы как ранней, так и поздней древесины в 1957 г., т.е. до Кыштымской аварии. На фоне этого снижения существенных отклонений показателя ЧК после облучения не отмечено.

Реакция диаметра люмена и толщины клеточной стенки. Для дерева № 1 характерна наиболее выраженная реакция на облучение, включающая значительное снижение числа клеток ранней и поздней древесины в годы после Кыштымской аварии. Вследствие этого проведение статистических сравнений показателей ДЛ и ТКС ограничено. Лишь для параметров ранней древесины, образованной в 1958 и 1961 гг., возможно проведение надежных сравнений, так как число клеток в выборках более 8. Значения ДЛ для этих лет сопоставимы с показателями двух из шести доаварийных лет ($p > 0.05$). Значения ТКС в клетках, образованных в 1958 г., не отличаются от величин, отмеченных в 1953, 1955 и 1956 гг., тогда как в клетках 1961 г. они статистически значимо ниже всех доаварийных лет ($p < 0.001$) (табл. 1).

Для дерева № 2 ТКС ранней древесины в 1959 г. была статистически значимо ниже значений, отмеченных в 1952–1957 гг. ($p < 0.001$). Для клеток ранней древесины, образованных в 1960–1961 гг., наблюдается сходная закономерность, за исключе-

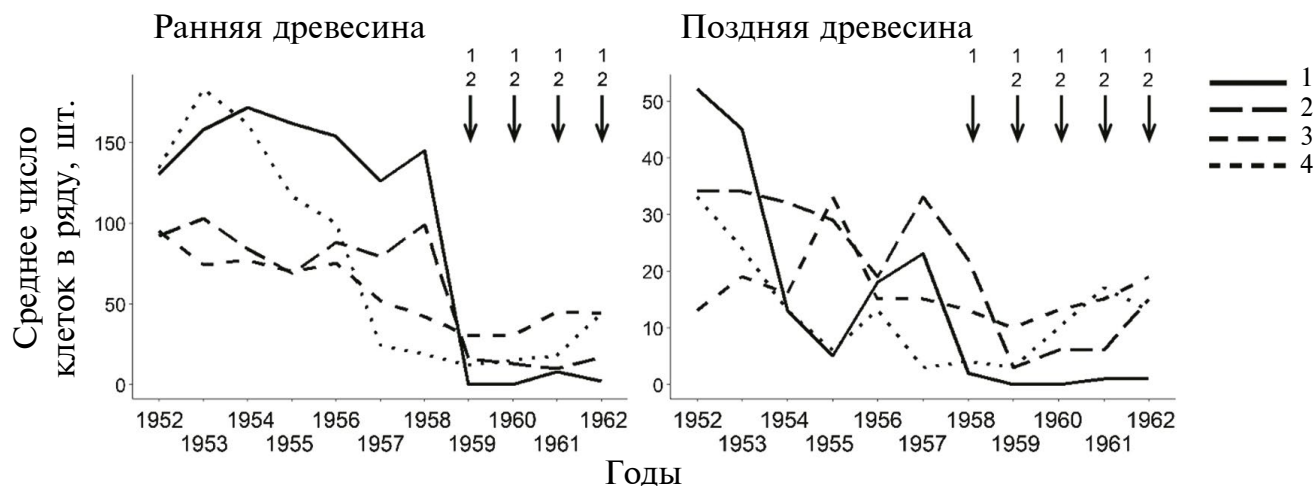


Рис. 2. Изменчивость числа клеток ксилемы четырех деревьев сосны обыкновенной (1–4) на территории ВУРСа. Стрелками показаны годы после Кыштымской аварии (1958–1962), в которые среднее число клеток в ряду в 2 раза и более ниже этого показателя в доаварийные годы (1952–1957). Цифры над стрелками соответствуют номеру деревьев.

Таблица 1. Диаметр люменов и толщина стенок клеток ксилемы четырех деревьев сосны обыкновенной на территории ВУРСа (среднее значение ± SD)

Параметр	Зона годичного прироста	Годы	Номер дерева			
			1	2	3	4
Диаметр люмена, м	Ранняя древесина	1952	23.2 ± 3.7	27.9 ± 4.3	34.2 ± 5.3	30.1 ± 4.5
		1953	28.4 ± 4.6	33.0 ± 5.2	39.9 ± 6.9	28.9 ± 5.1
		1954	24.0 ± 4.5	33.1 ± 6.7	39.1 ± 6.7	31.3 ± 5.2
		1955	27.6 ± 4.2	27.0 ± 5.5	35.1 ± 7.5	30.8 ± 5.3
		1956	30.6 ± 4.8	29.4 ± 4.3	39.5 ± 6.4	31.1 ± 5.0
		1957	26.7 ± 4.3	30.8 ± 5.0	34.1 ± 7.7	26.5 ± 4.6
		1958	27.2 ± 6.0	30.3 ± 6.7	33.7 ± 6.9	38.0 ± 6.9*
		1959	ND	29.7 ± 3.5	40.1 ± 5.5	34.8 ± 3.5*
		1960	ND	33.8 ± 5.4	40.6 ± 8.1	39.7 ± 5.9*
		1961	20.8 ± 5.7	30.0 ± 3.8	37.0 ± 6.8	36.5 ± 3.9 *
		1962	12.9 ± 4.1**	31.2 ± 6	37.9 ± 8.9	32.6 ± 5
	Поздняя древесина	1952	12.0 ± 2.7	9.8 ± 2.3	10.8 ± 3.4	14.0 ± 2.8
		1953	12.7 ± 2.3	10.0 ± 3.0	13.5 ± 3.3	12.4 ± 2.4
		1954	14.2 ± 2.5	12.1 ± 2.4	14.8 ± 2.2	15.8 ± 2.5
		1955	12.6 ± 3.9	12.6 ± 3.9	16.1 ± 2.9	11.2 ± 2.2
		1956	14.6 ± 3.9	10.9 ± 1.9	16.2 ± 2.9	12.3 ± 3.4
		1957	16.3 ± 2.9	17.0 ± 2.4	15.4 ± 2.8	7.3 ± 0.8
		1958	9.6 ± 4.1**	10.1 ± 1.8	13.0 ± 2.1	9.5 ± 1.0
		1959	ND	5.7 ± 1.9*	11.4 ± 1.7	6.0 ± 0.8
		1960	ND	6.1 ± 1.4*	17.3 ± 2.6	9.6 ± 2.5
		1961	6.3 ± ND**	9.6 ± 2.3	14.2 ± 2.5	11.3 ± 2.8
		1962	4.1 ± ND**	11 ± 2.1	16 ± 3.3	16.6 ± 4.9
Толщина клеточной стенки, м	Ранняя древесина	1952	2.8 ± 0.4	3.2 ± 0.5	3.2 ± 0.5	2.9 ± 0.4
		1953	3.0 ± 0.5	3.5 ± 0.6	3.5 ± 0.6	2.7 ± 0.5
		1954	3.4 ± 0.5	3.3 ± 0.7	2.7 ± 0.5	2.8 ± 0.5
		1955	3.1 ± 0.5	2.9 ± 0.6	2.9 ± 0.5	2.9 ± 0.5
		1956	3.1 ± 0.5	3.3 ± 0.5	2.9 ± 0.5	2.9 ± 0.4
		1957	3.3 ± 0.6	3.7 ± 0.7	2.8 ± 0.7	1.8 ± 0.4
		1958	3.1 ± 0.6	3.4 ± 0.7	3.0 ± 0.5	2.4 ± 0.3
		1959	ND	2.6 ± 0.3*	2.9 ± 0.4	2.7 ± 0.3
		1960	ND	2.7 ± 0.4	3.2 ± 0.7	2.8 ± 0.5
		1961	2.1 ± 0.4*	2.7 ± 0.4	2.8 ± 0.4	2.6 ± 0.4
		1962	1.7 ± 0.2**	3.1 ± 0.7	3.1 ± 0.6	3.1 ± 0.6*
	Поздняя древесина	1952	4.2 ± 0.9	6.3 ± 1.4	4.6 ± 1.4	4.7 ± 0.9
		1953	4.2 ± 0.7	5.9 ± 1.3	5.4 ± 0.8	4.0 ± 0.7
		1954	4.0 ± 0.7	5.9 ± 1.1	4.7 ± 0.6	4.4 ± 0.7
		1955	4.0 ± 1.2	5.2 ± 1.4	5.1 ± 0.8	3.2 ± 0.5
		1956	4.5 ± 1.2	5.8 ± 1.0	5.1 ± 0.8	3.7 ± 0.9
		1957	4.9 ± 0.9	5.7 ± 0.8	4.9 ± 1.0	2.4 ± 0.4
		1958	2.8 ± 0.8**	4.3 ± 0.6*	5.0 ± 0.6	3.3 ± 0.2

Таблица 1. Окончание

Параметр	Зона годичного прироста	Годы	Номер дерева			
			1	2	3	4
		1959	ND	$2.7 \pm 0.3^*$	4.3 ± 0.5	2.7 ± 0.4
		1960	ND	$3.5 \pm 1.2^*$	5.1 ± 0.7	3.4 ± 0.6
		1961	$2.8 \pm \text{ND}^{**}$	4.2 ± 1.2	4.6 ± 0.7	4.3 ± 1.0
		1962	$2.1 \pm \text{ND}^{**}$	4.6 ± 1.1	4.7 ± 0.9	4.6 ± 1.3

Примечание. ND — нет данных; * — годы после Кыштымской аварии, в которые значение показателя для данного дерева статистически значимо ($p < 0.05$) отличается от всех значений, отмеченных в доаварийные годы; ** — год, в котором у дерева № 1 в данной зоне годичного прироста отмечено менее 8 клеток (статистические сравнения для подобных выборок не проводили).

нием того, что параметр ТКС у них не отличается от величин, полученных для 1955 г. Значения ТКС ранней древесины в 1962 г. были сопоставимы с доаварийными уровнями. Клетки поздней древесины, образованной в 1958–1960 гг., в среднем были меньше, чем в кольцах 1952–1957 гг. ($p < 0.01$). Для клеток 1961 и 1962 гг. наблюдается сходная закономерность, за исключением того, что параметр ТКС у них не отличается от значений, отмеченных в 1955 г. Для поздней древесины 1959–1960 гг. отмечено статистически значимое снижение ДЛ клеток в сравнении с клетками, образованными в 1952–1957 гг. ($p < 0.01$).

Для дерева № 3 показатели ДЛ и ТКС в период после облучения (1958–1962 гг.) статистически сходны со значениями, отмеченными в один или несколько доаварийных лет. Для дерева № 4 характерно увеличение ДЛ ранней древесины в кольцах 1958–1961 гг. относительно колец 1952–1957 гг. ($p < 0.01$). Для поздней древесины этой закономерности не обнаружено. ТКС ранней древесины дерева № 4 в 1962 г. была статистически значимо выше ($p < 0.01$), чем в 1952–1957 гг. (см. табл. 1).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Анатомические параметры деревьев № 1 и 2 демонстрируют резкую реакцию на облучение, выражающуюся в наблюдаемом снижении всех исследуемых параметров в первые годы после аварии (см. рис. 2 и табл. 1). Наиболее заметные изменения произошли в количестве клеток как ранней, так и поздней древесины. Уменьшение диаметра люмена отдельных клеток наблюдается только у деревьев № 1 и 2, а у деревьев № 3 и 4 средний размер люмена может быть даже больше в годы после аварии. Острое облучение деревьев в первые месяцы после Кыштымской аварии оказало значительное влияние на толщину клеточной стенки ранней и поздней древесины деревьев № 1

и 2. Таким образом, ответ радиального прироста деревьев сосны обыкновенной на радиоактивное загрязнение в результате Кыштымской аварии в значительной степени различается, а показанное ранее снижение величины годичного прироста деревьев, находящихся в осевой части ВУРСа [7], в первые годы после аварии произошло главным образом за счет уменьшения количества клеток при незначительном изменении диаметра люменов клеток ранней древесины. Также клетки поздней древесины стали значительно «светлее» — имели более тонкие клеточные стенки в первые несколько лет после аварии.

Механизм наблюдаемых биологических эффектов, вероятно, связан не с прямым радиационным повреждением камбиальных инициалей, формирующих ксилему, а является результатом повреждения фотоассимиляционного аппарата деревьев. К такому заключению можно прийти, сравнивая отклик анатомической структуры хвойных в ответ на сильную дефолиацию. Объединение хвои насекомыми филлофагами приводит к уменьшению ширины годичного кольца, в поздней зоне формируются клетки с тонкими стенками, уменьшаются размеры люмена [24–27]. Влияние дефолиации на анатомическую структуру годичных колец можно классифицировать как опосредованное, оказывающее действие через уровень ассимилятов и гормонов роста [27].

Задержка отклика деревьев на аварию обусловлена двумя фактами: датой самой аварии и физиологией древесных растений. Авария произошла 29 сентября 1957 г., в конце вегетационного периода, когда физиологические процессы в дереве замедлены, а годичное кольцо уже сформировано, следовательно реакции прироста в 1957 г. не стоило ожидать. Более того, к этому времени у деревьев уже могло быть накоплено достаточно ресурсов для роста в 1958 г., в частности сформированы запасы неструктурных углеводов. Свидетельством наличия таких запасов является итоговый показатель

ширины годичного кольца 1958 г., и лишь характеристики клеток поздней древесины у отдельных деревьев отразили начало реакции на радиоактивное загрязнение. Таким образом, эффект загрязнения проявился не сразу, а с временным лагом, в течение которого ростовые функции деревьев поддерживались за счет запасов неструктурных углеводов.

Причинами наблюдаемой индивидуальной реакции деревьев на облучение в первые годы после Кыштымской аварии могут быть индивидуальные различия в радиочувствительности особей, синергетические эффекты, связанные с различным влиянием разного рода стрессоров на отдельные деревья, и т.д. Однако наиболее правдоподобным объяснением этого феномена, на наш взгляд, является различная дозовая нагрузка, полученная деревьями. Известно, что в поперечном сечении ВУРСа концентрации радионуклидов резко снижаются [4, 5], кроме того, имеет место выраженная гетерогенность радиоактивного загрязнения почв ВУРСа даже на участках с относительно небольшой площадью [28, 29]. Отобранные нами деревья удалены на расстояние до 200 м друг от друга. Деревья с наиболее выраженной реакцией на облучение (№ 1, 2) расположены примерно на 150 м ближе к центральной оси ВУРСа, чем деревья № 3 и 4. Выдвигаемая нами рабочая гипотеза заключается в том, что этих расстояний достаточно для того, чтобы объяснить наблюдаемые различия в ответе анатомии древесины сосны обыкновенной. Для проверки этой гипотезы отбор кернов деревьев необходимо сопровождать индивидуальной оценкой концентраций радионуклидов в самом дереве либо в почве в месте его нахождения. О перспективности такого подхода свидетельствует наш опыт анализа биохимических особенностей грызунов ВУРСа. В проведенных работах оценка индивидуальной мощности дозовых нагрузок, получаемых животными, позволила наилучшим образом объяснить наблюдаемую изменчивость параметров биохимических маркеров [30, 31].

До настоящего времени радиационная дендрохронология оперировала выборками деревьев, полученными на определенном участке с усреднением полученных величин [7, 32, 33] либо анализом единичных деревьев [34, 35]. При небольшом числе включенных в анализ участков наблюдаемые различия биологического ответа деревьев могли быть связаны не столько с дозовыми нагрузками, сколько с иными особенностями участков (почвы, рельеф, тип и возраст леса и т.п.). Индивидуальная дозиметрия, оценка концентраций радионуклида в тканях дерева либо почве у дерева позволит изменить методику проводимых в настоящее время

экспериментов и сделать объектом анализа не группу рядом растущих деревьев, а отдельных особей, находящихся в относительно сходных условиях природной среды, и тем самым более точно определять влияние радиационного фактора.

ВЫВОДЫ

По результатам проведенного пилотного исследования можно выделить следующие преимущества методов количественной анатомии древесины по сравнению с измерением ширины древесных колец сосны обыкновенной для решения задач радиационной экологии:

1. Повышение точности датировки начала биологического ответа деревьев на радиационное воздействие. Ранее по результатам измерения ширины древесных колец был сделан вывод о том, что ответ годичного прироста древесины на анализируемом участке начался в 1959 г. [7]. В данной работе была показана реакция поздней древесины уже в 1958 г.

2. Возможность использования статистических тестов при сравнении характеристик различных годичных колец одного дерева. Измерение ширины годичных колец не позволяет применять широкий набор статистических методов при сравнении колец одного дерева, образованных в разные годы, так как при этом отсутствуют повторные наблюдения. Использование в качестве учетных единиц отдельных клеток решает эту проблему.

3. Возможность описания механики снижения ширины годичных колец сосны обыкновенной после Кыштымской аварии. Снижение годичного прироста произошло главным образом за счет уменьшения количества клеток при незначительном изменении линейных размеров клеток. Кроме того, клетки поздней древесины стали значительно «светлее» — имели более тонкие клеточные стенки в первые несколько лет после аварии.

4. Более глубокое понимание механизмов, приводящих к наблюдаемым биологическим эффектам. Вероятно, наблюдаемые изменения анатомической структуры ксилемы были обусловлены повреждением фотоассимиляционного аппарата деревьев, а не прямым радиационным повреждением формирующих ксилему камбиальных инициалей.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 23-27-00467, <https://rscf.ru/project/23-27-00467/>.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

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

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Никипелов Б.В., Романов Г.Н., Булдаков Л.А. и др. Радиационная авария на Южном Урале в 1957 г. // Атомная энергия. 1990. Т. 67. № 2. С. 74–80.
2. Тихомиров Ф.А., Романов Г.Н. Дозы облучения организмов в условиях радиоактивного загрязнения леса // Экологические последствия радиоактивного загрязнения на Южном Урале. М.: Наука, 1993. С. 13–20.
3. Алексахин Р.М., Булдаков Л.А., Губанов В.А. и др. Крупные радиационные аварии: последствия и защитные меры. М.: ИздАТ, 2001. 752 с.
4. Molchanova I., Mikhailovskaya L., Antonov K. et al. Current assessment of integrated content of long-lived radionuclides in soils of the head part of the East Ural Radioactive Trace // Journal of Environmental Radioactivity. 2014. V. 138. P. 238–248. <https://doi.org/10.1016/j.jenvrad.2014.09.004>
5. Pozolotina V.N., Shalaumova Y. V., Lebedev V.A. et al. Forests in the East Ural Radioactive Trace: structure, spatial distribution, and the ⁹⁰Sr inventory 63 years after the Kyshtym accident // Environmental Monitoring and Assessment. 2023. V. 195. № 6. P. 1–13. <https://doi.org/10.1007/S10661-023-11300-Y/FIGURES/4>
6. ICRP, 2008. Environmental protection - the concept and use of reference animals and plants. ICRP publication 108 // Annals of the ICRP. 2008. V. 38. № 4–6. P. 1–332. <https://doi.org/10.1016/j.icrp.2007.10.003>
7. Kukarskih V.V., Modorov M.V., Devi N.M. et al. Radial growth of *Pinus sylvestris* in the East Ural Radioactive Trace (EURT): Climate and ionizing radiation // Science of the Total Environment. 2021. V. 781. Art. 146827. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.146827>
8. Björklund J., Von Arx G., Nievergelt D. et al. Scientific merits and analytical challenges of tree-ring densitometry // Reviews of Geophysics. 2019. V. 57. № 4. P. 1224–1264. <https://doi.org/10.1029/2019RG000642>
9. Björklund J., Seftigen K., Fonti P. et al. Dendroclimatic potential of dendroanatomy in temperature-sensitive *Pinus sylvestris* // Dendrochronologia. 2020. V. 60. Art. 125673. <https://doi.org/10.1016/J.DENDRO.2020.125673>
10. De Micco V., Carrer M., Rathgeber C.B.K. et al. From xylogenesis to tree rings: wood traits to investigate tree response to environmental changes // IAWA Journal. 2019. V. 40. № 2. P. 155–182. <https://doi.org/10.1163/22941932-40190246>
11. Edwards J., Anchukaitis K.J., Gunnarson B.E. et al. The origin of tree-ring reconstructed summer cooling in Northern Europe during the 18th century eruption of Laki // Paleoceanography and Paleoclimatology. 2022. V. 37. № 2. Art. e2021PA004386. <https://doi.org/10.1029/2021PA004386>
12. Carrer M., Brunetti M., Castagneri D. The imprint of extreme climate events in century-long time series of wood anatomical traits in high-elevation conifers // Frontiers in Plant Science. 2016. V. 7. Art. 683. <https://doi.org/10.3389/FPLS.2016.00683/BIBTEX>
13. Wimmer R. Wood anatomical features in tree-rings as indicators of environmental change // Dendrochronologia. 2002. V. 20. № 1–2. P. 21–36. <https://doi.org/10.1078/1125-7865-00005>
14. Arbellay E., Jarvis I., Chavardès R.D. et al. Tree-ring proxies of larch bud moth defoliation: Latewood width and blue intensity are more precise than tree-ring width // Tree Physiology. 2018. V. 38. № 8. P. 1237–1245. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpy057>
15. Lopez-Saez J., Corona C., von Arx G. et al. Tree-ring anatomy of *Pinus cembra* trees opens new avenues for climate reconstructions in the European Alps // Science of the Total Environment. 2023. V. 855. Art. 158605. <https://doi.org/10.1016/J.SCITOTENV.2022.158605>
16. Prendin A.L., Petit G., Carrer M. et al. New research perspectives from a novel approach to quantify tracheid wall thickness // Tree Physiology. 2017. V. 37. № 7. P. 976–983. <https://doi.org/10.1093/TREEPHYS/TPX037>
17. Holmes R.L. Computer-assisted quality control in tree-ring dating and measurement // Tree-Ring Bulletin. 1983. V. 43. P. 69–78.
18. Grissino-Mayer H.D. Evaluating crossdating accuracy: A manual and tutorial for the computer program COFECHA // Tree-Ring Research. 2001. V. 57. № 2. P. 205–221.
19. Rossi S., Anfodillo T., Menardi R. Trephor: A new tool for sampling microcores from tree stems // IAWA Journal. 2006. V. 27. № 1. P. 89–97. <https://doi.org/10.1163/22941932-90000139>
20. Prislan P., Gričar J., Čufar K. Wood sample preparation for microscopic analysis [Electronic resource]. 2014. URL: <http://streess-cost.eu/>
21. Denne M.P. Definition of latewood according to Mork // IAWA Journal. 1989. V. 10. № 1. P. 59–62.

22. Mork E.D. Qualität des Fichtenholzes unter besonderer Rücksichtnahme auf Schleif- und Papierholz // Der Papier-Fabrikant. 1928. V. 48. P. 741–747.
23. Arzac A., Tabakova M.A., Khotcinskaia K. et al. Linking tree growth and intra-annual density fluctuations to climate in suppressed and dominant *Pinus sylvestris* L. trees in the forest-steppe of Southern Siberia // Dendrochronologia. 2021. V. 67. Art. 125842. <https://doi.org/10.1016/J.DENDRO.2021.125842>
24. Castagneri D., Prendin A.L., Peters R.L. et al. Long-term impacts of defoliator outbreaks on larch xylem structure and tree-ring biomass // Frontiers in Plant Science. 2020. V. 11. Art. 541137. <https://doi.org/10.3389/FPLS.2020.01078/BIBTEX>
25. Fillion L., Cournoyer L. Variation in wood structure of eastern larch defoliated by the larch sawfly in subarctic Quebec, Canada // Canadian Journal of Forest Research. 1995. V. 25. № 8. P. 1263–1268. <https://doi.org/10.1139/X95-139>
26. Павлов И.Н., Агеев А.А., Барабанова О.А. Формирование годичных колец у основных хвойных лесобразующих пород Сибири после дефолиации кроны *Dendrolimus superans sibiricus* Tschetv. // Хвойные бореальной зоны. 2009. V. XXVI. № 2. С. 161–172.
27. Ваганов Е.А., Шапкин А.В. Рост и структура годичных колец хвойных. Новосибирск: Наука, 2000. 232 с.
28. Modorov M., Seleznev A., Mikhailovskaya L. Heterogeneity of ⁹⁰Sr radioactive contamination at the head part of the East Ural radioactive trace (EURT) // Journal of Environmental Radioactivity. 2017. V. 167. P. 117–126. <https://doi.org/10.1016/J.JENVRAD.2016.11.019>
29. Mikhailovskaya L.N., Modorov M. V., Pozolotina V.N. et al. Heterogeneity of soil contamination by ⁹⁰Sr and its absorption by herbaceous plants in the East Ural Radioactive Trace area // Science of the Total Environment. 2019. V. 651. P. 2345–2353. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.10.119>
30. Orekhova N.A., Modorov M.V. East Urals Radioactive Trace: Dose-dependent functional-metabolic effects in the myocardium of the pygmy wood mouse (*Apodemus uralensis*) taking into account population size // Journal of Environmental Radioactivity. 2017. V. 175–176. P. 15–24. <https://doi.org/10.1016/J.JENVRAD.2017.04.005>
31. Orekhova N.A., Modorov M. V., Davydova Y.A. Structural-functional modifications of the liver to chronic radioactive exposure in pygmy wood mouse (*Apodemus uralensis*) within the East-Urals Radioactive Trace // Journal of Environmental Radioactivity. 2019. V. 199–200. P. 25–38. <https://doi.org/10.1016/J.JENVRAD.2019.01.002>
32. Skuterud L., Goltsova N.I., Næumann R. et al. Histological changes in *Pinus sylvestris* L. in the proximal-zone around the Chernobyl power plant // Science of the Total Environment. 1994. V. 157. № 11. P. 387–397. [https://doi.org/10.1016/0048-9697\(94\)90602-5](https://doi.org/10.1016/0048-9697(94)90602-5)
33. Netsvetov M., Prokopuk Y., Holiaka D. et al. Is there Chernobyl nuclear accident signature in Scots pine radial growth and its climate sensitivity? // Science of the Total Environment. 2023. V. 878. Art. 163132. <https://doi.org/10.1016/J.SCITOTENV.2023.163132>
34. Tulik M. Cambial history of Scots pine trees (*Pinus sylvestris*) prior and after the Chernobyl accident as encoded in the xylem // Environmental and Experimental Botany. 2001. V. 46. № 1. P. 1–10. [https://doi.org/10.1016/S0098-8472\(01\)00075-2](https://doi.org/10.1016/S0098-8472(01)00075-2)
35. Tulik M., Rusin A. Microfibril angle in wood of Scots pine trees (*Pinus sylvestris*) after irradiation from the Chernobyl nuclear reactor accident // Environmental Pollution. 2005. V. 134. № 2. P. 195–199. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2004.08.009>

INDICATION OF RADIOACTIVE CONTAMINATION OF FOREST ECOSYSTEMS IN THE ZONE OF THE EAST URAL RADIOACTIVE TRACE USING METHODS OF QUANTITATIVE WOOD ANATOMY

V. V. Kukarskih¹, A. V. Komarova¹, A. D. Vakhrusheva¹, A. Arzac² and M. V. Modorov¹, *

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

²Institute of Ecology and Geography, Siberian Federal University, Krasnoyarsk, 660041 Russia

*e-mail: mmodorov@gmail.com

Abstract—The anatomical structure of the annual rings of Scots pine, formed before and after the Kyshtym accident, is analyzed. In trees growing closer to the central axis of the East Ural radioactive trace (EURT), a decrease in the number of cells in the annual ring, as well as a decrease in the diameter of the lumens and the thickness of the cell walls, was noted. It is assumed that radiation-induced damage to the photo-assimilation apparatus of trees led to disturbances in physiological processes that were reflected in the anatomical structure of wood.

Keywords: Kyshtym accident, Scots pine, wood anatomy, radioactive contamination

УДК 528.854 (630.5)

СТРУКТУРА ДРЕВОСТОЕВ В ПЕРЕХОДНОЙ ПОЛОСЕ ЛЕС–ГОРНАЯ СТЕПЬ НА СКЛОНАХ МАССИВА КРАКА (ЮЖНЫЙ УРАЛ) И ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ ЕЕ ФАКТОРЫ

© 2024 г. И. К. Гайсин^а*, П. А. Моисеев^б, И. Б. Воробьев^б,

А. А. Константинов^б

^аБашкирский государственный природный заповедник, Россия 453580 Республика Башкортостан, с. Старосубхангулово, ул. Карам, 2

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

* e-mail: i.gaisin2012@yandex.ru

Поступила в редакцию 06.07.2023 г.

После доработки 07.02.2024 г.

Принята к публикации 16.02.2024 г.

Проведена наземная лазерная съемка верхних частей (от гребней хребтов до границы сомкнутых лесов) шести остепненных склонов гор массивов Южный и Северный Крака (Южный Урал) на общей площади 20.82 га. В результате на всех изученных участках было выделено 3584 дерева, для каждого из которых оценены морфометрические параметры (высота и размеры крон) и географическое положение с точностью до 3–10 см. Выявлено, что в верхней трети обследованных высотных профилей сомкнутость и густота древостоев крайне низкие, и лишь на некоторых склонах наблюдается локальное повышение этих показателей. Также повсеместно отмечается, что с расстояния около 2/3 длины профилей от гребней хребтов эти характеристики древостоев резко увеличиваются. Измерения глубины почвенного слоя показали, что в верхних частях склонов почвы маломощные (в среднем 7–12 см), и лишь на некоторых склонах в местах повышения сомкнутости и густоты древостоев их средняя глубина достигает 29 см. На отрезках профилей, удаленных от гребней хребтов от 1/4 до 2/3 их длины, глубина почв постепенно увеличивается и достигает средних значений 20–30 см. Мы связываем как локальное, так и устойчивое (в нижней части) повышение сомкнутости и густоты древостоев в переходной полосе лес–горная степь с увеличением мощности почвенного слоя и удерживаемого им объема влаги.

Ключевые слова: лазерное сканирование местности, экотон лес–горная степь, структура древостоев, мощность и влажность почв, Южный Урал

DOI: 10.31857/S0367059724030021 **EDN:** BKGDXR

Экотонные сообщества всегда вызывали значительный научный интерес из-за того, что основные закономерности формирования и динамики растительного покрова в них наиболее восприимчивы к различным внешним воздействиям [1, 2]. На такого рода участках (территориях) произрастают фитоценозы, которые обладают особыми составом, структурой, механизмами устойчивости и режимом функционирования. На фоне современных изменений климата индикаторная роль таких переходных полос значительно возрастает [3–6]. В переходных полосах наряду с традиционными методами исследования используется анализ пространственной структуры [7, 8], что позволяет делать прогнозы динамики экосистемы [9]. Пространственная структура леса рассматривается как показатель экологической устойчивости, биоразнообразия, конкурентных процессов функциони-

рования лесной экосистемы [10, 11] и определяет микроклиматические условия, обеспеченность ресурсами и характерные особенности лесных местообитаний [12–14].

В горах влияние высотно-климатических поясов и экспозиции склона на лесорастительные условия общепризнано [15], но в условиях сложного рельефа основным признаком становится геоморфология форм склона, которая влияет на водный и тепловой режимы почв, перераспределение осадков, грунтовых вод, перемещение почвенных частиц, мощность и состав почвы [16].

При оценке параметров древостоев в экотоне использовались в основном натурные измерения, которые требовали больших временных затрат [17–19]. В условиях короткого полевого

сезона и отдаленности горных районов было трудно рассчитывать на большой территориальный охват и репрезентативность получаемых данных. Анализ спутниковых снимков при исследовании лесов позволяет получить разнообразную информацию для более обширных территорий [20], но их широкое использование для изучения структуры древостоев все еще ограничивается пространственным разрешением (максимум 0.3–0.5 м/пиксель). В последнее десятилетие для изучения пространственной структуры растительности стали использовать фотоснимки с беспилотных летательных аппаратов (БПЛА) [21] и 3D-поверхности, получаемые при лазерном сканировании местности [22, 23]. Фотоизображения с БПЛА обладают более высоким пространственным разрешением (0.05–0.2 м/пиксель), чем спутниковые. В результате их автоматизированной фотограмметрической обработки создаются детальные ортофотопланы и трехмерные облака точек изучаемой местности [24], на основе которых получают сравнительно точную информацию о пространственных параметрах наземных объектов и растительного покрова. Однако при обработке данных фотосъемки сомкнутых лесов невозможно создавать высокоточную цифровую модель рельефа (ЦМР), так как кроны сильно перекрывают земную поверхность, и поэтому определить с высокой точностью высоту деревьев невозможно [25].

Наземное лазерное сканирование, которое было применено в ряде исследований на верхней границе леса [26, 27], позволяет более точно определять взаиморасположение объектов и оценивать морфометрические параметры отдельных деревьев даже при высокой сомкнутости древостоев. Эта технология основана на получении при помощи лидаров (LiDAR) большого количества точек-отражений лазера с разрешением 0.01–0.03 м. Однако, несмотря на высокое пространственное разрешение фотосъемки с БПЛА и лазерного сканирования местности, полученные в результате их обработки данные все же требуют проверки посредством прямых измерений параметров деревьев в полевых условиях [28].

В качестве одного из наиболее информативных индикаторов того, как быстро и в какой степени трансформируются лесные экосистемы в ответ на изменения климата, в экотоне между лесом и степями могут быть использованы данные по морфометрии древесных растений — увеличение средней высоты, переход из многоствольной формы в одноствольную, рост производительности [4, 29], а также динамики границы леса и структуры древостоев в пространстве [19, 30, 31]. Горные

степи района исследования, в том числе и переходная полоса между ними и лесом, практически не подвержены антропогенному воздействию [32], на склонах хребтов массива гор Крака создаются жесткие микроклиматические и почвенно-грунтовые условия [33], являющиеся препятствием для произрастания на них древесных растений. Тем не менее исследования показали, что идет уменьшение площади горных степей вследствие зарастания лесом [34, 35]. Степень облесения и характер пространственных изменений границы леса в значительной мере зависят от особенностей склона, эдафических и других топоческих условий [36, 37].

Цель настоящей работы — изучить пространственное размещение и параметры деревьев в переходной полосе лес—горная степь на основе современных методов наземного лазерного сканирования и выявить зависимость от глубины и влажности почв структуры древостоев на остепненных склонах гор массива Крака.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Район исследований был приурочен к габбро-гипербазитовому массиву Крака на Южном Урале, который состоит из трех самостоятельных крупных тел (с севера на юг): Южного, Центрального и Северного Крака (53°15'–53°50' с.ш., 57°36'–58°12' в.д.), представляющих собой частично обособленный горный узел к западу от основных центральных горных поднятий Южного Урала (рис. 1).

Массивы Крака представляют собой уникальные природные комплексы, сформировавшиеся в экстремальных почвенно-климатических условиях. Орографической особенностью гор Крака являются сложные узловые системы хребтов, сложенные из ультраосновных изверженных пород. Хребты эрозионно расчленены, с острыми гребнями, крутыми гривноложбинными склонами (от 700–900 м над ур. м.). Растительность состоит из светлохвойных лесов, образованных сосной обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), лиственницей сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.) и небольшой примесью березы бородавчатой (*Betula pendula* Roth), на Северном Крака в составе древостоя может присутствовать ель сибирская (*Picea obovata* Ledeb.). Рельеф и климат Крака создали предпосылки для развития ландшафта, в котором верхние части склонов южных экспозиций занимают горные степи, общая площадь которых составляет около 20%.

Климат района континентальный, холодный: по данным метеорологической станции “Башгосзапо-

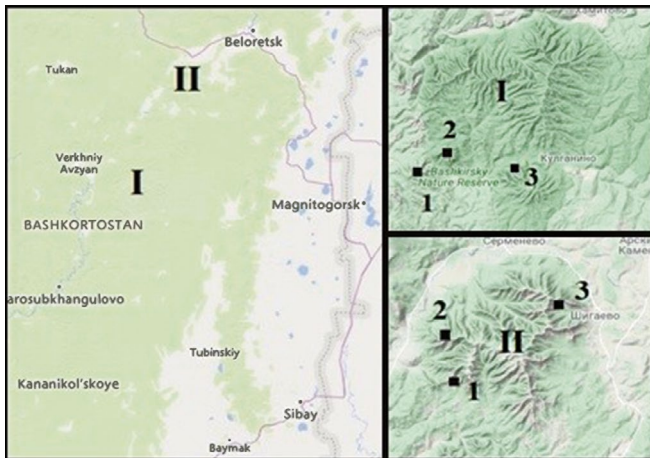


Рис. 1. Районы и места проведения исследований: I – массив гор Южный Крака (1 – г. Большой Башарт; 2 – г. Башарт; 3 – г. Авдэктэ); II – массив гор Северный Крака (1 – г. Суртанды; 2 – г. Малый Саргая; 3 – г. Малый Крака).

ведник”, средняя годовая температура с 1932 г. по 2022 г. составляет $+1.0^{\circ}\text{C}$, среднегодовое количество осадков 561 мм. Тренд за все время наблюдений положительный как по температуре, так и по количеству осадков (рис. 2). Средний многолетний индекс засушливости – 53.8 мм. Наиболее засушливые месяцы – май и июнь [38].

В ходе исследования пространственной структуры древостоев в 2018–2020 гг. было проведено лазерное сканирование местности в переходной полосе лес–горная степь на трех склонах Южного Крака и трех склонах Северного Крака (табл. 1).

Оборудование для лазерного сканирования (комплекс Л-СКАН-2, ООО “Геоматикс”) включало лазерный 3D-сканер Velodyne VLP-16 и плато Applanix (GNSS приемник + IMU). Такая конфигурация позволила собрать в программе PosPack MMS8.4 географически привязанные одноминутные файлы формата LAS, где каждая точка данных имела определенные широту, долготу и высоту над уровнем моря. Все одноминутные файлы объединяли в программе Lidar360 v.4.1 (Green Valley International Ltd) в один файл, и дальнейшая обработка охватывала весь отсканированный склон целиком. Далее в этой программе производили удаление точек, явно расположенных вне пределов основной области сканирования, и классификацию точек-отражений лазера на два типа – точки поверхности земли и остальные вышерасположенные точки [25]. По точкам первого типа была построена ЦМР. По точкам и первого, и второго типов была построена цифровая модель местности (ЦММ). Посредством исключения данных ЦМР из ЦММ была создана цифровая модель лесного полога (ЦМЛП), представляющая собой изображение крон деревьев в растровом формате. При создании всех трех моделей был использован размер ячейки раstra 0.05 м.

Далее была проведена сегментации геопривязанных растров ЦМЛП, в результате которой из общей поверхности сканирования выделены контуры крон деревьев, имеющих высоту более 0.5 м [39], а при помощи инструментария программы Lidar360 v.4.1 определены их площади. Для оценки

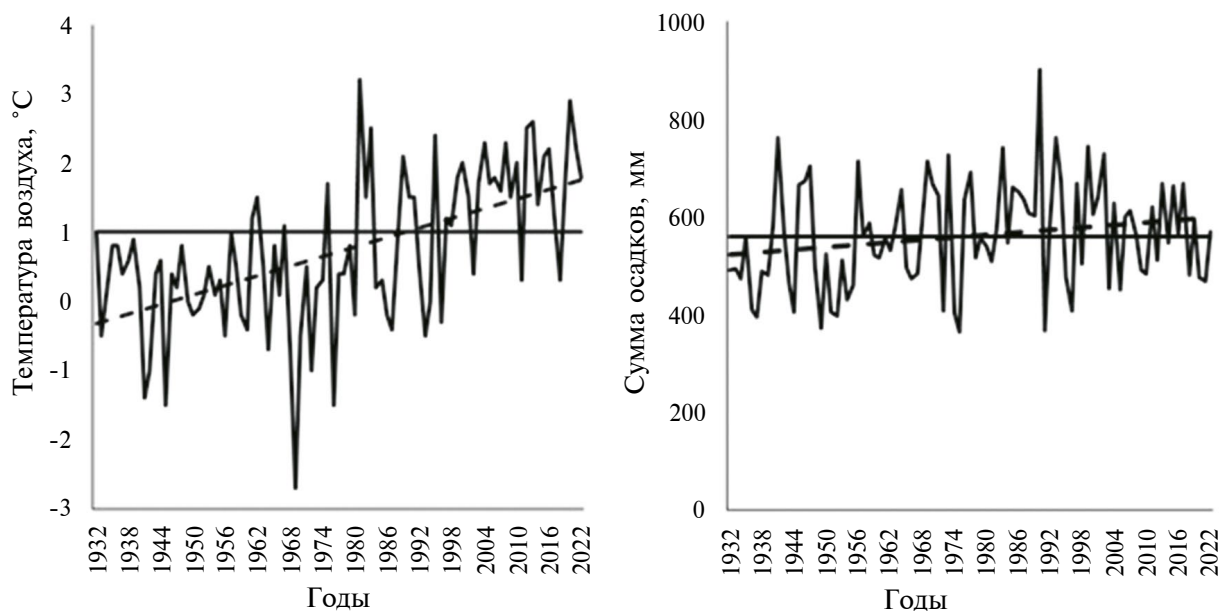


Рис. 2. Многолетняя динамика среднегодовой температуры воздуха и суммы осадков: жирная линия – средние многолетние, прерывистая – линейный тренд.

Таблица 1. Общие характеристики обследованных профилей на массиве Крака

Название обследованного профиля	Большой Башарт	Башарт	Авдэктэ	Суртанды	Малая Саргая	Малый Крака
Аббревиатура профиля	BBA	BAS	AVD	SUT	MCA	SIG
Экспозиция	ЮВ	ЮВ	ЮЗ	Ю	Ю	ЮВ
Высотный интервал, м над ур. м.	670–780	655–715	560–645	650–750	625–690	710–820
Длина профиля, м	240	180	260	200	160	160
Количество условных 20-метровых уровней	12	9	13	10	8	8
Площадь, га	2.04	2.72	3.11	4.84	2.74	5.37
Количество деревьев, шт.	246	525	226	1332	228	1027

высоты деревьев внутри каждого контура кроны рассчитаны статистики распределения яркостей пикселей из ЦМЛП. В данном случае яркость пикселя соответствовала высоте отсканированной точки объекта над поверхностью земли. За высоту дерева принято максимальное значение яркости пикселя. Сомнительные результаты таксационных показателей деревьев, полученные при обработке данных лазерного сканирования, были верифицированы инструментальными измерениями. В полевых условиях производили идентификацию отдельных деревьев на местности, измерение высоты дерева, диаметров ствола и кроны. Высоту измеряли высоотомером РМ-5/1520 РС, Suunto, диаметр ствола получен расчетным путем от измерения периметра ствола мерной лентой, кроны — от измерения диаметра по двум перпендикулярным направлениям, уточнена видовая принадлежность.

В целях анализа изменения пространственной структуры древостоев каждый обследованный участок был разделен на 8–13 условных уровней. Первый 20-метровый уровень начинался на гребне (перегибе склона), последующие уровни располагались параллельно первому через каждые 20 м от гребня вниз по склону. Такая схема деления была обусловлена особенностью геоморфологического строения склонов и связанной с ней структурой почвогрунтов.

На трех профилях — Большой Башарт, Башарт и Авдэктэ — в середине каждого условного уровня измеряли мощность почвенного слоя. Для этого через каждые 2 м втыкали почвенный бур до упора в материнскую породу. Замеры проводили строго вертикально, а не перпендикулярно поверхности склона.

Влажность почвы определяли в начале вегетационного сезона 2018 г., во время отсутствия осад-

ков, при их выпадении по прошествии 5 дней. Для этого в пределах каждого профиля фиксировали три высотных уровня: верхний (первый) — у верхней границы редины (группы деревьев с сомкнутостью крон 5–10%), средний (второй) — у верхней границы редколесий (сомкнутость крон 20–30%) и нижний (третий) — у верхней границы сомкнутых лесов (сомкнутость крон 40–50%). Влажность измеряли на каждом уровне на 3 учетных площадках размером 20 × 20 м.

На учетных площадках измеряли влажность почвы на поверхности и глубине 10 см по центральным линиям слева направо и снизу вверх (по 10 проб на линию). Для выявления влажности по всему профилю почвы на учетных площадках в 4 точках (центрах квадратов 10 × 10 м) закладывали почвенные разрезы до материнской породы. На почвенных разрезах проводили по 8 измерений в каждом из 3–4 слоев почвы: на поверхности почвы (слой 0–5 см), на глубине 10, 20 и 30 см (если присутствовали). Содержание влаги в почве измеряли с помощью электронного влагомера HH2 Moisture Meter фирмы Delta-T с датчиком влажности почвы ML3 ThetaProbe. Одновременно проводили описание почвенного профиля и определяли мощность почвенных горизонтов [19].

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В общей сложности на шести склонах массива Крака была отсканирована площадь размером 20.82 га и выделено 3584 дерева. В результате обработки данных лазерного сканирования местности, выполненного на высотных профилях, получены с высокой точностью (1–3 м) такие показатели деревьев, как географическая позиция (рис. 3), высота, площадь проекции и диаметр кроны.

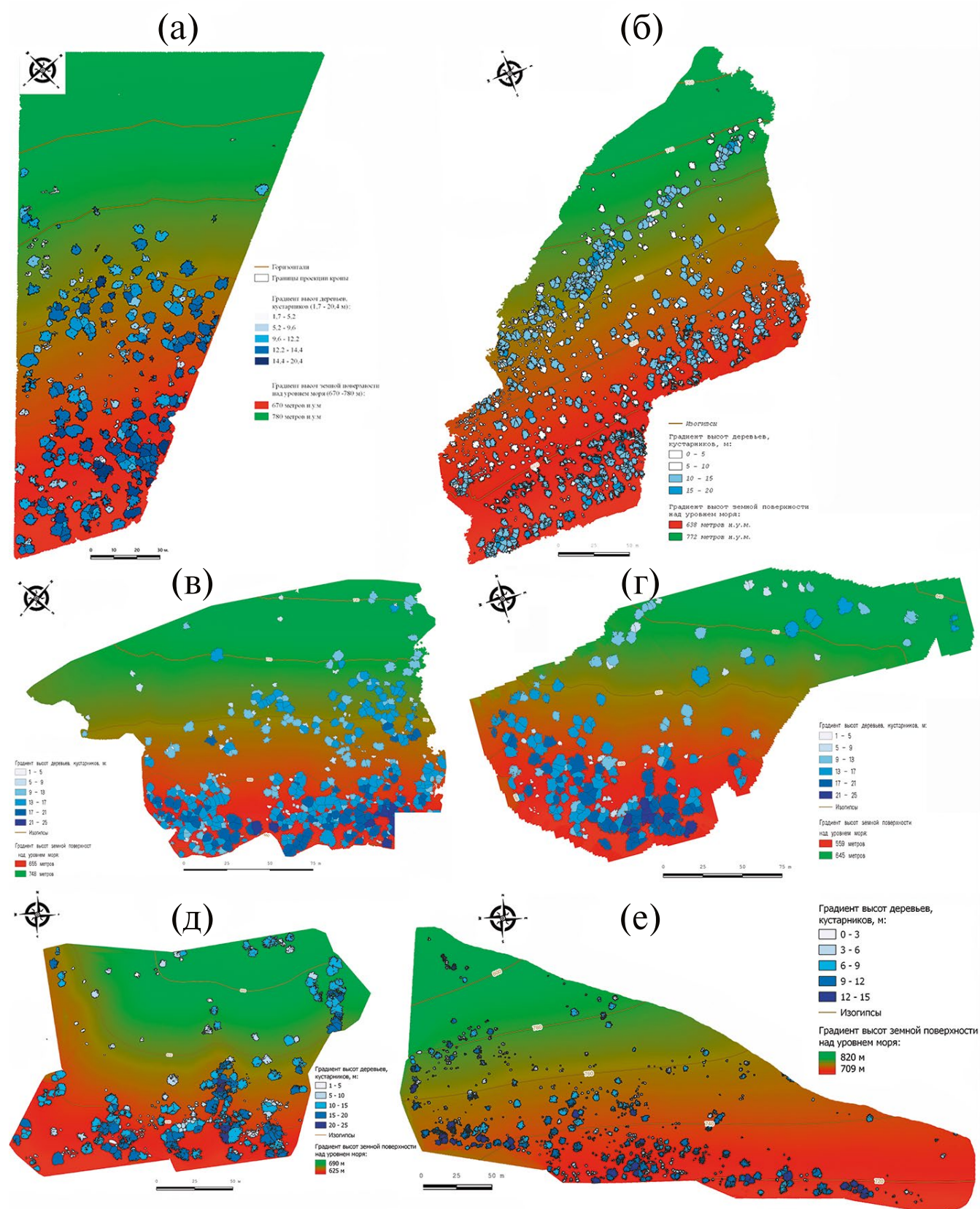


Рис. 3. Карта-схема пространственного размещения деревьев в переходной полосе лес—горная степь на склонах массива Крака: а — Большой Башарт; б — Суртанды; в — Башарт; г — Авдектэ; д — Малый Саргая; е — Малый Крака.

Сравнение характеристик отдельных деревьев, полученных при обработке результатов наземного лазерного сканирования местности и посредством инструментальных измерений, показало, что они очень хорошо друг с другом соотносятся ($R^2 = 0.94\text{--}0.95$) (рис. 4). Это указывает на то, что лазерное сканирование местности можно успешно применять для быстрого получения высокоточных количественных данных о характеристиках отдельных деревьев, произрастающих в переходной полосе лес–горная степь на обследованных склонах массива Крака [40].

Сравнительный анализ изменений сомкнутости древостоев в переходных зонах лес–горная степь на шести склонах гор массивов Южный и Северный Крака выявил (рис. 3 и 5), что в верхней трети обследованных высотных профилей этот показатель крайне низкий (0–10%), и лишь на некоторых склонах наблюдается его локальное повышение до 35% (см. AVD на рис. 5). Также повсеместно отмечается, что с расстояния около 2/3 длины профилей от гребней хребтов наблюдается резкое увеличение (в 2–4 раза) сомкнутости древостоев (до 25–62%).

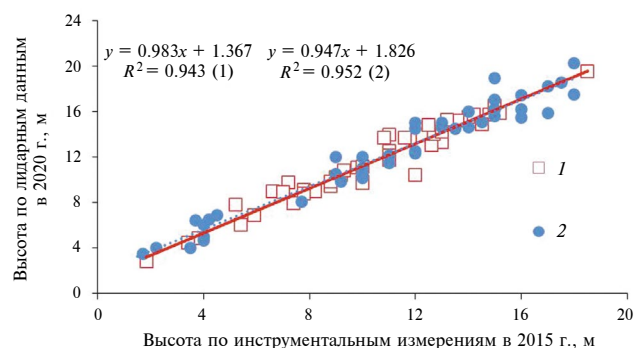


Рис. 4. Соотношение высот деревьев, оцененных при инструментальных измерениях и лазерном сканировании местности: 1 – г. Большой Башарт, 2 – г. Башарт.

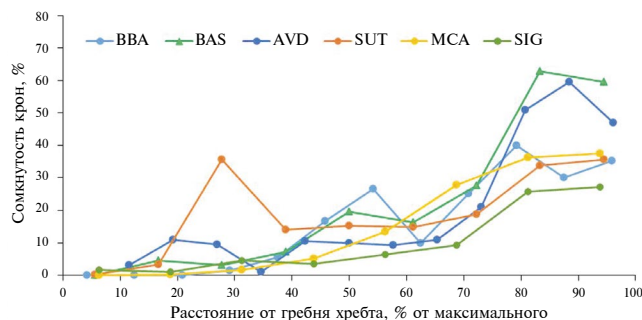


Рис. 5. Изменение сомкнутости древостоев по мере удаления от гребня хребта в переходной зоне лес–горная степь на склонах гор массивов Южный и Северный Крака: BBA – Большой Башарт, BAS – Башарт, AVD – Авдэктэ, SUT – Суртанды, MCA – Малая Саргая, SIG – Малый Крака.

Анализ динамики густоты древостоев выявил (рис. 3 и 6) аналогичные тенденции в ее изменении, как и по сомкнутости, а именно: крайне низкие значения (0–42 шт/га) в верхней трети обследованных высотных профилей и локальное повышение на некоторых склонах (см. AVD на рис. 6) – до 300–500 шт/га. Также повсеместно отмечено, что с расстояния около 2/3 длины профилей от гребней хребтов наблюдается резкое увеличение густоты древостоев (в 3–10 раз) до 300–700 шт/га.

Сравнительный анализ средней высоты древостоев показал, что на всех обследованных профилях она не имеет столь выраженных тенденций на увеличение, как изменения сомкнутости и густоты (рис. 7). Это связано с тем, что в верхних частях склонов встречаются в основном старые деревья, имеющие средние размеры, а по мере спуска у этой возрастной группы увеличивается высота (например, максимальные высоты возрастают в 2–4 раза) (рис. 8), но в составе появляется большая доля молодых невысоких деревьев, снижающих средние показатели.

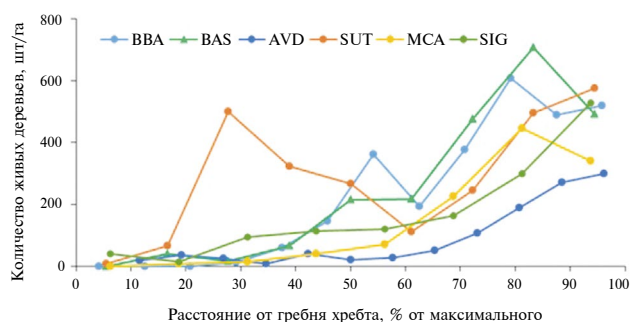


Рис. 6. Изменение количества живых деревьев по мере удаления от гребня хребта в переходной зоне лес–горная степь на склонах гор массивов Южный и Северный Крака: BBA – Большой Башарт, BAS – Башарт, AVD – Авдэктэ, SUT – Суртанды, MCA – Малая Саргая, SIG – Малый Крака.

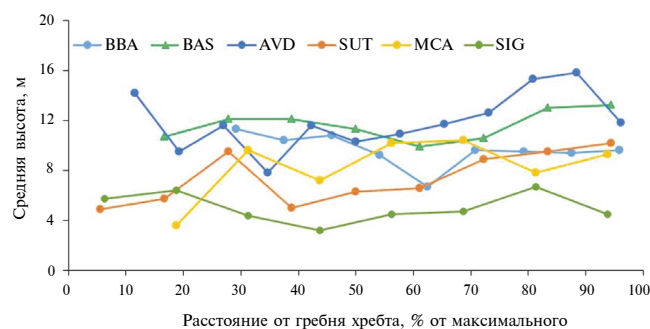


Рис. 7. Изменение средней высоты древостоев по мере удаления от гребня хребта в переходной зоне лес–горная степь на склонах гор массивов Южный и Северный Крака: BBA – Большой Башарт, BAS – Башарт, AVD – Авдэктэ, SUT – Суртанды, MCA – Малая Саргая, SIG – Малый Крака.

Данные по мощности почв и их влажности на различных глубинах, полученные нами ранее в 2018 г. на исследуемых профилях, позволили рассчитать количество воды, содержащейся в слое почвы в разных частях переходной полосы лес—горная степь на склонах гор массивов Северный и Южный Крака. Анализ полученных результатов показал, что количество воды, удерживаемого слоем почвы, в большой степени зависит от ее мощности (рис. 9). Также было установлено, что в верхних третях профилей из-за большей их щебенистости, а также слабой защищенности кронами редко растущих там деревьев от прямого нагревания солнцем почвы содержат в 3 раза меньше влаги в аналогичном слое, чем почвы в средней и нижней частях профилей.

При лазерном сканировании профилей были установлены точные расположения точек учета измерений глубины почвенного слоя, выполненных на почвенных разрезах при определении ее влажности на всех обследованных склонах гор массивов Южный Крака. Это позволило определить расстояние до них от гребня, которое мы использовали применительно к схеме разделения склона на 20-метровые уровни при измерении глубины почв почвенным буром.

Было установлено, что на расстоянии от гребня 5–10% от общей длины профилей средняя мощность почв составляет 6–24 см, ниже она увеличивается до 21–26 см, а на отдельных склонах в редколесьях достигает 28.4 см (например, на профиле на г. Башарт). Но так как почвы в этой части профилей более каменистые и слабо прикрыты кронами деревьев, они содержат небольшое количество влаги (рис. 10). В интервале от 30 до 50% от общей длины профилей глубина почв снижается до 17–21 см, при этом возрастает содержание влаги в почве из-за меньшего ее иссушения под покровом более сом-

кнутых крон деревьев. Ниже по склону мощность почв начинает постепенно увеличиваться и в самой нижней части профилей достигает 20–25 см, а содержание влаги становится максимальным. Следует отметить, что мощность почв и содержание влаги в них чрезвычайно неоднородны в пространстве даже на одном высотном уровне. Особенно это проявляется в верхних частях склонов, где часто встречаются участки с обнажениями материнской горной породы.

ОБСУЖДЕНИЕ

Детальное дистанционное зондирование может стать источником данных, которые помогут быстро оценить состояние растительности в горных условиях. Изучение пространственной структуры древостоев и цифровой модели рельефа является ключевым моментом для быстрой и высокоточной оценки показателей древостоев. Как видно из приведенных выше результатов, на массиве Крака прослеживается большая пестрота пространственного распределения древесных растений, что было выявлено нами ранее при инструментальном исследовании [19, 41]. В отличие от высокогорий, где в пределах экотона верхней границы леса пространственная структура древостоев закономерно меняется (уменьшаются сомкнутость и средняя высота) с увеличением высоты над уровнем моря [2, 12], в массиве гор Крака структура переходной полосы лес—горная степь не столь тесно связана с изменениями высоты.

Горные степи в массиве Крака экстраординальны, находятся в окружении лесов, относительно постепенный переход от сомкнутых насаждений к горным степям наблюдается только на склонах южных экспозиций, а с северной стороны лес произрастает практически до самого гребня хребта, где отмечается

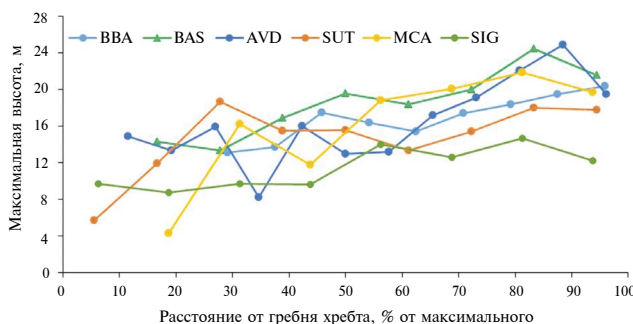


Рис. 8. Изменение максимальной высоты деревьев по мере удаления от гребня хребта в переходной зоне лес—горная степь на склонах гор массивов Южный и Северный Крака: BBA — Большой Башарт, BAS — Башарт, AVD — Авдэктэ, SUT — Суртанды, MCA — Малая Саргая, SIG — Малый Крака.

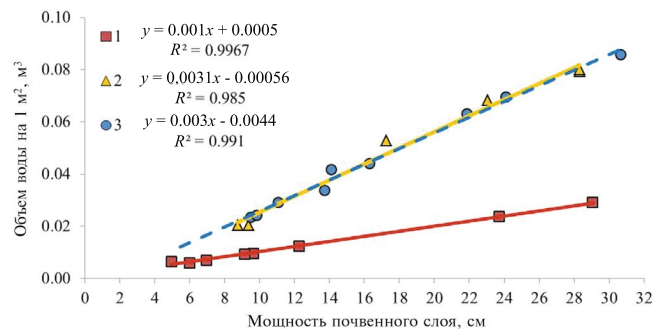


Рис. 9. Объем влаги в почве в зависимости от мощности слоя в переходной зоне лес—горная степь на склонах гор массивов Южный и Северный Крака: 1 — верхняя, 2 — средняя, 3 — нижняя части профилей.

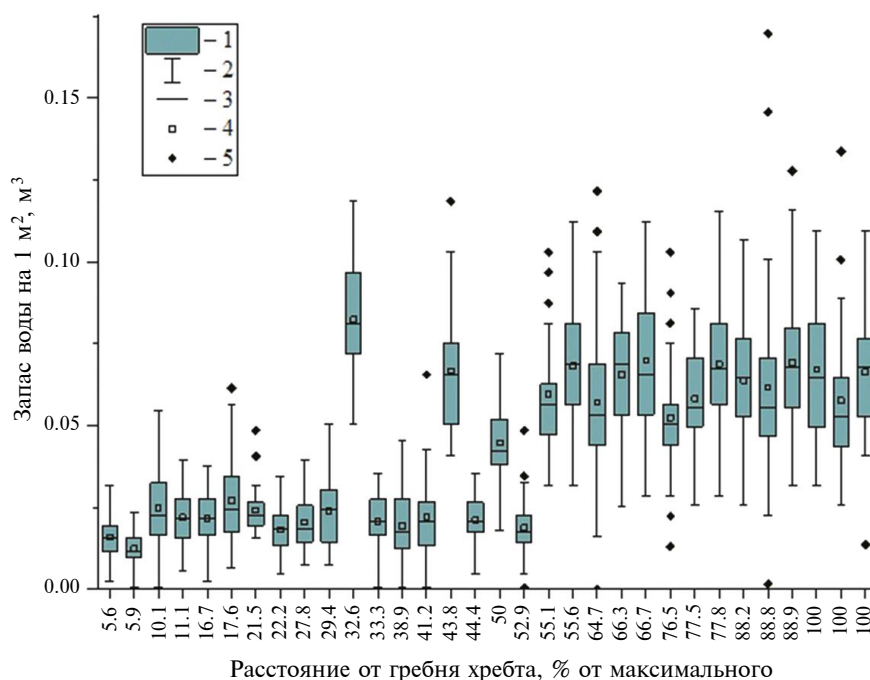


Рис. 10. Запасы влаги в почве на различном расстоянии от гребня на высотных профилях на склонах гор Башарт, Авдектэ и Большой Башарт, массив гор Южный Крака: 1 – 25–75%, 2 – интервал, 3 – медиана, 4 – среднее арифметическое, 5 – выбросы.

резкая смена леса горной степью. Поэтому здесь переходная полоса имеет сложную структуру и сильно зависит от локальных условий [19], о чем свидетельствуют результаты, полученные при исследовании аналогичных районов [42]. Разнообразие условий, свойственное горным экотонам, в значительной степени обусловлено варьированием эдафических факторов вследствие резких смен углов наклона склонов, свойств подстилающих пород, мощности почв и режимов миграции влаги и минеральных веществ. Это еще в большей степени обостряется сменой метеорологических параметров и тектонической структуры [43], что в целом определяет сложность пространственного строения растительного покрова.

Отличительной особенностью структуры исследуемых нами древостоев является контагиозно-клинальный характер размещения деревьев по территории, на который указывают и другие исследователи [14]. Отмечается, что в экотоне, в условиях крутых градиентов климатических факторов, куртины деревьев создают своеобразный микроклимат, смягчающий негативное воздействие среды (иссушение при нагреве прямыми солнечными лучами). Происходит накопление подстилки и развитие почвенного слоя, которые в свою очередь способствуют удержанию большего

количества влаги на единицу площади [5, 15, 37]. По мере продвижения выше по склону наблюдается постепенный переход к одиночному (случайному) размещению и упрощению структуры древостоев.

Выявленные нами особенности пространственного распределения деревьев зависят от микроклиматических условий и наличия ресурсов [13]. Ниже по склону увеличивается количество деревьев, растет амплитуда изменения морфометрических показателей, что свидетельствует об улучшении условий роста. Обнаруженные закономерности устойчивости и роста продуктивности разнородных и разновозрастных древостоев отмечаются и в других районах [43].

В массиве Крака составленные в результате лазерных съемок карты-схемы пространственного распределения деревьев демонстрируют специфические особенности структуры экотона лес–горная степь. Наблюдаемое увеличение густоты подроста в ложбинах, а также сосредоточение групп деревьев на пологих террасах склонов гор Суртанды, Башарт, Малый Крака объясняются только наличием там почв с повышенным увлажнением, которое обусловлено поверхностным стоком влаги в понижениях мезорельефа и накоплением

там снега зимой. В начале вегетационного сезона в период активных ростовых процессов в районах с дефицитом влаги талые воды являются основным источником влаги [36, 37], а понижения поверхности склона способствуют надуву и накоплению снежных масс. На такие участки из-за особенностей рельефа также происходят намыв денудированных фракций горных пород и формирование более мощных почвенных слоев, которые аккумулируют и удерживают влагу, препятствуя стоку и транспирации [15, 16]. Следует отметить, что район исследования является влагодефицитным, поэтому в лесных экосистемах почвенно-водные потоки и перенос вещества в большой степени зависят от локальных условий [14]. Полученные нами данные показали, что на остепненных склонах почвенный покров имеет сложное пространственное строение и значительную изменчивость в пределах небольшой площади.

Различия полученных результатов измерений глубины почв разными способами вытекают из методологии сбора данных. Как было сказано выше, в первом случае исследования проводились на трех высотных уровнях (на границах редины, в редколесьях и сомкнутых лесах), поэтому при измерении глубины почвы лишь в пределах пробных площадок не была получена полная картина о мощности почв на протяжении всего склона. На верхнем уровне были заложены почвенные разрезы на трех пробных площадках, которые на каждом профиле находились на разном расстоянии от гребня хребта и были удалены друг от друга на разную величину. Почвенные разрезы закладывали до глубины, где в большом количестве встречались крупные камни, не позволявшие дальше копать. На профиле разреза проводилось измерение мощности почвогрунтов. При оценке глубины почв почвенным буром его острый кончик в отдельных местах проникал в трещины материнской породы между камнями, в связи с чем измеренные таким образом показатели мощности были немного завышенными. Следует также отметить, что в местах группового размещения деревьев и понижениях мезорельефа отмечается увеличение глубины почвы (см. рис. 10), а также повышение мощности почв сверху вниз по склону в целом.

По-видимому, в верхних частях склонов влага талых вод стекает с них в нижние части, а полученная в результате выпадения осадков в вегетационный период испаряется за короткий срок. Маломощные щебенистые почвы не могут удерживать достаточного количества влаги, необходимого древесным растениям в молодом возрасте

(см. рис. 10) [44]. На таких участках запас талых вод испаряется или происходит сток воды [45]. Ниже деревья создают микроклимат, на поверхности почвы образуется лесная подстилка, выполняющая роль мульчи, которая удерживает влагу от интенсивного испарения.

Исследование пространственно-структурной организации горных лесов позволит глубже понять их природу, особенности функционирования и выйти на прогнозирование динамических тенденций, что особенно важно в связи их с большой экосистемной и хозяйственной значимостью. В целом наблюдения за динамикой границ лесной растительности необходимы для совершенствования системы оценки состояния лесов и адаптации к изменениям среды, а также для оценки продуктивности и биоразнообразия лесных экосистем и их экологической роли на стыке лесной и степной растительности в горах.

ВЫВОДЫ

1. Примененные нами методы лазерного сканирования местности могут быть успешно использованы для картирования древостоев в переходной полосе лес—горная степь и позволят получить их точные таксационные характеристики, а также точные данные о ЦМР и ЦМЛП на больших площадях.

2. На склонах гор массивов Южный и Северный Крака (Южный Урал) резкое увеличение сомкнутости и густоты древостоев в большинстве случаев происходит на расстоянии 2/3 длины переходной зоны лес—горная степь от гребня хребтов. На некоторых склонах ближе к гребневой части хребтов иногда наблюдаются существенные повышения этих показателей, что может быть связано с формированием там более мощных слоев почв и удержанием ими влаги, доступной древесным растениям, чем на прилегающих ниже и выше территориях.

3. Для района массива Крака характерна сложная структура переходной полосы лес—горная степь. Особенности геоморфологии склона влияют на перераспределение атмосферных осадков, водный режим почв, ее распределение, оказывают существенное воздействие на пространственную структуру древостоя.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Данная работа финансировалась за счет средств бюджета. Сбор данных выполнен за счет госбюджетной тематики ФГБУ «Башкирский государственный за-

поведник”, обработка и анализ данных и подготовка текста и рисунков — за счет средств государственного задания ФГБУН Института экологии растений и животных УрО РАН. Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В данной работе отсутствуют исследования человека или животных.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Коломыц Э.Г. Бореальный экотон и географическая зональность: атлас-монография. М.: Наука, 2005. 389 с.
2. Горчаковский П.Л., Шиятов С.Г. Фитоиндикация условий среды и природных процессов в высокогорьях. М.: Наука, 1985. 208 с.
3. Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Наука о растительности. Уфа: Гилем, 1998. 413 с.
4. Lu X., Liang E., Wang Y. et al. Mountain treelines climb slowly despite rapid climate warming // *Global Ecology and Biogeography*. 2020. V. 30. № 1. P. 1–11. <https://doi.org/10.1111/geb.13214>
5. Зибзеев Е.Г., Седельников В.П. Структура экотона между лесным и высокогорным поясами гор Южной Сибири // *Растительный мир Азиатской России*. 2010. № 2(6). С. 46–49.
6. Зелепукина Е.С., Гаврилкина С.А., Лесовая С.Н., Галанина О.В. Ландшафтная структура высотной экотонной полосы высокогорного массива Монгун-Тайга // *Изв. Русского географического общества*. 2018. Т. 150. № 2. С. 33–47.
7. Pastorella F., Paletto A. Stand structure indices as tools to support forest management: an application in Trentino forests (Italy) // *Journal of Forest Science*. 2013. V. 59. № 4. P. 159–168. <https://doi.org/10.17221/75/2012-jfs>
8. Pretzsch H. Analysis and modeling of spatial stand structures. Methodological considerations based on mixed beech-larch stands in Lower Saxony // *Forest Ecology and Management*. 1997. V. 97. № 3. P. 237–253. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(97\)00069-8](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(97)00069-8)
9. Kulha N., Pasanen L., Aakala T. How to calibrate historical aerial photographs: A change analysis of naturally dynamic boreal forest landscapes // *Forests*. 2018. V. 9. № 10. P. 1–19.
10. Debkov N.M., Gradel A., Aleinikov A.A. Reconstruction of stand history and impact evaluation of an invasive bark beetle in Siberian fir forests with the help of spatial structure analysis // *Russ. Forestry Journal*. 2020. V. 375. № 3. P. 24–41. <https://doi.org/10.37482/0536-1036-2020-3-24-41>
11. Zirlewagen D., Wilpert K. Modeling water and ion fluxes in a highly structured, mixed-species stand // *Forest Ecology and Management*. 2001. V. 143. № 1–3. P. 27–37. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(00\)00522-3](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(00)00522-3)
12. Harsch M.A., Hulme P.E., McGlone M.S. et al. Are treelines advancing? A global meta-analysis of treeline response to climate warming // *Ecology Letters*. 2009. V. 12. № 10. P. 1040–1049. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01355.x>
13. Кравцова В.И. Пространственная структура экотона тундра–тайга на плато Путорана (по космическим снимкам сверхвысокого разрешения) // *Вестник Московского гос. ун-та. Серия 5: География*. 2012. № 1. С. 67–74.
14. Овчинникова Н.Ф. Особенности пространственно-временной структуры соснового древостоя на южном склоне восточного Саяна // *Изв. высших учебных заведений. Лесной журнал*. 2021. № 5(383). С. 34–47. <https://doi.org/10.37482/0536-1036-2021-5-34-47>
15. Намзалов С.А., Холбоева Б.Б., Королюк А.Ю. и др. Особенности структуры лесостепи в экотонной зоне Южной Сибири и Центральной Азии // *Аридные экосистемы*. 2012. Т. 18. № 2(51). С. 17–27.
16. Макунина Н.И. Ботанико-географическая характеристика лесостепи Алтае-Саянской горной области // *Сибирский экологич. журн*. 2016. Т. 23. № 3. С. 405–413. <https://doi.org/10.15372/SEJ20160311>
17. Grigor'ev A.A., Devi N.M., Kukarskikh V.V. et al. Structure and dynamics of tree stands at the Upper Timberline in the western part of the Putorana Plateau // *Russ. Journal of Ecology*. 2019. V. 50. № 4. P. 311–322.
18. Петров И.А., Харук В.И., Двинская М.Л., Им С.Т. Реакция хвойных экотона альпийской лесотундры Кузнецкого Алатау на изменение климата // *Сибирский экологич. журн*. 2015. Т. 22. № 4. С. 518–527. <https://doi.org/10.15372/SEJ20150403>
19. Гайсин И.К., Мусеев П.А., Махмутова И.И. и др. Экспансия древесной растительности в экотоне лес–горная степь на Южном Урале в связи с изменениями климата и влажности местообитаний // *Экология*. 2020. № 4. С. 251–264.
20. Park T., Ganguly S., Tømmervik H. et al. Changes in growing season duration and productivity of northern vegetation inferred from long-term remote sensing data // *Environmental Research Letters*. 2016. № 11. Art. 08400124.
21. Brieger F., Herzsuh U., Pestryakova L. A. et al. Advances in the derivation of Northeast Siberian forest metrics using high-resolution UAV-based

- photogrammetric point clouds // Remote Sensing. 2019. V. 11. P. 1447.
<https://doi.org/10.3390/rs11121447>
22. Низаметдинов Н.Ф., Мусеев П.А., Воробьев И.Б. Лазерное сканирование и аэрофотосъемка с БПЛА в исследовании структуры лесотундровых древостоев Хибин // Изв. высших учебных заведений. Лесной журнал. 2021. № 4(382). С. 9–22.
<https://doi.org/10.37482/0536-1036-2021-4-9-22>
 23. Maguire A.J., Eitel J.U.H., Vierling L.A. et al. Terrestrial lidar scanning reveals fine-scale linkages between microstructure and photosynthetic functioning of small-stature spruce trees at the forest–tundra ecotone // Agricultural and Forest Meteorology. 2019. V. 269–270. P. 157–168.
 24. Agisoft LLC. Agisoft PhotoScan User Manual. Prof. Ed. Version 0.9.0. 2016.
 25. Gadow K.V., Zhang C.Y., Wehenkel C. et al. Forest structure and diversity // Managing Forest Ecosystems. 2011. P. 29–83.
https://doi.org/10.1007/978-94-007-2202-6_27
 26. Chen Q., Baldocchi P., Gong P., Kelly M. Isolating individual trees in a savanna woodland using small footprint lidar data // Photogrammetric Engineering and Remote Sensing. 2006. V. 72. № 8. P. 923–932.
DOI: 10.4236/ars.2013.23028
 27. Liang X., Kukko J., Hyypä A. et al. In-situ measurements from mobile platforms: An emerging approach to address the old challenges associated with forest inventories // ISPRS Journal of Photogrammetry and Remote Sensing. 2018. V. 143. P. 97–107.
 28. Lisein J., Pierrot-Deseilligny M., Bonnet S., Lejeune P. A photogrammetric workflow for the creation of a forest canopy height model from small unmanned aerial system imagery // Forests. 2013. V. 4. № 4. P. 922–944.
 29. Бочаров А.Ю. Структура и динамика высокогорных лесов Северо-Чуйского хребта (Горный Алтай) в условиях изменений климата // Вестник Томского гос. ун-та. 2011. № 352. С. 203–206.
 30. Золотарева Н.В. Некоторые аспекты динамики экстразональных степей Южного Урала // Отечественная геоботаника: основные вехи и перспективы: мат-лы всеросс. конф. СПб., 2011. Т. 2. С. 84–87.
 31. Ямалов С.М., Миркин Б.М. Флористическая и географическая дифференциация настоящих и луговых степей Южного Урала // Растительный мир Азиатской России. 2010. № 2(6). С. 58–65.
 32. Hansson A., Dargusch P., Shulmeister J. A review of modern treeline migration, the factors controlling it and the implications for carbon storage // J. Mt. Sci. 2021. V. 18. P. 291–306.
<https://doi.org/10.1007/s11629-020-6221-1>
 33. Жирнова Т.В., Ямалов С.М., Миркин Б.М. Степи Башкирского государственного природного заповедника: анализ вклада ведущих факторов и синтаксономия // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2007. Т. 112. Вып. 5. С. 36–45.
 34. Волков Д.А. Дистанционный мониторинг многолетней динамики границы леса и горной степи в Башкирском заповеднике: методика и результаты // Уральский экологический вестник. 2017. № 1. С. 24–28.
 35. Мусеев П.А., Гайсин И.К., Бубнов М.О., Мусеева О.О. Динамика древесной растительности на участках остепненных склонов Южного Крака в последние 80 лет // Экология. 2018. № 2. С. 157–162.
<https://doi.org/10.31857/S0367059720040071>
 36. Сизых А.П., Воронин В.И. Структурно-динамическая организация растительных сообществ, формирующихся в зоне контакта леса и аazonальных (экстразональных) степей, а также внутри зональных лесостепей в бассейне оз. Байкал // Изв. Иркутского гос. ун-та. Серия «Биология. Экология». 2011. Т. 4. № 3. С. 36–40.
 37. Xu C., Liu H., Anenkhonov O.A. et al. Long-term forest resilience to climate change indicated by mortality, regeneration, and growth in semiarid southern Siberia // Global Change Biology. 2017. V. 23(6). P. 2370–2382.
 38. Экологическая экспертиза лесов Бурзянского района / Отв. исп. Позднякова Э.П. Уфа: Башкирский региональный центр Международного ин-та леса, 1994. 205 с.
 39. Agisoft LLC. Agisoft PhotoScan User Manual. Prof. Ed. Version 3.9.0. 2018.
 40. Watt P.J., Donoghue N.M. Measuring forest structure with terrestrial laser scanning // International Journal of Remote Sensing. 2005. V. 26(7). P. 1437–1446.
<https://doi.org/10.1080/01431160512331337961>
 41. Гайсин И.К., Мусеев П.А., Балакин Д.С., Нагулов З.Я. Структура древостоев и особенности накопления ими фитомассы на остепненных склонах массива гор Крака (Южный Урал) // Вестник Томского гос. ун-та. Биология. 2021. № 56. С. 125–151.
 42. Макунина Н.И., Писаренко О.Ю. Дифференциация лесной растительности на границе биоклиматических секторов (западная часть Западного Саяна) // Turczaninowia. 2021. Т. 24. № 4. С. 84–98.
 43. Tchebakova N.M., Rehfeldt G.E., Parfenova E.I. Impacts of climate change on the distribution of *Larix* spp. and *Pinus sylvestris* and their climatypes in Siberia // Mitigation and Adaptation Strategies of Global Change. 2005. № 11. P. 861–882.
 44. Tužinský L. Soil moisture in mountain spruce stand // Journal of Forest Science. 2019. V. 48. № 1. P. 27–37.
<https://doi.org/10.17221/11854-JFS>
 45. Löffler J. The influence of micro-climate, snow cover, and soil moisture on ecosystem functioning in high mountains // Journal of Geographical Science. 2007. V. 17. № 1. P. 1–19.
<https://doi.org/10.1007/s11442-007-0003-3>

TREE STAND STRUCTURE IN THE FOREST–MOUNTAIN STEPPE TRANSITION ZONE ON THE SLOPES OF THE KRAKA MASSIF (SOUTHERN URALS) AND ITS DETERMINING FACTORS

I. K. Gaisin¹, *, P. A. Moiseev², I. B. Vorobyov² and A. A. Konstantinov²

¹*Bashkir State Nature Reserve, Starosubkhangulovo, Republic of Bashkortostan, 453580 Russia*

²*Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch, Russian Academy of Sciences, Ekaterinburg, 620144 Russia*

* e-mail: i.gaisin2012@yandex.ru

Abstract — Ground-based laser surveys of the upper parts (from the ridge crests to the border of closed forests) of six steppe slopes of the mountains of the Southern and Northern Kraka massifs (Southern Urals) on a total area of 20.82 hectares were carried out. As a result, 3584 trees were identified in all studied areas, their morphometric parameters (crown height and size) and exact geographical position were assessed with an accuracy of 3–10 cm. It was shown that the closure and density of tree stands are extremely low in the upper third of the surveyed altitudinal profiles, and a local increase in these indicators is observed only on some slopes. It is also widely noted that these characteristics of forest stands increase sharply at a distance of about 2/3rd of the length of the profiles from the ridge crests. Measurements of the depth of the soil layer showed that the soils in the upper parts of the slopes are thin (on average 7–12 cm), and their average depth reaches 29 cm only on some slopes in places where the density of forest stands increases. Soil depth on sections of profiles remote from the ridge crests 1/4th to 2/3rd of their length gradually increases and reaches average values of 20–30 cm. We associate both local and stable (in the lower part) increase in the density of forest stands in the forest–mountain steppe transition zone with the increase in the thickness of the soil layer and the volume of moisture retained by it.

Keywords: laser scanning of the area, forest–mountain steppe ecotone, tree stand structure, soil thickness and moisture, Southern Urals

УДК 577.4

ПРОДУКТИВНОСТЬ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ БАКЧАРСКОГО БОЛОТА НА НАЧАЛЬНЫХ ЭТАПАХ ПИРОГЕННОЙ СУКЦЕССИИ (ЮЖНАЯ ТАЙГА ЗАПАДНОЙ СИБИРИ)

© 2024 г. Н. П. Косых^{а,*}, Н. П. Миронычева-Токарева^а, Н. Г. Корнаторова^а,
Е. К. Вишнякова^а

^аИнститут почвоведения и агрохимии СО РАН, Россия 630090 Новосибирск, просп. Лаврентьева, 8/2

* e-mail: npkosykh@mail.ru

Поступила в редакцию 29.10.2022 г.

После доработки 12.12.2023 г.

Принята к публикации 25.12.2023 г.

Приведены результаты изучения продуктивности растительных сообществ после верхового пожара на осушенном олиготрофном болоте в южной тайге Западной Сибири. Дана количественная оценка биологической продуктивности на участках с разной степенью пирогенной нарушенности. На наиболее нарушенном участке на второй год восстановления запасы травяно-кустарничкового и мохового ярусов составили 1220 г/м², продукция — 324 г/м² в год; на третий год запасы увеличились до 1635 г/м² и продукция до 1038 г/м² в год за счет разрастания голубики, тогда как на контрольном участке при высоких запасах живой фитомассы (2200 г/м²) продукция составила 745 г/м² в год. Произошло изменение в структуре фитомассы, уплотнение залежи на 34% и увеличение мортмассы сосудистых растений в 3 раза. На нарушенном участке живая масса корней концентрировалась в верхнем слое 0–10 см, тогда как на контрольном участке распределялась в слое 10–30 см. Установлено, что корни погибших сосен сохраняют морфологические признаки живых в течение первых двух лет и переходят во фракцию мертвых корней на третий год пирогенной сукцессии. Потери углерода при прогорании верхнего слоя охеса до 20 см составили до 3016 г С/м², из них около 500 г/м² могут быть захоронены в виде прослойки угля в торфе.

Ключевые слова: Бакчарское болото, запасы растительного вещества, фитомасса, мортмасса, чистая первичная продукция, пожары

DOI: 10.31857/S0367059724030032 EDN: BKEARL

Болота участвуют в формировании углеродно-го баланса на планете и являются экосистемами, в которых происходит накопление углерода в виде торфа. Северные болота, занимая 2–3% от общей поверхности земли, хранят около трети почвенного углерода мира [1]. Болота Западной Сибири, распространенные на огромных площадях, являются важными поглотителями углекислого газа атмосферы: в них запасено 112 Гт углерода [2], что составляет пятую часть всего углерода, консервированного в северных торфяниках [3–5]. Пирогенный фактор вносит существенный вклад в трансформацию органического вещества болотных ландшафтов и динамику накопления углерода. Влияние торфяных пожаров выражается в деградации и уничтожении растительности и торфа.

При сжигании биомассы потери углерода из торфа в атмосферу составляют в среднем 3 кгС/м² [6–9], а при подземном пожаре — около 10 кгС/м², что соответствует выбросу в атмосферу 400 т СО₂/га [10]. Важной проблемой является оценка процессов вос-

становления территорий после пожара, которые в литературе освещены недостаточно полно, хотя в последнее время появились детальные исследования воздействия пожаров и характеристики послепожарного формирования растительности [11–14]. Оценка количественных параметров процесса восстановления растительных сообществ после торфяных пожаров является важным разделом научных исследований и играет большую роль в динамике природных экосистем Сибири [15]. Рядом авторов отмечается факт увеличения продукции на постпирогенных болотных сообществах на 7–40% на начальных этапах восстановления. На первом этапе восстановления происходит за счет сосудистых растений, а на втором возрастает доля бриевых и сфагновых мхов [16, 17]. Высокая продукция зеленого мха отмечена после пожара и в заболоченном долгомошном сосняке [18]. Увеличение общей продукции после пожара происходит и при восстановлении растительных сообществ в сфагновых рямах лесостепной зоны Западной Сибири [19].

Цель данной работы — проанализировать влияние пожара на растительные сообщества Бакcharского болота, оценить их биологическую продуктивность на начальных этапах пирогенной сукцессии и сравнить структуру фитомассы и продукции ненарушенных и нарушенных пожаром участков болотного массива в условиях южной тайги Западной Сибири.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Работа проводилась на Бакcharском болотном массиве, в районе пос. Полянника Томской области — на типичном верховом болоте южной тайги Западной Сибири (56.889° с.ш., 82.677° в.д.). В 1980-х годах этот массив подвергся осушению. Сейчас изучаемый участок представляет собой олиготрофное сосново-кустарничково-сфагновое болото (низкий рям), где высота сосен *Pinus sylvestris* не превышает 3 м. В 2016 г. здесь произошел пожар, полностью уничтоживший древесный ярус, превративший его в сухостой и в разной степени повредивший кустарничково-моховой ярус.

Полевые исследования проведены на двух площадках, различающихся по степени нарушенности пожаром, и контрольном участке с неповрежденным растительным покровом. На участке с высокой пирогенной нагрузкой (П) наблюдается значительное выгорание травяно-кустарничкового и полное выгорание мохового ярусов и торфа до 20–30 см на всех формах микрорельефа. На втором частично выгоревшем участке (ЧВ) также поверхность болота выгорела частично (до 40–60%), главным образом в межкочечных понижениях: кочки обгорели частично, что привело к значительной расчлененности микрорельефа. Моховой ковер сохранился на 50% площади. Для контроля (К) выбран сохранившийся среди пожара участок олиготрофного сосново-кустарничково-сфагнового болота с небольшими олиготрофными мочажинами. Наиболее пострадавший от пожара участок прилегает к осушительному каналу, по мере удаления от которого степень пирогенной нарушенности снижается, что типично для болот с осушительной сетью каналов [13]. На всех трех участках выделены площадки размером 10 × 10 м, которые располагаются по профилю длиной 120 м, идущему перпендикулярно к каналу. На площадках сделано геоботаническое описание растительных сообществ, определены проективное покрытие (%) и биологическая продуктивность. Изучение состава и продуктивности растительных сообществ начато в 2018 г. Величина и структура фракций фитомассы на контрольном участке были похожи в течение

2018 и 2019 гг., поэтому в работе приводятся усредненные за два года данные.

Для определения биологической продуктивности надземную фитомассу и мортмассу трав и кустарничков отбирали методом укосов с площадок 50 × 50 см, срезая от поверхности мха или обгорелой части охеса в 3–4-кратной повторности в наиболее типичных участках поверхности. Надземную мортмассу делили на следующие фракции: ветошь *D* (отмершие части сосудистых растений), сухостой (отмершие части побегов кустарничков), подстилка *L* (мертвые части сосудистых растений, упавшие на поверхность) и опад (обгоревшие мертвые побеги кустарничков).

Продуктивность мохового покрова определяли методом, который основан на выделении прироста текущего года мха по морфологическим признакам: по более светлой молодой части стебля, сформировавшейся выше места расположения капитулы прошлого года, головка прошлых лет определяется по сгущению стеблевых листьев и утолщению стебля [20].

Для учета подземной фитомассы трав и кустарничков на каждой учетной площадке в торфяной залежи отбирали монолиты объемом 1 дм³ до глубины 30 см от поверхности мха или обгоревшего охеса [21]. Всего было отобрано 58 монолитов с 3 участков в течение двух вегетационных сезонов. В камеральных условиях растительный материал разбирали по видам и фракциям текущего года и прошлых лет, почвенные монолиты — на фракции подземных органов трав, кустарничков и деревьев, охеса, торфа, опада сосудистых, мертвых корней и мертвых подземных органов. Корни погибших сосен морфологически не отличимы от живых в первые два года после пожара. Впервые нами выделена фракция “корневая подушка”, которая представляла собой переплетенные с остатками мха и торфа мертвые и живые тонкие корни кустарничков с преобладающей массой тонких всасывающих корней, содержание которых оценивали визуально.

Надземную чистую первичную продукцию (ANP) определяли как сумму запасов зеленых фотосинтезирующих листьев и побегов текущего года. Подземная продукция (BNP) на всех участках состоит из фракции подземных органов трав, кустарничков и деревьев, выросших в текущем году [22]. Общую чистую первичную продукцию (NPP) мхов, трав, кустарничков и деревьев определяли как сумму надземной (ANP) и подземной (BNP) продукции.

Все фракции растительного вещества высушивали до постоянного веса при 60°C и взвешивали.

В таблицах и на графиках приведена воздушно-сухая масса, выраженная в г/м². Содержание углерода (С) в растительном веществе рассчитывали с помощью конверсионного коэффициента 0.45–0.50 [23, 24]. Работа проводилась в сентябре 2018 и 2019 гг. Построение графиков и расчет средних арифметических с определением погрешности средней выполнены в программе Microsoft Excel.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Климатическая характеристика. В 2016 г. средняя температура вегетационного периода характеризовалась наибольшим значением за последние 4 года, а сумма летних осадков оказалась меньше, чем в 2017–2018 гг. [25], что могло послужить причиной распространения пожаров в Западной Сибири. Средняя годовая температура по данным метеостанции Бакчар за изучаемый период превысила среднюю многолетнюю за базовый период 1961–1990 гг. (–0.6°C), а сумма осадков была немного ниже нормы (539 мм), за исключением 2018 г., когда выпали обильные осадки (табл. 1).

Состав растительных сообществ. На участке П около 30% площади составляют повышения из островков с полуживыми высохшими сфагновыми мхами. Среди выгоревшего участка остается негоревшей кочка со *Sphagnum fuscum*, растительный покров которой сохраняет все черты негоревшего участка. В 2018 г. на выгоревших участках площадки П отрастают побеги высотой до 10 см от обгоревших стволиков вересковых кустарничков, проективное покрытие которых составляет около 3%, и представлены миртом *Chamaedaphne calyculata*, багульником *Ledum palustre*, голубикой *Vaccinium uliginosum*. Мелкие кустарнички, типичные для южно-таежных рямов, – подбел и клюква, отсутствуют. Из трав отмечены морошка *Rubus chamaemorus*, пушица *Eriophorum vaginatum*, занявшие около 1% площади. Зеленый мох *Polytrichum strictum* начинает поселяться на открытом торфе и уже на второй год восстановления после пожара занимает до 30% поверхности. В 2019 г. (на третий год восстановления) вересковые кустарнички разрастаются, достигая высоты около

15–20 см, и составляют около 10% общего проективного покрытия (ОПП) участка. Появляются новые проростки голубики и морошки.

На участке ЧВ в 2018 г. повышения составляют до 50% площади с подсохшими сфагновыми мхами и живыми негоревшими кочками со *Sphagnum fuscum* среди выгоревших понижений, на которых уже на второй год восстановления поселяются печеночники и зеленый мох *Polytrichum strictum* (5%). Сохранившийся кустарничковый ярус имеет высоту 20–40 см и проективное покрытие (ПП) 30% на повышенных нетронутых пожаром моховых кочках. Среди кустарничков доминирует мирт *Chamaedaphne calyculata* (ПП 20%), а доля остальных значительно меньше: голубики – 7%, багульника – 2%, подбела и клюквы – 1%. Из трав доминируют морошка с пушицей. В выгоревших понижениях проективное покрытие кустарничков не превышает 10%. Здесь отмечено присутствие наиболее распространенных и устойчивых к пожару кустарничков – мирта болотного (5%), багульника (5%) и голубики. Морошка (1%) и пушица (5%) отрастают от оснований обгоревших кочек. Лишайниковый покров отсутствует. На третий год восстановления разрастаются кочки пушицы от подземных побегов, присутствие зеленых мхов увеличилось с 5% до 15–20%. Среди зеленого мха *Polytrichum strictum* поселяется *Sphagnum angustifolium*. На кочках проективное покрытие мирта и багульника остается прежним, голубика увеличивает свое присутствие. ОПП травяно-кустарничкового яруса возрастает до 70%.

Растительный покров на контрольном участке (К) представлен сосново-кустарничково-сфагновым сообществом с кустарничковым ярусом, занимающим 50% площади. Площадь кочек и понижений относится как 3 : 7. Высота кочек составляет около 30 см. Видовой состав включает 18 видов, из них мхов – 5, лишайников – 4. Разреженный древесный ярус состоит из сосны *Pinus sylvestris* L. *f. litwinowii* высотой 1.5–3.0 м. Среди кустарничков доминируют мирт *Chamaedaphne calyculata* (20%), голубика *Vaccinium uliginosum* (15%), багульник *Le-*

Таблица 1. Климатические характеристики района исследования по данным метеостанции Бакчар

Год	Средняя температура, °С		Сумма осадков, мм	
	годовая	вегетационного периода (апрель–сентябрь)	годовых	вегетационного периода (апрель–сентябрь)
2016	0.6	13.3	441	313
2017	1.1	11.8	492	344
2018	–1.0	10.7	665	485
2019	0.9	11.4	431	283

dum palustre (10%), подбел *Andromeda polifolia* (5%), присутствуют 2 вида клюквы — *Oxycoccus microcarpus* и *O. palustris* (1%). Травы занимают 15% поверхности и представлены пушицей *Eriophorum vaginatum* (10%) и морошкой *Rubus chamaemorus* (5%). Среди сфагновых мхов преобладает *Sphagnum fuscum* (60%), присутствуют *S. balticum* (20%), *S. angustifolium* (10%), встречается *S. magellanicum*. Зеленые мхи (*Polytrichum strictum*, *Pleurozium schreberi*) редки. Около 5% площади занято лишайниками: *Cladonia stellaris*, *C. stygia*, *C. rangiferina*, *C. amaurocrea*.

Наземная фитомасса и мортмасса. Пожар 2016 г. привел к выгоранию растительного покрова и изменению структуры растительного вещества на изучаемом участке Бакчарского болота. Структура надземной фитомассы в 2018 г. различалась на изучаемых площадках: на участке П преобладают кустарнички в отличие от участков ЧВ и К, где преобладают живые мхи (табл. 2). Более того, запас кустарничков на наиболее нарушенном пожаром участке П в 2.5 раза превышает таковой в контроле и возрастает с течением времени, в то время как на менее нарушенном участке снижается. Запас трав минимален на всех участках и возрастает от наиболее нарушенного участка к контролю. Фитомасса мхов на участке с максимальной пирогенной нагрузкой (П) составляет 30% от контроля. Изменяется и видовой состав этой фракции: в контроле это сфагновые мхи, а на поврежденном пожаром участке — зеленые мхи, не играющие эдификаторную роль. Характерно, что в местах, где поселяется *Polytrichum strictum*, в 2–3 раза снижается количество всасывающих корней сосудистых растений. Общий запас живой фитомассы сосудистых растений достаточно высок на обоих пирогенно нарушенных участках, но не

достигает величины, характерной для контроля. Запас мортмассы увеличивается на третий год восстановительной сукцессии на участке П, превысив значение в контроле, а на частично поврежденном участке, напротив, снижается. Отношение фитомассы к мортмассе на участке ЧВ такое же, как в контроле, а на участке П выше контроля.

Структура мортмассы — одна из важных характеристик функционирования экосистемы. На участке П отсутствует фракция ветоши из-за незначительного участия травяной растительности на первых этапах сукцессии (рис. 1). Но фракция подстилки достаточно высока (53 г/м²) и в ней присутствуют обгоревшие и упавшие стволы кустарничков — опад (18 г/м²). Запасы обгоревших многолетних побегов (49 г/м²) увеличиваются на третий год восстановления в связи с дополнительным опадом обугленных ветвей сосен (88 г/м²). На участке ЧВ, напротив, со временем существенно снижается запас обгоревших побегов — с 99 до 50 г/м². В контроле состав надземной мортмассы отличается наличием фракции сухостоя кустарничков (30 г/м²), ветоши/опада (26 г/м²), остается высоким запас подстилки (74 г/м²).

Выгорание охеса приводит к изменению трофности среды и смене доминантов кустарничков, выпадению таких мелких видов, как клюква и подбел. Отрастание на освободившемся пространстве наиболее активно происходит от подземных побегов терминальных видов — багульника, мирта и голубики (рис. 2). Запасы фракций голубики уже на второй год после пожара составляют 48 г/м², в несколько раз превысив запас на ненарушенном участке, а на третий год — 340 г/м², что обусловлено поступлением зольных элементов питания после

Таблица 2. Динамика надземного растительного вещества на сильно выгоревшем (П), частично выгоревшем (ЧВ) и контрольном (К) участках болота, г/м²

Фракция растительного вещества	Запасы фракций фитомассы*				
	П		ЧВ		К
	2018 г.	2019 г.	2018 г.	2019 г.	2018–2019 гг.
Листья трав	1 ± 1	1 ± 0.4	5 ± 4	3 ± 2	16 ± 6
Листья кустарничков	31 ± 14	81 ± 69	64 ± 24	29 ± 14	48 ± 9
Побеги кустарничков	138 ± 43	279 ± 242	84 ± 19	44 ± 20	103 ± 21
Живые мхи	70 ± 36**	80 ± 70**	257 ± 223	250 ± 211	333 ± 32
Наземная фитомасса	240 ± 68	441 ± 283	410 ± 252	326 ± 247	500 ± 45
Мортмасса сосудистых растений	70 ± 10	166 ± 80	137 ± 38	60 ± 19	130 ± 15
Отношение фитомассы к мортмассе сосудистых растений	2.4	2.2	1.1	1.3	1.3

* Здесь и в табл. 3–5 данные приведены в виде $M \pm m$, где M — среднее арифметическое значение, m — стандартная ошибка.

** *Polytrichum strictum*.

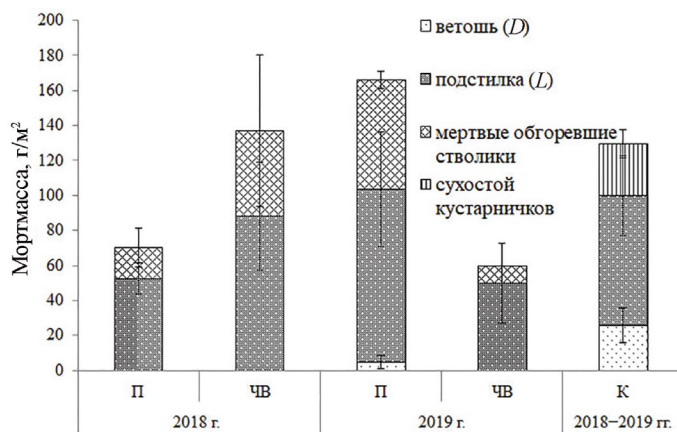


Рис. 1. Структура надземной мортмассы: П — сильно выгоревший участок, ЧВ — частично выгоревший участок, К — контрольный участок. Сухой обгоревший сосновый древостой не включен.

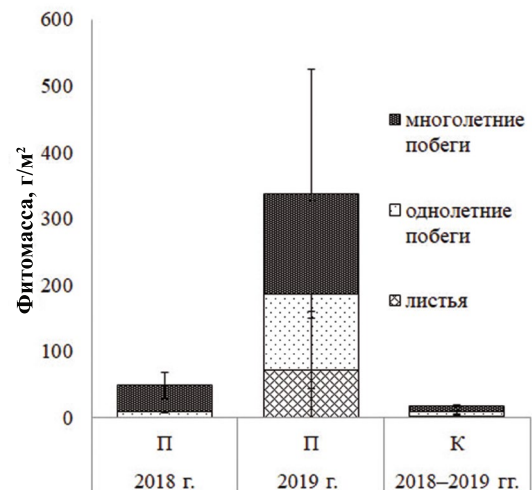


Рис. 2. Структура фитомассы голубики *Vaccinium uliginosum* L. на сильно нарушенном участке (П) и в контроле (К).

пожара и слабой конкуренцией с другими растениями. Если на контрольном участке листья и побеги кустарничков вносят около 150 г/м², из которых третья часть приходится на фотосинтезирующие органы, то на нарушенных пожаром участках эта фракция составляет гораздо меньшую долю — она снижается до 1/5–1/4 от запасов фитомассы кустарничков. Возобновление происходит за счет отрастания побегов кустарничков, находившихся ранее в более глубоких слоях торфа и имеющих спящие почки.

Характеристика мохового покрова. Восстановление мохового покрова в 2018–2019 гг. происходило медленно и осуществлялось через стадию зеленых мхов. На частично выгоревшем участке (ЧВ) запасы сфагновых мхов равны или ниже запасов на контрольном участке. На второй год восстановления участка П на единственной сохранившейся кочке площадью около 0.25 м² численность головок *Sphagnum fuscum* составила 860 шт/дм², а годовой линейный прирост минимален; на участке ЧВ плотность головок уменьшалась по сравнению с кочкой на площадке П до 790 шт/дм², прирост — около 3 мм; на контрольном участке плотность *S. fuscum* — 510–760 шт/дм², линейный прирост не превышает 20 мм. На третий год на участке ЧВ плотность *S. fuscum* была оценена в 1033 шт/дм², прирост около 3–5 мм, а на контрольном участке плотность — 474 шт/дм², прирост — до 13 мм/год. Таким образом, в ряду от наиболее нарушенного участка к контрольному уменьшается плотность мха и увеличивается линейный прирост.

Распределение запасов подземной фитомассы и мортмассы по глубине. Спрессованный верхний

слой на участке П состоит из сильно разложенного сфагнового очеса, обгорелого торфа, в то время как на контрольном участке ниже тонкого (5 см) слоя живых мхов располагается сфагновый слабо разложившийся очес до глубины 30 см и только в межкочье ниже 20 см присутствует торф (рис. 3в, е). Запасы фитомассы в слое 0–10 см на участке П включают живые корни, погребенные стволы кустарничков, а в нижележащих слоях располагаются корни сосны (рис. 3а, г). В контроле в верхнем слое количество мертвых корней незначительно — эта фракция типична для слоя ниже 10 см.

В слое 0–10 см на пирогенном участке П отмечается прослойка углей мощностью 1 см (490 ± 63 г/м²), под ним — “корневая подушка”, на 90% состоящая из мелких всасывающих корней кустарничков (740 ± 410 г/м²). В слое от 2 до 6 см вклад тонких сосущих корней снижается до 60% и составляет около 380 ± 223 г/м²: здесь много мертвых сосущих корней (137 ± 103 г/м²), есть мертвые корни сосны (12 ± 5 г/м²) (рис. 3б). В слое от 6 до 10 см располагаются сфагновый очес и торф, запас которых составляет 2183 ± 950 г/м². В этом слое много мертвых обгоревших погребенных стволиков кустарничков (660 ± 173 г/м²), а на второй год восстановления еще присутствовали структурные неразложившиеся корни сосны, которые мы отнесли к живым по морфологическим признакам, хотя надземная часть была уничтожена пожаром. На третий год эта фракция полностью перешла во фракцию мертвых корней.

В слое 10–20 см на третий год восстановления на участке П торфяная залежь состоит из сфагнового очеса, часто сильно разложенного, с запасом

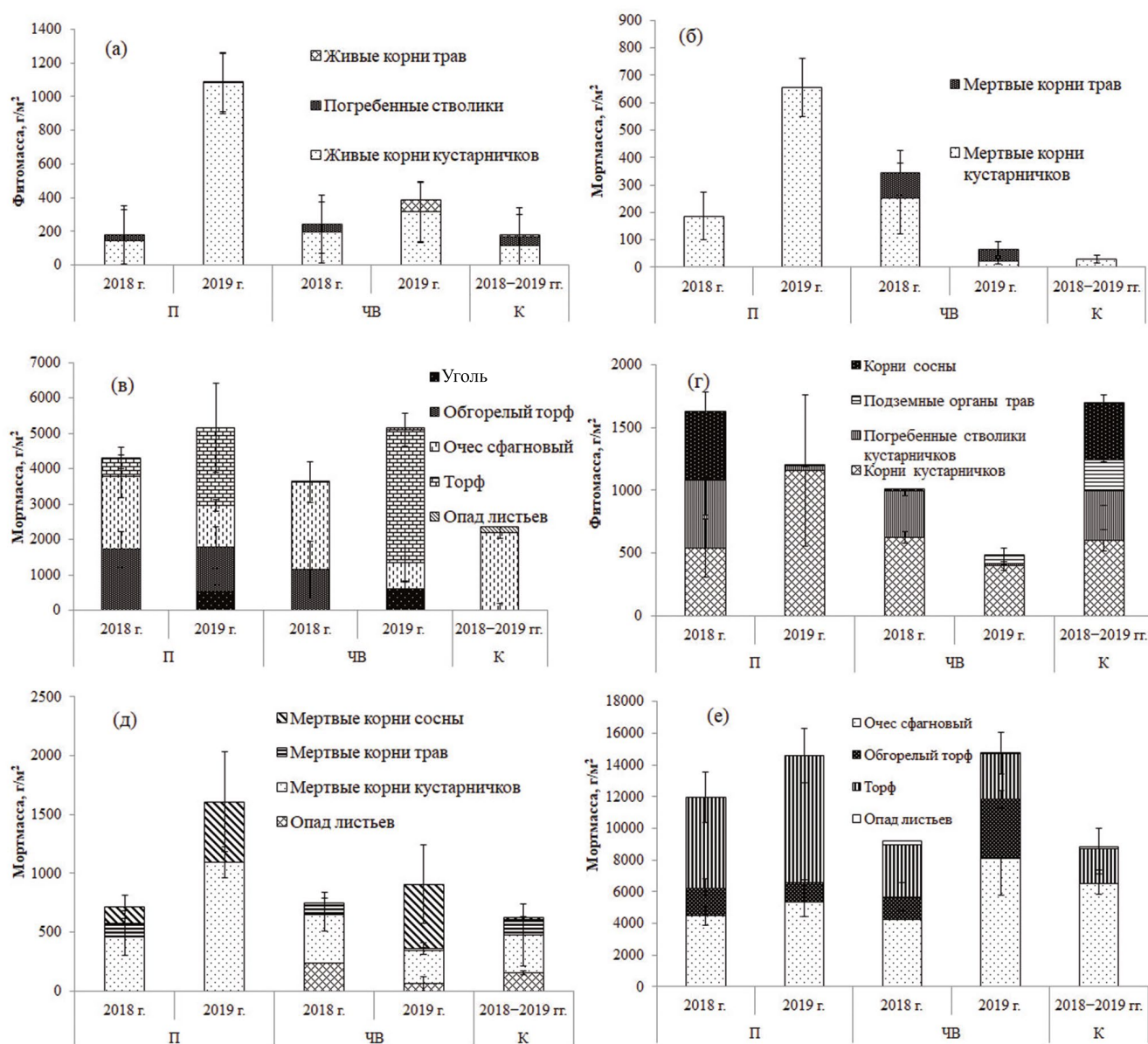


Рис. 3. Структура запасов: а – живых подземных органов в слое 0–10 см; б – мертвых корней в слое 0–10 см; в – мертвого растительного вещества в слое 0–10 см; г – живых подземных органов в слое 0–30 см; д – мертвых корней в слое 0–30 см; е – мертвого растительного вещества в слое 0–30 см.

4141 ± 556 г/м², мертвых корней и погребенных стволиков кустарничков (421 ± 121 г/м²), мертвых корней морошки (41 ± 35 г/м²) и сосны (13 г/м²). Запас живых корней и погребенных стволиков составляет 43 ± 21 и 29 ± 25 г/м² соответственно. На горевшем участке корни кустарничков сосредоточены в слое торфа 10–20 см во второй год восстановления, а на третий год масса корней резко возрастает в верхнем 0–10 см слое торфа, сосредоточившись в верхнем слое 0–2 см и образовав так называемую “корневую подушку” (рис. 4). Подземная фитомасса трав на пироженных участках уменьшается в 3 раза, травы остаются на кочках-о-

стровках на участке П, а на участке ЧВ основная масса корневищ морошки и узлы кущения пушицы оказывается сосредоточенной на глубине 20–30 см.

Слой 20–30 см на участке П еще более плотный и состоит из торфа (5810 ± 525 г/м²). В небольшом количестве присутствуют живые корни кустарничков (32 ± 12 г/м²). Основную массу составляют мертвые погребенные стволики кустарничков (182 ± 69 г/м²) и мертвые корни сосны (460 ± 380 г/м²).

Таким образом, в слое 0–30 см на участке П структура растительного вещества характеризу-

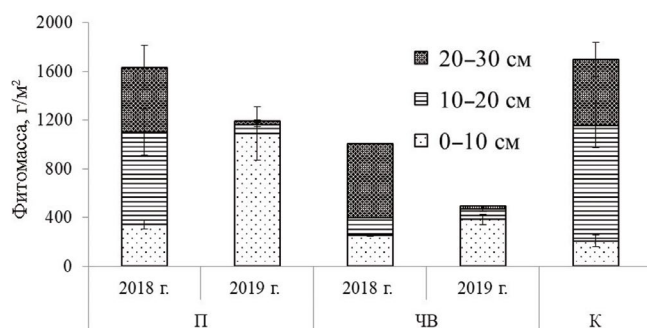


Рис. 4. Распределение подземных органов кустарничков по глубине.

ется преобладанием плотного сфагнового торфа и очеса, который еще более уплотняется на третий год восстановления, большого количества мертвых корней и погребенных стволиков. В то же время происходит резкая активизация роста мелких тонких корней с образованием корневой “подушки”.

Вклад корней сосны в общие запасы подземной фитомассы достигает 30% на участке П. Корни кустарничков и деревьев остаются живыми год спустя после пожара. Корни сосен погибают к третьему году пирогенной сукцессии, запасы мертвых корней на нарушенных участках близки запасам живых в контроле (табл. 3).

Отношение надземной живой фитомассы кустарничков к подземной на горевшем участке П составляет 0.48 на второй год и 0.30 — на третий год восстановления, а на участке ЧВ в несколько раз ниже и приближается к отношению на контрольном участке, где отношение за 2 года составляет 0.15 (табл. 4). В нашем случае близкое отношение на участке ЧВ связано с резким ростом фитомассы кустарничков в условиях

увеличения трофности и отсутствия конкуренции со стороны мохового яруса.

Отношение фитомассы к мортмассе сосудистых растений в корнеобитаемом слое изменяется от 0.7 до 1.6 на нарушенных участках и достигает максимальной величины 3.3 на ненарушенном. Нарастание фитомассы в первые годы восстановления происходит очень быстро и отмирание молодых растений еще не наблюдается, в то же время мортмасса обгоревших и отмерших стволиков кустарничков после пожара сохраняется долго. В условиях ненарушенного участка процессы роста проходят в течение нескольких десятилетий и запасы фитомассы многолетних кустарничков высоки, а процесс отмирания и разрушения в условиях болота идет очень медленно.

Влияние тонких корней кустарничков на рост растений очень важно, поэтому была выделена фракция этих корней (см. табл. 4). Доля тонких корней кустарничков от общих запасов живой фитомассы сосудистых с 15% (второй год восстановления) увеличивается до 70% (третий год) на участке П; на контрольном участке — около 30%, на участке ЧВ — 41–47%.

Чистая первичная продукция. Надземная продукция трав уменьшалась на выгоревшем участке П после пожара в 16 раз и на участке ЧВ в 4 раза по сравнению с контролем (табл. 5). Надземная продукция кустарничков на второй год восстановления сравнялась с таковой в контроле, а на третий год увеличилась в 4 раза. На участке ЧВ продукция (АНП) кустарничков превышает продукцию кустарничков контрольного участка во второй год вос-

Таблица 3. Распределение запасов фитомассы и мортмассы корней сосны выгоревшего (П), частично выгоревшего (ЧВ) и ненарушенного (К) участков болота

Корни сосны	Слой, см	Запас фитомассы и мортмассы корней на участках, г/м ²				
		П		ЧВ		К
		2018 г.	2019 г.	2018 г.	2019 г.	2018–2019 гг.
Живые	0–10	80 ± 46*	2 ± 1*	12 ± 6*	0	32 ± 15
	10–20	219 ± 109*	0	0	0	361 ± 171
	20–30	321 ± 80*	0	0	0	66 ± 32
	0–30	619 ± 114*	2 ± 1*	12 ± 6*	0	459 ± 60
Мертвые	0–10	0	12 ± 5	0	400 ± 339	3 ± 1
	10–20	55 ± 14	42 ± 35	0	147 ± 98	13 ± 4
	20–30	0	458 ± 380	0	0	0
	0–30	55 ± 14	512 ± 364	0	546 ± 285	16 ± 3

* Корни сосны, морфологически не отличимые от живых.

Таблица 4. Запасы растительного вещества и их отношения на выгоревшем (П), частично выгоревшем (ЧВ) и ненарушенном (К) участках болота, г/м²

Фракции растительного вещества в слое 0–30 см от поверхности	Участки				
	П		ЧВ		К
	2018 г.	2019 г.	2018 г.	2019 г.	2018–2019 гг.
Погребенные стволы	161 ± 73	32 ± 21	432 ± 42	19 ± 8	392 ± 110
Корни кустарничков	188 ± 72	1155 ± 1003	623 ± 44	375 ± 32	602 ± 35
Корни трав	13 ± 4	5 ± 3	30 ± 20	72 ± 10	245 ± 21
F всего (надземная+подземная)*	1221 ± 199	1635 ± 229	1507 ± 154	792 ± 81	2197 ± 145
Мортмасса мхов	13632 ± 1765	14571 ± 1514	9128 ± 917	14732 ± 918	9461 ± 575
Мортмасса сосудистых растений	818 ± 76	1938 ± 666	916 ± 304	1113 ± 312	658 ± 162
Растительное вещество, всего	15 726	18 655	11 551	17 182	12 332
F/мортмасса сосудистых растений*	1.5	0.8	1.6	0.7	3.3
F надземной / F подземной кустарничков	0.48	0.30	0.14	0.19	0.15
F подземной / F надземной трав и кустарничков	2	3	7	6	7
Доля тонких корней от общих запасов фитомассы, %	15	71	41	47	27
F надземная/F подземная сосудистых растений	0.47	0.30	0.14	0.16	0.13

Примечание. F – фитомасса, * – без надземных частей сосны.

становления. На третий год продукция снижается и приближается к продукции на участке К. Продукция зеленых мхов не превышает 70–80 г/м² в год на участке П, что в 2 раза ниже продукции на контрольном участке со сфагновыми мхами. На участке ЧВ, где сохраняются сфагновые дерновины, в понижениях отрастают зеленые мхи, продукция мохового покрова повышается до 100 г/м² в год, что всего в 1.5 раза ниже, чем на контрольном участке.

Подземная продукция трав увеличивается от наиболее нарушенного участка к контролю. Подземная продукция кустарничков на пирогенных участках на второй год после пожара была в 2 раза меньше, чем в контроле, а на третий год произошло активное разрастание корней и повышение продукции в 2 раза на участке П и, напротив, снижение на участке ЧВ (см. табл. 5). Основная масса продукции формируется подземными органами кустарничков: на участке П – 56–73%, на участке ЧВ – 38–44%, на контрольном участке – 53%. На участке П подземная продукция кустарничков составляет до 50–60% от их подземной фитомассы.

Время оборота живой фитомассы, которое характеризуется отношением живой фитомассы к чистой первичной продукции (F/NPP), на участке с высокой пирогенной нагрузкой составило око-

ло 4 лет, разрастание кустарничков на третий год восстановления привело к уменьшению времени оборота до 1.6 года (см. табл. 5). На ненарушенном болоте процесс обновления фитомассы более заторможен, чем на участке П, и составил 2–3 года, что характерно для олиготрофных болот.

Потери углерода в результате пожара. По нашим расчетам, на Бакчарском олиготрофном болоте южной тайги Западной Сибири запас фитомассы и мортмассы, сосредоточенных в надземной и подземной биомассах, составляет 6600 г/м² в слое до 20 см (табл. 6). Такое количество растительного вещества образуется в процессе функционирования ненарушенного сообщества на участке К за 15–34 года, в слое до 20 см восстановление растительного вещества происходит за 10–20 лет в зависимости от поступающей фитомассы.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В результате действия пожара резко изменяются микроклимат, гидрологические и почвенные условия, происходит деградация растительного покрова. Как отмечают исследователи [11, 21], восстановление на болотах идет посредством видов, которые доминировали до пожара. Нами показано, что при восстановлении травяно-кустар-

Таблица 5. Динамика продукции выгоревшего (П), частично выгоревшего (ЧВ) и ненарушенного (К) участков болота в постпирогенный период, г/м² · год

Фракция*	Участки				
	П		ЧВ		К
	2018 г.	2019 г.	2018 г.	2019 г.	2018–2019 гг.
ANP трав	1±1	1±0.4	5±4	3±2	16±6
ANP кустарничков	64±26	203±175	80±30	46±21	53±8
ANP мхов	70±57	80±70	105±91	102±23	159±67
BNP трав	8±5	1±1	28±12	18±10	64±16
BNP кустарничков	181±129	753±359	172±93	103±33	393±35
BNP сосны	0	0	0	0	60±22
NPP	324±171	1038±299	390±206	272±81	745±104
ANP/BNP кустарничков	0.35	0.27	0.47	0.45	0.13
BNP/В кустарничков, %	52	63	16	26	40
F/NPP	3.8	1.6	3.9	2.9	3.0
NPP/F, %	27	63	26	34	34
BNP/ANP кустарничков	2.8	3.7	2.2	2.2	7.4
BNPкуст/ NPP	56	73	44	38	53

*F – живая фитомасса, ANP – надземная продукция, BNP – подземная продукция, NPP – чистая первичная продукция без учета ANP деревьев, В – живая фитомасса подземных органов.

Таблица 6. Потери фитомассы/углерода по фракциям и слоям торфяной залежи на участке П

Фракции фитомассы	Фитомасса, г/м ²	Углерод фитомассы, г С/м ²
Мортмасса сосудистых растений	286	131
Надземная фитомассы сосудистых растений	167	77
Живые сфагновые мхи	333	153
Подземные органы кустарничков	777	357
Подземные органы трав	163	75
Корни сосны	405	186
Очес	4427	2036
Растительное вещество в слое до 20 см	6557	3016

ничкового яруса также происходило разрастание терминальных видов, но с изменением доли их участия: голубика опережала рост других видов кустарничков, разрастаясь на освободившемся от мхов пространстве.

Во время пожара в корнеобитаемом слое быстро погибает большая масса подземных органов на участке П, что не компенсируется резким возрастанием прироста в первые годы послепожарной сукцессии. Изменяется соотношение фитомассы к мортмассе сосудистых растений в корнеобитаемом горизонте: на ненарушенном участке оно максимально – 3.3, на участке ЧВ снижается до 1.4, а на сильно нарушенном участке П уменьшается еще в 2 раза и равно 0.7. Как отмечают Т.А. Коптева и В.А. Купцова [11], такое соотношение фитомассы и мортмассы объясняется разными соотношениями темпов продукции и минерализации на болоте, подвергнувшись пожару: при от-

сутствии очеса и живых сфагновых мхов меняются гидрологические условия в деятельном горизонте выгоревшего участка болота.

Запасы корней сосны в рядах в условиях южной тайги изменяются от 400 до 600 г/м² [26–28]. Их вклад в общие запасы подземной фитомассы достигает 30%. Корни кустарничков и деревьев остаются живыми год спустя после пожара. Корни сосен погибают к третьему году пирогенной сукцессии, запасы мертвых корней на нарушенных участках близки к запасам живых в контроле (см. табл. 3).

Отношение надземной фитомассы сосудистых растений к подземной на выгоревшем участке П составляет 0.30–0.47, а на участке ЧВ близко к контрольному участку (см. табл. 4). Отношение надземной фитомассы к подземной у сосудистых растений на кочках болот Канады без антропогенной нагрузки составило 0.56 за счет увеличения надземной фи-

томассы до 1000 г/м^2 [29]. В нашем случае близкое соотношение на сильно нарушенном участке П связано с резким ростом фитомассы кустарничков в условиях увеличения трофности и отсутствия конкуренции со стороны мохового яруса.

Учитывая, что в сложении торфяных залежей олиготрофных болот Западной Сибири значительная роль может принадлежать кустарничкам [30], оценка их запасов очень важна. Доля тонких корней кустарничков от общих запасов живой фитомассы сосудистых увеличивается от 15% (второй год восстановления) до 70% (третий год) на участке П. Доля фитомассы всасывающих корней от общих запасов живой фитомассы на контрольном участке составляет около 30%, на участке ЧВ повышается до 41–47%, а на участке П на третий год восстановления достигает 70%. По литературным данным [22, 32–34], фитомасса подземных органов на болотах варьирует от 40 до 90% от общей живой фитомассы.

Максимальная подземная продукция трав отмечается в наименее нарушенных местах. Подземная продукция кустарничков на пирогенных участках на второй год после пожара в 2 раза ниже, чем в контроле. Подземная продукция кустарничков на ненарушенном участке составляет 40% от запасов живой подземной фитомассы, что сопоставимо с литературными данными для болот с такими же доминантами [18, 35]. На участке ЧВ подземная продукция кустарничков составляет 50–60% от их подземной фитомассы. Отношение надземной продукции травяно-кустарничкового яруса к подземной составляет 0.34 на пирогенных участках и 0.15 – в контроле. Для психрофильных кустарничков на ненарушенных болотных грядах и подушках в южной тайге это отношение составило 0.26–0.31, т.е. ВНР кустарничков достигает 77–80% от их общей первичной продукции [30]. Вся первичная продукция (NPP) на контрольном участке сравнима с оценками, полученными на болотах Бакcharского района с близкой по составу растительностью на рямах и грядах, – от 650 до $1008 \text{ г/м}^2 \cdot \text{год}$ [33].

Несмотря на то, что продукция кустарничково-травяного яруса в период восстановления выше общей продукции в контроле, восстановление болота нельзя считать таким же стоком углерода, как до пожара, поскольку, согласно результатам экспериментальных оценок, деструкция растительных остатков при разложении сосудистых растений значительно превышает деструкцию сфагновых мхов [36]. Поэтому в условиях южной тайги Западной Сибири не наблюдается восстановление

растительного покрова, и даже после 20 лет после пожара запасы растительного вещества не достигают исходного состояния [37].

Величина потерь при выгорании очеса оценена нами в 4427 г/м^2 , или 2036 г С/м^2 без учета мозаичности прогорания осушенного болота. С учетом фитомассы сосудистых растений потери приближаются к 6600 г/м^2 . Это намного больше оценки в 16–18 т/га, определенной Т.А. Копотевой и В.А. Купцовой для неосушенного мезотрофного болота Среднеамурской низменности с учетом мозаичности прогорания поверхности [11]. Большая разница в величине потерь обусловлена тем, что мезотрофное болото не подвергалось осушению и уровень болотной воды был выше, что препятствовало выгоранию более глубоких слоев. Данное исследование проведено на осушенном олиготрофном болоте после торфяного пожара, где уровень болотной воды гораздо ниже, и прогорание происходит в более плотных слоях торфяной залежи. Возможно, к более низкой величине потерь углерода приводит учет мозаичности прогорания болотного массива [17, 38]. Полученные потери на Бакcharском олиготрофном болоте близки к оценке потерь углерода от пожаров на болотах западной Канады и европейской части России [6, 9, 39, 40].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ результатов исследования влияния пожара на биологическую продуктивность растительных сообществ на начальном этапе восстановления осушенного болота в условиях южной тайги Западной Сибири показал, что на месте уничтоженных пожаром фитоценозов на болоте появляются растительные сообщества, которые могут функционировать как с низкой продуктивностью, когда чистая первичная продукция растительных сообществ ниже, чем на контрольном участке, как это было на второй год сукцессии, так и с высокой продуктивностью, как это произошло на третьем году сукцессии, когда чистая первичная продукция экосистемы была в 1.5 раза выше за счет разрастания всасывающих мелких корней вересковых кустарничков, чем продукция сообщества на контрольном участке.

Наблюдение за восстановлением надземной фитомассы на начальных стадиях пирогенной сукцессии показало, что структура живой фитомассы на нарушенных участках меняется: полностью или частично исчезают эдификаторы олиготрофных болот – сфагновые мхи, разрастаются крупные кустарнички, выпадают мелкие кустарнички, сни-

жается доля трав. В подземной сфере происходят вспышка роста мелких всасывающих корней кустарничков под слоем угля, изменение в структуре фитомассы, увеличение плотности растительной массы торфяной залежи на 34% и увеличение морт-массы сосудистых растений в 3 раза.

Чистая первичная продукция сообщества, наиболее нарушенного пожаром, на третий год превысила NPP контрольного сообщества за счет разрастания корней кустарничков в верхнем слое. Если в ненарушенном сообществе NPP составляло 34% от живой фитомассы, то на второй год восстановления после пожара на участках с разной степенью нарушенности – 26–27%, а на третий – 60% на сильнонарушенном и 34% на средненарушенном участках. На послепожарных участках болота NPP изменяется от 270 до 1040 г/м² в год. Вопреки ожиданиям, восстановление наиболее нарушенного пожаром участка с большой площадью открытого торфа происходило с минимальным участием трав, но за счет активного роста голубики, что привело здесь к максимальным запасам растительного вещества и продукции среди всех ключевых участков.

Потери углерода на верховом сосново-кустарничково-сфагновом болоте при выгорании верхнего 0–20 см слоя составили более 3016 г С/м². К концу третьего года пирогенной сукцессии фитоценоз компенсирует потери углерода всего на 15%, в основном за счет усиленного роста растений кустарничково-травяного яруса, что обусловлено увеличением трофности биотопа и отсутствием конкуренции со стороны мохового яруса.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена по государственному заданию Института почвоведения и агрохимии (ИПА) СО РАН при финансовой поддержке Министерства науки и высшего образования РФ (проект № 121031700309-1).

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ НОРМ

В данной работе отсутствуют исследования человека или животных.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов. Все авторы участвовали в обработке данных, в обсуждении и в написании статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Gorham E.* Northern peatlands: Role in the carbon cycle and probable responses to climatic warming // *Ecol. Appl.* 1991. V. 1. P. 182–195. <https://doi.org/10.2307/1941811>
2. *Новиков С.М., Усова Л.И.* Новые данные о площади болот и запасах торфа на территории России // *Динамика болотных экосистем Северной Евразии в голоцене*. Петрозаводск: Изд-во Карел. науч. центра РАН, 2000. С. 49–52.
3. *Yu Z.C.* Northern peatland carbon stocks and dynamics: a review // *Biogeoscience*. 2012. V. 9. P. 4071–4085. <https://doi.org/10.5194/bg-9-4071-2012>
4. *Loisel J., van Bellen S., Pelletier L. et al.* Insights and issues with estimating northern peatland carbon stocks and fluxes since the Last Glacial Maximum // *Earth-Science Rev.* 2017. V. 165. P. 59–80. <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2016.12.001>
5. *Turunen J., Tahvanainen T., Tolonen K.* Carbon accumulation in west Siberian mires, Russian // *Global Biogeochem. Cycles*. 2001. V. 15. P. 285–296.
6. *Turetsky M.R., Benscoter B., Page S. et al.* Global vulnerability of peatlands to fire and carbon loss // *Nature Geoscience*. 2015. V. 8 (1). P. 11–14. <https://doi.org/10.1038/NCEO2325>
7. *Zoltai S.C., Morrissey L.A., Livingston G.P., de Groot W.J.* Effects of fires on carbon cycling in North American boreal peatlands // *Environ. Rev.* 1998. V. 6. P. 13–24.
8. *Vitt D.H., Halsey L.A., Bauer I.E., Campbell C.* Spatial and temporal trends in carbon storage of peatlands of continental western Canada through the Holocene // *Can. Earth Sci.* 2000. V. 37. P. 683–693.
9. *Сирин А.А., Макаров Д.А., Гуммерт и др.* Глубина прогорания торфа и потери углерода при лесном подземном пожаре // *Лесоведение*. 2019. № 5. С. 410–422.
10. *Глухова Т.В., Сирин А.А.* Потери почвенного углерода при пожаре на осушенном лесном верховом болоте // *Почвоведение*. 2018. № 5. С. 580–588.
11. *Конотева Т.А., Купцова В.А.* Влияние пожаров на функционирование фитоценозов торфяных болот Среднеамурской низменности // *Экология*. 2016. № 1. С. 14–21.
12. *Иванова Г.А., Жила С.В., Иванов В.А. и др.* Постпирогенная трансформация основных компонентов сосняков средней тайги // *Сибирский лесной журн.* 2018. № 3. С. 30–41.
13. *Sinyutkina A.A., Gashkova L.P., Koronatova N.G. et al.* Post-fire ecological consequences within the drained site of the Great Vasyugan Mire: retrospective water-thermal regime and pyrogenic disturbance estimation // *IOP Conference Series Earth and Environmental Science*. 2020. V. 408. Art. 012037. <https://doi.org/10.1088/1755-1315/408/1/012037>
14. *Конотева Т.А., Купцова В.А.* Влияние пожаров на

- динамику фитомассы и первичной продукции мезотрофного кустарничково-сфагнового болота в Приамурье // Журнал общ. биол. 2016. Т. 77. № 5. С. 397–405.
15. *Вомперский С.Э., Вомперская М.И., Валяева М.А., Зазнобин М.Ю.* Короткопериодические колебания оторфованности заболоченных лесов // Болота и заболоченные леса в свете задач устойчивого природопользования: Мат-лы Междунар. конф. М.: ГЕОС, 1999. С. 42–45.
 16. *Ковалева И.М.* Динамика фитомассы живого напочвенного покрова сосняков Нижнего Приангарья // Растительные ресурсы. 2015. Т. 51. Вып. 2. С. 145–153.
 17. *Буренина Т.А.* Изменение запасов надземной фитомассы и эмиссии углерода при пожарах на лесоболотных комплексах о. Сахалин // Вестник СВНЦ ДВО РАН. 2006. № 2. С. 75–85.
 18. *Конотева Т.А., Купцова В.А.* Пирогенный фактор на маревых болотах Приамурья // Вестник СВНЦ ДВО РАН. 2011. № 2. С. 14–21.
 19. *Косых Н.П.* Пирогенная сукцессия на болотах лесостепной зоны: Мат-лы VI Международного симпозиума «Степи Северной Евразии». Оренбург, 2012. С. 408–411.
 20. *Мульдьяров Е.Я., Лапишина Е.Д.* Датировка верхних слоев торфяной залежи, используемой для изучения космических аэрозолей // Метеоритные и метеорные исследования. Новосибирск: Наука, 1983. С. 75–84.
 21. *Титлянова А.А., Афанасьев Н.Н., Наумова Н.Б.* и др. Сукцессии и биологический круговорот / Отв. ред. Курачев В.М. Новосибирск: Наука, 1991. 157 с.
 22. *Kosykh N.P., Koronatova N.G., Naumova N.B., Titlyanova A.A.* Above- and below-ground phytomass and net primary production in boreal mire ecosystems of Western Siberia // Wetlands Ecology and Management. 2008. V. 16. P. 139–153.
 23. Углерод в экосистемах лесов и болот России / Под ред. Алексеева В.А., Бердси Р.А. Красноярск, 1994. 170 с.
 24. *Титлянова А.А., Кудряшова С.Я., Косых Н.П., Шибарева С.В.* Биологический круговорот углерода и его изменение под влиянием деятельности человека на территории Южной Сибири // Почвоведение. 2005. № 10. С. 1240–1250.
 25. Global Surface Summary of Day Data: банк гидрометеорологических данных. URL: <ftp://ftp.ncdc.noaa.gov/pub/data/gsod>
 26. *Базилевич Н.И.* Биологическая продуктивность экосистем Северной Евразии. М.: Наука, 1993. 293 с.
 27. *Brakke F.* Root biomass changes after drainage and fertilization of a low-shrub pine bog // Plant and Soil. 1992. № 143. P. 33–43.
 28. *Конотева Т.А., Косых Н.П.* Сравнительная оценка структуры фитомассы и продуктивности мезотрофных кустарничково-сфагновых болот зоны тайги // Сибирский экологич. журн. 2011. № 2. С. 307–310.
 29. *Murphy M.T., McKinley A., Moore T.R.* Variation in above- and below-ground vascular plant biomass and water table on a temperate ombrotrophic peatland // Botany. 2009. V. 87. P. 845–853.
 30. *Лусс О.Л., Абрамова Л.И., Авертов Н.А.* и др. Болотные системы Западной Сибири и их природоохранное значение. Тула: Гриф и К°, 2001. 584 с.
 31. *Aerts R., Boot K.G.A., van der Aart P.J.M.* The relation between aboveground and belowground biomass allocation patterns and competitive ability // Oecologia. 1991. V. 87. P. 551–559.
 32. *Titlyanova A.A., Romanova I.P., Kosykh N.P., Mironycheva-Tokareva N.P.* Pattern and process in above-ground and below-ground components of grassland ecosystems // J. of Veg. Sci. 1999. V. 10. № 3. P. 307–320.
 33. *Moore T.R., Bubier J.L., Frolking S.E.* Plant biomass and production and CO₂ exchange in an ombrotrophic bog // J. Ecol. 2002. V. 90. P. 25–36.
 34. *Косых Н.П., Махатков И.Д.* Структура растительного вещества в лесоболотных экосистемах средней тайги Западной Сибири // Вестник ТГПУ. Сер.: Биологические науки. 2008. Вып. 4 (78). С. 77–80.
 35. *Косых Н.П., Мironycheva-Tokareva Н.П., Блейтен В.* Продуктивность болот южной тайги Западной Сибири // Вестник Томского ун-та. 2003. № 7. С. 142–152.
 36. *Вишнякова Е.К., Мironycheva-Tokareva Н.П., Косых Н.П., Вишнякова Е.К.* Продукционно-деструкционные процессы в болотных экосистемах Васюганья // Динамика окружающей среды и глобальные изменения климата. 2013. Т. 4. № 1. С. 1–9.
 37. *Михайлова Е.В., Мironycheva-Tokareva Н.П.* Послепожарная сукцессия в лесоболотных комплексах // Интерэкспо ГЕО-Сибирь: Международная научная конференция «Дистанционные методы зондирования Земли и фотограмметрия, мониторинг окружающей среды, геоэкология». Новосибирск: СГУГиТ, 2019. Т. 4. № 2. С. 98–106.
 38. *Софронов М.А., Волокитина А.В.* Методика оценки баланса углерода по динамике биомассы в пирогенных сукцессиях // Лесоведение. 1998. № 3. С. 36–42.
 39. *Turetsky M.R., Amiro B.D., Bosch E., Bhatti J.S.* Historical burn area in western Canadian peatlands and its relationship to fire weather indices // Global Biogeochem. Cycles. 2004. V. 18. № 4. P. 1–9.
 40. *Kuhry P.* The role of fire in the development of Sphagnum-dominated peatlands in western boreal Canada // J. Ecol. 1994. V. 82. P. 899–910.

PRODUCTIVITY OF THE BAKCHAR BOG PLANT COMMUNITIES IN THE INITIAL STAGES OF PYROGENIC SUCCESSION (SOUTHERN TAIGA OF WESTERN SIBERIA)

N. P. Kosykh^{1,*}, N. P. Mironycheva-Tokareva¹, N. G. Koronatova¹ and E. K. Vishnyakova¹

¹ *Institute of Soil Science and Agrochemistry, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, 630090 Russia*

**e-mail: npkosykh@mail.ru*

Abstract— The results of a study on the productivity of plant communities after a crown fire in a drained oligotrophic bog in the southern taiga of Western Siberia are presented. A quantitative assessment of biological productivity in areas with varying degrees of pyrogenic disturbance is given. The reserves of the grass-shrub and moss layers in the most disturbed area in the second year of restoration amounted to 1220 g/m², production was 324 g/m² per year; in the third year, reserves increased to 1635 g/m² and production increased to 1038 g/m² per year due to the growth of blueberries, while the production in the control site with high reserves of living phytomass (2200 g/m²) amounted to 745 g/m² per year. There was a change in the structure of the phytomass, compaction of the deposit by 34%, and an increase in the mortmass of vascular plants by three times. The living mass of roots in the disturbed area concentrated in the upper layer of 0–10 cm, while it was distributed in the control area in the layer of 10–30 cm. It was found that the roots of dead pines retain the morphological characteristics of living ones during the first two years and pass into the fraction of dead roots on the third year of pyrogenic succession. Carbon losses during burning of the top layer of tow up to 20 cm amounted to 3016 g C/m², 500 g/m² of which can be buried as a layer of coal in peat.

Keywords: Bakchar bog, reserves of plant matter, phytomass, mortmass, net primary production, fires

УДК 591.463.11-932:[504.5:546.3]

ВЛИЯНИЕ ХИМИЧЕСКОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ НА ФЕРТИЛЬНОСТЬ САМЦОВ ГРЫЗУНОВ ИЗ ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ: СРАВНЕНИЕ РЕАКЦИИ МОРФОЛОГИИ, ПОДВИЖНОСТИ И КОНЦЕНТРАЦИИ СПЕРМАТОЗОИДОВ¹

© 2024 г. Г. Ю. Смирнов^а *, Ю. А. Давыдова^а

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

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

Поступила в редакцию 22.12.2023 г.

После доработки 22.01.2024 г.

Принята к публикации 29.02.2024 г.

Обобщены результаты исследований эпидидимальных сперматозоидов трех видов грызунов (рыжая полевка *Clethrionomys glareolus*, красная полевка *Cl. rutilus* и малая лесная мышь *Sylvaemus uralensis*), обитающих в условиях многолетнего воздействия атмосферных выбросов двух крупных металлургических заводов на Среднем Урале (Среднеуральский медеплавильный завод, г. Ревда; Кировградский медеплавильный комбинат, г. Кировград). Влияние загрязнения (в том числе на индивидуальном уровне по накоплению Cu, Zn, Pb и Cd в печени) оценено для показателей, с разных сторон характеризующих качество сперматозоидов – морфологии (доля клеток с дефектами головки и хвоста), подвижности (доля подвижных клеток, скорость и прямолинейность движения) и концентрации. Подвижность сперматозоидов реагирует на загрязнение: на импактных участках доля подвижных клеток и их скорость были ниже, чем на фоновых. Встречаемость аномальных клеток и концентрация сперматозоидов статистически значимо не различались между импактными и фоновыми участками. Реакция сперматозоидов на химическое загрязнение видоспецифична: полевки сильнее реагируют по сравнению с малой лесной мышью. Согласованность изменений показателей сперматозоидов (в сторону их ухудшения) в ответ на увеличение загрязнения обнаружили только у рыжей полевки. Величины эффектов для показателей сперматозоидов намного меньше по сравнению со значениями для накопления Cd в печени и численности животных. В целом реакция сперматозоидов на загрязнение оказалась слабой – ни один из исследованных показателей не может быть надежным маркером промышленного загрязнения.

Ключевые слова: качество сперматозоидов, успешность репродукции, полевки, мыши, медеплавильный завод, тяжелые металлы

DOI: 10.31857/S0367059724030043 EDN: BJZQND

Устойчивость популяций млекопитающих к токсической нагрузке во многом определяется эффективностью воспроизводства, которая зависит от репродуктивных характеристик отдельных особей. Именно поэтому реакция различных репродуктивных параметров на загрязнение всегда привлекала внимание экотоксикологов [1–9]. В качестве модельных ситуаций часто выбирают воздействие точечных источников интенсивной эмиссии поллютантов (например, металлургические заводы с первичной плавкой цветных металлов).

При изучении вклада самцов в воспроизводство популяции рассматривают все звенья мужской репродукции – от морфологии и физиологии тканей и органов до поведенческих паттернов [5, 10,

11]. К наиболее важному звену относят качество сперматозоидов, которое можно рассматривать как прокси-оценку потенциальной фертильности. Для человека необходимость такой оценки регламентируется руководствами Всемирной организации здравоохранения [12] и Международной организации стандартизации [13].

Диагностика фертильности базируется на оценке сперматозоидов – морфологии, подвижности и концентрации клеток, которые в комплексе характеризуют их оплодотворяющую способность. На практике все три параметра чаще всего исследуют у человека, лабораторных или хозяйственно значимых животных [14, 15]. Другие виды вовлечены в эти исследования в меньшей степени. Тем не менее с той или иной полнотой сперматозоиды изучены и у млекопитающих из природных популяций – сумчатых [16], парнокопытных [17, 18], хищных [19],

¹ Дополнительная информация для этой статьи доступна по doi 10.31857/S0367059724030043 для авторизованных пользователей.

крупных грызунов (*Castor fiber*) [20], мышевидных грызунов [21, 22]. Большинство исследований на грызунах из природных популяций выполнено с использованием эпидидимальных сперматозоидов, которые по оплодотворяющей способности эквивалентны эякулированным [23–25].

Экотоксикологические аспекты функционирования репродуктивной системы самцов грызунов изучены фрагментарно, а ее устойчивость к действию токсикантов (в том числе потенциально токсичных металлов) до сих пор остается предметом дискуссий. Большинство исследователей считают половые клетки самцов чувствительными к загрязнению окружающей среды [26, 27]. С другой стороны, токсические эффекты металлов не всегда обнаруживают в организме: например у животных, обитающих на загрязненных территориях, не было зарегистрировано уменьшения подвижности и концентрации сперматозоидов или увеличения доли аномальных клеток [1, 28, 29]. Немногочисленны и работы, в которых на одних и тех же особях оценивали и репродуктивные параметры (как правило, только структуру семенника), и концентрации металлов в организме [5, 6]. Насколько нам известно, ранее не исследовали влияние индивидуальной токсической нагрузки на качество сперматозоидов. Также очень мало работ, в которых бы одновременно оценивали влияние загрязнения на все три группы параметров – морфологию, подвижность и концентрацию сперматозоидов. Это не позволяет дать сравнительную характеристику информативности разных параметров. Отметим, что в работах вне проблематики загрязнения комплексный анализ параметров сперматозоидов традиционен [22, 30].

Цель нашей работы – сравнить реакцию параметров эпидидимальных сперматозоидов разных видов грызунов на загрязнение территории выбросами медеплавильных заводов. Для этого мы сопоставили морфологию (встречаемость аномальных клеток), подвижность (показатели скорости и долю подвижных клеток) и концентрацию сперматозоидов у животных, населяющих фоновые и импактные участки, с контрастными уровнями химического загрязнения. Определили также концентрации приоритетных загрязнителей (Cu, Zn, Cd, Pb) в организме, что позволило охарактеризовать связь качества сперматозоидов с индивидуальной токсической нагрузкой. При этом мы предположили, что 1) чувствительность разных показателей сперматозоидов к химическому загрязнению неодинакова и 2) реакция сперматозоидов на загрязнение видоспецифична.

Эти предположения частично основываются на наших предыдущих исследованиях. Так, из двух видов лесных полевок (рыжей и красной), обитающих в районах медеплавильных заводов, только у одного вида (рыжей полевки) скорость и доля подвижных клеток были ниже на импактных участках по сравнению с фоновыми [31]. Неожиданными были результаты анализа встречаемости аномальных сперматозоидов у рыжей полевки из другой выборки: их было меньше на загрязненных участках, чем на фоновых [32].

В отличие от наших предыдущих исследований, в которых отдельные показатели сперматозоидов характеризовали для разных выборок, в настоящей работе весь их комплекс рассматривали у одних и тех же особей. Основой для такого анализа стали выборки рыжей и красной полевок, у которых были определены показатели подвижности [31], но не были изучены морфология и концентрация половых клеток. Кроме того, помимо близкородственных рыжей и красной полевок (сем. Cricetidae), в данную работу также включили малую лесную мышь (сем. Muridae) – вид, отличающийся от полевок по морфологии и образу жизни (тип питания, предпочитаемые местообитания, подвижность). Все вместе это позволило оценить видоспецифичность и согласованность изменений рассматриваемых параметров.

Влияние загрязнения на сперматозоиды анализировали с учетом варианта онтогенеза грызунов, поскольку считается, что он может детерминировать различия репродуктивных характеристик между сеголетками и перезимовавшими особями [33, 34].

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Район исследования

Для исследования были выбраны территории возле двух крупнейших медеплавильных предприятий Среднего Урала – СУМЗа (Среднеуральский медеплавильный завод, г. Ревда) и КМК (Кировградский медеплавильный комбинат, г. Кировград). Предприятия имеют ряд сходных черт, что позволяет корректно сравнивать эффекты загрязнения. Оба завода расположены в подзоне южной тайги (с преобладанием темнохвойных лесов) западного макросклона Урала и на момент исследования имели сопоставимый объем и состав выбросов (сернистый ангидрид, металлы и металлоиды).

В окрестностях предприятий сформированы техногенные геохимические аномалии с повы-

шенным (в 10–100 раз по сравнению с фоновым) содержанием тяжелых металлов и других элементов в почве [35–38]. Несмотря на реорганизацию производства, в результате которой произошло многократное снижение выбросов (Приложение 1, рис. S1), степень воздействия на экосистемы остается высокой [39, 40]. В непосредственной близости от источников загрязнения продолжается гибель древостоя, отсутствуют восстановительные процессы в травяно-кустарничковом ярусе [41, 42]. Угнетенное состояние лесных экосистем связано с сохранением мощного слоя слаборазложившейся лесной подстилки из-за низких темпов деструкции растительного опада [38] и крайне медленным очищением верхних горизонтов почвы от металлов. Последнее связано с повышением pH, из-за чего в свою очередь снижается транзит металлов в нижележащие почвенные горизонты [37].

Участки отловов животных располагали к западу от заводов (противоположно господствующему направлению ветров) в двух контрастных по уровню загрязнения зонах – фоновой (Bg) и импактной (Im). Фоновые участки (30–40 км от заводов) характеризуются относительно ненарушенным состоянием экосистем, которое обусловлено действием только региональных выпадений поллютантов. На импактных участках (2–6 км от заводов) отмечаются структурные перестройки экосистем, вызванные действием локального загрязнения вплоть до крайних вариантов техногенной дигрессии сообществ – техногенных пустошей [36, 38, 41, 42].

Отлов, содержание и обследование животных

Исследовали три вида грызунов (Rodentia) из двух семейств: рыжую (*Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780)) и красную (*Clethrionomys rutilus* (Pallas, 1779)) полевых подсемейства Arvicolinae семейства Cricetidae [43] и малую лесную мышь (*Sylvaemus uralensis* (Pallas, 1811)) подсемейства Murinae семейства Muridae [44]. Эти виды обычны для территории Среднего Урала и часто доминируют в локальных таксоценозах.

Отловы в районах СУМЗа и КМК проводили в 2018–2020 гг. с мая по август. На каждом участке размещали по две–три линии деревянных трапиковых живоловок (по 20–30 шт. каждая) на расстоянии 5–10 м друг от друга [45]. Ловушки экспонировали 3–5 суток и проверяли ежедневно утром и вечером. Для увеличения объема выборок использовали “максимальный вылов” животных: после срабатывания (поймки животного) ловушку снова устанавливали в рабочее состояние в отли-

чие от классической схемы, при которой ловушка в течение суток может сработать только один раз. Таким образом, оценки численности оказались несколько смещенными (в сторону увеличения).

После поймки животных привозили в лабораторию для измерения, взвешивания, определения массы внутренних органов и отбора биологических образцов. Грызунов содержали 1–3 дня в условиях лаборатории при естественном освещении и комнатной температуре, стараясь максимально быстро рассадить животных (по 1–3 особи в пластиковые клетки-садки с сетчатой крышкой). Передержка животных помогала снизить влияние стресса от перевозки и новой обстановки. Животных кормили (*ad libitum*) овсом, морковью, огурцами и яблоками, для подстилки использовали древесные опилки и сено. Умерщвляли животных дислокацией шейных позвонков.

Самцов по комплексу признаков (масса и размер тела, наличие тимуса, состояние половых желез) дифференцировали на три популяционные группы: неполовозрелые сеголетки (immature, im), половозрелые сеголетки (mature, m) и перезимовавшие особи (overwintered, ow). В анализ показателей сперматозоидов включали только половозрелых самцов без видимых признаков инволюции семенников и придаточных желез, разделяя их на две группы – половозрелых сеголеток (I вариант онтогенеза, размножаются в год своего рождения) и перезимовавших особей (II вариант онтогенеза, размножаются после зимовки). Половозрелость самцов определяли по степени развитости (массе и размерам) семенников и придаточных желез и наличию сперматозоидов в эпидидимисе. Для верификации определения группы у всех отловленных грызунов по возрастным изменениям зубов был определен абсолютный возраст: для полевок – с точностью до 10–45 дней [34], для малой лесной мыши – до 10–142 дней [46].

Объем и структура выборки

Выборки частично отражали состояние населения мелких млекопитающих в окрестностях СУМЗа и КМК в период исследования. Численность грызунов на фоновых участках была в 1.5–2.0 раза выше по сравнению с импактными (табл. 1). Межгодовые различия численности грызунов позволили выделить годы с низкой (2018 г., 4.6 (1–8) ос/100 лов.-сут), средней (2019 г., 14.3 (6–22) ос/100 лов.-сут) и высокой (2020 г., 17.5 (9–35) ос/100 лов.-сут) численностью и отнести их к фазам “депрессии”, “роста” и “пика” популяционного цикла [47, 48]. Небольшое число лет наблюдений и отсутствие

повторностей в пределах фазы цикла не позволило оценить межгодовую изменчивость репродуктивных параметров, поэтому они рассмотрены суммарно за все три года.

Анализ морфологии сперматозоидов

Мазковые препараты готовили из содержимого хвостовой части правого эпидидимиса в 2–3 повторностях. Суспензию неокрашенных клеток наносили на предметное стекло и делали мазок, который затем фиксировали в 95%-ном спирте. Клетки фотографировали с помощью микроскопа Leica DM1000 LED и цифровой камеры Leica DFC295 (Leica Microsystems, Германия) при $\times 400$ (для полевок) или $\times 200$ (для малой лесной мыши).

Различали три группы сперматозоидов: нормальные (без деформаций структурных элементов клеток), с дефектом головки (включая деформацию акросомы), с дефектом хвоста (различные варианты петель и шпилек) [32]. У каждого животного исследовали по 200 сперматозоидов: в 15–30 случайных полях зрения определяли долю нормальных и аномальных клеток.

Анализ подвижности и концентрации сперматозоидов

После вскрытия у самцов извлекали эпидидимисы, делали тонкий прокол в их хвостовой части, затем с помощью микропипетки-дозатора (Proline, Sartorius AG, Финляндия, 0.1–2.5 мкл) отбирали 0.5 мкл эпидидимальной жидкости и помещали в питательную среду объемом 2 мл на 10–15 мин. Манипуляции с эпидидимисами выполняли под стереомикроскопом MC-2 (Биомед, Россия). В качестве питательной среды использовали смесь растворов DMEM (Dulbecco's Modified Eagle's Medium, с L-глутамином и глюкозой 4.5 г/л) и BSA (bovine serum albumin, 2% в итоговом растворе). Оба раствора – производства “БиолоТ” (Россия). Смесь

DMEM и BSA представляет собой модификацию питательных сред, применяемых для анализа подвижности сперматозоидов лабораторных мышей (Crlj: CD1 (ICR) mice) [49] и рыжих полевок из лабораторной колонии [50]. Готовую смесь разливали в стерильные микропробирки и помещали на термостатик (Микростат, Техном, Россия) при температуре 37°C.

Готовой суспензией заполняли обе камеры (по 10 мкл суспензии на камеру) предметных стекол (2X-CEL chamber, Hamilton Thorne, США; глубина камеры 80 мкм) и закрепляли на нагревателе предметных стекол (MiniTherm, Hamilton Thorne, США) под объективом микроскопа. Для анализа подвижности сперматозоидов использовали правый эпидидимис, кроме двух случаев выраженной асимметрии эпидидимисов (правый орган был в 2 раза и более меньше левого) и двух случаев технической ошибки при отборе проб.

Подвижность сперматозоидов измеряли с помощью системы CEROS CASA (Computer-assisted sperm analysis): специализированной программы MouseTraxx v. 12.3 (Hamilton Thorne, США), микроскопа (Olympus CX41, Япония) и видеокамеры (Sony XC-ST50, Япония). Движение сперматозоидов снимали при увеличении объектива $\times 4$ на 30 последовательных кадрах при скорости 60 кадр/с в 3 и более полях зрения. Клетки, попавшие только в часть снятых кадров, в анализ не включали. Анализировали в среднем 450 (240–1782) треков движения сперматозоидов на особь. Оценивали следующие показатели: Motile – доля подвижных клеток; VCL (мкм/с) – скорость движения клетки по кривой снятого трека; VSL (мкм/с) – скорость движения клетки по прямой от начала до конца трека; VAP (мкм/с) – скорость движения клетки по усредненной траектории; ALH (мкм) – амплитуда отклонения головки сперматозоида от усредненной траектории; BCF (Гц) – частота колебаний головки сперматозоида в секунду; STR (%) – прямолинейность усредненной траектории; LIN (%) – прямолинейность кривой

Таблица 1. Объем и структура выборки

Район	Зона загрязнения	Средняя численность грызунов (ос/100 лов.-сут) в 2018–2020 гг.	<i>Cl. glareolus</i> , n = 71		<i>Cl. rutilus</i> , n = 52		<i>S. uralensis</i> , n = 18	
			m	ow	m	ow	m	ow
СУМЗ	Фоновая	12.8	0	24	1	1	2	2
	Импактная	8.5	8	11	16	9	4	2
КМК	Фоновая	19.3	7	12	6	6	1	3
	Импактная	9.7	5	4	6	7	2	2

Примечание. Популяционные группы: m – половозрелые сеголетки (mature), ow – перезимовавшие особи (overwintered).

отснятого трека (Приложение, табл. S1, рис. S2).

Значения концентрации сперматозоидов в образцах получали с помощью CASA одновременно с показателями их подвижности. Для контроля аппаратного определения и проверки воспроизводимости результатов использовали счетную камеру MMC-SR (MMCSoft, Россия). Для этого дополнительно отбирали пробу эпидидимальной жидкости и разбавляли ее в физиологическом растворе (NaCl, 0.9%). Каплю готовой суспензии с помощью пипетки помещали в счетную камеру. Клетки фотографировали и подсчитывали с помощью микроскопа Leica DM1000 LED и цифровой камеры Leica DFC295 (Leica Microsystems, Германия) при общем увеличении $\times 200$ в 10 ячейках сетки камеры.

Для пересчета концентрации сперматозоидов из разведенной суспензии в значения для эпидидимальной жидкости (эпидидимата) при ручном и автоматическом определениях использовали формулу: $C = L \times (Vl / Ve)$, где C – концентрация клеток в эпидидимальной жидкости (кл/мл); L – измеренная концентрация клеток в растворе (DMEM или физиологическом) (кл/мл); Vl – объем питательного раствора (DMEM или физиологического) (мл); Ve – объем отобранной эпидидимальной жидкости (мл).

Измерение концентраций металлов в организме

Концентрации приоритетных (по содержанию в выбросах) металлов (Cu, Zn, Cd, Pb) определяли в печени. Выбор органа обусловлен известным фактом преимущественного депонирования в нем токсикантов [51, 52].

Образцы печени каждого животного сушили при 75°C до воздушно-сухой массы. Затем пробы измельчали и взвешивали на аналитических весах KERN-770 (Германия) с точностью 0.01 мг. Навеску ~ 100 мг помещали в тefлоновый сосуд, добавляли 7 мл 65%-ной HNO_3 (ОСЧ) и 1 мл деионизированной H_2O , выдерживали 30 мин и разлагали в микроволновой печи MWS-2 (MWS-2 Berghof, Германия) в соответствии с инструкцией производителя. Затем объем доводили до 10 мл деионизированной H_2O . Концентрации металлов (мкг/г сухой массы) измеряли на атомно-абсорбционном спектрометре ContrAA 700 vario (Analytik Jena, Германия) с использованием пламенного (для Cu и Zn) и электротермического (для Cd и Pb) вариантов атомизации.

Качество измерений контролировали по международному стандартному образцу BCR-185R (бычья печень). Извлечение составило 81.5% –

для Cu, 83.6% – для Zn, 94.0% – для Cd и 95.0% – для Pb. Предел обнаружения в пламенном варианте атомизации составлял 0.03 мкг/мл для Cu и 0.015 мкг/мл для Zn, в электротермическом – 0.0008 мкг/мл для Cd и 0.0025 мкг/мл для Pb. Если концентрация элемента была ниже предела обнаружения, для дальнейшего анализа использовали значение, равное его половине. Анализ (включая пробоподготовку) проводили в лаборатории экотоксикологии популяций и сообществ Института экологии растений и животных УрО РАН.

Статистический анализ

Статистический анализ проводили с использованием программного обеспечения STATISTICA 8 [53] и среды программирования R (R-project, v. 4.3.2, IDE RStudio v. 2023.09.1+494) [54, 55], а также пакета ggplot2 для визуализации [56]. Во всех случаях статистической единицей была особь.

Встречаемость аномальных сперматозоидов. Связь между частотами различных аномалий оценивали с помощью коэффициента ранговой корреляции Спирмена (R). Поиск возможных предикторов развития аномалий сперматозоидов (район, зона загрязнения, вид, популяционная группа) проводили с помощью обобщенных линейных моделей (GLM) для дихотомических признаков (множественная аддитивная логит-регрессия). Отношения шансов (OR) и их 95%-ные доверительные интервалы (ДИ) приведены после потенцирования коэффициентов логит-регрессии – логарифмов отношения шансов ($\exp(\ln OR)$ или $1/\exp(\ln OR)$). В качестве референтной группы выбраны половозрелые сеголетки из фоновой зоны в районе КМК.

Подвижность и концентрация сперматозоидов. Использовали среднее арифметическое для особи, поскольку большинство показателей подвижности сперматозоидов были распределены нормально (по результатам теста Шапиро-Уилка). Структуру корреляций между показателями подвижности анализировали методом главных компонент (использовали вращение varimax raw). Поскольку исходные данные представляли собой несбалансированный комплекс, влияние факторов (район, зона загрязнения, популяционная группа) на подвижность и концентрацию сперматозоидов анализировали с помощью t -критерия Стьюдента и F -критерия Фишера для проверки равенства дисперсий. Для анализа доли объясненной дисперсии (R^2) использовали общие линейные модели (LM), для оценки межвидовых различий – однофакторный дисперсионный анализ. Множественные сравнения

выполнили с помощью критерия Тьюки. Связь между концентрациями, полученными при приборном и ручном измерении, оценивали с помощью коэффициента линейной корреляции Пирсона (r) (значения предварительно логарифмировали).

Связь показателей сперматозоидов с индивидуальной токсической нагрузкой. Поскольку распределение концентраций металлов имело выраженную асимметрию (тест Шапиро-Уилка), данные предварительно логарифмировали (натуральный логарифм). Для оценки влияния факторов (район, зона загрязнения, вид, популяционная группа) использовали многофакторный дисперсионный анализ. Множественные сравнения выполняли с помощью критерия Тьюки. Связь между показателями сперматозоидов и индивидуальным уровнем накопления тяжелых металлов оценивали с помощью коэффициента линейной корреляции Пирсона (r). Для контроля частоты ложных отклонений (false discovery rate control, FDR) при множественных проверках статистических гипотез использовали поправку Беньямини-Йекутили.

Видоспецифичность изменения показателей. Вклад разных групп показателей сперматозоидов в различия между видами оценивали с помощью канонического дискриминантного анализа.

Структуру корреляций между разными показателями сперматозоидов оценивали методом главных компонент. Значения показателей, измеряемых в мультипликативной шкале (доля аномальных и подвижных клеток, прямолинейность (STR)), предварительно преобразовывали в аддитивную шкалу – логарифм шансов (LO – Log Odds или логит – logit).

Величину эффекта (effect size), т.е. оценку силы влияния загрязнения на параметр, рассчитывали с помощью отношения откликов (log Response Ratio) как натуральный логарифм отношения значения в импактной зоне к значению в фоновой зоне. Доверительный интервал оценивали с помощью функции LRR пакета SingleCaseES v. 0.7.2 [57].

РЕЗУЛЬТАТЫ

Встречаемость аномальных сперматозоидов

Частоты встречаемости дефектов головки и хвоста сперматозоидов не были связаны между собой (для рыжей полевки – $R = 0.02$, $p = 0.88$; красной полевки – $R = -0.27$, $p = 0.06$; малой лесной мыши – $R = 0.07$, $p = 0.80$), поэтому далее их анализировали независимо друг от друга.

Фактор “вид” существенно влиял на встречаемость аномальных клеток: для дефектов головки – $\chi^2(1)_{\text{Вальда}} = 21.6$, для дефектов хвоста – $\chi^2(1)_{\text{Вальда}} = 56.2$ ($p < 0.001$). Шансы обнаружить дефекты головки у рыжей полевки были выше по сравнению с красной полевкой в 1.3 (95%-ный ДИ: 1.2–1.4) раза, по сравнению с малой лесной мышью – в 1.7 (1.3–2.0) раза. Шансы обнаружить дефекты хвоста наоборот были ниже у рыжей полевки по сравнению с красной в 1.2 (1.1–1.2) раза, а по сравнению с малой лесной мышью – в 1.4 (1.3–1.6) раза. Поскольку частота встречаемости аномальных сперматозоидов у разных видов существенно различалась, влияние факторов рассматривали отдельно для каждого вида.

Все факторы (район, зона загрязнения, группа) по-разному влияли на частоту аномальных клеток. В районе СУМЗа чаще встречались дефекты головки и хвоста у красной полевки, а в районе

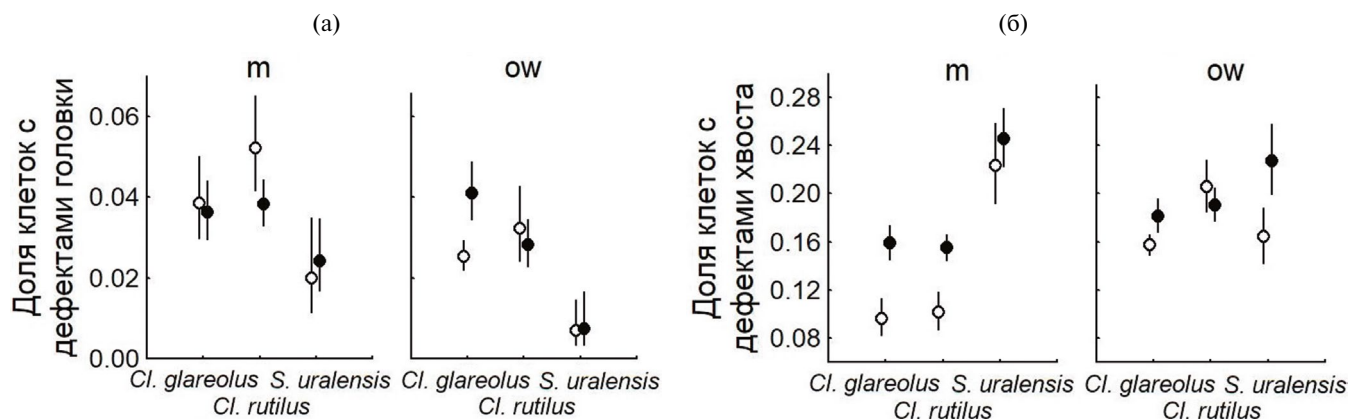


Рис. 1. Встречаемость аномальных сперматозоидов (среднее, 95%-ный ДИ) у грызунов с фоновых (белый маркер) и импактных (черный маркер) участков. Популяционные группы: m – половозрелые сеголетки, ow – перезимовавшие особи.

КМК — дефекты хвоста сперматозоидов у рыжей полевки (Приложение, табл. S2). На импактных участках доля всех дефектов у *Cl. glareolus* и доля дефектов хвоста у *S. uralensis* были выше, чем на фоновых участках. У *Cl. rutilus* частота дефектов головки была выше на фоновых участках (рис. 1, Приложение, табл. S2).

Частота аномальных клеток в некоторых случаях различалась у грызунов разных популяционных групп. У половозрелых сеголеток рыжей полевки встречаемость дефектов хвоста была ниже, чем у перезимовавших животных. У *Cl. rutilus* дефекты головки чаще встречались у половозрелых сеголеток, а дефекты хвоста — у перезимовавших особей. У *S. uralensis* все виды патологий сперматозоидов чаще встречались у половозрелых сеголеток. У *Cl. glareolus* большинство обнаруженных эффектов оказались слабыми, поскольку отношение шансов близко к единице (см. Приложение, табл. S2). Другими словами, вероятность обнаружения аномальных сперматозоидов в связи с тем или иным фактором невысока.

У красной полевки и малой лесной мыши некоторые эффекты, связанные с дефектами головки, были выражены сильнее. Например, шансы обнаружить аномалии головки были в 2–3 раза выше в зависимости от “района” или “группы”. Однако даже при максимальном значении шансов (у *S. uralensis* вероятность обнаружения дефектов головок была в 3.3 раза больше у сеголеток, чем у перезимовавших особей) частота встречаемости дефектов головки у этого вида не превышала 3.5% (см. рис. 1).

Подвижность сперматозоидов

Из-за обнаруженной видоспецифичности показателей подвижности сперматозоидов (Приложение, табл. S3) их анализировали отдельно для каждого вида. У *Cl. glareolus* на первые две главные компоненты (PC1 и PC2) изменчивости показателей подвижности сперматозоидов приходилось 84.2% общей дисперсии, у *Cl. rutilus* — 84.4%, у *S. uralensis* — 92.1% (Приложение, табл. S4). В первую главную компоненту у всех трех видов основной вклад вносили показатели, характеризующие скорость сперматозоидов, во вторую — направленность движения. Для дальнейшего анализа выбрали два хорошо интерпретируемых показателя с высокими факторными нагрузками, не коррелирующие между собой: VCL (вносит достоверный вклад в PC1) и STR (вносит достоверный вклад в PC2). Также анализировали долю подвижных клеток (Motile).

Принадлежность к той или иной популяционной группе не влияла на показатели подвижности сперматозоидов: для *Cl. glareolus* — $|t| = 0.82–1.65$, $p = 0.103–0.417$; для *Cl. rutilus* — $|t| = 0.47–1.30$, $p = 0.200–0.637$; для *S. uralensis* — $|t| = 0.13–1.70$, $p = 0.108–0.900$. Фактор “район” также не влиял на показатели подвижности сперматозоидов грызунов: для *Cl. glareolus* — $|t| = 0.31–1.27$, $p = 0.209–0.756$; для *Cl. rutilus* — $|t| = 0.32–0.56$, $p = 0.575–0.752$; для *S. uralensis* — $|t| = 0.61–1.58$, $p = 0.133–0.548$. Поскольку влияние этих факторов оказалось несущественным, для дальнейшего анализа животные разных групп и из разных районов были объединены.

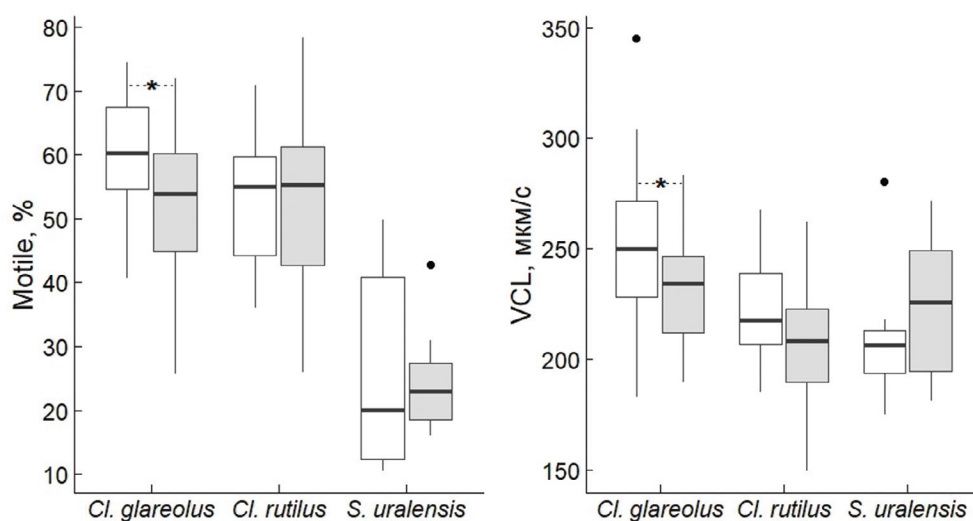


Рис. 2. Доля подвижных сперматозоидов (Motile) и скорость движения сперматозоидов по кривой (VCL) у грызунов с фоновых (без заливки) и импактных (серая заливка) участков: горизонтальная черта — медиана, границы ящика — межквартильный размах, усы — минимальное и максимальное значения, не превышающие 1.5 межквартильных размаха, точка — выброс; * — различия статистически значимы ($p < 0.05$).

Влияние зоны загрязнения на Motile и VCL у рыжей полевки оказалось значимым: на импактных участках доля подвижных клеток и их скорость оказались ниже, чем на фоновых ($|t|_{\text{Motile}} = 2.60$, $p = 0.011$; $|t|_{\text{VCL}} = 2.43$, $p = 0.018$) (рис. 2). Однако фактор “зона загрязнения” объяснял только 9% общей дисперсии для Motile и 8% – для VCL. У красной полевки и малой лесной мыши оба показателя не различались между зонами: для *Cl. rutilus* – $|t|_{\text{Motile}} = 0.21$, $p = 0.837$; $|t|_{\text{VCL}} = 1.87$, $p = 0.067$; для *S. uralensis* – $|t|_{\text{Motile}} = 0.29$, $p = 0.772$; $|t|_{\text{VCL}} = 0.92$, $p = 0.373$.

Показатель направленности движения (STR) сперматозоидов у всех видов не различался между зонами: для *Cl. glareolus* – $|t| = 0.60$, $p = 0.548$; для *Cl. rutilus* – $|t| = 0.76$, $p = 0.451$; для *S. uralensis* – $|t| = 1.21$, $p = 0.242$. Также у рыжей полевки на импактных участках была выше изменчивость показателя Motile ($CV_{\text{Bg}} = 14.85$; $CV_{\text{Im}} = 25.18$; $F_{\text{Motile}}(27, 42) = 2.26$, $p = 0.017$) – только здесь встречались особи с крайне низкими показателями подвижности сперматозоидов (см. рис. 2). У малой лесной мыши, наоборот, изменчивость показателя Motile оказалась выше у животных на фоновых участках: $CV_{\text{Bg}} = 63.81$; $CV_{\text{Im}} = 32.81$; $F_{\text{Motile}}(9, 7) = 4.34$, $p = 0.045$.

Концентрация сперматозоидов

Значения концентраций при ручном и автоматическом измерении коррелировали между собой ($r = 0.63$, $p < 0.05$). Концентрации сперматозоидов в DMEM и эпидидимальной жидкости у *Cl. glareolus* и *Cl. rutilus* не различались, при этом у обоих видов полевок концентрация клеток была почти в 5 раз выше, чем у *S. uralensis*. Общее количество сперматозоидов в эпидидимисе различалось у разных видов (Приложение, табл. S5).

Показатели концентрации эпидидимальных сперматозоидов грызунов (как и показатели подвижности) не зависели от принадлежности к той или иной группе и района: для *Cl. glareolus* – $|t|_{\text{группа}} = 0.56$, $p = 0.579$, $|t|_{\text{район}} = 0.25$, $p = 0.803$; для *Cl. rutilus* – $|t|_{\text{группа}} = 0.40$, $p = 0.694$, $|t|_{\text{район}} = 1.17$, $p = 0.246$; для *S. uralensis* – $|t|_{\text{группа}} = 0.55$, $p = 0.592$, $|t|_{\text{район}} = 1.24$, $p = 0.232$.

Поскольку различия между районами и группами оказались незначимыми, далее выборки объединили. У всех трех видов влияние зоны загрязнения также оказалось незначимым: для *Cl. glareolus* – $|t| = 0.37$, $p = 0.711$; для *Cl. rutilus* – $|t| = 0.68$, $p = 0.497$; для *S. uralensis* – $|t| = 0.48$, $p = 0.638$. Несмотря на то, что статистически значимых эффектов, связанных с зоной загрязнения, не обнаружено, у обоих видов

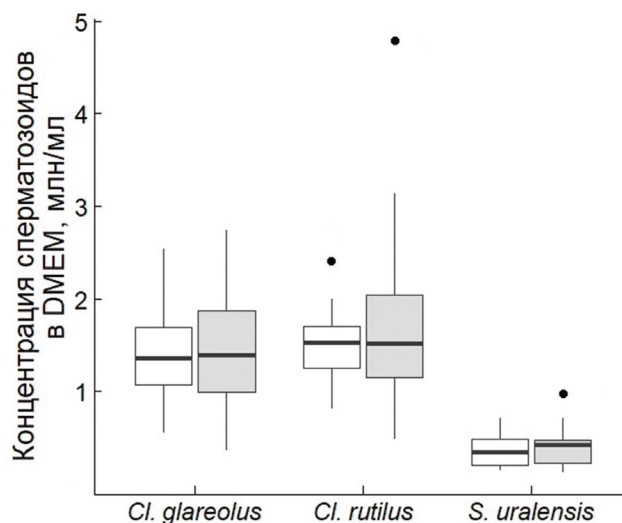


Рис. 3. Концентрация эпидидимальных сперматозоидов грызунов с фоновых (без заливки) и импактных (серая заливка) участков. Остальные обозначения см. на рис. 2.

полевок самые низкие значения концентрации сперматозоидов встречались на импактных участках. Кроме того, у красной полевки изменчивость показателей концентрации на импактных участках была выше, чем на фоновых: $CV_{\text{Bg}} = 30.03$, $CV_{\text{Im}} = 49.83$; $F(37, 13) = 3.37$, $p = 0.022$ (рис. 3).

Связь показателей сперматозоидов с индивидуальной токсической нагрузкой

Исследуемые факторы по-разному влияли на накопление металлов грызунами (рис. 4, Приложение, табл. S6). Влияние популяционной группы на накопление металлов оказалось незначимым (Приложение, табл. S7), поэтому для анализа других источников изменчивости сеголеток и перезимовавших особей объединили. Фактор “район” влиял на накопление всех элементов, кроме Cu: возле СУМЗа грызуны накапливали больше Cd, возле КМК – Zn и Pb (табл. 2). Зона загрязнения влияла только на накопление Cd: у животных на импактных участках концентрации этого элемента были выше, чем на фоновых. Обнаружены видовые различия и в накоплении Cd (*Cl. rutilus* > *Cl. glareolus* > *S. uralensis*) и Zn (*Cl. rutilus* > *S. uralensis*); полевки накапливали металлов больше, чем малая лесная мышь.

Ни у одного из видов показатели сперматозоидов не были связаны с индивидуальной токсической нагрузкой (Приложение, табл. S8). Обнаруженные слабые отрицательные связи между некоторыми параметрами и концентрациями металлов были нивелированы поправкой для множественного тестирования статистических гипотез.

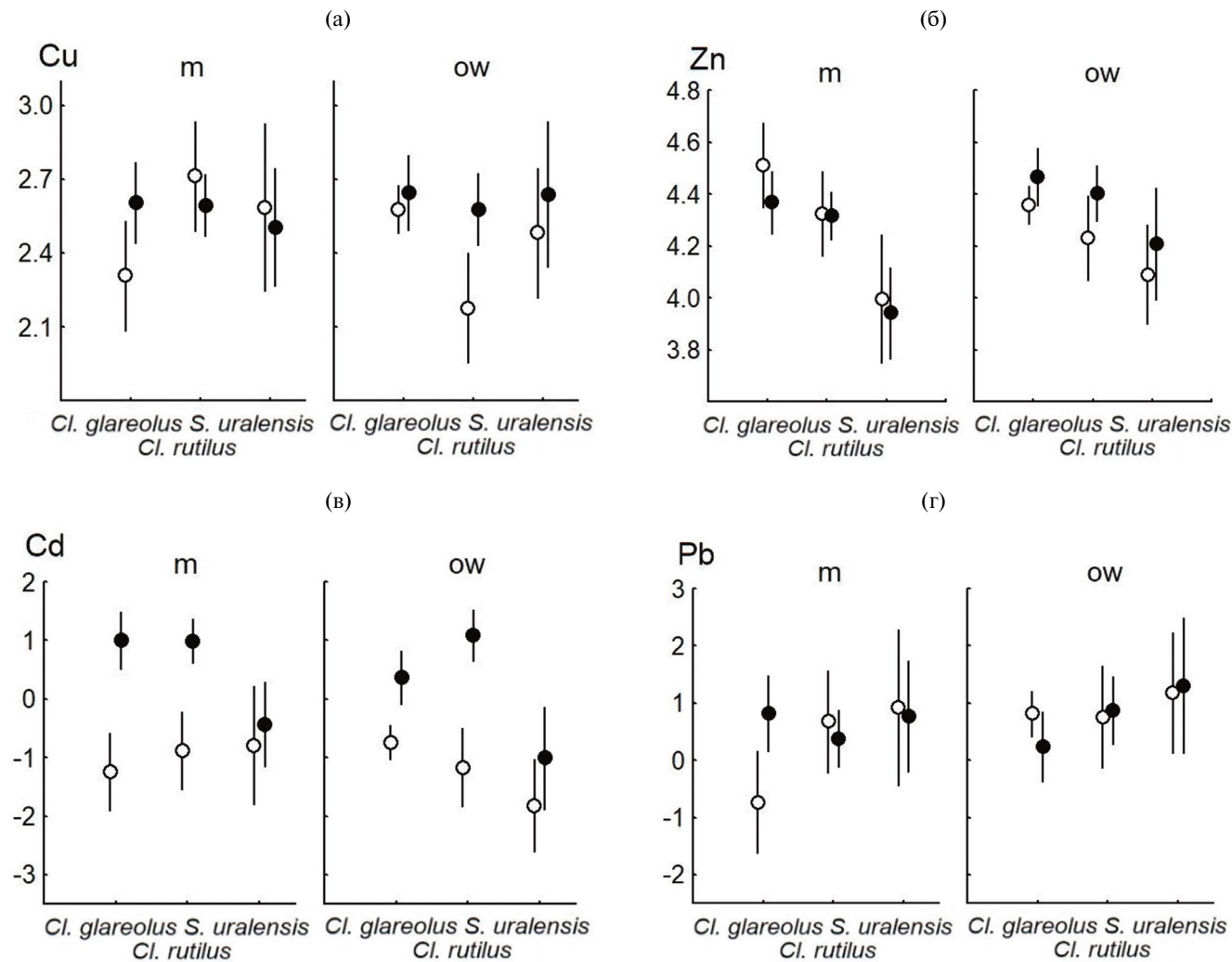


Рис. 4. Концентрации (мкг/г) Cu, Zn, Cd и Pb в печени (среднее, 95%-ный ДИ, значения логарифмированы) грызунов с фоновых (белый маркер) и импактных (черный маркер) участков; популяционные группы: m – половозрелые сеголетки, ow – перезимовавшие особи.

Таблица 2. Результаты ANOVA накопления металлов в печени грызунов

Элемент	Источник изменчивости	MS	df	F	p ≤
Cu	Район	0.04	1	0.51	0.4752
	Зона загрязнения	0.12	1	1.40	0.2388
	Вид	0.02	2	0.29	0.7478
Zn	Район	0.34	1	7.83	0.0059
	Зона загрязнения	0.04	1	0.96	0.3299
	Вид	0.81	2	18.72	0.0001^{b, c}
Cd	Район	9.18	1	12.18	0.0007
	Зона загрязнения	28.91	1	38.36	0.0001
	Вид	8.85	2	11.74	0.0001^{a, b, c}
Pb	Район	9.20	1	6.49	0.0120
	Зона загрязнения	0.30	1	0.21	0.6441
	Вид	1.63	2	1.15	0.3192

Примечание. Заглавными буквами обозначены различия (тест Тьюки, $p < 0.05$; $df = 109$) между: а – *Cl. glareolus* и *Cl. rutilus*, б – *Cl. glareolus* и *S. uralensis*, с – *Cl. rutilus* и *S. uralensis*; полужирным шрифтом выделены значения $p < 0.05$.

Видоспецифичность показателей сперматозоидов

Виды существенно различались по показателям подвижности (скорость и прямолинейность движения, доля подвижных клеток) и концентрации сперматозоидов, но доля клеток с дефектами головки и хвоста оказалась незначима для их дифференциации (Приложение, табл. S9).

В первую каноническую функцию (КДФ 1, объясняет 91.6% дисперсии) наибольший вклад вносила концентрация, прямолинейность движения (STR) и доля подвижных клеток (Motile), во вторую (КДФ 2, объясняет 8.6% дисперсии) — скорость движения сперматозоидов (VCL). Различия сперматозоидов ожидаемо были максимальными между полевками и малой лесной мышью, минимальными — между видами полевок (рис. 5, Приложение, табл. S10).

Структура корреляций между параметрами сперматозоидов

В деталях структура корреляций между параметрами сперматозоидов у каждого из видов различалась, однако у всех грызунов наиболее связанными между собой оказались показатели подвижности и концентрации клеток (табл. 3): так, у *Cl. glareolus* основной вклад в изменчивость вносили концентрация и прямолинейность движения клеток (ГК 1); у *Cl. rutilus*, кроме этих показателей (которые также входили в ГК 1), максимальный вклад вносила доля подвижных клеток (ГК 2); у *S. uralensis* основной вклад в изменчивость вносили показатели движения клеток (VCL, STR; ГК 1) и доля клеток с дефектами хвоста (ГК 2).

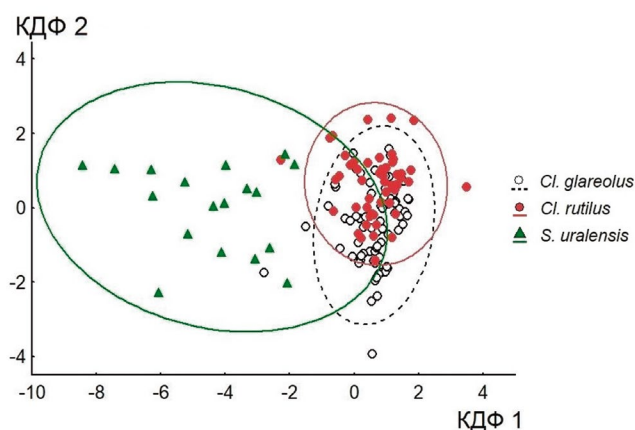


Рис. 5. Распределение особей трех видов грызунов по показателям сперматозоидов (доля клеток с дефектами головки и хвоста, STR, Motile, VCL, концентрация клеток) в пространстве двух канонических дискриминантных функций (КДФ 1, КДФ 2); эллипсы — 95%-ный ДИ.

Некоторые показатели сперматозоидов были одинаково связаны у разных видов, другие — нет. У обоих видов полевок доля подвижных сперматозоидов (Motile) положительно коррелировала со скоростью движения (VCL, $r = 0.3–0.4$), а их концентрация — отрицательно с прямолинейностью движения (STR, $r = -0.8 \dots -0.4$) (рис. 6).

Хотя сильной связи между долей подвижных (Motile) и долей клеток с дефектами хвоста не обнаружено, эти два показателя оказались разнонаправлены: у всех видов грызунов при увеличении доли аномальных клеток доля подвижных клеток уменьшалась. Только у одного вида, *Cl. glareolus*, была обнаружена согласованность реакции на загрязнение между всеми показателями сперматозоидов: одновременное увеличение доли аномальных

Таблица 3. Структура корреляций между показателями сперматозоидов грызунов (результаты анализа главных компонент)

Показатель	<i>Cl. glareolus</i> , <i>n</i> = 71		<i>Cl. rutilus</i> , <i>n</i> = 52		<i>S. uralensis</i> , <i>n</i> = 18	
	ГК 1	ГК 2	ГК 1	ГК 2	ГК 1	ГК 2
Доля клеток с дефектами головки	–0.19	–0.40	0.04	–0.65	–0.62	0.37
Доля клеток с дефектами хвоста	–0.46	–0.25	–0.24	0.16	–0.15	0.83
Скорость движения клеток (VCL)	0.57	0.55	0.42	–0.49	– 0.78	0.30
Прямолинейность движения клеток (STR)	– 0.88	0.35	– 0.89	–0.23	– 0.72	–0.42
Доля подвижных клеток (Motile)	0.57	0.30	0.16	– 0.72	–0.61	–0.25
Концентрация клеток	0.72	–0.62	0.90	0.20	0.31	0.41

Примечание. Максимальные (> 70%) факторные нагрузки на главные компоненты (ГК 1, ГК 2) выделены полужирным шрифтом.

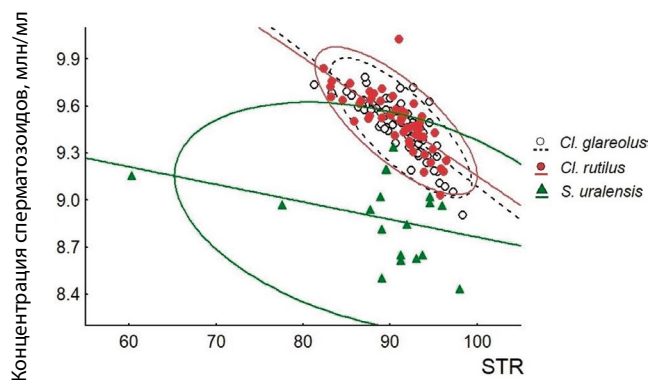


Рис. 6. Связь прямолинейности движения (STR) сперматозоидов и их концентрации; эллипсы – 95%-ный ДИ.

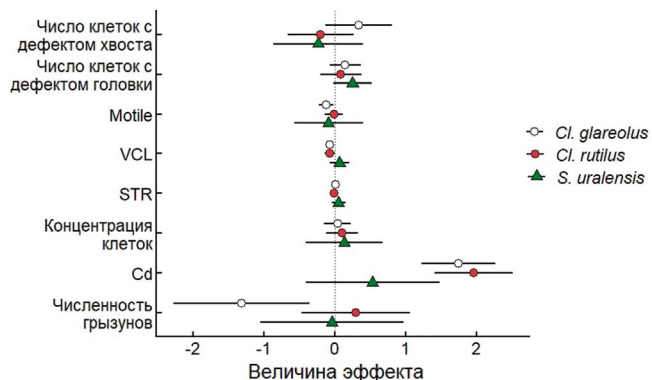


Рис. 7. Величина эффекта (95%-ный ДИ) для показателей сперматозоидов, концентрации Cd в печени и численности грызунов.

клеток, уменьшение доли подвижных клеток и их скорости на импактных участках (см. Приложение, рис. S3). Однако, несмотря на статистическую значимость, все обнаруженные эффекты были слабыми и объясняли только 2.9–9.0% от общей дисперсии.

Величины эффекта

Только для одного вида – рыжей полевки – доверительные интервалы величин эффекта (разницы между логарифмами значений с импактных и фоновых участков) не включают ноль, т.е. их можно считать статистически значимыми. Из показателей сперматозоидов величины эффекта статистически значимы только для скорости движения (VCL) и доли подвижных клеток (Motile), но они намного меньше по сравнению с величиной эффекта для накопления Cd и обилия (рис. 7). Доверительные интервалы для остальных параметров сперматозоидов включают ноль, хотя сами по себе величины эффектов принимают ненулевые значения. Все рассмотренные параметры у рыжей полевки меняются согласованно: с увеличением токсической нагрузки (концентрация Cd в печени животных) уменьшаются численность животных, доля подвижных сперматозоидов и их скорость, но аномальных клеток становится больше.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Влияние химического загрязнения на встречаемость аномальных сперматозоидов

Исследование морфологии сперматозоидов, выполненное на новых выборках, подтвердило ранее сделанные выводы о различии частот встречаемости клеток с дефектами головки и хвоста [32]. Если дефекты хвоста всегда можно обнаружить среди эпидидимальных сперматозоидов грызунов,

то дефекты головки встречаются реже или могут отсутствовать. При этом они не связаны между собой, а различающиеся частоты встречаемости и разная реакция на исследуемые факторы поддерживают мнение о различных причинах их возникновения [58].

Нарушения структуры сперматозоидов свидетельствуют о снижении их оплодотворяющей способности, поэтому неслучайно влияние экологических факторов чаще исследуют применительно к крайним и поэтому хорошо различимым вариантам морфологической изменчивости сперматозоидов – аномалиям [29, 59, 60]. Существует несколько классификаций аномальных форм сперматозоидов, в том числе и для грызунов [50, 61–63]. Мы использовали огрубленный вариант классификации (без детализации дефектов) и рассматривали только две группы аномалий (дефекты головки и хвоста), что при необходимости позволяет сравнивать наши результаты с материалами других авторов.

Ранее мы подробно рассмотрели дискуссионные вопросы о значении морфологических показателей для оценки потенциальной фертильности, а также о влиянии химического загрязнения на структурные показатели [32]. Несмотря на скепсис относительно прогностической ценности морфологических признаков сперматозоидов (в репродуктологии он нашел отражение в снижении референтного значения доли нормальных сперматозоидов [64]), исследование структуры половых клеток остается важной частью оценки их качества. Кроме того, противоречивость и немногочисленность данных о влиянии химического загрязнения на морфологию сперматозоидов “диких” грызунов [6, 26, 27] обуславливают необходимость продолжения натурных и экспериментальных исследований этой группы животных.

Полученные в нашей работе результаты по изменчивости частот аномальных клеток согласуются с данными для других выборок грызунов с фоновых и импактных участков обоих районов [32, 65–67]. Хотя направленность эффектов не всегда совпадала (для зоны загрязнения и популяционной группы), сила эффектов всегда была на очень низком уровне: оценки отношения шансов во всех случаях были близки к единице. Таким образом, слабые различия и неполное совпадение частот аномальных сперматозоидов в разных выборках (т.е. у разных видов и популяционных групп) могут свидетельствовать о естественном уровне изменчивости этого показателя, а не о влиянии на него химического загрязнения.

Влияние химического загрязнения на подвижность сперматозоидов

Подвижность считают наиболее информативным параметром сперматозоидов [68], поскольку именно она определяет их функциональные свойства. Подробно методы измерения подвижности сперматозоидов (в том числе с помощью автоматических систем анализа), определение референтных показателей у полевок и сравнение полученных значений с данными других авторов были рассмотрены нами ранее [31].

Анализ подвижности, выполненный для трех видов, также показал видоспецифичность показателей сперматозоидов: большинство из них у малой лесной мыши существенно ниже, чем у полевок. Различия могут быть обусловлены особенностями сперматозоидов у представителей группы/секции *Apodemus* (включая *Sylvaemus*). Кроме очевидных различий, связанных с размерами клеток (размер акросомы, площадь головки и длина хвоста у *S. uralensis* больше, чем у полевок), к таким особенностям можно отнести способность клеток образовывать скопления (так называемые sperm-train). Эта способность может обеспечивать более надежный по сравнению с отдельными клетками путь к яйцеклетке. Однако связь между размерами клеток, образованием sperm-train и подвижностью остается дискуссионной [22, 69, 70].

Показатели подвижности сперматозоидов не зависели от района и популяционной группы. У двух видов (*Cl. rutilus* и *S. uralensis*) подвижность (Motile, VCL, STR) не различалась между популяциями, обитающими на фоновых и загрязненных участках. Однако у *Cl. glareolus* на сильно загрязненных участках доля подвижных клеток (Motile) и скорость сперматозоидов (VCL) были меньше по

сравнению с фоновыми, но загрязнение объясняло лишь 9 и 8% их дисперсии соответственно. Другими словами, загрязнение влияло на подвижность сперматозоидов, но очень слабо.

Влияние химического загрязнения на концентрацию сперматозоидов

Определение концентрации сперматозоидов у человека и хозяйственно значимых животных — рутинная процедура, регламентируемая ВОЗ и различными национальными и международными руководствами [13, 71, 72]. Для лабораторных животных, в том числе грызунов, также разработаны регламенты, предполагающие иссечение и гомогенизацию придатков семенника [49, 73]. Однако поиск новых — оптимальных — методов определения концентрации клеток и связанных с ними методов отбора эякулированных или эпидидимальных сперматозоидов ведется до сих пор.

Используются разнообразные способы измерения концентрации (или абсолютного количества) сперматозоидов грызунов, из-за чего результаты разных исследований трудно или невозможно сравнить между собой [21, 26–28, 50, 74–76]. Предложенный нами метод позволяет исследовать одновременно показатели подвижности и концентрации сперматозоидов в нескольких повторностях, причем пробы из каудальной части эпидидимиса могут быть отобраны многократно.

Мы не выявили значимого влияния зоны загрязнения на концентрацию сперматозоидов. Это противоречит результатам некоторых токсикологических экспериментов, в которых была продемонстрирована классическая дозовая зависимость между уровнями токсикантов и концентрацией сперматозоидов. Так, у опытной группы *Cl. glareolus* из лабораторной колонии затравка сульфатом меди и хлоридом алюминия снижала концентрацию эпидидимальных сперматозоидов из-за уменьшения активности сперматогенного эпителия семенника (соответственно представленности разных типов клеток) [26, 27]. Цитируемые авторы предположили, что эффект связан с увеличением количества тестостерона (так называемой тестостероновой перегрузкой), поскольку этот гормон в больших количествах подавляет выработку сперматозоидов, а также тормозит секрецию участвующих в стероидогенезе гормонов гипоталамуса [77].

В противоположность этому L.V. Tannenbaum с соавт. [28, 29, 74, 78] не обнаружили различий в концентрации сперматозоидов грызунов,

обитающих на фоновых и загрязненных территориях: значения ни разу не достигали “пороговых” уровней (снижения концентрации на 60–80%). В нашем исследовании этот показатель также оказался нечувствительным к регистрируемым уровням загрязнения.

Связь индивидуальной токсической нагрузки и показателей сперматозоидов

Данные об индивидуальных уровнях накопления тяжелых металлов в органах и тканях животных служат индикатором токсической нагрузки на организм [5, 79–81]. Для этих целей, как правило, исследуют органы преимущественного депонирования тяжелых металлов — печень, почки, кости посткраниального скелета. Мы исследовали концентрации биофильных (Cu и Zn) и токсичных (Cd и Pb) элементов в печени, поскольку ее относят к основным органам-мишеням для металлов [51, 52].

Многие исследователи [80–89] считают, что животные на загрязненных территориях накапливают больше токсикантов, чем на фоновых, а концентрации токсикантов выше у взрослых животных, чем у молодых. Кроме того, разные виды (надвидовые таксоны) накапливают токсиканты неодинаково: более низкие концентрации элементов у мышей по сравнению с полевками объясняют особенностями их биологии — преимущественным питанием семенами, максимально защищенными от поступления избыточного количества металлов, большей подвижностью и др. [90].

Полученные нами данные не во всем подтвердили известные закономерности накопления металлов мелкими млекопитающими. За исключением единственного элемента (Cd) не были обнаружены связи концентрации элементов в организме с зоной загрязнения и возрастом животных. В противоположность ожидаемому отсутствовала зависимость показателей сперматозоидов от концентраций металлов в организме.

Причины отсутствия или слабости индивидуальных токсических эффектов неоднократно обсуждались. К ним относят различное поведение эссенциальных и токсичных элементов в организме (включая их синергетические или антагонистические взаимодействия), высокую индивидуальную изменчивость и специфичность аккумуляции элементов разными популяционными группами, недостаточно высокие уровни регистрируемого загрязнения и/или его мозаичность [5, 28, 29, 91–95].

Обнаруженные различия между районами (в районе СУМЗа грызуны больше накапливают Cd, в районе КМК — Zn и Pb) хорошо иллюстрируют полиэтиологический характер накопления тяжелых металлов в организме. Эти различия могут быть объяснены особенностями географического положения источников загрязнения, технологических циклов производства, систем очистки выбросов, составом руды и т.д. Например, район КМК отличается от СУМЗа более сложной орографией (определяет высокую мозаичность распределения загрязнителей) и менее резкое снижение валовых выбросов после реконструкции предприятия (см. Приложение, рис. S1).

Видоспецифичность реакции сперматозоидов на загрязнение

Большинство показателей сперматозоидов оказались видоспецифичны, даже при рассмотрении близкородственных *Cl. glareolus* и *Cl. rutilus*. По-видимому, это отражает различные репродуктивные стратегии видов. Результаты анализа структуры связей между предикторами и зависимыми переменными (см. Приложение, табл. S7) подтверждают существенные межвидовые различия сперматозоидов грызунов, обнаруженные при тестировании отдельных групп показателей (морфологии, подвижности, концентрации).

Реакция сперматозоидов на загрязнение также оказалась видоспецифичной: сильнее реагировали полевки по сравнению с малой лесной мышью. Выраженность обнаруженных эффектов (для подвижности сперматозоидов) уменьшалась в ряду *Cl. glareolus* > *Cl. rutilus* > *S. uralensis*. К сожалению, нельзя исключить, что менее выраженные эффекты (или их отсутствие) у *Cl. rutilus* и *S. uralensis* могут быть обусловлены небольшими размерами выборок для этих видов. Тем не менее крайне низкие концентрации металлов в печени у *S. uralensis* на импактных участках коррелируют с отсутствием влияния интоксикации организма тяжелыми металлами на показатели сперматозоидов.

Структура корреляций между разными показателями сперматозоидов и величины эффекта

Один из ключевых вопросов нашей работы — анализ согласованности изменений между группами показателей сперматозоидов. Многие авторы исследовали одновременно несколько показателей сперматозоидов [26–29, 60, 96], однако общих закономерностей относительно направленности

изменений показателей под действием разных факторов пока не выявлено. Выполненный нами анализ структуры корреляций между параметрами сперматозоидов показал, что наиболее связанными между собой оказались подвижность и концентрация клеток. Хотя изменчивость морфологических показателей была статистически незначима, доля аномальных клеток и показатели подвижности изменялись на импактных участках однонаправленно — в сторону ухудшения качества сперматозоидов. Такая согласованность реакции на химическое загрязнение может приводить к суммации многих слабых эффектов, что делает итоговый популяционный эффект существенным.

Важно подчеркнуть, что изучение качества сперматозоидов необходимо для оценки потенциальной фертильности самцов, но недостаточно для определения их реальной оплодотворяющей способности [97, 98]. Невозможно точно определить оптимальное качество сперматозоидов для наступления беременности, числа плодов или уровня выживаемости потомства, поскольку после образования зиготы действует комплекс факторов, связанный не только с качеством сперматозоидов.

Использование величин эффекта позволило наглядно сравнить разноразмерные сущности, выразив их в единой шкале. Величины эффекта для показателей сперматозоидов оказались существенно меньше по сравнению с численностью грызунов — результирующей оценкой популяционного воспроизводства (см. рис. 7). С другой стороны, однонаправленность этих эффектов (на импактных участках ниже численность и подвижность сперматозоидов) можно рассматривать как косвенное свидетельство существования связи между качеством сперматозоидов и итоговой популяционной численностью. В определенной степени это позволяет приблизиться к оценке реализованной плодовитости самцов.

В дискуссии о чувствительности показателей сперматозоидов к токсической нагрузке наши результаты могут быть расценены как противоречивые: с одной стороны, половые клетки реагируют на химическое загрязнение, но с другой — реакция на него слабая (см. рис. 7). Слабость эффектов загрязнения можно объяснить наличием эволюционно сложившихся гомеостатических барьеров, в первую очередь гематотестикулярного, надежно защищающих репродуктивную функцию животных [99, 100]. К причинам слабости эффектов можно также отнести пространственную мозаичность токсической нагрузки и подвижность грызунов, которая позволяет избегать неблагоприятных ме-

стообитаний. Кроме того, нельзя исключить, что исследованный уровень загрязнения был недостаточен для существенного сдвига репродуктивных показателей. Это обуславливает необходимость верификации наших выводов для воздействия других источников промышленного загрязнения. В любом случае наши результаты добавляют аргументов тем исследователям, кто считает сперматозоиды “неуязвимыми” для токсического воздействия [1, 28, 29], а не декларирующим высокую чувствительность половых клеток [26, 27].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В настоящей работе мы впервые сравнили для нескольких видов грызунов (*Cl. glareolus*, *Cl. rutilus*, *S. uralensis*), обитающих на участках с контрастными уровнями химического загрязнения от промышленных выбросов, информативность различных показателей эпидидимальных сперматозоидов. Оказалось, что загрязнение ухудшает качество сперматозоидов грызунов из природных популяций, однако реакция на загрязнение слабая. Поэтому ни один из исследованных показателей сперматозоидов не может быть надежным маркером промышленного загрязнения, по крайней мере для исследуемых уровней загрязнения металлами.

Несущественные различия между районами СУМЗа и КМК в большинстве тестов могут свидетельствовать о сходстве воздействия двух источников загрязнения и выявлении закономерностей, которые не связаны со спецификой выбросов конкретного предприятия. Показатели морфологии, подвижности и концентрации эпидидимальных сперматозоидов у изученных грызунов также не зависят от варианта онтогенеза и достигают дефинитивных значений у половозрелых сеголеток и перезимовавших особей; следовательно, потенциальный вклад самцов этих групп в воспроизводство популяции можно считать равноценным.

Наши предположения о разной чувствительности показателей сперматозоидов и видоспецифичности их реакции на загрязнение подтвердились. Подвижность сперматозоидов оказалась более чувствительной к загрязнению по сравнению с морфологией, что согласуется с представлениями о консервативности клеточных структур. В то же время обнаруженная реакция, хотя и слабая, подвижности сперматозоидов на загрязнение позволяет в перспективе исследовать и другие важные функциональные характеристики (например, уровень апоптоза, содержание экстра- и интраклеточных нуклеиновых кислот).

Реакция сперматозоидов на загрязнение оказалась видоспецифичной: сильнее реагировали полевки по сравнению с малой лесной мышью. Этот результат свидетельствует о рискованности экстраполяции результатов с одного вида на другой и важности включения в экотоксикологические исследования разных видов.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

В 2019–2021 гг. работа была поддержана Российским фондом фундаментальных исследований (проект № 19-34-90004). Подготовка рукописи завершена при поддержке государственного контракта (№ 122021000076-9) Института экологии растений и животных Уральского отделения РАН.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность Е.Л. Воробейчику за обсуждение результатов работы, И.А. Кшняеву и А.Н. Созонтову — за консультации по статистической обработке данных, ведущему инженеру Э.Х. Ахуновой — за измерение концентраций металлов. Авторы признательны анонимным рецензентам за ценные замечания, С.В. Мухачевой, А.Н. Созонтову, Т.Н. Орехову за помощь в сборе материала.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Все процедуры, выполняемые при работе с животными, соответствовали этическим нормам Института экологии растений и животных РАН (Протокол № 4 от 26.01.2021).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Llobet J. M., Colomina M. T., Sirvent J. J. et al. Reproductive toxicology of aluminum in male mice // *Fundamental and Applied Toxicology*. 1995. V. 25. № 1. P. 45–51.
2. Мухачева С.В. Воспроизводство населения рыжей полевки в градиенте техногенного загрязнения среды // *Зоол. журнал*. 2001. Т. 80. № 12. С. 1509–1517.
3. Мухачева С.В. Многолетняя динамика показателей репродукции рыжей полевки в период сокращения промышленных выбросов // *Принципы экологии*. 2016. № 3. С. 102–102.
4. Damek-Poprawa M., Sawicka-Kapusta K. Damage to the liver, kidney, and testis with reference to burden of heavy metals in yellow-necked mice from areas around steelworks and zinc smelters in Poland // *Toxicology*. 2003. V. 186. № 1–2. P. 1–10.
5. Damek-Poprawa M., Sawicka-Kapusta K. Histopathological changes in the liver, kidneys, and testes of bank voles environmentally exposed to heavy metal emissions from the steelworks and zinc smelter in Poland // *Environmental Research*. 2004. V. 96. № 1. P. 72–78.
6. Ieradi L. A., Zima J., Allegra F. et al. Evaluation of genotoxic damage in wild rodents from a polluted area in the Czech Republic // *Folia Zoologica*. 2003. V. 52. № 1. P. 57–66.
7. Безель В.С. Экологическая токсикология: популяционный и биоценотический аспекты. Екатеринбург: Гощицкий, 2006. 280 с.
8. Ивантер Э.В., Медведев Н.В. Экологическая токсикология природных популяций птиц и млекопитающих Севера. М.: Наука, 2007. 229 с.
9. Amuno S., Niyogi S., Amuno M., Attitaa J. Heavy metal bioaccumulation and histopathological alterations in wild Arctic hares (*Lepus arcticus*) inhabiting a former lead-zinc mine in the Canadian high Arctic: a preliminary study // *Science of the Total Environment*. 2016. V. 556. P. 252–263.
10. Амбарян А.В., Мальцев А.Н., Котенкова Е.В. Взаимосвязь характеристик полового поведения и показателей конкурентоспособности спермы самцов у таксонов надвидового комплекса *Mus musculus sensu lato* // *Журнал общ. биол.* 2015. Т. 76. № 3. С. 212–224.
11. Потапова О.Ф., Потапов М.А., Кондратюк Е.Ю., Евсиков В.И. Динамика тестостерона у самцов степной пеструшки *Lagurus lagurus* в ходе размножения отражает видовую систему брачных отношений // *Доклады РАН*. 2016. Т. 468. № 6. С. 716–718.
12. WHO laboratory manual for the examination and processing of human semen. 6th ed. Geneva: World Health Organization, 2021. 276 p.
13. International Organization for Standardization ISO 23162: 2021 Basic semen examination — Specification and test methods. URL: <https://www.iso.org/ru/standard/74800.html> (дата обращения: 01.12.2023).
14. Wadi S. A., Ahmad G. Effects of lead on the male reproductive system in mice // *J. of Toxicology and Environmental Health. Part A*. 1999. V. 56. № 7. P. 513–521.
15. Pichardo-Matamoros D., Sevilla F., Elizondo-Salazar J. et al. Exploration of semen quality analyzed by casamot systems of brahman bulls infected with BLV and BHV-1 // *Scientific Reports*. 2023. V. 13. № 1. P. 18659.
16. Hughes R. L. Comparative morphology of spermatozoa from five marsupial families // *Australian J. of Zoology*. 1965. V. 13. № 4. P. 533–544.
17. Malo A. F., Gomendio M., Garde J. et al. Sperm design and sperm function // *Biology Letters*. 2006. V. 2. № 2. P. 246–249.
18. Gizejewski Z., Szafranska B., Steplewski Z. et al. Cottonseed feeding delivers sufficient quantities of

- gossypol as a male deer contraceptive // *European J. of Wildlife Research*. 2008. V. 54. № 3. P. 469–477.
19. Wolf K.N., Wildt D.E., Vargas A. et al. Age-dependent changes in sperm production, semen quality, and testicular volume in the black-footed ferret (*Mustela nigripes*) // *Biology of Reproduction*. 2000. V. 63. № 1. P. 179–187.
 20. Bierla J.B., Gizejewski Z., Leigh C.M. et al. Sperm morphology of the Eurasian beaver, *Castor fiber*: an example of a species of rodent with highly derived and pleiomorphic sperm populations // *J. of Morphology*. 2007. V. 268. № 8. P. 683–689.
 21. Gómez Montoto L., Magaña C., Tourmente M. et al. Sperm competition, sperm numbers and sperm quality in muroid rodents // *PLoS One*. 2011. V. 6. № 3. Art. 18173.
 22. Tourmente M., Zarka-Trigo D., Roldan E.R.S. Is the hook of muroid rodent's sperm related to sperm train formation? // *J. of Evolutionary Biology*. 2016. V. 29. № 6. P. 1168–1177.
 23. Lakoski K.A., Carron C.P., Cabot C.L., Saling P.M. Epididymal maturation and the acrosome reaction in mouse sperm: response to zona pellucida develops coincident with modification of M42 antigen // *Biology of Reproduction*. 1988. V. 38. № 1. P. 221–233.
 24. Cooper T.G. Sperm maturation in the epididymis: a new look at an old problem // *Asian J. of Andrology*. 2007. V. 9. № 4. P. 533–539.
 25. Monteiro G.A., Papa F.O., Zahn F.S. et al. Cryopreservation and fertility of ejaculated and epididymal stallion sperm // *Animal Reproduction Science*. 2011. V. 127. № 3–4. P. 197–201.
 26. Miska-Schramm A., Kruczek M., Kapusta J. Effect of copper exposure on reproductive ability in the bank vole (*Myodes glareolus*) // *Ecotoxicology*. 2014. V. 23. № 8. P. 1546–1554.
 27. Miska-Schramm A., Kapusta J., Kruczek M. The effect of aluminum exposure on reproductive ability in the bank vole (*Myodes glareolus*) // *Biological Trace Element Research*. 2017. V. 177. № 1. P. 97–106.
 28. Tannenbaum L.V., Bazar M., Hawkins M.S. et al. Rodent sperm analysis in field-based ecological risk assessment: pilot study at Ravenna army ammunition plant, Ravenna, Ohio // *Environmental Pollution*. 2003. V. 123. № 1. P. 21–29.
 29. Tannenbaum L.V., Thran B.H., Williams K.J. Demonstrating ecological receptor health at contaminated sites with wild rodent sperm parameters // *Archives of Environmental Contamination and Toxicology*. 2007. V. 53. № 3. P. 459–465.
 30. Roldan E.R.S. Sperm competition and the evolution of sperm form and function in mammals // *Reproduction in Domestic Animals*. 2019. V. 54. P. 14–21.
 31. Смирнов Г.Ю. Подвижность сперматозоидов рыжей (*Clethrionomys glareolus*) и красной (*Cl. rutilus*) полевков в условиях промышленного загрязнения // *Экология*. 2022. № 1. С. 74–84. [Smirnov G.Yu. Sperm motility in bank (*Clethrionomys glareolus*) and northern red-backed voles (*Cl. rutilus*) exposed to industrial pollution // *Russ. J. of Ecol*. 2022. V. 53. № 1. P. 48–57.]
 32. Смирнов Г.Ю., Давыдова Ю.А. Влияние промышленного загрязнения среды обитания на встречаемость аномальных сперматозоидов у рыжей полевки (*Myodes glareolus*) // *Экология*. 2018. № 5. С. 403–408. [Smirnov G.Yu., Davydova Yu.A. Effect of industrial pollution of the environment on the frequency of abnormal spermatozoa in the bank vole, *Myodes glareolus* // *Russ. J. of Ecol*. 2018. V. 49. № 5. P. 459–463.]
 33. Оленев Г.В. Альтернативные типы онтогенеза цикломорфных грызунов и их роль в популяционной динамике (экологический анализ) // *Экология*. 2002. № 5. С. 341–350. [Olenev G.V. Alternative types of ontogeny in cyclomorphic rodents and their role in population dynamics: An ecological analysis // *Russ. J. of Ecol*. 2002. V. 33. № 5. P. 321–330.]
 34. Оленев Г.В. Определение возраста цикломорфных грызунов, функционально-онтогенетическая детерминированность, экологические аспекты // *Экология*. 2009. № 2. С. 103–115. [Olenev G.V. Determining the age of cyclomorphic rodents: Functional ontogenetic determination, ecological aspects // *Russ. J. of Ecol*. 2009. V. 40. № 2. P. 93–104.]
 35. Воробейчик Е.Л., Давыдова Ю.А., Кайгородова С.Ю., Мухачева С.В. Исследование мелких млекопитающих Висимского заповедника: вклад в популяционную экотоксикологию? // *Результаты изучения природы Висимского биосферного заповедника: Науч. сб. ИЭРиЖ УрОРАН. Екатеринбург, 2006. С. 108–129.*
 36. Воробейчик Е.Л., Пищулин П.Г. Промышленное загрязнение снижает роль деревьев в формировании структуры полей концентраций тяжелых металлов в лесной подстилке // *Экология*. 2016. № 5. С. 323–334. [Vorobeichik E.L., Pishchulin P.G. Industrial pollution reduces the effect of trees on forming the patterns of heavy metal concentration fields in forest litter // *Russ. J. of Ecol*. 2016. V. 47. № 5. P. 431–441.]
 37. Воробейчик Е.Л., Кайгородова С.Ю. Многолетняя динамика содержания тяжелых металлов в верхних горизонтах почв в районе воздействия медеплавильного завода в период сокращения объемов его выбросов // *Почвоведение*. 2017. № 8. С. 1009–1024. [Vorobeichik E.L., Kaigorodova S.Yu. Long-term dynamics of heavy metals in the upper horizons of soils in the region of a copper smelter impacts during the period of reduced emission // *Eurasian Soil Science*. 2017. V. 50. № 8. P. 977–990.]
 38. Korkina I.N., Vorobeichik E.L. Humus Index as an indicator of the topsoil response to the impacts of industrial pollution // *Applied Soil Ecology*. 2018. V. 123. P. 455–463.
 39. Kozlov M., Zvereva E., Zverev V. Impacts of point polluters on terrestrial biota: Comparative analysis of 18

- contaminated areas. V. 15. Dordrecht: Springer Science & Business Media, 2009. 466 p.
40. Мухачева С.В. Многолетняя динамика сообществ мелких млекопитающих в период снижения выбросов медеплавильного завода. 1. Состав, обилие и разнообразие // Экология. 2021. № 1. С. 66–76. [Mukhacheva S.V. Long-term dynamics of small mammal communities in the period of reduction of copper smelter emissions. 1. Composition, abundance, and diversity // Russ. J. of Ecol. 2021. V. 52. № 1. P. 84–93.]
 41. Воробейчик Е.Л., Трубина М.Р., Хантемирова Е.В., Бергман И.Е. Многолетняя динамика лесной растительности в период сокращения выбросов медеплавильного завода // Экология. 2014. № 6. С. 448–448. [Vorobeichik E.L., Trubina M.R., Khantemirova E.V., Bergman I.E. Long-term dynamic of forest vegetation after reduction of copper smelter emissions // Russ. J. of Ecol. 2014. V. 45. № 6. P. 498–507.]
 42. Трубина М.Р., Воробейчик Е.Л., Хантемирова Е.В. и др. Динамика лесной растительности после снижения промышленных выбросов: быстрое восстановление или продолжение деградации // Докл. РАН. 2014. Т. 458. С. 721–725. [Trubina M.R., Vorobeichik E.L., Khantemirova E.V. et al. Dynamics of forest vegetation after the reduction of industrial emissions: Fast recovery or continued degradation? // Doklady Biological Sciences. 2014. V. 458. № 1. P. 302–305.]
 43. Kryštufek B., Tesakov A.S., Lebedev V.S. et al. Back to the future: the proper name for red-backed voles is *Clethrionomys Tilesius* and not *Myodes Pallas* // Mammalia. 2020. V. 84. № 2. P. 214–217.
 44. Павлинов И.Я., Хляп Л.А. Отряд Rodentia // Млекопитающие России: систематико-географический справочник / Сборник трудов Зоологического музея МГУ. М: КМК, 2012. Т. 52. С. 142–312.
 45. Карасева Е.В., Телицина А.Ю. Методы изучения грызунов в полевых условиях. М.: Наука, 1996. 227 с.
 46. Колчева Н.Е. Динамика экологической структуры популяций лесной мыши на Южном Урале: Дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 1992. 179 с.
 47. Кшнясев И.А., Давыдова Ю.А. Популяционные циклы и синдром Читти // Экология. 2021. № 1. С. 51–57. [Kshnyasev I.A., Davydova Yu.A. Population cycles and the Chitty syndrome // Russ. J. Ecol. 2021. V. 52. № 1. P. 70–75.]
 48. Мухачева С.В., Созонтов А.Н. Многолетняя динамика сообществ мелких млекопитающих в период снижения выбросов медеплавильного завода. II. Бета-разнообразие // Экология. 2021. № 6. С. 470–480. [Mukhacheva S.V., Sozontov A.N. Long-term dynamics of small mammal communities in the period of reduction of copper smelter emissions: 2. β -Diversity. // Russ. J. Ecol. 2021. V. 52. № 6. P. 533–542.]
 49. Tayata K., Fujita H., Takahashi H. et al. Measuring mouse sperm parameters using a particle counter and sperm quality analyzer: a simple and inexpensive method // Reproductive Toxicology. 2006. V. 22. № 1. P. 92–101.
 50. Kruczek M., Styrna J., Kapusta J. Reproductive capacity of male bank voles (*Myodes glareolus* Schreber, 1780)-age-dependent changes in functional activity of epididymal sperm // Belgian J. of Zoology. 2013. V. 143. № 2. P. 131–141.
 51. Hébert C.D., Elwell M.R., Travlos G.S. et al. Subchronic toxicity of cupric sulfate administered in drinking water and feed to rats and mice // Fundamental and Applied Toxicology. 1993. V. 21. № 4. P. 461–475.
 52. Aburto E.M., Cribb A., Fuentealba I.C. et al. The failure of selenium supplementation to prevent copper-induced liver damage in Fischer 344 rats // Canad. J. of Veterinary Research. 2001. V. 65. № 2. P. 104–110.
 53. StatSoft Inc. STATISTICA (data analysis software system), version 8.0. URL: <http://statsoft.ru> (дата обращения: 23.11.2023).
 54. Posit team. RStudio: Integrated Development Environment for R. PBC, Boston, MA: Posit Software. URL: <http://www.posit.co/>. 2023.
 55. R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL: <https://www.R-project.org/>. 2023.
 56. Wickham H. Ggplot2: elegant graphics for data analysis. New York: Springer-Verlag, 2016. 211 p.
 57. Pustejovsky J.E., Chen M., Swan D.M. SingleCaseES: A calculator for Single-Case Effect Sizes. R package version 0.7.2. 2023.
 58. Pesch S., Bergmann M. Structure of mammalian spermatozoa in respect to viability, fertility and cryopreservation // Micron. 2006. V. 37. № 7. P. 597–612.
 59. Мамина В.П. Морфофункциональный анализ семенников и сперматозоидов в оценке репродуктивного успеха самцов рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) // Изв. РАН. Серия биологич. 2012. № 5. С. 554–562.
 60. Kotula-Balak M., Grzmil P., Chojnacka K. et al. Do photoperiod and endocrine disruptor 4-tert-octylphenol effect on spermatozoa of bank vole (*Clethrionomys glareolus*)? // General and Comparative Endocrinology. 2014. V. 201. P. 21–29.
 61. Wyrobek A.J., Gordon L.A., Burkhart J.G. et al. An evaluation of the mouse sperm morphology test and other sperm tests in nonhuman mammals: A report of the US environmental protection agency gene-tox program // Mutation Research. 1983. V. 115. № 1. P. 1–72.
 62. Styrna J., Kilarski W., Krzanowska H. Influence of the CBA genetic background on sperm morphology and fertilization efficiency in mice with a partial Y chromosome deletion // Reproduction. 2003. V. 126. № 5. P. 579–588.
 63. Осадчук Л.В., Осадчук А.В. Генетическая изменчивость продукции и морфологии сперматозоидов

- у лабораторных мышей // Бюлл. эксперимент. биологии и медицины. 2010. Т. 149. № 6. С. 678–681.
64. *Menkveld R.* Clinical significance of the low normal sperm morphology value as proposed in the fifth edition of the WHO Laboratory Manual for the Examination and Processing of Human Semen // *Asian J. of Andrology*. 2010. V. 12. № 1. P. 47–58.
 65. *Смирнов Г.Ю.* Качественная оценка морфологии сперматозоидов рыжей полевки *Myodes glareolus* Schreber в условиях промышленного загрязнения // *Экология: факты, гипотезы, модели: Мат-лы конф. молодых ученых (27–31 марта 2017 г.)*. Екатеринбург: ИД “Лисица”, 2017. С. 119–123.
 66. *Смирнов Г.Ю.* Встречаемость аномальных сперматозоидов у грызунов в районах двух медеплавильных заводов // *Морфология*. 2020. Т. 157. № 2. С. 197.
 67. *Смирнов Г.Ю., Давыдова Ю.А.* Онтогенетические изменения морфологии сперматозоидов рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) // *Экология*. 2020. № 2. С. 156–159. [*Smirnov G.Yu., Davydova Yu.A.* Ontogenetic changes in bank vole (*Clethrionomys glareolus*) sperm morphology // *Russ. J. of Ecol.* 2020. V. 51. № 2. P. 195–198.]
 68. *Amann R.P., Waberski D.* Computer-assisted sperm analysis (CASA): capabilities and potential developments // *Theriogenology*. 2014. V. 81. № 1. P. 5–17.
 69. *Dvorakova K., Stopka P.* Sperm trains and mating behaviour in wood mice of the genus *Apodemus* // *Reproduction Fertility and Development*. 2004. V. 16. P. 260.
 70. *Gómez Montoto L., Sánchez M.V., Tourmente M.* et al. Sperm competition differentially affects swimming velocity and size of spermatozoa from closely related murid rodents: head first // *Reproduction*. 2011. V. 142. № 6. P. 819–830.
 71. *Björndahl L., Mortimer D., Barratt C.L.R.* et al. A practical guide to basic laboratory andrology. Cambridge: Cambridge University Press, 2010. 336 p.
 72. *Chenoweth P.J., Lorton S.* Animal andrology: theories and applications. Wallingford: Cabi, 2014. 568 p.
 73. *Behringer R., Gertsenstein M., Nagy K.V., Nagy A.* Manipulating the mouse embryo: a laboratory manual. New York: Cold Spring Harbor Laboratory Press, 2014. 814 p.
 74. *Tannenbaum L.V., Thran B.H., Willams K.J.* Testing the limits of rodent sperm analysis: azoospermia in an otherwise healthy wild rodent population // *Archives of Environmental Contamination and Toxicology*. 2009. Art. 64.
 75. *Tourmente M., Villar-Moya P., Varea-Sánchez M.* et al. Performance of rodent spermatozoa over time is enhanced by increased ATP concentrations: the role of sperm competition // *Biology of Reproduction*. 2015. V. 93. № 3. Art. 64.
 76. *Chen X., Hou X., Feng T.* et al. Anti-fertility effect of levonorgestrel and/or quinestrol on striped field mouse (*Apodemus agrarius*): evidence from both laboratory and field experiments // *Integrative Zoology*. 2021. V. 17. № 6. P. 1041–1052.
 77. *Matsumoto A.M., Karpas A.E., Bremner W.J.* Chronic human chorionic gonadotropin administration in normal men: evidence that follicle-stimulating hormone is necessary for the maintenance of qualitatively normal spermatogenesis in man // *The J. of Clinical Endocrinology and Metabolism*. 1986. V. 62. № 6. P. 1184–1192.
 78. *Tannenbaum L.V., Beasley J.C.* Validating mammalian resistance to stressor-mediated reproductive impact using rodent sperm analysis // *Ecotoxicology*. 2016. V. 25. № 3. P. 584–593.
 79. *Sánchez-Chardi A., Peñarroja-Matutano C., Borrás M., Nadal J.* Bioaccumulation of metals and effects of a landfill in small mammals. Part III: Structural alterations // *Environmental research*. 2009. V. 109. № 8. P. 960–967.
 80. *Sánchez-Chardi A., Ribeiro C.A.O., Nadal J.* Metals in liver and kidneys and the effects of chronic exposure to pyrite mine pollution in the shrew *Crocidura russula* inhabiting the protected wetland of Doñana // *Chemosphere*. 2009. V. 76. № 3. P. 387–394.
 81. *Tête N., Durfort M., Rieffel D.* et al. Histopathology related to cadmium and lead bioaccumulation in chronically exposed wood mice, *Apodemus sylvaticus*, around a former smelter // *Science of the Total Environment*. 2014. V. 481. P. 167–177.
 82. *Talmage S.S., Walton B.T.* Small mammals as monitors of environmental contaminants // *Reviews of Environmental Contamination and Toxicology*. 1991. № 119. P. 47–145.
 83. *Pankakoski E., Koivisto I., Hyvärinen H., Terhivuo J.* Shrews as indicators of heavy metal pollution // *Advances in the biology of shrews*. Pittsburgh, Pennsylvania: Carnegie Museum of Natural History, 1994. V. 18. P. 136–147.
 84. *Pereira R., Pereira M.L., Ribeiro R., Gonçalves F.* Tissues and hair residues and histopathology in wild rats (*Rattus rattus* L.) and Algerian mice (*Mus spretus* Lataste) from an abandoned mine area (Southeast Portugal) // *Environmental Pollution*. 2006. V. 139. № 3. P. 561–575.
 85. *Beernaert J., Scheirs J., Leirs H.* et al. Non-destructive pollution exposure assessment by means of wood mice hair // *Environmental Pollution*. 2007. V. 145. № 2. P. 443–451.
 86. *Rogival D., Scheirs J., Blust R.* Transfer and accumulation of metals in a soil–diet–wood mouse food chain along a metal pollution gradient // *Environmental Pollution*. 2007. V. 145. № 2. P. 516–528.
 87. *Wijnhoven S., Leuven R.S.E.W., van der Velde G.* et al. Heavy-metal concentrations in small mammals from a diffusely polluted floodplain: importance of species- and location-specific characteristics // *Archives of Environmental Contamination and Toxicology*. 2007. V. 52. № 4. P. 603–613.

88. *Levengood J.M., Heske E.J.* Heavy metal exposure, reproductive activity, and demographic patterns in white-footed mice (*Peromyscus leucopus*) inhabiting a contaminated floodplain wetland // *Science of the Total Environment*. 2008. V. 389. № 2–3. P. 320–328.
89. *Безель В.С., Мухачева С.В.* Геохимическая экология мелких млекопитающих в условиях промышленного загрязнения среды: есть ли эффект от снижения выбросов? // *Геохимия*. 2020. Т. 65. № 8. С. 823–832.
90. Concentrations of selected elements, physical condition, reproductive activity, and demographic patterns in small mammals inhabiting DePue wildlife management area: Illinois Waste Management and Research Center / eds. Heske E.J., Levengood J.M., Caldwell K.D. Champaign: Illinois Waste Management and Research Center, 2003. 36 p.
91. *Hunter B.A., Johnson M.S., Thompson D.J.* Ecotoxicology of copper and cadmium in a contaminated grassland ecosystem. III. Small mammals // *J. of Applied Ecology*. 1987. V. 24. № 2. P. 601–614.
92. *Au D.W.T.* The application of histo-cytopathological biomarkers in marine pollution monitoring: a review // *Marine Pollution BR Core Teamulletin*. 2004. V. 48. № 9–10. P. 817–834.
93. *Schipper A.M., Loos M., Ragas A.M.J. et al.* Modeling the influence of environmental heterogeneity on heavy metal exposure concentrations for terrestrial vertebrates in river floodplains // *Environmental Toxicology and Chemistry: An International J.* 2008. V. 27. № 4. P. 919–932.
94. *Brumbaugh W.G., Mora M.A., May T.W., Phalen D.N.* Metal exposure and effects in voles and small birds near a mining haul road in Cape Krusenstern National Monument, Alaska // *Environmental Monitoring and Assessment*. 2010. V. 170. № 1. P. 73–86.
95. *Мухачева С.В.* Многолетняя динамика концентрации тяжелых металлов в корме и организме рыжей полевки (*Myodes glareolus*) в период снижения выбросов медеплавильного завода // *Экология*. 2017. № 6. С. 461–471. [*Mukhacheva S.V.* Long-term dynamics of heavy metal concentrations in the food and liver of bank voles (*Myodes glareolus*) in the period of reduction of emissions from a copper smelter // *Russ. J. of Ecol.* 2017. V. 48. №6. P. 559–568.]
96. *Осадчук Л.В., Клещев М.А.* Межлинейные различия показателей сперматогенеза у инбредных мышей // *Морфология*. 2016. Т. 149. № 2. С. 54–57.
97. *Muller C.H.* Rationale, interpretation, validation, and uses of sperm function tests // *J. of Andrology*. 2000. V. 21. № 1. P. 10–30.
98. *Amann R.P., Hammerstedt R.H.* Detection of differences in fertility // *J. of Andrology*. 2002. V. 23. № 3. P. 317–325.
99. *Marchlewicz M.* Effectiveness of blood-testis and blood-epididymis barriers for lead // *Annales Academiae Medicae Stetinensis*. 1994. V. 40. P. 37–51.
100. *Mruk D.D., Cheng C.Y.* The mammalian blood-testis barrier: its biology and regulation // *Endocrine Reviews*. 2015. V. 36. № 5. P. 564–591.

EFFECT OF CHEMICAL POLLUTION ON THE FERTILITY OF MALE RODENTS FROM NATURAL POPULATIONS: COMPARING THE RESPONSE OF SPERM MORPHOLOGY, MOTILITY, AND CONCENTRATION

G. Yu. Smirnov^{1, *} and Yu. A. Davydova¹

¹*Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch, Russian Academy of Sciences, Ekaterinburg, 620144 Russia*
*e-mail: smirnov_gy@ipae.uran.ru

Abstract — The results of studies of epididymal spermatozoa of three species of rodents (bank vole *Clethrionomys glareolus*, northern red-backed vole *Cl. rutilus*, and herb field mouse *Sylviaemus uralensis*) living under long-term exposure to atmospheric emissions from two large copper smelters in the Middle Urals are summarized (Middle Ural and Kirovgrad copper smelters). The impact of pollution (including at the individual level on the accumulation of Cu, Zn, Pb, and Cd in the liver) was assessed for indicators characterizing the quality of sperm from different aspects: morphology (proportion of cells with head and tail defects), motility (proportion of motile cells, velocity, and straightness of movement) and concentration. Sperm motility responds to pollution: in impact zones, the proportion of motile cells and their velocity were lower than in background zones. The occurrence of abnormal cells and sperm concentration were not statistically significantly different between impact and background zones. The reaction of sperm to chemical pollution is species-specific: voles react more strongly than the herb field mouse. The consistency of changes in sperm parameters (in the direction of their deterioration) in response to increased pollution was found only in the bank vole. Effect sizes for sperm parameters are much smaller compared to those for liver Cd accumulation and animal abundance. In general, the reaction of sperm to pollution turned out to be weak, none of the studied indicators can be a reliable marker of industrial pollution.

Keywords: sperm quality, reproductive success, voles, mice, copper smelter, heavy metals

УДК 574.587:591.543(285.2:212.3)

МАКРОЗООБЕНТОС СУБАРКТИЧЕСКИХ ОЗЕР КАК ПОКАЗАТЕЛЬ КЛИМАТИЧЕСКИХ ИЗМЕНЕНИЙ

© 2024 г. А. А. Максимов^{а,*}, Н. А. Березина^а

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

*e-mail: alexeymaximov@mail.ru

Поступила в редакцию 09.10.2023 г.

После доработки 19.12.2023 г.

Принята к публикации 20.01.2024 г.

Рассмотрены изменения макрозообентоса двух различающихся по степени гумификации воды северных озер за 50-летний период, прошедший со времени проведения первых исследований. В озере с неокрашенной гумусом водой биомасса бентоса увеличилась, а в гумифицированном уменьшилась. Произошедшие изменения обусловлены потеплением климата, особенно выраженным в зимний период. Сделан вывод о том, что даже близко расположенные водоемы могут по-разному реагировать на изменения климата. В зависимости от характера водосбора и морфологии озер может наблюдаться как повышение их продуктивности из-за поступления биогенных веществ, так и снижение из-за гумификации.

Ключевые слова: зообентос, донные сообщества, многолетние изменения, северные озера, малые озера, гумификация, изменение климата

DOI: 10.31857/S0367059724030054 **EDN:** BJZMUL

Климатические изменения существенно влияют на природные экосистемы. Наиболее сильно потепление климата затронуло арктические и субарктические регионы планеты [1–3]. Озера являются важным элементом высокоширотных ландшафтов. В северных районах даже небольшие изменения температуры заметно сказываются на продолжительности ледового периода, радикально влияющего практически на все озерные процессы (вертикальное перемешивание и аэрацию водной толщи, световой режим и др.) [4]. На состоянии водных экосистем также сказываются гидрологические и биогеохимические процессы, происходящие на водосборе, многие из которых зависят от климата, в частности от времени образования и степени развития снежного покрова [5, 6]. В силу этих причин субарктические озера считаются чувствительными индикаторами изменений климата [7–9].

Влияние изменений климата на экосистемы северных водоемов слабо изучено. Оценки экологических последствий климатических изменений обычно основаны на анализе рядов многолетних наблюдений. Однако в полярных районах регулярный экологический мониторинг был начат относительно недавно и, как правило, приурочен к местам сильного локального антропогенного воздействия (например, [10]), что затрудняет ис-

пользование полученных данных для оценки таких крупномасштабных процессов, как изменения климата. В связи с этим большую ценность представляют результаты первых гидробиологических исследований, проведенных в годы с более холодным климатом.

Из обитателей водоемов макрозообентос считается наиболее эффективным индикатором долгосрочных изменений природной среды, поскольку по сравнению с планктоном организмы макрозообентоса имеют более длительный жизненный цикл, вследствие чего они менее чувствительны к сезонным и синоптическим колебаниям [11]. Макрозообентос озер Кривое и Круглое, расположенных в Северной Карелии (рис. 1), был впервые исследован в рамках Международной биологической программы в 1968–1969 гг. [12]. Впоследствии исследования на обоих озерах были надолго прерваны. Только в середине 1990-х годов был изучен качественный состав и количественные характеристики личинок двукрылых литоральной зоны [13–15]. В 2002 г. были возобновлены регулярные наблюдения за состоянием донных сообществ на оз. Кривое. В ходе исследований установлено, что межгодовые колебания биомассы макрозообентоса в озере в значительной степени определяются погодными условиями в зимний период [16].

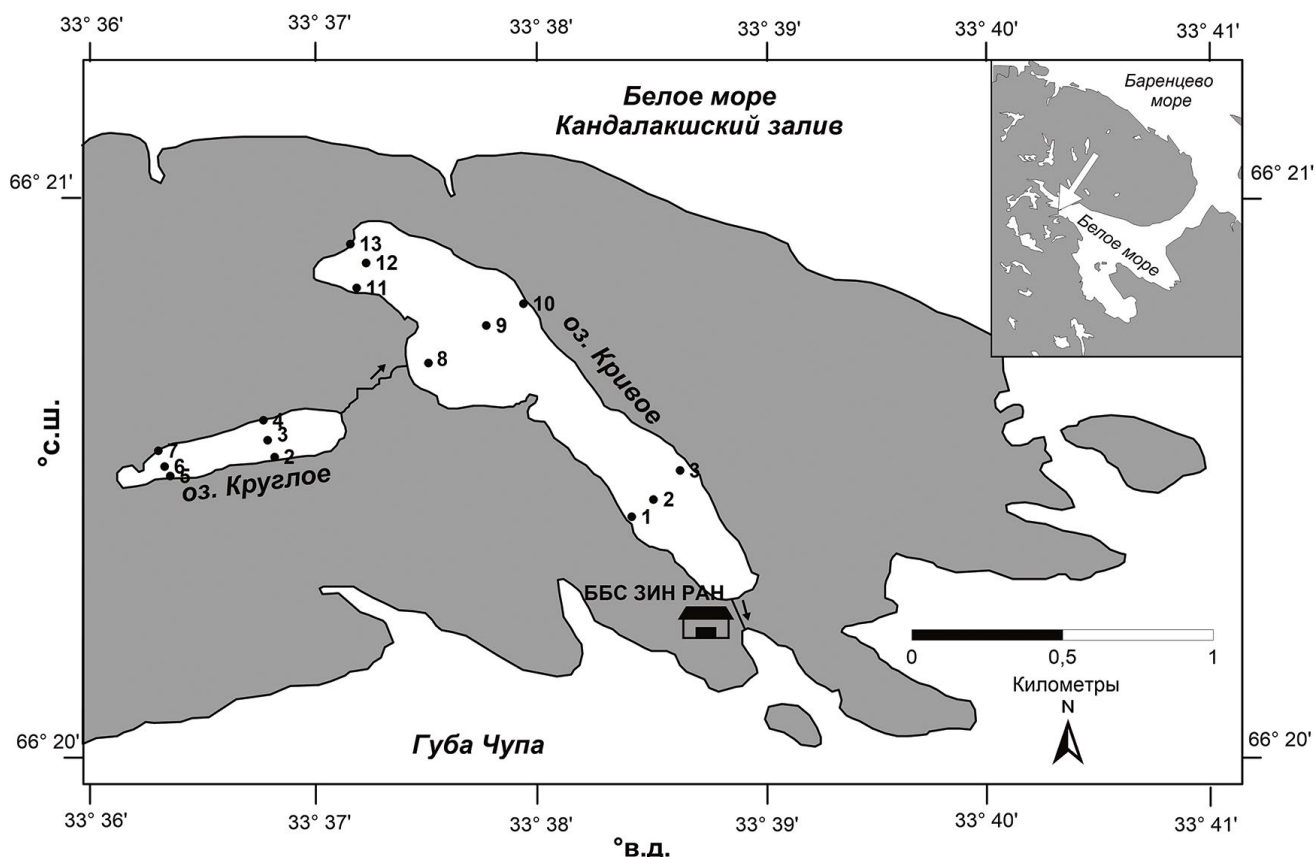


Рис. 1. Карта-схема исследованных озер с указанием станций отбора проб.

В Северной Европе температура зимой тесно связана с поступлением теплого и влажного воздуха с Атлантики, которое часто характеризуют индексами североатлантического колебания (NAO от английского North Atlantic Oscillation). Положительные аномалии NAO сопровождаются увеличением западного переноса воздушных масс и мягкими зимами [3]. Биомасса зообентоса озер Северо-Запада России коррелирует с NAO [17–19]. При этом характер связи, по-видимому, зависит от содержания в воде аллохтонных растворенных органических веществ. Для светлых неокрашенных озер характерно увеличение биомассы бентоса при повышении NAO (обычно с лаг-периодом 1–2 года), в то время как в гумифицированном озере корреляция была отрицательной [17].

Основываясь на данных о влиянии суровости зим и NAO на количественное развитие донных животных, мы предположили, что с увеличением температуры в зимний период могут быть связаны не только краткосрочные межгодовые, но и более длительные многолетние изменения в донных сообществах и экосистемах озер. При этом реакция озерного бентоса на потепление климата будет

зависеть от содержания в воде гуминовых веществ. Для проверки данной гипотезы мы проанализировали изменения, произошедшие в макрозообентосе озер Кривое и Круглое, которые сильно различаются по степени гумификации воды [20], за 50 лет со времени проведения здесь первых исследований.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

При сборе материала мы старались воспроизвести методику работ наших предшественников, насколько позволяла приведенная в публикации [12] информация. Макрозообентос отбирали один раз в месяц с июня по сентябрь в течение двух лет (2019 и 2020 гг.) на тех же станциях, что в 1960-х гг. (см. рис. 1). В качестве орудия лова использовали дночерпатель Ван-Вина с площадью захвата 0.025 м². В 1968 и 1969 гг. применяли дночерпатель такой же площади (тип прибора не указан). В 1960-е гг. на каждой станции одновременно брали две дночерпательные пробы, в 2019–2020 гг. количество проб увеличили до трех, чтобы обеспечить возможность статистической обработки материала. В оба периода пробы промывали через капроновое сито с ячейей ~0.25 мм. Собранный материал фиксировали 4%-

ным формалином. Пробы выдерживали в течение не менее 4 мес. в фиксированном состоянии, затем разбирали в лаборатории по стандартной методике [21]. Общий объем материала составил 260 проб в 1968–1969 гг. и 360 проб – в 2019–2020 гг.

Данные первичных наблюдений 1960-х гг., к сожалению, не были опубликованы. В монографии [12] приведены только средние за 1968–1969 гг. величины общей численности и биомассы макрозообентоса на разных глубинах, а также средняя за сезон (июнь – сентябрь) биомасса разных групп животных в двух озерах в 1968 и 1969 гг.

Соответственно нами были рассчитаны аналогичные показатели для 2019 и 2020 гг. При расчетах мы использовали приведенные в [12] данные по площадям, занимаемым отдельными глубинными зонами. В июле 1968 г. и в 1969 г. в дополнение к дночерпательным сборам в оз. Круглое был проведен количественный учет губок на затопленных корягах в прибрежной зоне. Поскольку нами количественный учет организмов-обрастателей не проводился, эта группа была исключена при расчете средней биомассы макрозообентоса в озерах (в настоящее время губки довольно часто встречаются и в оз. Кривое).

Статистическую обработку данных 2019–2020 гг. проводили следующим образом. На основании 360 дночерпательных проб, взятых на станциях, рассчитывали стандартную ошибку величин численности и биомассы отдельных групп животных и всего макрозообентоса. Дальнейшие вычисления проводились на основе известных формул переноса ошибок. Ошибка для разных глубинных зон определялась как:

$$m = \sqrt{(m_1^2 + m_2^2 + \dots + m_n^2)} / n,$$

где $m_1, m_2, \dots, m_n$ – ошибки на отдельных станциях данной зоны, n – количество станций. Средневзвешенные показатели для всего озера рассчитывали исходя из площадей, занимаемых разными глубинными зонами, опубликованных в [12]. Аналогичным образом ошибку среднесезонных величин для 2019 и 2020 гг. вычисляли как ошибку средней по данным четырех съемок по формуле:

$$m_{\text{год}} = \sqrt{m_{\text{июнь}}^2 + m_{\text{июль}}^2 + m_{\text{август}}^2 + m_{\text{сентябрь}}^2} / 4.$$

В 1960-х гг. статистическая обработка данных не проводилась. Однако в 2019 и 2020 гг. стандартные

ошибки показателей обилия донных животных разных групп тесно коррелировали с их численностью и биомассой. В связи с этим нами выполнена ориентировочная оценка ошибок численности и биомассы в 1960-х гг. с помощью следующих уравнений, параметры которых были рассчитаны по данным 2019–2020 гг.:

оз. Кривое:

$$m_N = 0.986 + 0.051N (n=32, r=0.959, P<0.000),$$

$$m_B = 0.023 + 0.056B (n=32, r=0.808, P<0.000);$$

оз. Круглое:

$$m_N = 1.828 + 0.086N (n=29, r=0.991, P<0.000),$$

$$m_B = 0.014 + 0.102B (n=29, r=0.948, P<0.000),$$

где m_N (экз/м²) и m_B (г/м²) – стандартные ошибки соответственно численности (N) и биомассы (B) донных животных. Достоверность различий между показателями обилия макрозообентоса в 1968–1969 и 2019–2020 гг. оценивали с помощью критерия Стьюдента [22].

Для характеристики климатических условий во время исследований использованы данные по среднемесячной температуре приземного воздуха на ближайшей метеостанции в пос. Умба, заимствованные с веб портала “Погода и климат” (<http://www.pogodaiklimat.ru/history/22312.htm>). Были рассчитаны значения линейного тренда (1960–2020 гг.) для средней температуры воздуха в июне – сентябре (период сбора материала), октябре – ноябре (формирование ледового покрова), декабре – апреле (ледостав) и мае (вскрытие озер).

РЕЗУЛЬТАТЫ

В 1960-х гг. исследования проводили в условиях, когда климат был заметно холоднее, чем в настоящее время. Тенденция к потеплению в период с 1960 г. по 2020 г. отмечена для всех сезонов (рис. 2), но наиболее была выражена в зимнее время. Температура воздуха в период ледостава (декабрь–апрель) за 60 лет увеличилась на 3.5°C. В другие сезоны величина тренда был примерно в 2 раза ниже, однако для всех периодов изменения статистически значимы ($P<0.05$) (табл. 1).

В оз. Кривое общие численность и биомасса макрозообентоса в 2019–2020 гг. на всех глубинах были существенно выше, чем в 1960-е гг. Эти

Таблица 1. Значения линейного тренда (1960–2020 гг.) температуры приземного воздуха

Период	Тренд, °С	R^2	P
Июнь–сентябрь	1.6	0.17	0.0009
Октябрь–ноябрь	2.0	0.1	0.0147
Декабрь–апрель	3.5	0.23	0.0001
Май	1.8	0.09	0.0169

Примечание. R^2 – коэффициент детерминации; P – уровень значимости.

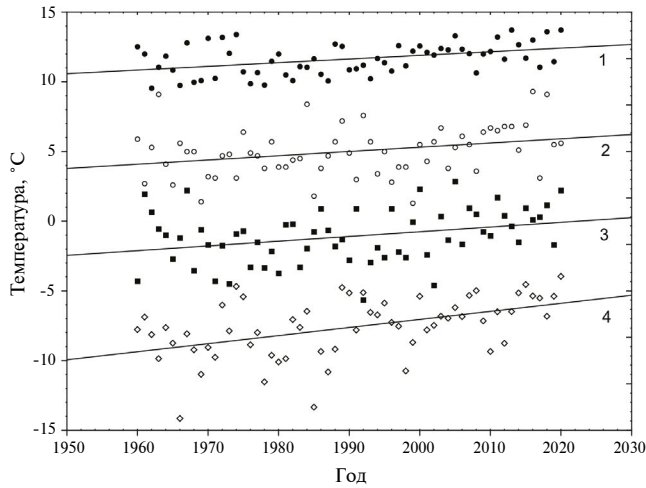


Рис. 2. Изменения средней температуры приземного воздуха в июне – сентябре (1), мае (2), октябре – ноябре (3) и декабре – апреле (4) на метеостанции Умба с 1960 г. по 2020 г. Параметры линейных трендов приведены в табл. 1.

различия были статистически значимы на очень высоком уровне ($P < 0.001$) (табл. 2). Численность донных животных увеличилась примерно в 2 раза. Изменение биомассы было сильнее выражено в литоральной зоне (глубины 0–5 м), где она по сравнению с 1960-ми гг. возросла в 3 раза. В более глубоких участках озера биомасса бентоса увеличилась примерно в два раза (см. табл. 2).

Биомасса большинства групп донных беспозвоночных в оз. Кривое в настоящее время выше, чем в 1960-е гг. (табл. 3). Две группы – двусторчатые моллюски (*Bivalvia*) и личинки хирономид (*Chironomidae*) – в 2019 и 2020 гг. характеризовались существенно более высокой биомассой по сравнению с 1968 и 1969 гг.: в 2019 г. биомасса моллюсков была выше, чем в 1968 и 1969 гг., соответственно в 5 ($t = 8.14$, $P < 0.001$) и 7 ($t = 8.92$, $P < 0.001$) раз; в 2020 г. различия были менее выражены, но также значимы: биомасса в 2 и 3 раза превышала биомассу двусторчатых моллюсков соответственно в 1968 г. ($t = 2.17$, $P = 0.03$) и 1969 г. ($t = 2.76$, $P = 0.006$). Биомасса личинок хирономид в оба года исследований была примерно в 2 раза выше, чем в 1960-е гг. ($t > 5.33$, $P < 0.001$).

Увеличение биомассы других групп не всегда статистически достоверно из-за межгодовых

колебаний: так, биомасса олигохет (*Oligochaeta*) достоверно ($t = 2.29$, $P = 0.022$) различалась только в 1969 и 2019 гг.; биомасса брюхоногих моллюсков в 1968 и 1969 гг. была ниже, чем в 2019 г. ($t = 2.076$ и $t = 2.113$, $P = 0.033$), но достоверно не отличалась от биомассы в 2020 г. (см. табл. 3). Аналогичная ситуация характерна для личинок поденок (*Ephemeroptera*), биомасса которых в 2019 г. была значимо выше, чем в другие годы исследований ($t > 5.09$, $P < 0.001$). Биомасса личинок вислокрылок (*Megaloptera*) в 1968 г. была ниже, чем 2019 г. ($t = 2.63$, $P = 0.008$) и 2020 г. ($t = 2.76$, $P = 0.006$), однако значимых различий между 2019–2020 и 1969 гг. не было. Биомасса прочих групп (*Hirudinea*, *Trichoptera*, *Diptera*, *Coleoptera*, *Hydrachnidia*) была очень незначительна и между периодами достоверно не отличалась. Из общего ряда групп выделяются амфиподы (*Amphipoda*), для которых были характерны значительные межгодовые (в смежные годы) изменения, которые перекрывали различия между периодами. Современные данные находились в диапазоне изменений, отмеченных в 1960-е гг. При этом различия как в сторону увеличения, так и в сторону уменьшения биомассы амфипод были статистически значимы (см. табл. 3).

Отсутствие стабильного увеличения биомассы амфипод на фоне возрастания биомассы других групп макрозообентоса привело к двукратному снижению их доли в общей биомассе макрозообентоса оз. Кривое в современный период. При этом значение двусторчатых моллюсков в донном сообществе, напротив, выросло в 2 раза (рис. 3).

В оз. Круглое численность донных животных, как и в оз. Кривое, увеличилась по сравнению с 1960-ми гг. (табл. 4). Однако изменения биомассы на разных глубинах были противоположны по направлению. В открытых участках озера на глубинах более 1.5 м биомасса бентоса увеличилась примерно в той же пропорции, как и численность. В прибрежной зоне биомасса, напротив, снизилась почти в 3 раза (см. табл. 4).

Средняя биомасса макрозообентоса для всего оз. Круглое в целом несколько снизилась, хотя разница между 1969 и 2019 гг. не была достоверной

Таблица 2. Средняя численность и биомасса ($M \pm m$) макрозообентоса на разных глубинах оз. Кривое в 1968–1969 и 2019–2020 гг.

Глубина, м	Численность, экз/м ²			Биомасса, г/м ²		
	1968–1969 гг.	2019–2020 гг.	$t(P)$	1968–1969 гг.	2019–2020 гг.	$t(P)$
0–5	1594 ± 82	2974 ± 181	6.95 (<0.001)	3.562 ± 0.222	10.731 ± 0.629	10.74 (<0.001)
5–10	657 ± 34	1341 ± 46	11.85 (<0.001)	1.166 ± 0.088	2.176 ± 0.115	6.95 (<0.001)
10–30	486 ± 26	747 ± 32	6.37 (<0.001)	0.832 ± 0.070	1.456 ± 0.128	4.29 (<0.001)

Примечание. m – стандартная ошибка; $t(P)$ – критерий Стьюдента и уровень значимости различий.

Таблица 3. Средняя биомасса ($M \pm m$) разных групп макрозообентоса в оз. Кривое в 1968, 1969, 2019 и 2020 гг.

Группа	1968 г.	1969 г.	2019 г.	2020 г.
Oligochaeta	0.05 ± 0.026 ^a	0.029 ± 0.025 ^{a, b}	0.103 ± 0.021 ^{a, c}	0.067 ± 0.016 ^{a, b, c}
Hirudinea	— ^a	— ^a	0.042 ± 0.029 ^a	0.002 ± 0.002 ^a
Bivalvia	0.335 ± 0.042 ^a	0.231 ± 0.036 ^a	1.556 ± 0.144 ^b	0.725 ± 0.175 ^c
Gastropoda	0.035 ± 0.025 ^a	0.027 ± 0.025 ^a	0.495 ± 0.220 ^b	0.089 ± 0.026 ^{a, b}
Megaloptera	0.035 ± 0.025 ^a	0.093 ± 0.028 ^{a, b}	0.135 ± 0.029 ^{b, c}	0.144 ± 0.030 ^{b, c}
Ephemeroptera	0.211 ± 0.035 ^a	0.257 ± 0.037 ^a	0.751 ± 0.090 ^b	0.360 ± 0.072 ^a
Trichoptera	0.004 ± 0.023 ^a	0.001 ± 0.023 ^a	0.012 ± 0.007 ^a	0.052 ± 0.028 ^a
Chironomidae	0.431 ± 0.047 ^a	0.485 ± 0.050 ^a	0.853 ± 0.047 ^b	0.943 ± 0.046 ^b
Diptera (кроме Chironomidae)	0.027 ± 0.025 ^a	0.019 ± 0.024 ^a	0.029 ± 0.016 ^a	0.054 ± 0.028 ^a
Coleoptera	— ^a	— ^a	0.004 ± 0.002 ^a	0.003 ± 0.002 ^a
Hydrachnidia	0.003 ± 0.023 ^a	0.039 ± 0.025 ^a	0.004 ± 0.001 ^a	0.003 ± 0.001 ^a
Amphipoda	0.512 ± 0.052 ^a	1.059 ± 0.082 ^b	0.876 ± 0.051 ^{b, c}	0.646 ± 0.037 ^d
Макрозообентос	1.643 ± 0.115 ^a	2.24 ± 0.148 ^b	4.859 ± 0.252 ^c	3.089 ± 0.212 ^d

Примечание. m – стандартная ошибка. Статистически не различающиеся ($t < 1.96$, $P > 0.05$) величины биомассы отмечены одинаковыми буквами; прочерк означает отсутствие группы в пробах.

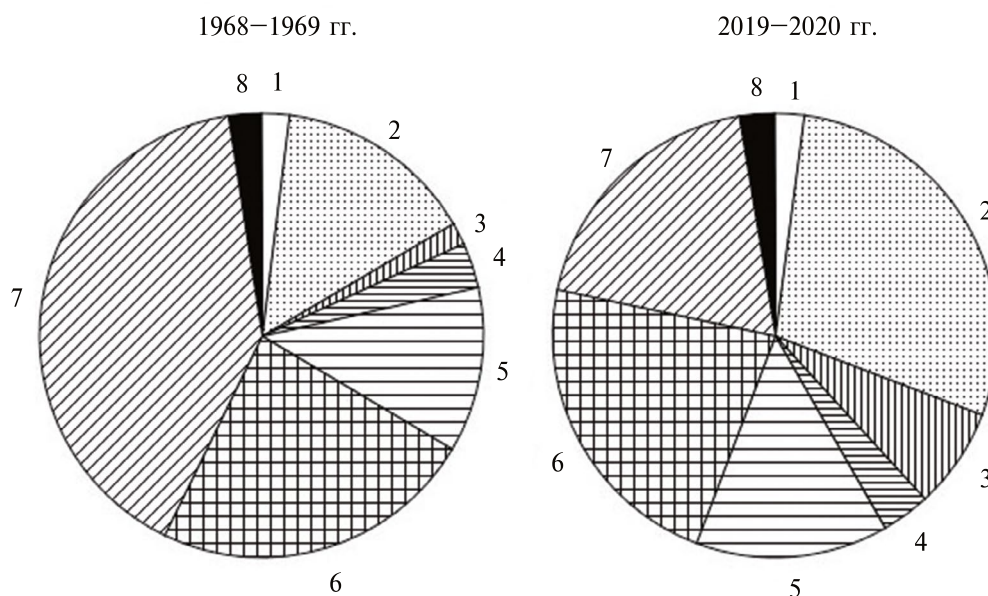


Рис. 3. Состав макрозообентоса оз. Кривое в 1968–1969 и 2019–2020 гг.: 1 – Oligochaeta, 2 – Bivalvia, 3 – Gastropoda, 4 – Megaloptera, 5 – Ephemeroptera, 6 – Chironomidae, 7 – Amphipoda, 8 – прочие.

Таблица 4. Средняя численность и биомасса ($M \pm m$) макрозообентоса на разных глубинах оз. Круглое в 1968–1969 и 2019–2020 гг.

Глубина, м	Численность, экз/м ²			Биомасса, г/м ²		
	1968–1969 гг.	2019–2020 гг.	$t(P)$	1968–1969 гг.	2019–2020 гг.	$t(P)$
0–1.5	2490 $\pm$ 216	6312 $\pm$ 435	7.87 (<0.001)	15.00 $\pm$ 1.54	5.20 $\pm$ 0.36	6.18 (<0.001)
1.5–4	600 $\pm$ 53	948 $\pm$ 60	4.35 (<0.001)	0.68 $\pm$ 0.08	1.16 $\pm$ 0.10	3.77 (<0.001)

Примечание. m – стандартная ошибка; $t(P)$ – критерий Стьюдента и уровень значимости различий.

(табл. 5). Аналогичная ситуация имела место в случае двустворчатых моллюсков, биомасса которых была достоверно ниже по сравнению с 1960-ми гг. ($t > 4.073$, $P < 0.01$) за исключением 1969 и 2019 г. Биомасса личинок хирономид увеличилась. Также повысилась биомасса других двукрылых (Diptera) за счет вклада не отмеченных в 1960-е гг. личинок хаоборуса. Биомасса остальных групп в разные периоды либо статистически не различалась (Oligochaeta, Hirudinea, Trichoptera, Plecoptera, Odonata, Hydrachnidia), либо характеризовалась значительной межгодовой изменчивостью (Gastropoda, Megaloptera, Ephemeroptera), не позволяющей сделать однозначный вывод о характере произошедших изменений (см. табл. 5).

Уменьшение биомассы двустворчатых моллюсков и увеличение количества хирономид привели к изменениям в составе донного сообщества. Если в 1968–1969 гг. резко доминировали моллюски (68% биомассы всего макрозообентоса), то в настоящее время их доля в общей биомассе макрозообентоса примерно такая же (около 35%), как и личинок хирономид (рис. 4).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Полученные нами результаты показывают, что за 50-летний период, прошедший со времени проведения первых гидробиологических исследований, в макрозообентосе обоих озер произошли заметные изменения. В оз. Кривое донные сообщества в 1960-е гг. отличались более низкой биомассой по сравнению с настоящим временем. Биомасса макрозообентоса к 2000-м гг. увеличилась примерно в 2 раза, главным образом за счет двустворчатых моллюсков, биомасса которых выросла в несколько раз. Биомасса остальных групп в целом также увеличилась, за исключением амфипод.

Отмеченные нами в оз. Кривое изменения внешне напоминают изменения, наблюдаемые в бентосе эвтрофируемых водоемов. В частности, резкое увеличение численности и биомассы двустворчатых моллюсков на фоне исчезновения из состава бентоса ледниковых реликтовых ракообразных наблюдалось в Невской губе, принимающей сточные воды г. Санкт-Петербурга [23, 24]. На водосборе исследованных нами озер какая-либо хозяйственная деятельность не ведется, поэтому

Таблица 5. Средняя биомасса ($M \pm m$) разных групп макрозообентоса в оз. Круглое в 1968, 1969, 2019 и 2020 гг.

Группа	1968 г.	1969 г.	2019 г.	2020 г.
Oligochaeta	0.008 $\pm$ 0.015 ^a	0.013 $\pm$ 0.015 ^a	0.015 $\pm$ 0.005 ^a	0.015 $\pm$ 0.004 ^a
Hirudinea	— ^a	— ^a	<0.001 ^a	0.010 $\pm$ 0.010 ^a
Bivalvia	4.057 $\pm$ 0.428 ^a	1.511 $\pm$ 0.168 ^b	1.158 $\pm$ 0.199 ^b	0.642 $\pm$ 0.131 ^c
Gastropoda	0.034 $\pm$ 0.017 ^a	0.046 $\pm$ 0.019 ^{a, b}	0.092 $\pm$ 0.023 ^{b, c}	0.044 $\pm$ 0.010 ^{a, b, c}
Megaloptera	0.104 $\pm$ 0.025 ^a	0.160 $\pm$ 0.030 ^{a, b}	0.096 $\pm$ 0.029 ^{a, b, c}	0.079 $\pm$ 0.028 ^{a, c}
Ephemeroptera	0.413 $\pm$ 0.056 ^a	0.606 $\pm$ 0.076 ^b	0.618 $\pm$ 0.105 ^{a, b, c}	0.298 $\pm$ 0.052 ^{a, b}
Trichoptera	0.009 $\pm$ 0.015 ^a	0.020 $\pm$ 0.016 ^a	0.025 $\pm$ 0.021 ^a	0.031 $\pm$ 0.016 ^a
Plecoptera	— ^a	— ^a	0.001 $\pm$ 0.001 ^a	— ^a
Chironomidae	0.634 $\pm$ 0.079 ^a	0.537 $\pm$ 0.069 ^a	0.955 $\pm$ 0.070 ^b	0.821 $\pm$ 0.139 ^{a, b}
Diptera (кроме Chironomidae)	— ^a	— ^a	0.040 $\pm$ 0.011 ^b	0.077 $\pm$ 0.018 ^b
Odonata	— ^a	— ^a	0.035 $\pm$ 0.034 ^a	— ^a
Hydrachnidia	0.013 $\pm$ 0.015 ^a	0.009 $\pm$ 0.015 ^a	0.024 $\pm$ 0.007 ^a	0.019 $\pm$ 0.011 ^a
Макрозообентос	5.272 $\pm$ 0.552 ^a	2.902 $\pm$ 0.310 ^b	3.058 $\pm$ 0.278 ^b	2.036 $\pm$ 0.232 ^c

Примечание. Статистически не различающиеся ($t < 1.96$, $P > 0.05$) величины биомассы отмечены одинаковыми буквами; прочерк означает отсутствие группы в пробах.

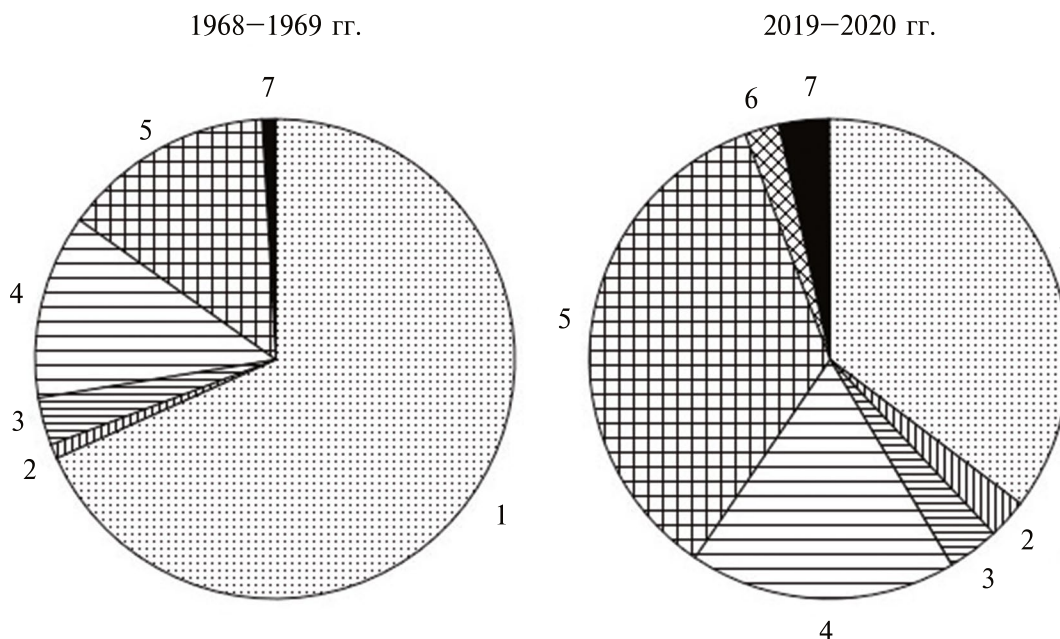


Рис. 4. Состав макрозообентоса оз. Круглое в 1968–1969 и 2019–2020 гг.: 1 – Bivalvia, 2 – Gastropoda, 3 – Megaloptera, 4 – Ephemeroptera, 5 – Chironomidae, 6 – Diptera (кроме Chironomidae), 7 – прочие.

антропогенный фактор не может быть причиной наблюдаемых в бентосе изменений.

Потепление климата также ведет к увеличению поступления органических веществ и биогенных элементов в водоемы [25, 26]. В районе наших исследований тенденция к потеплению была наиболее сильно выражена в зимний период. Известно, что в северных широтах степень суровости зимы и развития снежного покрова считаются основными факторами, контролирующими вынос веществ с водосбора [6]. В оз. Кривое мягкие зимы положительно влияли на развитие планктонных водорослей. В частности, обнаружена положительная связь показателей развития фитопланктона (концентрация хлорофилла, биомасса) с температурой воздуха в период ледостава и зимними индексами арктического и североатлантического колебаний [16, 27]. Данные многолетних наблюдений также свидетельствуют об увеличении трофности оз. Кривое по сравнению с 1960-ми гг. Так, биомасса фитопланктона выросла за 30 лет более чем в два раза, хотя наблюдалась значительная межгодовая изменчивость [28]. Изменения первичной продукции планктона, по-видимому, являются основным фактором, определяющим количественное развитие донного населения литоральной зоны оз. Кривое, поскольку биомасса макрозообентоса в литорали положительно коррелирует (лаг-период 1 год) с концентрацией в воде хлорофилла [16].

Таким образом, отмеченные изменения мак-

розообентоса в оз. Кривое вполне соответствуют ожидаемому в связи с потеплением климата общему повышению продуктивности озера. Увеличение поступления органических и биогенных веществ с водосбора вследствие потепления благоприятствует развитию фитопланктона, улучшая условия питания донных животных (прежде всего моллюсков-фильтраторов).

Отсутствие увеличения биомассы амфипод, очевидно, объясняется тем, что они на большей части акватории озера представлены холодолюбивым реликтовым видом *Monoporeia affinis* (Lindström), который чувствителен к повышению температуры. Пополнение популяции этого вида в оз. Кривое отрицательно коррелирует с температурой воды [29]. В экспериментах на *M. affinis* из Балтийского моря было показано [30], что температура воды около 10°C и выше неблагоприятна для развития гонад и эмбрионов этого вида [30]. Кроме того, в случае амфипод выявление различий между периодами осложняется значительной межгодовой изменчивостью, связанной с характерными для *M. affinis* циклическими колебаниями численности, обусловленными внутренними, зависящими от плотности самой популяции факторами [29].

В оз. Круглое характер произошедших изменений в макрозообентосе коренным образом отличался от оз. Кривое. Количество двустворчатых моллюсков за прошедшие 50 лет не увеличилось, а, напротив, уменьшилось, что привело к почти

трехкратному снижению общей биомассы макрозообентоса в прибрежной зоне, где моллюски доминировали в донном сообществе [12], и некоторому снижению средней биомассы бентоса в озере. В то же время биомасса хирономид увеличилась. Развитие хирономид, которые доминируют в центральной части озера в настоящее время [20], по-видимому, является причиной возрастания количественных показателей макрозообентоса в диапазоне глубин 1.5–4 м (см. табл. 4). С массовым развитием мелких личинок хирономид вместо более крупных моллюсков, вероятно, также связано увеличение общей численности бентоса в прибрежной зоне (глубина < 1.5 м) на фоне снижения его биомассы (см. табл. 4).

Разнонаправленные изменения бентоса исследованных озер подтверждают нашу гипотезу о том, что реакция озерного бентоса на потепление климата зависит от содержания в воде гуминовых веществ. В Северной Европе биогенные элементы поступают с водосбора в основном в виде растворенных органических веществ (РОВ) [31], которые с одной стороны являются источником биогенных элементов, обеспечивающими развитие фитопланктона, с другой стороны ухудшают оптические свойства воды. Известно, что высокое содержание окрашенных РОВ мешает проникновению света в водную толщу, лимитируя первичную продукцию в гумифицированных водоемах [4, 31, 32]. Этот двойственный эффект формирует нелинейную зависимость фитопланктона от содержания в воде РОВ, когда его биомасса увеличивается при низкой концентрации (фотосинтез лимитирован биогенными элементами), но уменьшается при более высокой концентрации РОВ, когда освещенность становится лимитирующим фактором [33, 34].

Очевидно, в сильно гумифицированном оз. Круглое поступающие вследствие изменений климата окрашенные органические вещества не улучшают, как в оз. Кривое, а напротив ухудшают условия обитания фитопланктона и питающихся им животных. Единственная группа донных животных в оз. Круглое, биомасса которых достоверно увеличилась с 1960-х гг., — личинки хирономид и других двукрылых, по-видимому, почти не зависит от фитопланктона как источника пищи. По предварительным данным, соотношение стабильных изотопов углерода в теле личинок хирономид в оз. Круглое ($\delta^{13}\text{C}$ от -36 до -33‰) указывает на ведущую роль метана как источника углерода. Такие низкие величины $\delta^{13}\text{C}$ ранее были отмечены у питающихся метанотрофными бактериями хирономид в других северных озерах [35–37]. Возможно,

потепление климата ускоряет метаногенез, способствуя развитию метаноокисляющих бактерий и трофически связанных с ними животных.

В последние десятилетия увеличение температуры воздуха наряду с ростом количества атмосферных осадков вследствие изменения климата способствовали усилению выноса в водоемы РОВ, что привело к гумификации поверхностных вод на высоких широтах обоих континентов Северного полушария [23, 38]. Это сопровождалось снижением первичной, а также вторичной продукции на разных трофических уровнях, включая макрозообентос [31, 39, 40].

Результаты нашей работы показывают, что реакция озерных сообществ на климатические изменения сильно зависит от “экологического контекста”, т.е. имеет идиосинкратический характер: донные сообщества двух очень близко расположенных малых озер и даже их отдельных участков по-разному реагировали на изменения климата. В зависимости от характера водосбора и морфологии озер наблюдалось как повышение биомассы из-за поступления биогенных веществ, так и ее снижение из-за гумификации. В последнем случае, по-видимому, возросла роль метанотрофов в биотическом балансе экосистемы озера.

Исследование выполнено на Беломорской биологической станции Зоологического института РАН. Авторы благодарят коллектив станции за помощь в работе.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена при финансовой поддержке Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (темы 122031100274-7 и 122031100283-9) и Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 19-04-01000).

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В данной работе отсутствуют исследования человека или животных.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Callaghan T.V., Tweedie C.E., Åkerman J. et al. Multi-decadal changes in tundra environments and ecosystems: synthesis of the international polar year-back to*

- the future project (IPY-BTF) // *AMBIO*. 2011. V. 40. № 6. P. 705–716.
<https://doi.org/10.1007/s13280-011-0179-8>
2. Heino J., Culp J.M., Erkinaro J. et al. Abruptly and irreversibly changing Arctic freshwaters urgently require standardized monitoring // *Journal of Applied Ecology*. 2020. V. 57. № 7. P. 1192–1198.
<https://doi.org/10.1111/1365-2664.13645>
 3. Третий оценочный доклад об изменениях климата и их последствиях на территории Российской Федерации / Под ред. Катцова В.М. Санкт-Петербург: Научно-технологические, 2022. 676 с.
 4. ACIA. Arctic Climate Impact Assessment. Cambridge: Cambridge University Press, 2005. 1042 p.
 5. Blenckner T. A conceptual model of climate-related effects on lake ecosystems // *Hydrobiologia*. 2005. V. 533. P. 1–14.
 6. Nickus U., Bishop K., Erlandsson M. et al. Direct impacts of climate change on freshwater ecosystems // *Climate Change Impacts on Freshwater Ecosystems*. Blackwell Publishing Ltd., 2010. P. 38–64.
 7. Gronskaya T.P., Lemeshko N.A., Arvola L., Järvinen M. Lakes of European Russia and Finland as indicators of climate change // *World Resource Review*. 2002. V. 14. P. 189–203.
 8. Adrian R., O'Reilly C.M., Zagarese H. et al. Lakes as sentinels of climate change // *Limnology and Oceanography*. 2009. V. 54. № 6. Part 2. P. 2283–2297.
https://doi.org/10.4319/lo.2009.54.6_part_2.2283
 9. Schindler D.W. Lakes as sentinels and integrators for the effects of climate change on watersheds, airsheds, and landscapes // *Limnology and Oceanography*. 2009. V. 54. № 6. Part 2. P. 2349–2358.
https://doi.org/10.4319/lo.2009.54.6_part_2.2349
 10. Moiseenko T.I., Sharov A.N., Vandish O.I. et al. Long-term modification of Arctic lake ecosystems: Reference condition, degradation under toxic impacts and recovery (case study Imandra Lakes, Russia) // *Limnologia*. 2009. V. 39. № 1. P. 1–13.
<https://doi.org/10.1016/j.limno.2008.03.003>
 11. Максимов А.А. Межгодовая и многолетняя динамика макрозообентоса на примере вершины Финского залива. СПб.: Нестор-История, 2018. 260 с.
 12. Биологическая продуктивность северных озер. 1. Озера Кривое и Круглое. Л.: Наука, 1975. 228 с.
 13. Przhiboro A.A. The quantitative characteristics of Diptera (Insecta) of the shallow littoral zone of small lakes in the North Karelia // *Trudy Zoologicheskogo Instituta*. 1999. V. 281. P. 129–134.
 14. Przhiboro A., Sæther O.A. Littoral chironomid communities of two small lakes in northern Karelia (Russia) studied by emergence traps // *Contemporary chironomid studies: Proceedings of the 17th international symposium on Chironomidae*. 2011. P. 187–217.
 15. Przhiboro A., Ekrem T., Stur E. Taxonomy and biology of *Tanytarsus recurvatus* Brundin, 1947 // *Contemporary chironomid studies: Proceedings of the 17th international symposium on Chironomidae*. 2011. P. 157–182.
 16. Maximov A.A., Berezina N.A., Maximova O.B. Interannual changes in benthic biomass under climate-induced variations in productivity of a small northern lake // *Fundamental and Applied Limnology / Archiv für Hydrobiologie*. 2021. V. 194. № 3. P. 187–199.
<https://doi.org/10.1127/fal/2020/1291>
 17. Максимов А.А. Многолетняя изменчивость климатических факторов и динамика сообществ донных животных // *Динамика биологического разнообразия и биоресурсов континентальных водоемов*. СПб.: Наука, 2012. С. 126–138.
 18. Sharov A.N., Berezina N.A., Nazarova L.E. et al. Links between biota and climate-related variables in the Baltic region using Lake Onega as an example // *Oceanologia*. 2014. V. 56. № 2. P. 291–306.
<https://doi.org/10.5697/oc.56-2.291>
 19. Петухов В.А., Смуров А.О. О жизненном цикле *Paramononchus alimovi* Tsalolichin, 1990 и влиянии климатических факторов на количественное развитие этого вида в озере Кривое // *Труды Зоологического ин-та РАН*. 2019. Т. 323. № 2. С. 127–135.
<https://doi.org/10.31610/trudyzin/2019.323.2.127>
 20. Максимов А.А., Березина Н.А., Литвинчук Л.Ф. и др. Гидробиологическая характеристика малых озер Северной Карелии в период ледостава // *Труды Зоологического ин-та РАН*. 2023. Т. 327. № 3. С. 451–467.
<https://doi.org/10.31610/trudyzin/2023.327.3.451>
 21. Жадин В.И. Методы гидробиологического исследования. М.: Высшая школа, 1960. 191 с.
 22. Урбах В.Ю. Математическая статистика для биологов и медиков. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 324 с.
 23. Максимов А.А. Многолетние изменения макрозообентоса Невской губы // *Биология внутренних вод*. 2004. № 3. С. 84–92.
 24. Golubkov S., Alimov A. Ecosystem changes in the Neva Estuary (Baltic Sea): Natural dynamics or response to anthropogenic impacts? // *Marine Pollution Bulletin*. 2010. V. 61. P. 198–204.
<https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2010.02.014>
 25. Моисеенко Т.И., Базова М.М., Дину М.И. и др. Изменение геохимии вод суши в условиях потепления климата и снижения выпадений кислот: восстановление или эволюция озер? // *Геохимия*. 2022. Т. 67. № 7. С. 668–685. [Moiseenko T.I., Bazova M.M., Dinu M. et al. Changes in the geochemistry of land waters at climate warming and a decrease in acid deposition: recovery of the lakes or their evolution? // *Geochemistry International*. 2022. V. 60. P. 685–701.]
<https://doi.org/10.1134/S0016702922060039>
 26. Моисеенко Т.И., Базова М.М., Льюмменс Е.О. Биогеохимические изменения арктических озер в условиях потепления климата: региональные особенности // *Геохимия*. 2023. Т. 68. № 4. С. 409–423.

- [Moiseenko T.I., Bazova M.M., Lummens E.O. Biogeochemical changes in arctic lakes at climate warming: regional features // *Geochemistry International*. 2023. V. 61. № 4. P. 387–400.]
<https://doi.org/10.1134/s0016702923040109>
27. Шаров А.Н., Никулина В.Н., Максимов А.А. Фитопланктон субарктического озера в условиях климатической изменчивости // *Региональная экология*. 2019. № 2. Т.56. С. 51–56.
 28. Никулина В.Н. Многолетние изменения фитопланктона в водоеме, не подверженном антропогенному воздействию (оз. Кривое, Северная Карелия) // *Труды Зоологического ин-та РАН*. 2016. Т. 320. № 3. P. 336–347.
<https://doi.org/10.31610/trudyzin/2016.320.3.336>
 29. Maximov A.A. Population dynamics of the glacial relict amphipods in a subarctic lake: role of density-dependent and density-independent factors // *Ecology and Evolution*. 2021. V. 11. № 22. P. 15905–15915.
<https://doi.org/10.1002/ece3.8260>
 30. Eriksson Wiklund A.-K., Sundelin B. Impaired reproduction in the amphipods *Monoporeia affinis* and *Pontoporeia femorata* as a result of moderate hypoxia and increased temperature // *Marine Ecology Progress Series*. 2001. V. 222. P. 131–141.
 31. Karlsson J., Byström P., Ask J. et al. Light limitation of nutrient-poor lake ecosystems // *Nature*. 2009. V. 460. № 7254. P. 506–509.
<https://doi.org/10.1038/nature08179>
 32. Senar O.E., Creed I.F., Trick C.G. Lake browning may fuel phytoplankton biomass and trigger shifts in phytoplankton communities in temperate lakes // *Aquatic Sciences*. 2021. V. 83. № 2. P. 21.
<https://doi.org/10.1007/s00027-021-00780-0>
 33. Solomon C.T., Jones S.E., Weidel B.C. et al. Ecosystem consequences of changing inputs of terrestrial dissolved organic matter to lakes: current knowledge and future challenges // *Ecosystems*. 2015. V. 18. № 3. P. 376–389.
<https://doi.org/10.1007/s10021-015-9848-y>
 34. Bergström A.-K., Karlsson J. Light and nutrient control phytoplankton biomass responses to global change in northern lakes // *Global Change Biology*. 2019. V. 25. № 6. P. 2021–2029.
<https://doi.org/10.1111/gcb.14623>
 35. Jones R.I., Grey J. Stable isotope analysis of chironomid larvae from some Finnish forest lakes indicates dietary contribution from biogenic methane // *Boreal Environ. Res.* 2004. V. 9. P. 17–23.
 36. Hershey A.E., Beaty S., Fortino K. et al. Stable isotope signatures of benthic invertebrates in arctic lakes indicate limited coupling to pelagic production // *Limnology and Oceanography*. 2006. V. 51. № 1. P. 177–188.
 37. Hershey A.E., Northington R.M., Hart-Smith J. et al. Methane efflux and oxidation, and use of methane-derived carbon by larval Chironomina, in arctic lake sediments // *Limnology and Oceanography*. 2015. V. 60. № 1. P. 276–285.
<https://doi.org/10.1002/lno.10023>
 38. Creed I.F., Bergström A.-K., Trick C.G. et al. Global change-driven effects on dissolved organic matter composition: Implications for food webs of northern lakes // *Global Change Biology*. 2018. V. 24. № 8. P. 3692–3714.
<https://doi.org/10.1111/gcb.14129>
 39. Eriksson Wiklund A.-K., Sundelin B., Rosa R. Population decline of amphipod *Monoporeia affinis* in Northern Europe: consequence of food shortage and competition? // *J. of Experimental Marine Biology and Ecology*. 2008. V. 367. P. 81–90.
<https://doi.org/10.1016/j.jembe.2008.08.018>
 40. Калинкина Н.М., Сидорова А.И., Полякова Т.Н. и др. Снижение численности глубоководного макрозообентоса Онежского озера в условиях многофакторного воздействия // *Принципы экологии*. 2016. Т. 5. № 2. С. 47–68.

MACROZOOBENTHOS OF SUBARCTIC LAKES AS AN INDICATOR OF CLIMATE CHANGE

A. A. Maximov¹, * and N. A. Berezina¹

¹Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, 199034 Russia

*e-mail: alexeymaximov@mail.ru

Abstract – Changes in the macrozoobenthos of two northern lakes differing in degree of humification of water over the 50-year period that have passed since the first studies were considered. In the lake with water uncolored by humus, the benthos biomass increased, and in the humified one, it decreased. The changes that have occurred are due to climate warming, especially pronounced in winter. It was concluded that even closely located bodies of water can respond differently to climate change. Depending on the nature of the catchment area and the morphology of the lakes, either an increase in their productivity due to the supply of nutrients or a decrease due to humification can be observed.

Keywords: zoobenthos, benthic communities, long-term changes, northern lakes, small lakes, humification, climate change

УДК 595.7–153.11/504.5:699.2/.8]

ПОВРЕЖДЕННОСТЬ ЛИСТЬЕВ БЕРЕЗЫ НАСЕКОМЫМИ В ГРАДИЕНТЕ ЗАГРЯЗНЕНИЯ ВЫБРОСАМИ СРЕДНЕУРАЛЬСКОГО МЕДЕПЛАВИЛЬНОГО ЗАВОДА

© 2024 г. Е. А. Бельская^{а,*}, Г. А. Замшина^а

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

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

Поступила в редакцию 27.10.2023 г.

После доработки 06.12.2023 г.

Принята к публикации 20.01.2024 г.

Проанализирована доля поврежденных листьев березы пушистой (*Betula pubescens* Ehrh.) насекомыми на 10 участках хвойного леса вдоль градиента загрязнения выбросами Среднеуральского медеплавильного завода. Исследование проведено в период умеренных (2009 г.) и низких (2019 г.) выбросов в начале и конце лета. Доля поврежденных листьев была выше в 2019 г. и увеличивалась к концу периода вегетации, но не была связана с расстоянием до завода и концентрацией свинца в листьях.

Ключевые слова: насекомые-фитофаги, токсическая нагрузка, снижение выбросов, период вегетации

DOI: 10.31857/S0367059724030065 **EDN:** BJTRFW

Насекомые-фитофаги — одно из важнейших звеньев в функционировании лесных экосистем. Их численность и активность во многом зависят от условий обитания, которые определяются как природными (погодные условия, характеристики биотопа и др.), так и антропогенными факторами. Техногенное загрязнение представляет одно из наиболее важных антропогенных воздействий на все компоненты лесных экосистем, включая насекомых-фитофагов. Результаты большого количества работ, посвященных исследованию влияния промышленных токсикантов на репродуктивные показатели, выживаемость, скорость роста и обилие фитофагов, обобщены в ряде обзоров [1–4]. Эти работы проведены на отдельных видах или близких таксономических группах фитофагов и не затрагивают реакцию на загрязнение всего комплекса видов, обитающих на конкретной территории.

Изменение доли поврежденных листьев (далее — поврежденность), отражающей трофическую активность комплекса фитофагов, исследовали вблизи целого ряда крупных промышленных предприятий [5–7]. В этих работах показано уменьшение, а в ряде случаев отсутствие изменений поврежденности листьев в зависимости от уровня промышленного загрязнения. Противоречивые результаты получены и при исследованиях реакций насекомых-фитофагов на загрязнение в условиях снижения объема выбросов [8]: отмечено как

увеличение поврежденности листьев на сильно загрязненной территории после сокращения выбросов [9], так и ее снижение [10]. Из-за малого объема данных и противоречивости полученных результатов для интерпретации изменений в сообществах насекомых-филлофагов при техногенном воздействии, особенно в условиях его сокращения, требуется накопление большего количества информации, собранной в разные годы и в разных условиях среды обитания насекомых.

Особенно сильное влияние на биоту оказывают выбросы предприятий цветной металлургии, содержащие целый комплекс экотоксикантов: тяжелые металлы, SO₂, соединения фтора и др. [11]. Территории вокруг длительно действующих металлургических предприятий — удобные полигоны для экотоксикологических исследований. В таких импактных регионах можно подобрать участки с широким спектром уровней загрязнения [5, 12], что позволяет изучать реакции экосистем на внешнее воздействие и восстановление в результате снижения токсической нагрузки. Один из полигонов для подобных исследований — окрестности Среднеуральского медеплавильного завода (СУМЗ). Здесь относительно подробно изучены реакции биоты на загрязнение и восстановление некоторых компонентов экосистем при снижении выбросов [8].

Настоящая работа – продолжение многолетних исследований трофической активности фитофагов в градиенте загрязнения выбросами СУМЗа. Ранее было установлено как отсутствие эффекта загрязнения на трофическую активность и плотность филлофагов березы пушистой (*Betula pubescens* Ehrh.) [5], так и снижение поврежденности листьев березы пушистой и осины (*Populus tremula* L.) на сильно загрязненной территории по сравнению с удаленными территориями [6, 7]. В работе Е.А. Бельской [9] проанализирована многолетняя динамика поврежденности листьев березы на двух участках березового леса, контрастных по уровню загрязнения (высокий и фоновый), в условиях сокращения выбросов СУМЗа. В отличие от этой работы настоящее исследование проведено на 10 участках хвойного леса с целью анализа изменения поврежденности листьев насекомыми-фитофагами вдоль градиента загрязнения на примере двух лет с разным объемом промышленных выбросов и в течение вегетационного периода. Мы предполагали, что поврежденность листьев зависит от уровня токсической нагрузки (концентрации Pb в листьях березы) и будет увеличиваться при снижении объема выбросов и к концу периода вегетации.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

СУМЗ – одно из крупнейших предприятий цветной металлургии в России, расположенное на Среднем Урале (г. Ревда). В состав основных загрязнителей входят оксиды серы, азота и полиметаллическая пыль, содержащая тяжелые металлы (ТМ) Cu, Pb, Cd, Zn. Максимальный объем выбросов предприятия в 1980-х гг. (150–225 тыс. т/год) сократился к 2010 г. до минимума (3–4 тыс. т/год) [13]. Первый учет был проведен в период умеренных выбросов (24.1 тыс. т/год, 2009 г.), второй – в период низких выбросов (4 тыс. т/год, 2019 г.). Погодные условия периода активности фитофагов (май – август) двух лет приведены по данным метеостанции г. Ревды (табл. 1).

Долю поврежденных листьев березы оценивали на 10 участках, 9 из которых представлены корен-

ным елово-пихтовым лесом и один (ближайший к заводу) – вторичным березовым лесом на месте погибших хвойных деревьев. Участки расположены на разном удалении от СУМЗа и различались по уровню загрязнения листьев березы [14]. Поврежденность листьев учитывали 16–20 июня и 24–27 августа 2009 г., 17–24 июня и 19–23 августа 2019 г. На каждом участке произвольно выбирали 5 взрослых деревьев на расстоянии не менее 100 м друг от друга. Учеты в разные годы и периоды вегетации проводили на разных деревьях. Чтобы исключить предвзятость в отборе проб, ветви для анализа выбирали с расстояния 5–10 м, на котором нельзя было визуально оценить степень поврежденности листьев. Под ветвь учетного дерева подвешивали мешок на обруче, срезали участок ветви длиной 30–50 см (медиана числа листьев равна 84) и мешок завязывали. В лаборатории листья сортировали на поврежденные насекомыми и без повреждений. Листья короче 10 мм (на вершине длинных побегов) исключали из анализа. Для каждого дерева определяли поврежденность листьев. За два года проанализирован 17 081 лист со 199 деревьев. Одно дерево исключили из анализа в связи с ошибкой записи в ведомости учетов. В анализе использовали листья с укороченных и удлинённых побегов. Хотя есть данные о том, что филлофаги предпочитают листья на ауксибластах листьям на брахибластах [15, 16], было показано, что исключение ауксибластов из расчетов не влияет на общую поврежденность [9].

Для характеристики токсической нагрузки использовали концентрацию Pb в листьях той же ветви, на которой учитывали поврежденность (методика определения изложена ранее [14]). Этот металл обладает высокой токсичностью для живых организмов и может служить маркером промышленного загрязнения в районе исследований. Его концентрации в почве и листьях связаны с расстоянием до источника выбросов [14, 17]. В 2019 г. концентрации Pb в листьях уменьшились по сравнению с 2009 г. на ближайших к СУМЗу участках. Различий между годами на более удаленных участках не обнаружено [14].

Таблица 1. Погодные условия вегетационного периода в годы исследования

Месяц	Среднемесячная температура, °С		Сумма осадков, мм	
	2009 г.	2019 г.	2009 г.	2019 г.
Май	10.2	12.0	48.9	44.5
Июнь	17.0	14.9	29.2	24.5
Июль	16.0	18.5	116.3	58.5
Август	14.6	14.7	98.6	122.1
За период вегетации	14.5	15.0	293	249.6

Для анализа использовали индивидуальные для каждого дерева значения поврежденности и концентрации Pb. Анализировали поврежденность листьев березы в зависимости от концентрации Pb (непрерывная переменная) и категориальных переменных: год, период вегетации и участок (случайный фактор). Статистический анализ выполнен в ПО STATISTICA v. 10 (модуль Advanced Linear/Nonlinear Models). Попарные сравнения между годами и периодами вегетации выполнены по Тьюки. Для поврежденности листьев использовали угловое преобразование Фишера, концентрации Pb логарифмировали. Связь поврежденности с расстоянием до завода оценивали с помощью линейной корреляции Пирсона.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Поврежденность листьев была выше в 2019 г. по сравнению с 2009 г. и увеличивалась в конце лета (табл. 2, рис. 1). Она не зависела ни от участка, ни от концентрации Pb в листьях (см. табл. 2). Коэффициент линейной корреляции поврежденности листьев с расстоянием до завода в разные годы и периоды вегетации был незначим (см. рис. 1).

Реакцию биологических систем на техногенное загрязнение обычно рассматривают как функцию расстояния от источника загрязнения или содержания токсикантов в депонирующих средах [5, 11]. Учитывая многочисленные свидетельства негативного воздействия ТМ на насекомых [1, 3, 4, 18], мы ожидали, что повышение токсической нагрузки приведет к снижению поврежденности листьев при приближении к СУМЗу – крупному источнику загрязнения ТМ. К тому же ранее было показано снижение поврежденности листьев березы пушистой и осины на сильно загрязненном участке леса вблизи СУМЗа по сравнению с фоновой территорией [6, 7, 9]. Однако в настоящем исследовании доля поврежденных листьев не зависела ни от расстояния, ни от концентрации в них

Pb. Такой же результат получен М.В. Козловым с соавт. [5] при учете поврежденности листьев березы пушистой на участках хвойного леса в градиенте загрязнения выбросами СУМЗа в 2003 г.

Поврежденность листьев отражает реакцию комплекса насекомых-фитофагов не только на загрязнение, но и на такие условия среды их обитания, как микроклимат, освещенность, состав древостоя. Характеристики биотопов могут существенно отличаться даже в градиенте одного и того же источника загрязнения [10, 19, 20], что должно приводить к увеличению пространственной вариабельности поврежденности листьев деревьев. Такое увеличение пространственной и межгодовой изменчивости поврежденности установлено для импактных территорий источников промышленного загрязнения [6, 7, 10]. В более ранних работах [6, 7, 9] мы обследовали участки со сходным составом древостоя, выбирая деревья с близким уровнем освещенности. Это позволило более четко вычленить эффект загрязнения среди влияния других факторов и показать значимые различия между участками с разным уровнем загрязнения. На результат настоящего исследования могли повлиять особенности хвойного биотопа, в котором изреживание и изменение состава древостоя на импактной территории увеличивают изменчивость микроклимата и освещенности деревьев, а также, вероятно, поврежденности листьев.

Доля поврежденных листьев березы увеличилась в 2019 г. по сравнению с 2009 г. Полученные результаты согласуются с выводами Е.А. Бельской [9], исследовавшей многолетнюю динамику поврежденности березы на двух контрастных по загрязнению ТМ участках березового леса в окрестностях СУМЗа. В этой работе показано уменьшение доли поврежденных листьев после снижения выбросов. Однако мы не можем утверждать, что увеличение в 2019 г. доли поврежденных листьев березы пушистой в хвойном лесу связано с умень-

Таблица 2. Результаты анализа межгодовой и внутрисезонной изменчивости поврежденности листьев березы филлофагами в градиенте загрязнения выбросами СУМЗа (10 участков, 2009 и 2019 гг., 2 периода вегетации, GLMM, тип 3 SS, $df_{\text{error}} = 158$)

Источник изменчивости	Фактор	df	F	p
Pb	Фиксированный	1	3.44	0.07
Год		1	34.26	<0.0001
Период		1	28.76	0.0003
Год × период		1	5.53	0.04
Участок	Случайный	9	1.45	0.31
Год × участок		9	1.31	0.35
Период × участок		9	2.24	0.12
Год × период × участок		9	1.72	0.09

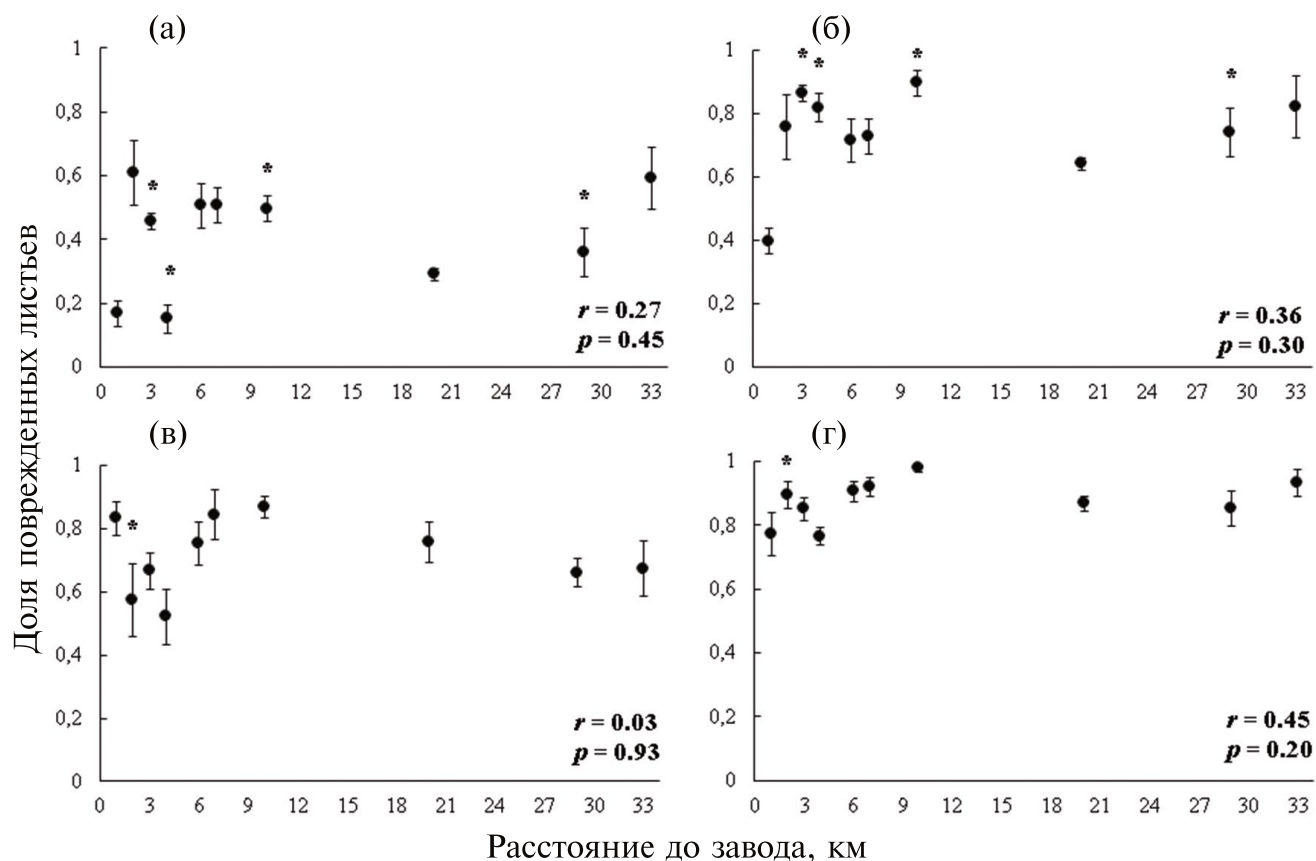


Рис. 1. Изменение доли поврежденных листьев березы в градиенте загрязнения СУМЗ: а, б — начало лета 2009 и 2019 гг.; в, г — конец лета 2009 и 2019 гг.; кружок — среднее значение, планки погрешностей — ошибка; r — коэффициент корреляции поврежденности с расстоянием до завода; звездочка — значимые ($p < 0.05$) различия между годами.

шением токсической нагрузки, учитывая отсутствие значимого влияния концентрации высокотоксичного Рb на этот показатель. Можно предположить, что такой эффект вызвали погодные условия. На эту мысль наводит повышение поврежденности листьев в 2019 г. не только на загрязненных, но и на фоновых участках. В некоторых исследованиях показано увеличение доли поврежденных листьев и обилия филофагов при увеличении температуры текущего и предыдущих вегетационных периодов [9, 21]. При нашем исследовании средние температуры с мая по август 2009 и 2019 гг. были близки (14.5°C и 15°C) (см. табл. 1), как и в предыдущие 2008 и 2018 гг. (15.4°C и 14.2°C). Для насекомых-фитофагов особое значение имеет температура середины лета [22]. Средняя температура июля в окрестностях СУМЗ в 2019 г. на 2.5°C превышала таковую в 2009 г. (18.5°C и 16°C). Однако мы не можем отнести увеличение поврежденности в 2019 г. только за счет более теплого июля. Подобное потепление климата на Кольском полуострове не привело к повышению поврежденности листьев березы [10], а фитофаги в умеренных широтах, в которых расположен район нашего исследования,

должны быть менее чувствительны к изменениям температуры, чем на севере [22].

Увеличение поврежденности листового аппарата к концу вегетационного периода [21, 23, 24] указывает на необходимость синхронизации учетов при сравнении поврежденности на нескольких участках градиента загрязнения. Нами в данной работе показано увеличение доли поврежденных листьев в год с меньшим объемом выбросов и к концу лета. Однако поврежденность листьев и различия этого показателя между годами не были связаны с концентрациями в листьях высокотоксичного Рb и расстоянием до завода.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках государственного задания ИЭРиЖ УрО РАН и частично поддержана грантами РФФИ № 13-04-01229 и РФФИ — Академии Финляндии № 08-04-91766. Авторы благодарят Е.А. Бельского и А.Н. Созонтова за помощь при проведении полевых работ, анализе материала и за обсуждение рукописи.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы подтверждают отсутствие конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Butler C.D., Trumble J.T.* Effects of pollutants on bottom-up and top-down processes in insect-plant interactions // *Annu. Rev. Entomol.* 2008. V. 156. № 1. P. 1–10.
<https://doi.org/10.1016/j.envpol.2007.12.026>
2. *Zvereva E.L., Kozlov M.V.* Responses of terrestrial arthropods to air pollution: A meta-analysis // *Environ. Sci. Pollut. Res.* 2010. V. 17. № 2. P. 297–311.
<https://doi.org/10.1007/s11356-009-0138-0>
3. *Рославцева С.А.* Влияние промышленных химических поллютантов на насекомых // *Агрохимия.* 2000. № 2. С. 85–91.
4. *Селиховкин А.В.* Ответные реакции насекомых-дендрофагов на промышленное загрязнение воздуха // *Биосфера.* 2013. Т. 5. № 1. С. 47–76.
5. *Kozlov M.V., Zvereva E.L., Zverev V.E.* Impacts of point polluters on terrestrial biota. Dordrecht: Springer, 2009. V. 15. 466 p.
<https://doi.org/10.1007/978-90-481-2467-1>
6. *Бельская Е.А., Воробейчик Е.Л.* Реакция филофагов осины на выбросы Среднеуральского медеплавильного завода // *Экология.* 2013. № 2. С. 99–109. [*Belskaya E.A., Vorobeichik E.L.* Responses of leaf-eating insects feeding on aspen to emissions from the Middle Ural copper smelter // *Russ. J. of Ecol.* 2013. V. 44. № 2. P. 108–117.]
<https://doi.org/10.7868/S0367059713020042>
7. *Бельская Е.А., Воробейчик Е.Л.* Изменение трофической активности филофагов березы в градиенте загрязнения выбросами Среднеуральского медеплавильного завода // *Сиб. экол. журн.* 2015. № 3. С. 486–495. [*Belskaya E.A., Vorobeichik E.L.* Changes in the trophic activity of leaf-eating insects in birch along the pollution gradient near the Middle Ural copper smelter // *Contemp. Probl. Ecol.* 2015. V. 8. № 3. P. 397–404.]
<https://doi.org/10.15372/SEJ20150316>
8. *Воробейчик Е.Л.* Естественное восстановление наземных экосистем после прекращения промышленного загрязнения. 1. Обзор современного состояния исследований // *Экология.* 2022. № 1. С. 3–41. [*Vorobeichik E.L.* Natural recovery of terrestrial ecosystems after the cessation of industrial pollution: 1. A state-of-the-art review // *Russ. J. of Ecol.* 2022. V. 53. № 1. P. 1–39.]
<https://doi.org/10.31857/S0367059722010115>
9. *Бельская Е.А.* Динамика трофической активности филофагов березы в период снижения атмосферных выбросов медеплавильного завода // *Экология.* 2018. № 1. С. 74–80. [*Belskaya E.A.* Dynamics of trophic activity of leaf-eating insects on birch during reduction of emissions from the Middle Ural copper smelter // *Russ. J. of Ecol.* 2018. V. 49. № 1. P. 87–92.]
<https://doi.org/10.7868/S0367059718010092>
10. *Kozlov M.V., Zverev V., Zvereva E.L.* Combined effects of environmental disturbance and climate warming on insect herbivory in mountain birch in subarctic forests: results of 26-year monitoring // *Sci. Total Environ.* 2017. V. 601–602. P. 802–811.
<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.05.230>
11. *Воробейчик Е.Л., Садыков О.Ф., Фарафонов М.Г.* Экологическое нормирование техногенных загрязнений наземных экосистем. Екатеринбург: Наука, 1994. 280 с.
12. *Воробейчик Е.Л., Козлов М.В.* Воздействие точечных источников эмиссии поллютантов на наземные экосистемы: методология исследований, экспериментальные схемы, распространенные ошибки // *Экология.* 2012. № 2. С. 83–91. [*Vorobeichik E.L., Kozlov M.V.* Impact of point polluters on terrestrial ecosystems: methodology of research, experimental design, and typical errors // *Russ. J. of Ecol.* 2012. V. 43. № 2. P. 89–96.]
<https://doi.org/10.1134/S1067413612020166>
13. *Воробейчик Е.Л., Трубина М.Р., Хантемирова Е.В. и др.* Многолетняя динамика лесной растительности в период сокращения выбросов медеплавильного завода // *Экология.* 2014. № 6. С. 448–458. [*Vorobeichik E.L., Trubina M.R., Khantemirova E.V.* et al. Long-term dynamic of forest vegetation after reduction of copper smelter emissions // *Russ. J. of Ecol.* 2014. V. 45. № 6. P. 498–507.]
<https://doi.org/10.7868/S0367059714060158>
14. *Бельская Е.А., Замшина Г.А.* Тяжелые металлы в листьях березы в период сокращения выбросов крупного медеплавильного завода // *Экология.* 2023. № 6. С. 446–452 [*E.A. Belskaya, G.A. Zamshina.* Heavy metals in birch leaves during reduction of emissions from a large copper smelter // *Russ. J. of Ecol.* 2023. V. 54. № 6. P. 509–515.]
<https://doi.org/10.31857/S0367059723060112>
15. *Баранчиков Ю.Н.* Экологическая неоднородность побегов древесных растений и уровень их освоения насекомыми-филофагами // *Роль взаимоотношений растение–насекомое в динамике численности лесных вредителей.* Красноярск: Ин-т леса и древесины СО АН СССР, 1983. С. 49–72.

16. Богачева И.А. Избирательность повреждения насекомыми листьев определенного размера и некоторые методические последствия этого феномена // Экология. 2002. № 6. С. 449–454. [Bogacheva I.A. Size-dependent selective leaf damage by insects and some methodological implications of this phenomenon // Russ. J. of Ecol. 2002. V. 33. № 6. P. 423–428.] <https://doi.org/10.1023/A:1020907732510>
17. Воробейчик Е.Л., Кайгородова С.Ю. Многолетняя динамика содержания тяжелых металлов в верхних горизонтах почв в районе воздействия медеплавильного завода в период сокращения объемов его выбросов // Почвоведение. 2017. № 8. С. 1009–1024. <https://doi.org/10.1134/S1064229317080130>
18. Monchanin C., Devaud J.M., Barron A.B., Lihoreau M. Current permissible levels of metal pollutants harm terrestrial invertebrates // Sci. Total Environ. 2021. V. 779. Art. 146398. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.146398>
19. Бельский Е.А., Бельская Е.А. Население птиц березовых лесов Южного Урала в условиях промышленного загрязнения. 2. Связь с характеристиками местообитаний // Сиб. экол. журн. 2013. № 3. С. 413–421.
20. Бергман И.Е., Воробейчик Е.Л. Влияние выбросов медеплавильного завода на формирование запаса и разложение крупных древесных остатков в елово-пихтовых лесах // Лесоведение. 2017. № 1. С. 24–38.
21. Богачева И.А. Взаимоотношения насекомых-фитофагов и растений в экосистемах Субарктики. Свердловск: УрО АН СССР, 1990. 137 с.
22. Kozlov M.V., van Nieukerken E.J., Zverev V., Zvereva E.L. Abundance and diversity of birch-feeding leafminers along latitudinal gradients in northern Europe // Ecography. 2013. V. 36. P. 1138–1149. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.00272.x>
23. Гуров А.В., Петренко Е.С. Особенности освоения листового аппарата насекомыми-филлофагами в молодняках сосны и лиственных пород // Лесоведение. 1986. № 4. С. 15–22.
24. Ермолаев И.В., Сидорова О.В. Сезонная динамика повреждения липы мелколистной комплексом членистоногих-филлофагов // Зоол. журн. 2011. Т. 90. Вып. 5. С. 552–558.

PROPORTION OF BIRCH LEAVES DAMAGED BY INSECTS ALONG THE POLLUTION GRADIENT OF THE MIDDLE URAL COPPER SMELTER

E. A. Belskaya^{1,*} and G. A. Zamshina¹

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

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

Abstract – The proportion of leaves of downy birch (*Betula pubescens* Ehrh.) damaged by insects at ten sites of coniferous forest along the pollution gradient of the Middle Ural copper smelter was analyzed. The study was conducted during periods of moderate (2009) and low (2019) emissions in early and late summer. The proportion of damaged leaves was higher in 2019 and increased towards the end of the growing season but was not associated with distance to the smelter and lead concentration in leaves.

Keywords: herbivorous insects, toxic load, emissions reduction, growing season

УДК 595.35: 59.009

РАСПРОСТРАНЕНИЕ ПОЛОСАТОГО РАКА *FAXONIUS LIMOSUS* В ВОДНЫХ ОБЪЕКТАХ БЕЛАРУСИ

© 2024 г. А. В. Алехнович

Государственное научно-производственное объединение “Научно-практический центр НАН Беларуси по биоресурсам”, Беларусь 220072 Минск, ул. Академическая, 27

e-mail: Alekhnovichav@gmail.com

Поступила в редакцию 23.04.2023 г.

После доработки 12.12.2023 г.

Принята к публикации 25.12.2023 г.

Faxonius limosus (Rafinesque, 1817) впервые обнаружен в реках Беларуси в 1997 г. Распространялся полосатый рак по рекам, берущим начало в Польше. В настоящее время *F. limosus* встречается в р. Неман и во всех притоках первого и второго порядков в границах Гродненской области и реках бассейна Западный Буг Брестской области Беларуси. Осваивая новые места, полосатый рак продвигался против течения рек: максимальная скорость распространения составила 20 км/год, средняя — 7–8 км/год. В новых местах обитания первыми появляются самцы старших возрастных групп. В результате деятельности человека отмечено переселение полосатого рака из бассейна Немана в бассейн Днепра.

Ключевые слова: полосатый рак, распространение, водоемы бассейнов Немана и Западного Буга

DOI: 10.31857/S0367059724030076 **EDN:** BJSZNC

В Беларуси два аборигенных вида раков — широкопалый *Astacus astacus*, длиннопалый *Pontastacus leptodactylus* и один чужеродный — полосатый рак *Faxonius limosus*. В результате появления в Европе в конце XIX в. рачьей чумы — опасного инфекционного заболевания, вызываемого патогеном *Aphanomyces astaci*, началась массовая гибель аборигенных видов раков [1]. Высокая коммерческая и культурная ценность пресноводных раков Европы стала побудительным мотивом для поиска замены исчезнувшим популяциям [2, 3]. На Европейский континент стали завозить чужеродных пресноводных раков [4–6].

В 1890 г. впервые в Европе в рыбное хозяйство Барновка было успешно интродуцировано 90 особей полосатого рака из Северной Америки [7]. За короткий период раки распространились по р. Одра и с помощью человека появились в бассейне р. Висла [8]. Кроме того, были проведены успешные интродукции во Франции, Германии и Австрии [9]. В настоящее время расселение этого вида продолжается [10–15], и он зарегистрирован в 22 странах Европы [16]. Сегодня полосатый рак — один из наиболее широко распространенных чужеродных видов раков в Европе: он быстро распространяется и вытесняет аборигенные виды раков [17–19].

Впервые полосатый рак в водоемах Беларуси обнаружен в 1997 г. в реках, берущих начало в Польше и впадающих в р. Неман в Гродненском районе Беларуси [20]. В последующие годы полосатый рак активно осваивал водоемы бассейна р. Неман и реки Беловежской пуши [10]. Во втором десятилетии XXI в. он уже регистрируется в изолированных озерах, карьерах и отмечен в водоемах бассейна Днепра.

Данная работа обобщает результаты современных исследований по оценке распространения *F. limosus*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Отлов раков осуществляли раколовками двух типов и сачками. За время работ с 1997 г. по 2022 г. были обработаны суточные уловы 2670 ловушек разной конструкции. Раколовки первого типа состояли из двух сетей и сетной вставки между ними. Сети построены из 5 колец нержавеющей проволоки диаметром 37 см, обтянутых сеткой. Входы — крайние кольца сетей, представляли собой усеченные конусы, направленные внутрь и ориентированные друг против друга. Диаметр внутреннего отверстия входного конуса — 10 см. Длина (расстояние между крайними кольцами) каждой ловушки составляла 90 см. Сеть в ловушках

имела размер ячеек 16–20 мм. Отдельные мережи соединяли вставку из сети высотой 30 см и длиной 2.5 м, которую крепили в вертикальном положении по диаметру входных отверстий. Ловушки устанавливали без приманки в первой половине дня и снимали на следующий день до полудня.

Раколовки второго типа состояли из цилиндрических одиночных мереж (до 100 см в длину, диаметр до 60 см), которые устанавливали с приманкой. Сеть в ловушках имела размер ячеек 14–20 мм.

Во время работ использовали 36 раколовек первого типа и 15 раколовек второго. Раколовки устанавливали на глубине 0.5–4 м. В работе приводятся средние значения уловов раков одной ловушкой за сутки. Всех пойманных за сутки раков делили на количество раколовек и определяли число раков на ловушку за сутки. Лов сачками осуществляли вдоль береговой линии до глубины 1.5 м, в зарослях высшей водной растительности, под корнями прибрежных деревьев.

Раков измеряли от острия рострума до конца тельсона. Статистическая обработка проводилась с использованием MS EXCEL.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Встречаемость полосатого рака в водных объектах Беларуси за все время исследований показана в табл. 1. За 25–30 лет расселения полосатый рак освоил примерно 2/3 площади водоемов белорусской части бассейна р. Неман. В местах, где полосатый рак натурализовался, аборигенные виды раков отсутствовали.

Скорость расселения. В границах Беларуси в р. Неман и ее притоках полосатый рак расселялся, двигаясь против течения рек. Для участка между местами сбора проб на р. Неман в черте г. Гродно (ст. № 12; здесь и далее указываются номера станций из табл. 1) и у г. Березовка (ст. № 26) скорость составляла 13 км/год, для района между станциями № 26 и № 22 – порядка 5 км/год, для участков расселения от ст. № 12 до ст. № 19–8 км/год. В целом в крупной р. Неман рак расселялся со скоростью 7–8 км/год. Однако от станции № 26 на р. Неман до Миничского водохранилища на притоке первого порядка р. Щара (ст. № 35) он двигался против течения со скоростью 20 км/год.

Захватывая новые места обитания, полосатый рак предпочитает двигаться по основному руслу реки. Притоки реки осваиваются с задержкой в 2–10 лет.

Способы расселения полосатого рака осуществляются в виде массовых миграций и перманентного расселения по руслам рек, а также в результате деятельности человека. Массовая миграция наблюдалась в 1997 г. на р. Шлямица (ст. № 2). В период исследований раки мигрировали вниз по течению реки. Плотность раков составила 5 экз/м² [20]. В уловах доминировали раки 2–3-летнего возраста. Средние размеры особей в период миграции были на 1.0–1.2 см меньше в сравнении с местами, где ее не было (самцы – 7.4 ± 0.7 и 8.6 ± 0.8 ; самки – 7.5 ± 0.8 и 8.6 ± 1.5 см соответственно). Разница средних размеров особей была статистически значимой (самцы – $t = 4.9$, $p = 0.00$; самки – $t = 3.0$, $p = 0.00$).

При перманентном расселении первыми в новых местах обитания начинают регистрироваться половозрелые самцы в возрасте 3–4 лет. Так, в р. Неман (ст. № 26), а также в карьере Белое на р. Вилия (ст. № 42) всеми орудиями лова на точках исследований было поймано только по одному самцу длиной 9.5 и 9.7 см соответственно. Во время исследований по местам сбора ст. № 26 и ст. № 42 проходила граница распространения *F. limosus*, поскольку выше как в р. Неман, так и р. Вилия полосатый рак в то время не регистрировался.

К способам распространения полосатого рака следует добавить и его расселение в результате деятельности человека. В настоящее время *F. limosus* регистрируется в оз. Кавеня (ст. № 7) и в карьерах (ст. №№ 15 и 17), куда он мог попасть только с помощью человека. Так, в малом непроточном лесном оз. Кавеня в 1997 г. *F. limosus* не встречался, однако в 2018 г. он был обнаружен на ст. № 7. В оз. Кавеня раки были вселены жителями н.п. Калеты (устное сообщение в беседе с местным населением). Очевидно, что и в малых замкнутых карьерах полосатый рак появился также в результате переселения человеком.

Предположительно в результате деятельности человека произошла и межбассейновая интродукция полосатого рака. Он был обнаружен в Слепянской водной системе г. Минска (ст. № 53; персональное сообщение Ю.Г. Гигиняк). Слепянская водная система создана на притоке р. Свислочь (бассейн р. Днепр), которая соединена системой каналов и водохранилищ – Дрозды, Криница, Заславское, с Вилейским водохранилищем. Однако ни в одном из этих водоемов не обнаружен полосатый рак, что и дает основание предполагать, что в Слепянскую водную систему он был вселен человеком. Полосатый рак регистрируется и в начале Днепровско-Бугского канала (ст. № 51), который

Таблица 1. Встречаемость полосатого рака в водоемах бассейна рек Неман и Западный Буг

Водоем	Координаты, град. с.ш., в.д.	Улов, экз/лов.-сут*	Дата обследования
Бассейн р. Неман			
1. р. Шлямица	53.917609, 23.546318	0.9	26.06.1997 [20]
2. р. Шлямица	53.919070, 23.544879	9.38	16.10.1997 [20]
3. р. Шлямица	53.919070, 23.544879	+	10.07.1998 [20]
4. р. Шлямица	53.915835, 23.519816	+	12.06.2015, наши данные
5. р. Мариха	53.922144, 23.609906	+	17.10.1997 [20]
6. р. Черная Ганча	53.886174, 23.709111	0.54	18.10.1997 [20]
7. оз. Кавеня	53.901412, 23.588952	0.06	15.08.2018, наши данные
8. Августовский канал	53.886698, 23.754977	+	19.10.1997 [20]
9. Августовский канал	53.883409, 23.750720	0.78	21.10.2011 [10]
10. Августовский канал	53.884462, 23.748896	0.53	5.09.2015, наши данные
11. р. Неман, старица	53.846299, 23.843688	0.55	21.10.1997 [20]
12. р. Неман, г. Гродно	53.679611, 23.775805	0.60	23.09.2011 [10]
13. р. Неман, г. Гродно	53.679611, 23.775805	0.59	7.09.2015, наши данные
14. оз. Берштовское	53.85250, 24.375833	0.31	15.07.2018, наши данные
15. Карьер, н.п. Рожанка	53.55740, 24.78430	+	7.08.2018, наши данные
16. р. Туровка, г. Щучин	53.605444, 24.727691	+	12.07.2018, наши данные
17. Красносельский карьер	53.25750, 24.408889	+	10.08.2018, наши данные
18. р. Россь	53.376389, 24.402778	0.25	25.08.2018, наши данные
19. р. Неман, г. Мосты	53.415034, 24.505337	+	15.08.2010, наши данные
20. р. Неман, н.п. Мосты Правые	53.427660, 24.701286	+	8.10.2011, наши данные
21. р. Свислочь	53.379602, 23.928831	0.11	26.06.2016, наши данные
22. р. Гавья устье	53.830833, 25.593056	0.42	23.08.2016, наши данные
23. р. Гавья, н.п. Липнишки	53.990108, 25.643843	+	26.06.2018, наши данные
24. р. Жижма, н.п. Князиковцы	53.969722, 25.564722	+	26.06.2018, наши данные
25. Красносельский карьер	53.25750, 24.408889	+	10.08.2018, наши данные
26. р. Неман, г. Березовка	53.712320, 25.459920	0.03	22.09.2011 [10]
27. р. Щара, Липичанская пуца	53.406848, 24.908741	0.08	3.06.2015, наши данные
28. р. Щара, н.п. Задворье	53.175590, 25.277591	+	22.09.2015, наши данные
29. р. Щара, г. Слоним	53.080790, 25.330274	+	10.06.2015, наши данные
30. Альбертинское водохранилище	53.085754, 25.400216	0.16	8.07.2018, наши данные
31. р. Щара, н.п. Русакова	52.994494, 25.401074	0.11	14.04.2015, наши данные
32. р. Щара, н.п. Русакова	52.994494, 25.401074	0.3	5.06.2015, наши данные
33. р. Лохозва, устье	52.961294, 25.558527	+	5.10.2018, наши данные
34. р. Щара, южнее г. Барановичи	53.069444, 26.223056	+	20.08.2019, наши данные
35. Миничское водохранилище, г. Ляховичи	52.980516, 26.233351	+	20.08.2020, наши данные
36. р. Дитва, н.п. Ожелишки	54.005720, 25.109941	0.03	5.07.2021, наши данные
37. р. Зельвянка	53.044923, 24.924834	+	9.07.2018, наши данные
38. Зельвенское водохранилище	53.089586, 24.884170	2.2	10.07.2018, наши данные
39. Паперня водохранилище	52.891510, 24.855265	+	29.10.2022, С.Ю. Иванов, персональное сообщение
40. оз. Бездонное	53.062511, 24.939576	0.11	8.07.2021, наши данные
41. Кутовщина водохранилище, р. Сервечь	53.354652, 26.081776	0.03	25.10.2020, наши данные
Бассейн р. Вилия, основной приток р. Неман			
42. р. Вилия, карьер Белое	54.450932, 26.495160	0.03	21.08.2016, наши данные
43. р. Вилия, н.п. Быстрица	54.806111, 25.879167	0.13	17.07.2017, наши данные

Таблица 1. Окончание

Водоем	Координаты, град. с.ш., в.д.	Улов, экз/лов.-сут*	Дата обследования
44. р. Окса, г. Сморгонь	54.480775, 26.404887	+	16.08.2018, наши данные
45. р. Вилия, карьер Михневичи	54.440773, 26.536215	2.50	2.07.2021, наши данные
46. р. Вилия, карьер Михневичи	54.440773, 26.536215	1.72	28.09.2022, наши данные
Бассейн Западного Буга			
47. р. Нарев	52.841147, 24.036873	+	15.07.2003 [40]
48. р. Колонка	52.946815, 24.016057	+	20.05.2006 [40]
49. р. Лесная Левая, н.п. Броды	52.471813, 24.154930	+	13.05.2009, наши данные
50. р. Мухавец	52.183056, 24.035278	0.5	15.06.2016, наши данные
51. Днепроовско-Бугский канал, г. Кобрин	52.210574, 24.407553	+	29.10.2022, С.Ю. Иванов, персональное сообщение
52. оз. Бамовское, г. Кобрин	52.281201, 24.548151	+	29.10.2022, С.Ю. Иванов, персональное сообщение
Бассейн Днепра			
53. Слепянская водная система, г. Минск	53.931056, 27.641906	+	9.09.2020, Ю.Г. Гигиняк, персональное сообщение

Примечание: + — лов сачками, н.п. — населенный пункт.

соединяет р. Муховец (бассейн р. Западный Буг) и р. Припять (бассейн Днепра). Следовательно, полосатый рак начинает расселяться по Днепроовско-Бугскому каналу.

ОБСУЖДЕНИЕ

В водоемах Беларуси, как и во всей Европе, полосатый рак быстро расселяется и вытесняет аборигенные виды раков. Распространение полосатого рака может осуществляться тремя способами — в виде массовых миграций, перманентным перемещением в новые места и путем переселения раков человеком [10, 18, 19].

За последние 30 лет полосатый рак расселился в водоемах бассейна р. Неман и его основного притока р. Вилии в границах Гродненской и Брестской областей Беларуси и вплотную подошел к границам Минской области, где большинство рек уже относятся к Черноморскому водоразделу. Менее интенсивно он расселялся по основным притокам пограничной р. Западный Буг (рис. 1). Через Днепроовско-Бугский канал (ст. № 50 и № 51) полосатому раку открывается прямой выход в р. Припять и далее в водоемы бассейна р. Днепр.

Определить значения скорости расселения вида сложно прежде всего из-за проблем с оценкой точного времени его появления в новом местообитании [21]. По нашим данным, максимальная скорость естественного распространения полосатого рака составила 20 км/год, средняя — 7–8 км/год.

Скорость распространения полосатого рака по рекам Европы оценивали преимущественно при его движении вниз по течению. В бассейне Дуная он распространялся со средней скоростью порядка 13 км/год, а по рекам Хорватии — до 16 км/год [22]. Скорость распространения *F. limosus* по р. Рейн от 5 км/год [22] до 11 км/год [23]. В Литве полосатый рак по течению р. Неман распространялся со скоростью 30 км/год [24]. Предполагалось, что раки распространяются только по течению реки [22, 25]. Однако позднее, в начале XXI в., было установлено, что полосатый рак может расселяться и против течения реки [26, 27].

Установлено, что в массовых миграциях участвуют не самые старшие особи, а половозрелые особи возрастом 2–3 года [27]. В наших исследованиях на р. Шлямица в период массовой миграции возраст раков был 2–3 года. В случае перманентного расселения роль первопроходцев выполняют крупные самцы. В реках, где *F. limosus* распространялся, двигаясь против течения, нами отмечено только перманентное освоение новых мест. Средняя скорость распространения составила 7–8 км/год. Осваивая новые места, полосатый рак предпочитает двигаться по основному руслу рек. Например, сначала рак расселялся непосредственно по р. Неман, затем заселял притоки 1-го порядка — реки Вилия, Щара и другие, и только после этого начинает встречаться в относительно маловодных притоках 3–4-го порядков, где он появляется на 2–10 лет позже (см. рис. 1).

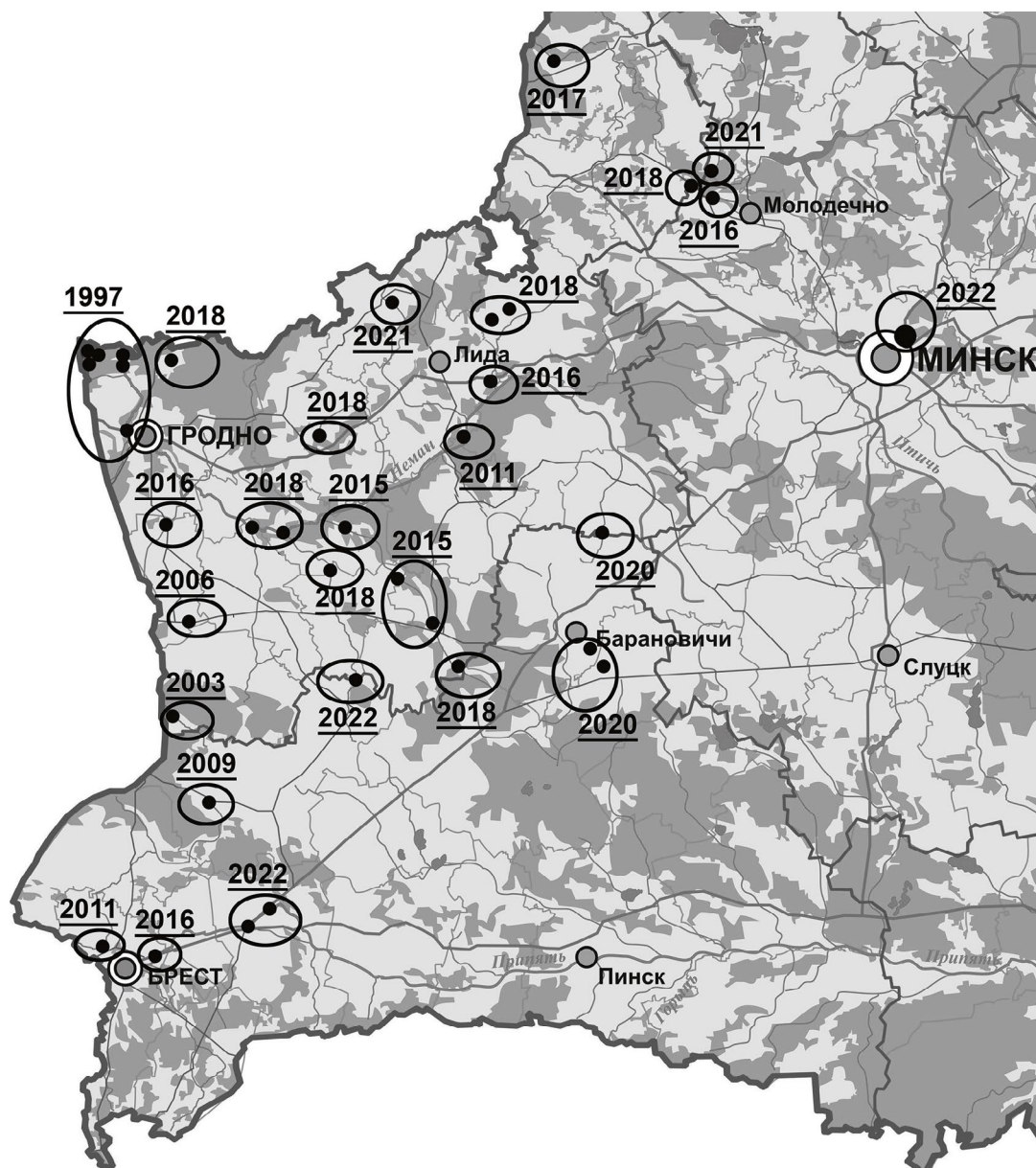


Рис. 1. Динамика освоения полосатым раком водных объектов Беларуси: 1997–2022 – годы регистрации полосатого рака.

Во всех местах, где натурализовался полосатый рак (см. табл.1), аборигенные виды раков не обнаружены. Процесс быстрого вытеснения полосатым раком длиннопалого рака был зарегистрирован в карьере Михневичи. В 2016 г. в карьере, который находится на берегу р. Вилия и протокой соединен с рекой, регистрировали только длиннопалого рака. В 2021 г. наряду с длиннопалым раком встречался полосатый рак (ст. № 45): за одни сутки было поймано 90 особей полосатого и 39 особей длиннопалого раков. В 2022 г. в уловах присутствовал только полосатый рак (ст. № 46), а в 2023 г. среди пойманных полосатых раков был один самец длиннопалого. Таким образом, за 4–5 лет произошло замещение длиннопалого рака полосатым.

Конкурентные преимущества полосатого рака связаны с высокой скоростью роста особей, плодовитостью, коротким жизненным циклом, большой суточной активностью, высокой агрессивностью поведения, широкой толерантностью к абиотическим факторам среды [19, 25, 28–31 и др.]. Рацион *F. limosus* более разнообразен по сравнению с *A. leptodactylus*, о чем свидетельствует большее разнообразие групп бентосных макробеспозвоночных в рационе полосатого рака [32], которое позволяет обеспечить раков достаточным питанием в широком диапазоне мест обитания. Эти биологические особенности полосатого рака в сравнении с европейскими раками позволяют характеризовать его как активного вселенца.

Чрезвычайно нежелательным способом расселения является целенаправленное расселение раков человеком. Отметим, что расселение раков в результате деятельности человека очень разнообразно: они могут успешно осваивать новые места в процессе использования живых раков как наживки при ловле рыбы или торговле аквариумными животными [19], зарыблении водоемов [33], выращивании раков в аквакультуре, перевозке и использовании сетей с одного водоема на другой или другими способами случайной перевозки раков [18].

Инвазивный вид полосатый рак не рассматривается как промысловый вид и может иметь только локальное рекреационное значение. Его низкая коммерческая ценность и ярко выраженное отрицательное воздействие на аборигенные виды раков бесспорны [34]. Потенциальные методы контроля за распространением чужеродных видов раков, в том числе и полосатого, рассматривались многими авторами [34–39]. Так, были предложены разнообразные механические, физические, химические и биологические методы воздействия [39], однако значительных успехов они не принесли. Установлено [19], что эффективными способами контроля могут быть осушение или химическая обработка водоемов, т.е. успешная борьба возможна только с использованием радикальных методов. В этой связи одними из наименее жестких среди рассмотренных методов контроля распространения полосатого рака следует считать социально-просветительские. Через средства массовой информации (собеседование, дискуссии, лекции и т.д.) необходимо постоянно работать с населением, разъясняя вред, который приносят чужеродные виды раков. По крайней мере это позволит предотвратить стихийное расселение человеком чужеродных раков.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, полосатый рак расселяется естественным путем посредством миграций и перманентным захватом новых территорий. Третьей формой осваивания видом новых водоемов является деятельность человека. В результате массовой миграции раки в короткие сроки осваивают новые районы, одиночные мигрирующие самцы обеспечивают постепенный захват новых территорий.

В реках полосатый рак предпочитает распространяться по основному руслу. В притоках основной реки, по которой идет распространение рака, *F. limosus* регистрируется на 2–10 лет позже. Средняя скорость расселения полосатого рака по р. Неман в первом десятилетии XXI в. составляла 12.5 км/год, во втором

снизилась до 7–8 км/год. В местах, где натурализовался полосатый рак, аборигенные виды раков отсутствовали. В границах Беларуси полосатый рак активно осваивает бассейны рек Западный Буг и Неман. Отмечен в начале Днепровско-Бугского канала и в ближайшем будущем будет регистрироваться в реках Припять и Днепр.

В дальнейшем исследования должны быть направлены на поиск эффективных, не разрушающих водные экосистемы методов контроля численности полосатого рака, создание коммерчески привлекательного товара из рачьего сырья и организация промыслового лова полосатого рака, а также изучение особенностей заражения и динамики заболеваний популяций полосатого рака различными штаммами рачьей чумы (*Aphanomyces astaci*).

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает свою глубокую признательность Д.В. Молоткову – сотруднику лаборатории гидробиологии НПЦ НАН Беларуси по биоресурсам, совместные экспедиции с которым во многом способствовали появлению данной работы.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа частично выполнена при финансовой поддержке проекта 2.2.6 подпрограммы 2 ОНТП “Инвазии и экобезопасность” НАН Беларуси.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Все процедуры с участием животных были одобрены Министерством природных ресурсов и охраны окружающей среды Республики Беларусь (ежегодные разрешения с 1996 г. по 2023 г.) с соблюдением всех соответствующих законов и нормативных актов.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор данной работы заявляет об отсутствии конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Dieguez-Urbeondo J. Pathogens, parasites and ectocommensals / Atlas of Crayfish in Europe. Eds. Souty-Grosset C., Holdich D., Noël P. et al. // Museum d'Histoire naturelle, Paris, France, 2006. P. 133–149.
2. Hobbs H.H., Jass J.P., Huner J.V. A review of global crayfish introductions with particular emphasis on two North American species (Decapoda, Cambaridae) // Crustaceana. 1989. V. 56. P. 299–316.

3. *Strużyński W., Śmietana P.* On the distribution of crayfish in Poland // *Freshwater Crayfish*. 1999. V. 12. P. 825–829.
4. *Lindqvist O.V., Huner J.V.* Life history characteristics of crayfish: what makes some of them good colonizers? // *Crayfish in Europe as alien species. How to make the best of a bad situation?* Crustacean Issues / Eds. Gherardi F., Holdich D.M. A.A. Balkema, Rotterdam, Netherlands. 1999. V. 11. P. 23–30.
5. *Lodge D.M., Holdich D.M., Taylor C.A.* et al. Nonindigenous crayfishes threaten North American freshwater biodiversity: lesson from Europe // *Fisheries*. 2000. V. 25. P. 7–20.
6. *Holdich D.M., Reynolds J.D., Souty-Grosset C., Sibley P.J.* A review of the everincreasing threat to European crayfish from non-indigenous crayfish species // *Knowl. Manag. Aquat. Ecosyst.* 2009. V. 394–395. P. 11. <https://doi.org/10.1051/kmae/2009025>
7. *Kossakowski J.* Crayfish *Orconectes limosus* in Poland // *Freshwater Crayfish*. 1975. V. 2. P. 31–47.
8. *Leńkowa A.* Badania nad przyczynami zaniku, sposobami ochrony i restytucja raka szlachetnego *Astacus astacus* (L.) w związku z rozprzestrzenianiem się raka amerykańskiego *Cambarus affinis* Say // *Ochrona Przyrody*. 1962. V. 28. P. 1–38.
9. *Henttonen P., Huner J.V.* The introduction of alien species of crayfish in Europe: A historical introduction // *Crayfish in Europe as alien species: How to make the best of a bad situation?* / Eds. Gherardi F., Holdich D.M. Rotterdam: A.A. Balkema, 1999. P. 13–22. (Crustacean Is. 11).
10. *Akhehnovich A., Razlutskiy V.* Distribution and spread of spiny-cheek crayfish *Orconectes limosus* (Rafinesque, 1817) in Belarus // *BioInvasions Records*. 2013. V. 2. №3. P. 221–225.
11. *Benejam L., Saura-Mas S., Saperas A.* First record of the spiny-cheek crayfish *Orconectes limosus* (Rafinesque, 1817) introduced to the Iberian Peninsula // *Aquatic Invasions*. 2011. V. 6. № 1. P. 111–113.
12. *Györe K., Józsa V., Gál D.* The distribution of crayfish (Decapoda: Astacidae, Cambaridae) population in Cris and Mures rivers crossing the Romanian-Hungarian border // *AACL Bioflux*. 2013. V. 6. P. 18–26.
13. *Lipták B., Vitázková B., Stloukal E.* First record of the spinycheek crayfish (*Orconectes limosus*) in the Serbo–Romanian Tamiš River // *Freshw. Crayfish*. 2013. V. 19. P. 229–232.
14. *Pârvulescu L., Palos C., Molnar P.* First record of the spiny-cheek crayfish *Orconectes limosus* (Rafinesque, 1817) (Crustacea: Decapoda: Cambaridae) in Romania // *North West Journal of Zoology*. 2009. V. 5. P. 424–428.
15. *Pârvulescu L., Schrimpf A., Kozubíková E.* et al. Invasive crayfish and crayfish plague on the move: first detection of the plague agent *Aphanomyces astaci* in the Romanian Danube // *Diseases of Aquatic Organisms*. 2012. V. 98. P. 85–94.
16. *Kouba A., Petrusek A., Kozak P.* Continental-wide distribution of crayfish species in Europe: update and maps // *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*. 2014. № 413. P. 5. <https://doi.org/10.1051/kmae/2014007>
17. *Hamr P.* *Orconectes* // *Biology of freshwater Crayfish* / Ed. Holdich D.M. London: Blackwell Science Ltd., 2002. P. 585–608.
18. *Holdich D.M., Haffner P., Noël P.* Species files // *Atlas of Crayfish in Europe* / Eds. Souty-Grosset C., Holdich D., Noël P. et al. Museum d'Histoire naturelle, Paris, France, 2006. P. 50–129.
19. *Holdich D.M., Black J.* The spiny-cheek crayfish *Orconectes limosus* (Rafinesque, 1817) [Crustacea: Decapoda: Cambaridae], digs into the UK // *Aquatic Invasions*. 2007. V. 2. № 1. P. 1–15.
20. *Alekhovich A.V., Ablov S.E., Pareiko O.A.* The American spiny-cheek crayfish, *Orconectes limosus* in the fauna of Belarus // *Crayfish in Europe as alien species: How to make the best of a bad situation?* / Eds. Gherardi F., Holdich D.M. Rotterdam: A.A. Balkema, 1999. P. 237–242. (Crustacean Is. 11).
21. *Семенченко В.П., Липинская Т.П., Бычкова Е.И., Ризевский В.К.* Инвазивные процессы в водных экосистемах Беларуси. Минск: Беларуская навука, 2022. 204 с.
22. *Puky M., Schad P.* *Orconectes limosus* colonises new areas fast along the Danube in Hungary // *Bull. Fr. Peche Piscic.* 2006. V. 380–381. P. 919–926.
23. *Schweng E.* *Orconectes limosus* in Deutschland. Insbesondere im Rheingebiet // *Freshwater Crayfish*. Ed. Abrahamsson S. Lund, 1973. P. 79–87.
24. *Arbačiauskas K., Višinskienė G., Smilgevičienė S.* et al. Non-indigenous macroinvertebrate species in Lithuanian fresh waters. Part 1: Distributions, dispersal and future // *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*. 2012. V. 402. P. 12.
25. *Petrusek A., Filipová L., Duris Z.* et al. Distribution of the invasive spiny-cheek crayfish (*Orconectes limosus*) in the Czech Republic. Past and present // *Bull. Fr. Peche Piscic.* 2006. V. 380–381. P. 903–918.
26. *Buric M., Kozak P., Kouba A.* Movement patterns and ranging behavior of the invasive spiny-cheek crayfish in a small reservoir tributary // *Fundamental and Applied Limnology Archiv für Hydrobiologie*. 2009. V. 174. № 4. P. 329–337.
27. *Burba A.* The dispersal of the spiny-cheek crayfish, *Orconectes limosus*, throughout lithuanian waters // *Freshwater Crayfish*. 2010. V. 17. P. 67–72.
28. *Kozak P., Buřič M., Policar T.* The fecundity, time of egg development and juvenile production in spiny-cheek crayfish (*Orconectes limosus*) under controlled conditions // *Bull. Fr. Peche Piscic.* 2006. V. 380–381. P. 1171–1182.

29. Kozak P., Buřič M., Polícar T. et al. The effect of inter- and intra-specific competition on survival and growth rate of native juvenile noble crayfish *Astacus astacus* and alien spiny-cheek crayfish *Orconectes limosus* // *Hydrobiologia*. 2007. V. 590. P. 85–94.
30. Musil M., Buřič M., Polícar T. et al. Comparison of diurnal and nocturnal activity between Noble Crayfish (*Astacus astacus*) and Spinycheek Crayfish (*Orconectes limosus*) // *Freshwater Crayfish*. 2010. V. 17. P. 189–193.
31. Rimolova K., Douba K., Stambergova M. Species-specific pattern of crayfish distribution within a river network relates to habitat degradation: implications for conservation // *Biodivers Conserv*. 2014. V. 23. P. 3301–3317. <https://doi.org/10.1007/s10531-014-0784-5>.
32. Šidagytė E., Razluskij V., Alekhnovich A. et al. Predatory diet and potential effects of *Orconectes limosus* on river macroinvertebrate assemblages of the south-eastern Baltic Sea basin: implications for ecological assessment // *Aquatic Invasions*. 2017. V. 12. № 4. P. 523–540. <https://doi.org/10.3391/ai.2017.12.4.09>
33. Aquiloni L., Tricarico E., Gherardi F. Crayfish in Italy: distribution, threats and management // *International Aquatic Research*. 2010. V. 2. № 1. P. 1–14.
34. Holdich D.M. The negative effects of established crayfish introduction // *Crayfish in Europe as alien species: How to make the best of a bad situation?* / Eds. Gherardi F., Holdich D.M. Rotterdam: A.A. Balke-ma, 1999. P. 31–47. (Crustacean Is. 11).
35. Schulz R., Smietana P. Occurrence of native and introduced crayfish in northeastern Germany and north-western Poland // *Bull. Français de la Pêche et de la Pisciculture*. 2001. V. 361. P. 629–641. <https://doi.org/10.1051/kmae:2001009>
36. Peay S. Eradication of Alien Crayfish Populations. R&D Technical Report W1-037/TR // Environment Agency, Bristol. Publ. internet. 2001. http://www.freshwaterlife.org/projects/media/projects/images/2/52902_ca_object_representations_media_226_original.pdf [accessed 08 September 2013].
37. Freeman M.A., Turnbull J., Yeomans W.E., Bean C.W. Prospects for management strategies of invasive crayfish populations with an emphasis on biological control // *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*. 2010. V. 20. № 2. P. 211–223. <https://doi.org/10.1002/aqc.1065>
38. Gherardi F., Aquiloni L., Diéguez-Urbeondo J., Tricarico E. Managing invasive crayfish: is there a hope? // *Aquatic Sciences*. 2011. V. 73. № 2. P. 185–200.
39. Peay S. Invasive non-indigenous crayfish species in Europe: Recommendations on managing them // *Knowl. Managt. Aquatic Ecosyst*. 2009. V. 394–395. Art. 3. <https://doi.org/10.1051/kmae/2010009>
40. Baïchorov V.M., Giginjak U.G. Spiny-Cheek crayfish *Orconectes limosus* (Rafinesque, 1817) in Belarus // *CrayfishNews*. 2009. V. 31. № 2. P. 6–8.

DISTRIBUTION OF STRIPED CANCER *FAXONIUS LIMOSUS* IN WATER BODIES OF BELARUS

A. V. Alekhnovich^{1,*}

¹*State Scientific and Production Association, Scientific and Practical Center for Bioresources, National Academy of Sciences of Belarus, Belarus, 220072 Minsk*

*e-mail: Alekhnovichav@gmail.com

Abstract— *Faxonius limosus* (Rafinesque, 1817) was first discovered in the rivers of Belarus in 1997. The striped crayfish spread along rivers originated in Poland. Currently, *F. limosus* is found in the Neman River and in all tributaries of the first and second orders within the borders of the Grodno region and the rivers of the Western Bug basin of the Brest region of Belarus. The striped crayfish colonizing new places moved upstream of the rivers: the maximum speed of spread was 20 km/year, and the average speed was 7–8 km/year. Males of older age groups appear first in new habitats. As a result of human activity, the migration of striped crayfish from the Neman basin to the Dnieper basin has been noted.

Keywords: crayfish, distribution, reservoirs of the Neman and Western Bug basins