



### Издатель

ФГБОУ ВО «Петрозаводский государственный университет»  
Российская Федерация, г.Петрозаводск, пр.Ленина,33

Научный электронный журнал

## ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ

<http://ecopri.ru>

### № 2 (48). ИЮНЬ, 2023

#### Главный редактор

А. В. Коросов

#### Редакционный совет

В. Н. Большаков  
А. В. Воронин  
Э. В. Ивантер  
Н. Н. Немова  
Г. С. Розенберг  
А. Ф. Титов  
Г. С. Антипина  
В. В. Вапиров  
А. М. Макаров

#### Редакционная коллегия

Т. О. Волкова  
Е. П. Иешко  
В. А. Илюха  
Н. М. Калинкина  
J. P. Kurhinen  
А. Ю. Мейгал  
J. B. Jakovlev  
B. Krasnov  
A. Gugotek  
В. К. Шитиков  
В. Н. Якимов

#### Службы поддержки

А. Г. Марахтанов  
Е. В. Голубев  
С. Л. Смирнова  
Н. Д. Чернышева  
М. Л. Киреева

ISSN 2304-6465

#### Адрес редакции

185910, Республика Карелия, г.Петрозаводск, пр. Ленина, 33. Каб. 453

E-mail: [ecopri@psu.karelia.ru](mailto:ecopri@psu.karelia.ru)

<http://ecopri.ru>





## Содержание № 2. 2023

### От редакции

*Еще шаг*

3

### Аналитический обзор

Розенберг Г. С.,  
Костина Н. В.,  
Розенберг А. Г.

*О моделировании метапопуляционных процессов*

4 – 29

### Оригинальные исследования

Базарова Б. Б.,  
Куклин А. П.

*Динамика биомассы и площади зарастания водной растительности озера кенон (забайкальский край) в условиях снижения уровня воды*

30 – 41

Знаменский С. Р.

*Вклад видов сосудистых растений в альфа- и бета-разнообразии сухих и мезофитных лугов среднетаежной карелии*

42 – 53

Зыкова Ю. Н.,  
Огородникова С. Ю.,  
Трефилова Л. В.

*Влияние предпосевной обработки семян микробными препаратами на всхожесть семян и накопление фотосинтетических пигментов в листьях *Trifolium rannonicum**

54 – 66

Ковалева В. А.,  
Виноградова Ю. А.,  
Пристова Т. А.,  
Федорков А. Л.

*Характеристика микромицетного комплекса в подстилке экспериментальных культур сосны скрученной (*Pinus contorta dougl.*)*

67 – 77

Панюкова Е. В.,  
Канев В. А.

*Ландшафтные особенности распространения кровососущих комаров (*diptera: culicidae*) в республике коми*

78 – 93

Тарасова О. В.,  
Шабалина О. М.,  
Красноперова П. А.,  
Ковалев А. В.,  
Маркова А. Д.,  
Демьяненко Т. Н.

*Опыт оценки рекреационного воздействия на пригородные зеленые насаждения современными методами*

94 – 107

### Синописис

Илюха В. А.

*О примере реконструкции эволюции не на основе ископаемых останков*

108 – 109



Выпуск № 2

От редакции

## Еще шаг

*Уважаемые читатели, авторы и рецензенты!*

Число статей в этом выпуске пришлось сократить, поскольку иначе мы вышли бы далеко за границы объема (100 стр.), который финансируется университетом. В настоящее время мы готовим документы на включение нашего издания в ядро РИНЦ. Мы выполняем его формальные требования и первичное условие (входим в первую четверть изданий по рейтингу SIENCE INDEX – у нас 1205-е место из 3925). Не отменяя прежнего варианта подачи рукописей (заполнение форм на сайте силами самого автора), теперь мы сможем некоторые тексты принимать по электронной почте в виде отдельного файла и силами редакции оформлять его на сайте. Однако в этом случае необходимо приложить к рукописи скан направления от института, в котором работает автор.

*С неизменной готовностью к сотрудничеству,  
редколлегия электронного журнала «Принципы экологии»*



УДК УДК 574.32+51-76

## О МОДЕЛИРОВАНИИ МЕТАПОПУЛЯЦИОННЫХ ПРОЦЕССОВ

**РОЗЕНБЕРГ**  
Геннадий Самуилович

*доктор биологических наук, Институт экологии Волжского бассейна РАН – филиал Самарского федерального исследовательского центра РАН, genarozenberg@yandex.ru*

**КОСТИНА**  
Наталья Викторовна

*доктор биологических наук, Институт экологии Волжского бассейна РАН – филиал Самарского федерального исследовательского центра РАН, knva2009@yandex.ru*

**РОЗЕНБЕРГ**  
Анастасия Геннадьевна

*кандидат биологических наук, Институт экологии Волжского бассейна РАН – филиал Самарского федерального исследовательского центра РАН, chicadivina@yandex.ru*

**Ключевые слова:**  
диффузные модели  
агентно-ориентированные  
миграция  
конкуренция  
неоднородная среда  
популяционные  
волны

**Аннотация:** Представлены три парадигмы познания мира: лапласовский детерминизм, стохастизм и хаос-самоорганизация (неопределенность в динамике поведения объектов живой природы). Обсуждается становление математической теории динамики популяций в рамках этих трех парадигм. Метапопуляция – пространственно структурированная популяция, которая сохраняется во времени как набор пространственно-разделенных, локальных, взаимодействующих популяций с ограниченным расселением между ними. Принцип миграции – основной механизм, отличающий теорию метапопуляций от стандартной теории динамики популяций, анализирующей смертность и рождаемость внутри отдельной популяции. Компромисс между конкуренцией и колонизацией позволяет сосуществовать конкурирующим видам в неоднородной среде. Количественные подходы позволяют учитывать другие механизмы и более общие пространственные вариации. Обсуждаются стохастические и детерминированные модели динамики метапопуляций (точечные (параметры меняются только по одной переменной), диффузные (учет диффузионного обмена между двумя идентичными по своим экологическим характеристикам местообитаниями) и агентно-ориентированные модели (основаны на индивидуальном поведении объектов-агентов и оперируют усредненными для группы сходных объектов значениями параметров) и др.). Основными свойствами индивидуумов-агентов являются: «интеллектуальность» (обучаемость), расположение во времени и пространстве (задается некоторая «среда обитания»), наличие жизненной цели.

© Петрозаводский государственный университет

Подписана к печати: 21 июня 2023 года

## Введение

Сложные системы, в отличие от простых, имеют большое число взаимосвязанных качеств. Поэтому аналитические модели отдельных их качеств не адекватны им, а имитационные модели достаточно большой совокупности их качеств весьма сложны<sup>1</sup> и недостаточно общи.

Три парадигмы (учения) «правят миром» (на рис. 1 схематично представлены три парадигмы познания мира (Розенберг, 2022,

<sup>1</sup> Пионеры кибернетики, мексиканский физиолог и врач А. Розенблют (Arturo Rosenblueth Stearns; 1900–1970) и американский математик Н. Винер (Norbert Wiener; 1894–1964), ввели в обиход такой образ: «The best material model for a cat is another, or preferably the same cat – Лучшая материальная модель для кошки – это другая, а лучше та же кошка» (Rosenblueth, Wiener, 1945, с. 320).

с. 36)). Первая – *лапласовский детерминизм* (полная определенность поведения объектов живой природы) – уверенность в том, что все происходящее имеет причину в человеческом понятии и есть непознанная разумом необходимость (на принципе детерминизма построена, например, классическая физика (механика)). Вторая – *случайность, стохастизм* (вероятностная определенность поведения объектов живой природы). Математически это означало необходимость развития теории вероятностей (процесс задается функцией распределения). Имеет место и третья парадигма, которая начала складываться во второй половине XX в., – *хаос-самоорганизация* (неопределенность в динамике поведения объектов живой природы). Приняв ту или иную парадигму, мы неизбежно попадаем в одну из ситуаций, представленных на рис. 1. Становление ма-

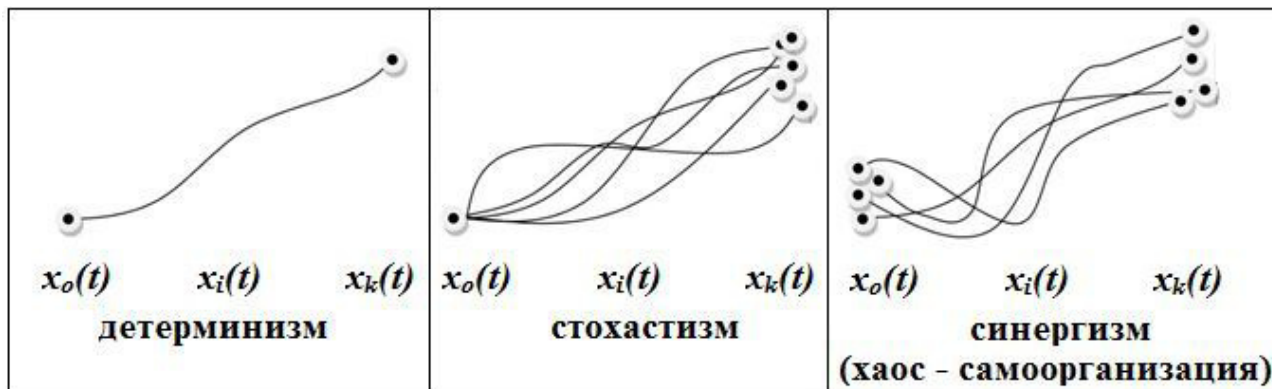


Рис. 1. Соотношение векторов состояния сложных систем для трех парадигм познания мира

Fig. 1. The ratio of state vectors of complex systems for three paradigms of world cognition

тематической теории динамики популяций началось с допущения о равномерности распределения особей популяции по пространству (плотность популяции одинакова во всех точках ареала). Очевидно, что это «слишком сильное» утверждение, и природным популяциям свойственна мозаичность структуры в пространстве (Розенберг, 2013). Кроме того, пространственная гетерогенность дополняется и временной неоднородностью – распределение первоначально возникшей флуктуации популяционной плотности по ареалу (этот процесс называют *распространением популяционных волн* (Свирижев, 1987)). Примером такого совместного «действия» временной и пространственной динамики могут служить вспышки численности и опустошительные налеты саранчи (*Schistocerca gregaria*, *Locusta migratoria*, *Nomodacris septemfasciata* и др.) на посе-

вы сельскохозяйственных культур в Африке и Азии. Так, например, область, в пределах которой встречаются стаи *N. septemfasciata* (Serville, 1839), в 1500 (!) раз превышает по площади область постоянного обитания одиночной фазы этого вида (см.: Гиляров, 1990, с. 110).

Все виды живых организмов в природе представлены не отдельными особями, а в форме совокупностей числа (иногда очень большого) *особей-популяций*. Это положение предложено С. С. Четвериковым в 1903 г. Можно выделить следующие типы размещения особей в пространстве (по осям стохастичность-детерминированность и равномерность-неравномерность (Миркин, Розенберг, 1978; Розенберг и др., 1999, с. 198; см. рис. 2):

- детерминированное равномерное (а); регулярное – распределение достаточно

высоких деревьев в лесу, кроны которых образуют часть общего полога или искусственные лесопосадки);

- стохастическое равномерное (**b**; случайное – распределение моллюска *Mulinia lateralis* (Say, 1822) в илистых наносах приливной зоны (Jackson, 1968));

- детерминированное неравномерное (**c**; ложноконтагиозное – «гнездовые посадки леса»);

- стохастическое неравномерное (**d**; контактиозное – распределение лабазника обыкновенного (*Filipendula vulgaris* Moench, 1794) на остепненных лугах Южного Урала (Миркин, Розенберг, 1977)).

Принцип агрегации особей Олли (Миркин и др., 1989; Реймерс, 1990; Stephens et

al., 1999) – скопление особей популяции, с одной стороны, усиливает конкуренцию между ними за пищевые ресурсы и жизненное пространство, с другой – приводит к повышению способности группы в целом к выживанию. Таким образом, как «перенаселенность», так и «недонаселенность» может выступать в качестве лимитирующего фактора. Так, группа растений способна более эффективно противостоять ветру или уменьшать потери воды, чем отдельные особи, а с другой стороны, в группе усиливается конкуренция за свет и элементы минерального питания (Одум, 1986). Принцип сформулирован американским экологом У. Олли (Warder Clyde Allee; 1885–1955) в 1931 г. Большое число примеров возникновения

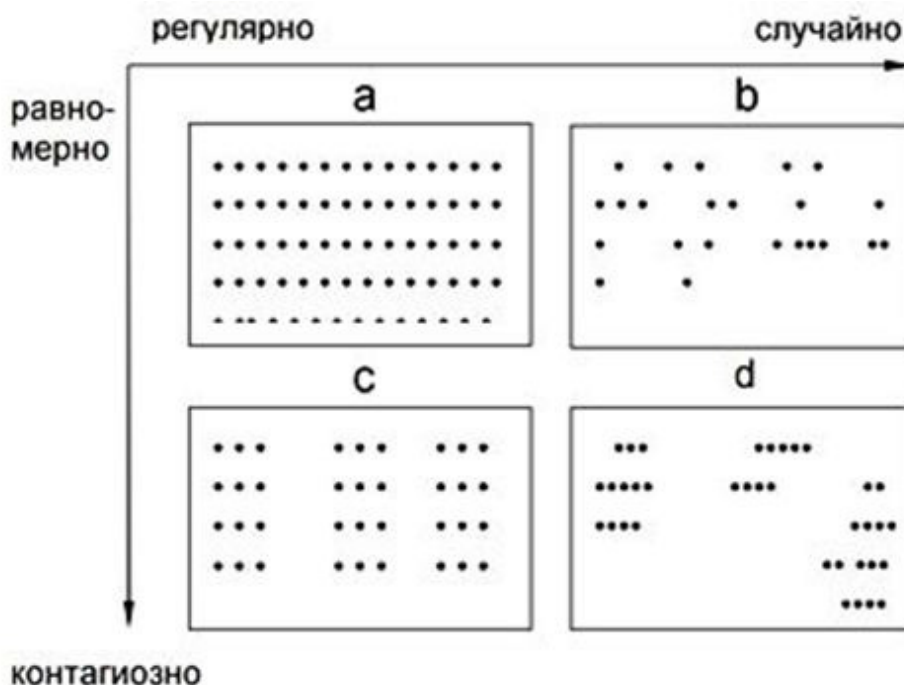


Рис. 2. Схема типов размещения особей в пространстве (пояснения в тексте)

Fig. 2. Scheme of distribution types of individuals in space (explanations in the text)

мозаичности (агрегированности особей и неоднородностей горизонтального сложения растительных сообществ) приводится Дж. Харпером (Harper, 1973) и Т. А. Работновым (1983, с. 161–166). Назовем и интересное теоретическое построение – «модель карусели», предложенную в 1991 г. Э. Ван-дер-Маарелем<sup>2</sup> (см.: Миркин, Наумова, 1994, 1998). Суть ее сводится к мелкомасштабным циклическим изменениям состава растительных сообществ в «ценомолекулах», что

обеспечивает стабильность видового состава всего сообщества. При этом по характеру поведения видов в «карусели» различают

- устойчивые «виды-наседки» (англ. sitter),
- «партизаны» (англ. guerilla) с малым радиусом «нападения» на окружающее «ценомолекулу» сообщество (например, *Hypericum maculatum*),
- виды, способные перемещаться на значительное расстояние (*Achillea millefolium*, *Poa pratensis*) и
- «виды гибкие» (англ. phalanx; *Nardus stricta*, *Festuca rubra* и др.

2 Э. Ван-дер-Маарель (Evert «Eddy» van der Maarel; 1934–2021) – датский эколог, фитоценолог.

Механизмами формирования пространственной неоднородности в размещении особей популяции растений могут быть расселение семян, спор и пр., особенности разрастания доминанта (папоротник-орляк *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn, 1879), изменение содержания питательных веществ в почве, влияние суточных и сезонных изменений погодных условий, локальные различия в местообитаниях и др. (Одум, 1986). Все это привело к возникновению и развитию *концепции метапопуляций*.

Метапопуляция – это пространственно структурированная популяция (**d** на рис. 2), которая сохраняется во времени как набор локальных взаимодействующих популяций с ограниченным расселением между ними (см., например: Салменкова, 2018). Сам термин «метапопуляция» был введен Р. Левинсом<sup>3</sup> (Levins, 1969) для описания модели динамики численности насекомых-вредителей сельскохозяйственных посевов (модель «*популяции популяций*»), хотя сама эта идея широко обсуждалась применительно к видам в естественных или искусственно фрагментированных средах обитания. У нас в стране эти представления наиболее последовательно развивал С. С. Шварц (1963, 1965, 1967, 1968 и др.). «Непременное условие поддержания жизнеспособности популяции в изменяющихся условиях среды – высокая степень ее генетической разнородности. Поддержание генетической разнородности популяций обеспечивается экологическими механизмами (различный образ жизни *разных внутривидовых групп животных*, <...> и др.). <...> Динамика пространственной структуры популяций (или *группы смежных популяций*) – один из важнейших механизмов приспособления вида к изменяющимся условиям среды. Сложная пространственная структура страхует популяцию от случайного обеднения ее генофонда, и, вместе с тем, создает условия для быстрого приспособительного преобразования ее генетической структуры (выделено нами. – *Авторы*)» (Шварц, 1973, с. 55, 58). А вот более раннее высказывание (Шварц, 1968, с. 61): «Перехожу к рассмотрению экологических механизмов эволюционного процесса, основанных на преобра-

зовании не возрастной, а пространственной структуры популяций. В природе популяции представлены относительно мелкими структурными единицами (я называю их *микрораспространениями*), которые существуют самостоятельно в течение непродолжительного периода, а затем объединяются в единую крупную популяцию. Хорошо изученные механизмы, основанные преимущественно на поведенческих реакциях животных, временно изолируют внутривидовые группы особей даже в тех случаях, когда никаких физических преград между ними нет. Достаточно сказать, что мыши подвала и чердака двухэтажного дома или двух соседних домов представляют собой временно изолированные поселения. Это приводит к возникновению генетических различий между соседними поселениями животных». И еще одна цитата: «Под экологической структурой популяции понимают определенное соотношение возрастных групп, определенное соотношение полов, сочетание оседлых животных с животными-мигрантами, наличие семейных, стадных и т.п. группировок. Чем сложнее структура популяции, тем выше ее приспособительные возможности... Единство приспособительных реакций популяций осуществляется с помощью сложной системы сигнализации и связи, информирующей отдельных особей о состоянии популяции в целом. Эта система информации основана на экологических и физиологических реакциях животных на внешние стимулы самой различной природы (*химические, изменение внешней среды, изменение частоты и степени внутривидовых контактов, звуковые и зрительные сигналы и т. п.* – *Авторы*). Совокупность этих реакций спаивает особей популяции в *единую функционирующую систему, обеспечивающую поддержание численности вида в разнородной среде обитания*» (Шварц, 1969, с. 14–15).

В развитие концепции метапопуляций можно рассматривать и такие представления Ю. М. Свирижева (1987, с. 12): «Любая особь популяции в процессе своей жизнедеятельности перемещается по ареалу – имеет свой радиус индивидуальной активности. Это понятие было впервые введено Н. В. Тимофеевым-Ресовским ((Timofeeff-Ressovsky, 1940). – *Авторы*), а сам радиус может быть измерен экспериментально. <...> Заметим, что если этот радиус больше, чем характерный размер ареала, то популяцию можно считать хорошо перемешанной и при ее опи-

3 Р. Левинс (Richard «Dick» Levins; 1930–2016) – американский математический эколог, генетик, популяционный биолог. По иронии судьбы он был заинтересован в контроле численности насекомых (их уничтожении), а не в сохранении популяций.

сании можно не учитывать пространственных эффектов. Если же мы имеем обратную картину, то рассмотрение пространственного распределения популяции становится просто необходимым».

Аналитическая модель, построенная на основе небольшого числа достаточно правдоподобных гипотез, полностью находится в руках исследователя. Ее качественный анализ, проводимый без использования ЭВМ (или, в крайнем случае, ЭВМ выступает в качестве «большого арифмометра», облегчающего только численное решение модели), претендует на выполнение объяснительной функции теории моделируемого класса систем. А так как эта функция является одной из наиболее важных, то многие исследователи считают, что аналитические модели и представляют собой собственно математическую теорию изучаемых объектов. Компактность представления имеющейся информации – это одна из наиболее сильных сторон аналитического моделирования (Розенберг, 2013).

В точечных моделях параметры меняются только по одной переменной (например, во времени или по координате (экоклин, топоклин)); такие модели чаще всего имеют вид обыкновенных дифференциальных уравнений. В моделях с распределенными параметрами параметры меняются по двум и более переменным, такие модели имеют вид уравнений в частных производных. При математическом моделировании метапопуляционных процессов учитываются пространственные изменения, что влечет за собой применение моделей с распределенными параметрами. Но и точечные модели могут описывать некоторые элементы неоднородности распределения популяций по пространству.

## Аналитический обзор

### Точечные модели

Одна из основных задач структурной организации популяций – это описание механизмов формирования агрегаций особей (пространственно структурированная популяция). Эта задача возникла давно, но наиболее образно она сформулирована в незаслуженно забытой научно-популярной брошюре Г. Дохман-Гармиза (1927, с. 11–12): «Вы сталкиваетесь, быть может, с этим явлением (агрегация особей. – Авторы) иногда в такой форме. Вас привлекают издали заросли белого поповника (*Leucanthemum vulgare* Lam. (1779); или какого-нибудь другого цветка). Направляясь к ним, вы по доро-

ге наталкиваетесь на эти растения и, собирая цветы, непрерывно нагибаетесь. Когда собран большой букет поповника, и вы начинаете чувствовать уже некоторую усталость – перед вами впервые появляется заросль белых, прекрасных больших цветов поповника. Так и сверкают на солнце белые лепестки и желтые серединки! Вы сравниваете их с вашим букетом, и невольно становится обидно. Нарвали букет мелких корявых поповников, устали, а вот здесь только бы и начинать собирать. Если вы предприимчивы и не падаете духом, – букет летит в сторону, и вы собираете новый». Иными словами, в условиях внутривидовых взаимодействий наблюдается эффект улучшения условий жизни популяции.

Классическая модель системы «хищник – жертва»:

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= (\alpha - \beta y)x \\ \frac{dy}{dt} &= (-\gamma + \delta x)y, \end{aligned} \quad (1)$$

где  $x$  – количество жертв,  $y$  – количество хищников,  $t$  – время,  $\alpha$ ,  $\beta$ ,  $\gamma$ ,  $\delta$  – коэффициенты, отражающие взаимодействия между видами (все положительные); стационарной точкой этой системы уравнений является; эта стационарная точка устойчива, является центром, в ее окрестности происходят гармонические колебания численности обеих популяций с частотой (Ризниченко, Рубин, 2004).

Пусть имеется некоторая неоднородность пространства – «укрытие», где может сохраняться часть популяции жертвы. Так, усложняя опыты по экспериментальному подтверждению теоретической модели (1), Г. Ф. Гаузе (Gause, 1934) устраивал убежище для жертвы, используя в качестве питательной среды овсяный отвар с «осадком» и «без осадка» или внося в пробирки с инфузориями немного стеклянной ваты. Среди нитей ваты могли свободно перемещаться жертвы-парамеции (*Paramecium caudatum*), но не могли хищники-дидиниумы (*Didinium nasutum*). В таком варианте опыта дидиниум съедал всех парамеций, плавающих в свободной от ваты части пробирки, и вымирал, а популяция парамеции затем восстанавливалась за счет размножения особей, уцелевших в убежище. Некоторого подобия колебаний численности хищника и жертвы Гаузе удалось добиться только в том случае, когда он время от времени вносил в культуру и жертву, и хищника, имитируя таким



образом иммиграцию. Еще один пример «укрытия». Рыбаки на озере Балатон (Венгрия) с успехом ловили «крупную плотву в заводи, образованной нерабочим паромом, который стоял у берега залива, а вдоль этого берега бежало течение от впадающей речушки. Видимо, плотва в заводи находила укрытия от хищника, так как между бортом и берегом в одном месте выросла целая плантация густых водорослей. А на водорослях, очевидно, очень интенсивно развивались водяные организмы, которые служили рыбе кормом» (Антонов, Горяйнов, 2010, с. 202).

Этот эффект легко учитывается в модели (1), например, следующим образом (Базыкин, 2003):

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= (\alpha - \beta y)[x - L] \\ \frac{dy}{dt} &= (-\gamma + \delta[x - L])y, \end{aligned} \quad (2)$$

где  $L$  – это часть популяции жертвы, сохраняющейся в «укрытии»; стационарной точкой этой системы уравнений является  $x_* = (\delta L + \gamma)/\delta$ ,  $y_* = \alpha/\beta$ , (если  $L = 0$  (т. е. нет укрытия), то особая точка уравнения (2) совпадает с особой точкой уравнения (1)).

### Детерминированные модели с распределенными параметрами

*Билокальная популяционная модель «эффекта Олли»* (Домбровский, Маркман, 1983, с. 78–80; Розенберг и др., 1999) – модель конкуренции с учетом диффузионного обмена между двумя идентичными по своим экологическим характеристикам местообитаниям. Модель описывает некоторые качественные закономерности распределения и пространственной структурированности (агрегированности) популяций в предположении, что перемещение особей в пространстве подчиняется простейшему диффузионному закону:

$$\frac{dN}{dt} = \frac{rN(N-L)(K-N)}{K} + D \frac{d^2N}{dt^2}, \quad (3)$$

где  $L$  – нижняя критическая численность популяции;  $K$  – емкость среды;  $D$  – коэффициент диффузии, определяемый подвижностью особей (например, в рамках модели «карусели» Э. Ван-дер-Маареля). В этой формулировке ограниченное, устойчивое, пространственно неоднородное решение данного уравнения носит название «диссипативной структуры» (Пригожин, 1985) – состояние, обладающее пространственной и

временной упорядоченностью, в организации которой принимает активное участие процесс диффузии (физический смысл такой структуры «состоит в незамкнутости системы, подкачке в нее энергии извне» (Домбровский, Маркман, 1983, с. 8)). Заметим, что Ю. М. Свирежев (1987, с. 144), сохраняя в экологии понятие «диссипативная структура», хорошо известное в химии, теории морфогенеза, неравновесной термодинамике, считает, что «более правильно было бы их называть пространственно неоднородными стационарными структурами».

Проведенный анализ (Домбровский, Маркман, 1983; Свирежев, 1987) показал, что при малом коэффициенте диффузии  $D$  в вольтерровской модели (3) существуют две точки устойчивого равновесия, в одной из которых плотность особей стремится к насыщению, а в другой происходит вымирание. С ростом  $D$  наблюдается выравнивание распределения, и диссипативная структура исчезает. В рамках модели «карусели» этот результат описывает пространственно-временное изменение «видов-партизан».

*Модель «цветения воды»*. В моделях с распределенными параметрами переменные зависят от пространственных координат и описываются дифференциальными уравнениями с частными производными. В качестве примера рассмотрим аналитическую модель сезонного развития сообщества фитопланктона (т. н. эффект «цветения воды»), которое также имеет пространственно-колебательный характер (Крестин, Розенберг, 1996, 2002; Rozenberg, Krestin, 1997).

Модель вольтерровского типа предполагает конкурентные взаимоотношения «обычных» ( $x_1$ ) и синезеленых водорослей ( $x_2$ ), причем последние находятся под воздействием зоопланктона ( $z$ ). Предполагается, что:

- коэффициенты экспоненциального роста обычных и синезеленых водорослей прямо пропорциональны концентрации фосфора ( $P$ );
- количество погибшего зоопланктона, за исключением естественной смертности, прямо пропорционально концентрации зоопланктона и концентрации тяжелых металлов в воде ( $M$ );
- количество сбрасываемого в воду фосфора за единицу времени постоянно и равно  $\xi_p$ ;
- количество фосфора, потребляемого обоими видами водорослей, прямо пропор-

ционально их концентрациям и плотности фосфора;

- относительно тяжелых металлов делаются аналогичные допущения (количество сбрасываемых тяжелых металлов в единицу времени постоянно –  $\xi_M$ );
- коэффициент  $\varepsilon_2$  зависит от температуры ( $T$ ) следующим образом:

$$\varepsilon_2 = \begin{cases} 0, & \text{если } T < T_0, \\ \varepsilon_0, & \text{если } T \geq T_0; \end{cases}$$

- выполняется «гипотеза эквивалентов» (Вольтерра, 1976) – биомасса жертвы полностью перерабатывается в биомассу хищника.

Эти предположения позволяют записать следующую систему уравнений для анализа феномена «цветения воды»:

$$\begin{aligned} dx_1/dt &= \varepsilon_1 x_1 P - r_{12} x_1 x_2 \\ dx_2/dt &= \varepsilon_2 x_2 P - r_{21} x_1 x_2 - \gamma x_2 z \\ dz/dt &= \gamma x_2 z - \alpha_3 z - \sigma_1 z M \\ dP/dt &= \xi_P - \beta_1 x_1 P - \beta_2 x_2 P \\ dM/dt &= \xi_M - \sigma_2 z M. \end{aligned} \quad (4)$$

Эта система имеет два стационарных решения, устойчивость которых зависит от соотношения ее коэффициентов (Крестин, Розенберг, 1996). Результаты моделирования хорошо согласуются с эмпирическими данными: было отмечено наличие двух пиков «цветения» (весеннего и летнего) для  $x_2$  и  $z$  что хорошо согласуется с результатами полевых наблюдений (см., например, данные по фитопланктону для сезонов 1989–1991 гг. в Приплотинном плесе и 1982 г. в Ульяновском плесе Куйбышевского водохранилища (Паутова, Номоконова, 1994, с. 70) и по зоопланктону – в частности, биомассе коловраток (Тимохина, 2000, с. 60)).

Наблюдения гидробиологов (см., например: Жариков, 1998; Фитопланктон Нижней Волги..., 2003, с. 54, 56, 70) свидетельствуют о том, что для «широких» и «длинных» водохранилищ (таких, как, например, Куйбышевское) имеет место феномен, который можно определить как «волну цветения» по пространству водохранилища (не только «сверху – вниз», но и от одного берега к другому). Для объяснения этого явления рассмотрим следующую модель, в которой учитывается пространственная неоднородность при описании периодических изменений сообществ альгофлоры в водохранилищах.

Рассмотрим квадрат  $[0, Y] \times [0, Y]$ . Уравнение переноса и турбулентной диффузии ги-

дрозоля (в двухмерном варианте и при постоянном коэффициенте диффузии  $D$ ) имеет следующий вид (Марчук, 1989):

$$\begin{aligned} d\Phi/dt - D \cdot \Delta\Phi + \sigma_0 \Phi + v_x \cdot d\Phi/dx + v_y \cdot d\Phi/dy &= Q \cdot w(r - r_0), \\ dv/dx + dv/dy &= 0, \end{aligned}$$

где  $\Phi$  – концентрация загрязняющего гидрозолья,  $Q$  – мощность источника,  $w(r - r_0)$  – функция источника,  $r = r(x, y)$ ,  $r_0$  – точка предполагаемого сброса,  $v$  – скорость течения по координатам  $x$  и  $y$ . Будем считать, что сброс гидрозолья идет с берегов водоема равномерно по всей их длине  $[0, Y]$ . Тогда функция источника имеет вид:

$$w(r - r_0) = \begin{cases} \zeta, & y = 0, y = Y \\ 0, & 0 < y < Y \end{cases}$$

Каждое уравнение «точной» модели «цветения воды» (4) можно дополнить членами вида:

$$D(x_i)''_{xy} - v(x_i)''_{xy},$$

где  $D$  – коэффициент турбулентной диффузии,  $v$  – скорость течения в водохранилище; вместо  $x_i$  в соответствующих уравнениях системы будут стоять  $z, P, M$ . При определенных граничных и начальных условиях и соотношении коэффициентов, а также при четырех режимах сброса  $P$  и  $M$  в водоем (равномерно вдоль берегов, разные варианты равномерного и «точечного» сброса (Крестин, Розенберг, 2002)) получается режим «волны цветения» по длине водохранилища (рис. 3).

На этих рисунках хорошо виден процесс появления и движения волны «цветения воды», который согласуется с интуитивными представлениями специалистов-гидроэкологов. Заключенный в модель механизм несколько отличается от принятого в гидробиологии (в основном только через воздействие биогенов (Эдмондсон, 1998)) в сторону большей «реалистичности», что делает модель полезной как для целей объяснения наблюдаемых феноменов, так и для синтеза на ее основе прогнозирующих имитационных моделей.

*Модель пространственно-временной динамики популяции с возрастной структурой и далекодействующими взаимодействиями.* Еще один, более сложный вариант модели пространственно-временной динамики популяции исследован в работе М. П. Кулакова и Е. Я. Фрисмана (2018, 2019). Рассмотрен подход к построению и исследованию модели с дискретным временем и

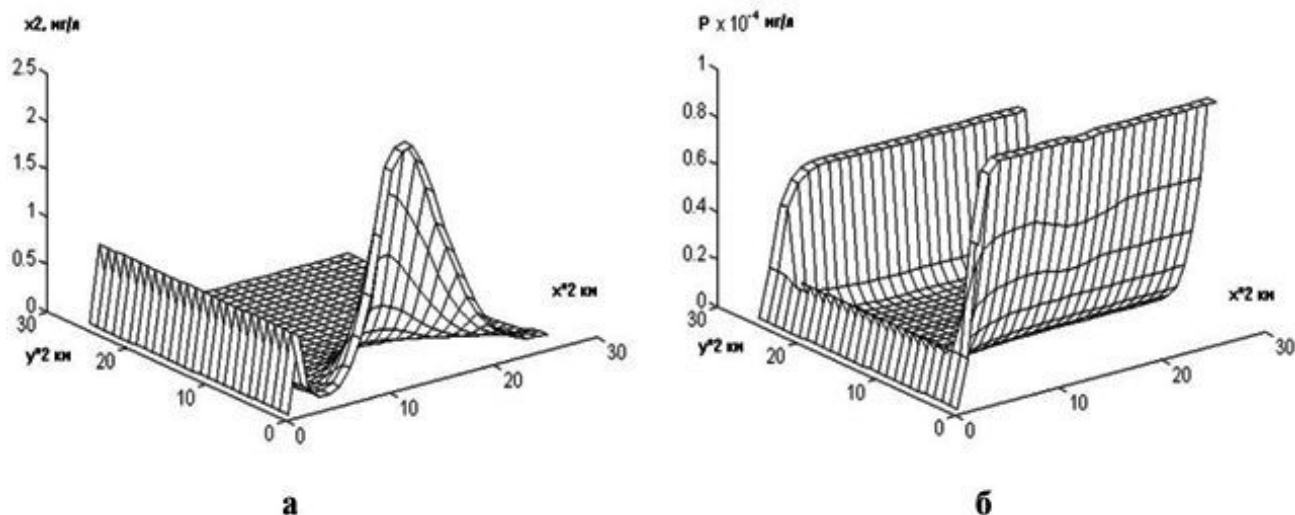


Рис. 3. Зависимость концентрации синезеленых водорослей (а) и концентрации фосфора (б) от пространственных координат при значении времени  $t = 90$  сут

Fig. 3. Dependence of the concentration of blue-green algae (a) and the concentration of phosphorus (б) on spatial coordinates at a time value of  $t = 90$  days

дискретным пространством, предназначенной для описания и исследования пространственно-временной динамики двухвозрастной популяции, проживающей на двумерном ареале (структурированной метапопуляции). При этом полагается, что особи разных поколений взаимодействуют между собой и мигрируют на большие расстояния (миграция особей возможна в некоторой окрестности, а интенсивность потока мигрантов падает с удалением от субпопуляции). Авторы изучили условия формирования групп синхронных популяций (или кластеров), образующих в пространстве структуры типа пятен или полос, перемешанных с уединенными состояниями. Динамика последних «вполне вписывается в термин «вспышка массового размножения», характерного для некоторых насекомых (например, для сибирского шелкопряда, саранчи и др.)» (Кулаков, Фрисман, 2019): уединенные состояния характеризуются быстрым нарастанием численности одиночной субпопуляции, после которого следует резкий спад. Кроме того, по результатам моделирования такие «вспышки» происходят когерентно на других территориях, что создает принципиальную возможность прогноза таких явлений.

#### **Имитационные модели. Индивидуально-ориентированное моделирование**

По одной из возможных классификаций моделей сложных систем (Розенберг, 2013) выделяют «класс» имитационных моделей (англ. simulation) (Шеннон, 1978; Лоу, Кель-

тон, 2004). М. Страшкраба<sup>4</sup> на конференции по моделированию водных систем, проходившей в Праге в 1992 г., так охарактеризовал имитационное моделирование (цит. по: Меншуткин, 2010, с. 357): «Имитация систем есть специфическая форма процесса познания. Предметом имитации могут быть системы реально существующие, проектируемые или даже не имеющие непосредственного отношения к реальности. Основной принцип имитации систем – получение суждений об имитируемой системе при помощи экспериментов с моделью. Именно эксперименты с моделью отличают имитацию от других форм познания». В имитационном моделировании существует несколько парадигм (постановок проблем и подходов к их решению, используемых в качестве «каркаса» при построении и анализе моделей). Чаще всего выделяют четыре достаточно различные системы взглядов: динамические системы, системная динамика, дискретно-событийное моделирование, мультиагентные модели (Борщёв, 2007; Розенберг, 2013). Эти парадигмы различаются не столько областями применения, сколько концепциями и взглядами на проблему, подходами к ее решению. «Очень часто приверженцы одной парадигмы считают, что «правильные» постановка и решение проблем имитационного моделирования возможны только в рамках концепций и методик именно этой парадигмы. <...> В действительности, каждая из парадигм имеет право на жизнь, их

<sup>4</sup> М. Страшкраба (Milan Straskraba; 1931–2000) – чешский математик, эколог, гидробиолог.

использование определяется только целью моделирования и связанным с этой целью выбранным уровнем абстракции при решении проблем» (Карпов, 2008).

Выше были описаны некоторые более обобщенные (аналитические) подходы к моделированию метапопуляционных процессов (шире – пространственно-распределенных систем). Среди методов моделирования имитационного плана наиболее пригодным для этих целей является индивидуально-ориентированное моделирование (индивидуум-ориентированное или агент-ориентированное; от англ. individual-based modeling [IBM] или agent-based simulation [ABS]) – относительно молодое направление в имитационном моделировании (первые работы в этой области появились 50 лет назад)<sup>5</sup>. Индивидуально-ориентированное моделирование следует рассматривать как логичное развитие ставших классическими методов системной динамики Д. Форрестера<sup>6</sup> (1978), которые основаны на индивидуальном поведении объектов-агентов и оперируют усредненными для группы сходных объектов значениями параметров. Этот подход позволяет учесть влияние фрагментации местообитаний на существование растений и животных. Так, «мозаичный тип размещения оседлых животных возникает в том случае, если пригодные для заселения биотопы распределены в пространстве резко неравномерно. Например, поселения малого суслика в волго-уральской полупустыне приурочены только к пятнам степной растительности, встречающимся среди сплошных песков. Обыкновенный хомяк в полупустыне обитает только в тростниковом поясе озер и на склонах озерных котловин» (Чернова, Былова, 2004, с. 234).

<sup>5</sup> Фактически индивидуально-ориентированное моделирование стало развиваться еще в конце 1940-х гг. вместе с вычислительными машинами Д. фон Неймана (создание точных копий самих себя), развитием клеточных автоматов С. Улама) и, главное, созданием на этой основе Д. Конвеем в 1970 г. компьютерной игры «Жизнь» («Game of Life» или «Conway Game») – двумерной клеточно-автоматной модели с двумя состояниями клеток.

Д. Нейман фон (John [János Lajos] von Neumann; 1903–1957) – венгерский, американский математик.

С. Улам (Stanisław Marcin Ulam; 1909–1984) – польский, американский математик.

Д. Конвей (John Horton Conway; 1937–2020) – британский, американский математик.

<sup>6</sup> Д. Форрестер (Jay Wright Forrester; 1918–2016) – американский инженер, системолог.

Индивидуально-ориентированное моделирование использует подход, в рамках которого основным объектом (элементом) модели является индивид (агент; для популяции – особь), представляющий собой уникальную, дискретную единицу, у которой есть некоторый набор характеристик, изменяющихся в течение жизненного цикла. Каждый из индивидов взаимодействует с другими индивидами. Модели этого типа строят «снизу вверх», начиная с элементов системы. Модельер определяет только поведение индивидов, а общее поведение системы является результатом совокупной деятельности всех агентов, каждый из которых следует своим собственным правилам взаимодействия со средой и другими индивидами (полное соответствие с определением «экосистемы»). Целью моделирования в этом случае является понимание того, каким образом интегральные (эмерджентные) свойства системы возникают из множества локальных взаимодействий между ее элементами (индивидуумами) (Шейн, Рыжова, 2016, с. 34).

Индивидуально-ориентированная (агентная) модель, как уже отмечалось, представляет реальный мир в виде многих отдельно специфицируемых активных подсистем, называемых агентами (или индивидуумами). Как подчеркивает информатик Ю. Г. Карпов (2008), «каждый из агентов взаимодействует с другими агентами, которые образуют для него внешнюю среду, и в процессе функционирования может изменить как внешнюю среду, так и свое поведение. Обычно в таких системах не существует глобального централизованного управления, агенты функционируют по своим законам асинхронно». Агент-индивид<sup>7</sup> в рамках этих моделей рас-

<sup>7</sup> Общепризнанного определения понятия «агент» не существует (Schieritz, Milling, 2003); однако есть нечто, что объединяет все индивидуально-ориентированные модели: они существенно децентрализованы (Борщёв, 2004; Borshchev, Filippov, 2004). В отличие от моделей «форрестерского типа» (имитация в рамках системной динамики), здесь нет такого места, где централизованно определяется бы поведение (динамика) системы в целом. «Вместо этого аналитик определяет поведение на индивидуальном уровне, а глобальное поведение возникает (emerges) как результат деятельности многих (десятков, сотен, тысяч, миллионов) агентов, каждый из которых следует своим собственным правилам, живет в общей среде и взаимодействует со средой и с другими агентами. Поэтому агентное моделирование называют ещё моделированием снизу вверх» (Борщёв, 2004, с. 42).

сма­три­ва­ет­ся как уни­каль­ная, дис­крет­ная еди­ни­ца, у ко­то­рой есть не­ко­то­рый на­бор ха­рак­терис­тик, из­ме­ня­ю­щих­ся в те­че­ние жи­знен­но­го ци­кла. Мо­де­ли, ос­но­ван­ные на дан­ном под­хо­де, стро­ят «сни­зу в­верх», на­чи­ная с «час­тей» си­сте­мы (ин­ди­ви­дов), опи­сы­вая в и­то­ге всю си­сте­му. Це­лью ис­сле­до­ва­ния ча­сто ста­но­вится по­ни­ма­ние то­го, ка­ким об­ра­зом свой­ства си­сте­мы воз­ни­ка­ют из вза­имод­ей­ствия ме­жду ча­стя­ми (Grimm et al., 1999). IBM – это им­и­та­ци­он­ные мо­де­ли, по­стро­ен­ные для изу­че­ния ин­те­граль­ных ха­рак­терис­тик си­сте­м, со­сто­я­щих из сход­ных объ­ек­тов (на­при­мер, по­пу­ля­ции), как ре­зуль­та­та мно­же­ства ло­каль­ных вза­имод­ей­ствий чле­нов этих си­сте­м (осо­бей-ин­ди­ви­ду­умов). В этом на­хо­дит свое про­яв­ле­ние *прин­цип ре­кур­рент­но­го объ­яс­не­ния* (Ро­зен­берг, 2013), ко­гда свой­ства си­сте­м дан­но­го уров­ня ие­ра­рхи­че­ской ор­га­ни­за­ции ми­ра вы­во­дятся в ви­де те­о­рем (объ­яс­ня­ются), ис­хо­дя из по­сту­ли­руе­мых свой­ств эле­мен­тов этой си­сте­мы (т. е. си­сте­м не­по­сред­ствен­но ни­же­сто­я­ще­го уров­ня ие­ра­рхи­и) и свя­зей ме­жду ни­ми.

Те­о­ретичес­кой ос­но­вой IBM яв­ля­ются ме­то­д Мон­те-Кар­ло (в бо­лее ши­ро­ком пла­не – эво­лю­ци­он­ное про­грам­ми­ро­ва­ние), три «пе­ве­ден­че­ские» осо­бен­но­сти свой­ств ин­ди­ви­ду­умов-а­ген­тов<sup>8</sup>:

- объ­ек­тная ори­ен­ти­ро­ван­ность,
- обу­ча­е­мость (или их эво­лю­ция),
- до­ста­точ­ная про­сто­та по­ве­де­ния

и вы­чис­ле­ние на ка­ж­дом ша­ге мо­де­ли­ро­ва­ния ра­вновесия или псев­до­равновесия си­сте­мы, со­дер­жа­щей в се­бе мно­же­ство ин­ди­ви­ду­умов-а­ген­тов. Ко­неч­ная це­ль IBM – от­сле­дить влия­ние ф­лу­к­ту­а­ций вза­имод­ей­ствия по оп­ре­де­лен­ным пра­ви­лам ин­ди­ви­ду­умов-а­ген­тов, дей­ст­вую­щих на ми­кро­уров­не, на по­ка­за­те­ли си­сте­мы в це­лом на ма­кро­уров­не.

Ос­нов­ны­ми свой­ства­ми ин­ди­ви­ду­умов-а­ген­тов яв­ля­ются:

<sup>8</sup> «Су­ще­ст­вует мно­же­ство оп­ре­де­ле­ний по­ня­тия а­ген­та. Об­щим во всех этих оп­ре­де­ле­ниях яв­ля­ется то, что а­ген­т – это не­ко­то­рая су­ще­ность, ко­то­рая об­ла­да­ет ак­тив­но­стью, ав­то­ном­ным по­ве­де­нием, может при­ни­мать ре­ше­ния в со­от­вет­ствии с не­ко­то­рым на­бо­ром пра­вил, может вза­имод­ей­ст­во­вать с ок­ру­же­нием и дру­ги­ми а­ген­та­ми, а так­же может из­ме­няться (эво­лю­ци­он­и­ро­вать). Це­ль а­ген­т­ных мо­де­лей – по­лу­чить пред­став­ле­ние об этих гло­баль­ных пра­ви­лах, об­щем по­ве­де­нии си­сте­мы, ис­хо­дя из пред­по­ложений об ин­ди­ви­ду­аль­ном, част­ном по­ве­де­нии её от­дель­ных ак­тив­ных объ­ек­тов и вза­имод­ей­ствии этих объ­ек­тов в си­сте­ме» (Кар­пов, 2005, с. 291).

- «ин­тел­лек­ту­аль­ность» (обу­ча­е­мость; это свой­ство дол­жно быть «умерен­ным» для то­го, что­бы ин­ди­ви­ду­умов-а­ген­ты не мо­гли «поз­нать» не­что бо­ль­шее, вы­хо­дя­щее за ра­мки пра­вил иг­ры),

- рас­по­ло­же­ние во вре­ме­ни и про­стран­стве (за­да­ется не­ко­то­рая «сре­да оби­та­ния» (может быть пред­став­ле­на и в ви­де ре­шет­ки, как в иг­ре «Жизнь», и в ви­де го­раз­до бо­лее слож­ной струк­ту­ры)),

- на­ли­чие жи­знен­ной це­ли (это может быть кон­крет­ный ре­зуль­та­т вза­имод­ей­ствия ин­ди­ви­ду­умов-а­ген­тов в сре­де оби­та­ния (на­при­мер, ра­вновесие), не­пре­к­ра­ща­ю­щий­ся про­цесс эво­лю­ции, а ино­гда – бес­конеч­ный ци­кл без оп­ре­де­лен­но­го ре­ше­ния).

Счи­та­ется, что IBM до­пол­няет став­шие уже тра­ди­ци­он­ны­ми им­и­та­ци­он­ные (ме­то­ды си­сте­мной ди­на­ми­ки) и а­на­ли­ти­че­ские ме­то­ды. По­след­ние по­зво­ля­ют оха­рак­те­ри­зо­вать ра­вновесие си­сте­мы, а ин­ди­ви­ду­аль­но-ори­ен­ти­ро­ван­ные мо­де­ли – ис­сле­до­вать воз­мож­ность по­лу­че­ния та­ко­го со­сто­я­ния. В иде­але ин­ди­ви­ду­аль­но ори­ен­ти­ро­ван­ные мо­де­ли мо­гут по­мочь иден­ти­фи­ци­ро­вать кри­ти­че­ские мо­мен­ты вре­ме­ни, по­сле на­ст­уп­ле­ния ко­то­рых по­след­ствия для си­сте­мы в це­лом бу­дут иметь не­об­ра­ти­мый ха­рак­тер. Срав­не­ние ме­то­дов си­сте­мной ди­на­ми­ки и IBM (Schieritz, Milling, 2003; Бор­щёв, 2004; Garifullin et al., 2007) да­но в табл. 1.

Об­суж­де­ние ин­ди­ви­ду­аль­но-ори­ен­ти­ро­ван­ных мо­де­лей э­ко­си­сте­м об­ле­г­ча­ется опу­бли­ко­ва­нием за по­след­ние 30 лет ря­да об­зо­ров (DeAngelis, Gross, 1992; Hanski, 1999; DeAngelis, Mooij, 2005; Grimm, Railsback, 2005; Хан­ски, 2010; Roughgarden, 2012; Ро­зен­берг, 2013, с. 259–289; DeAngelis, Grimm, 2014; James, 2014; Гра­бар­ник и др., 2019 и др.). Мо­де­ли IBM раз­ра­ба­ты­ва­ются для ре­ше­ния тех во­про­сов, где ин­ди­ви­ду­аль­ная из­мен­чи­вость, ло­каль­ные вза­имод­ей­ствия и а­дап­тив­ное по­ве­де­ние не­об­хо­ди­мы для по­лу­че­ния пра­виль­ных от­ве­тов. Су­ще­ст­вуют (в сво­бод­ном до­ступе) спе­ци­аль­ные про­грам­мные би­бли­о­те­ки и плат­фор­мы мо­де­ли­ро­ва­ния для ре­а­ли­за­ции IBM в ви­де ком­пью­тер­ных про­грамм – Repast, Swarm, Net Logo, Mason, NEW-TIES, SOARS, ArtiSoc, EcoLab, Cormas, Any Logic и др. По­след­няя сре­да – Any Logic – под­дер­жи­вает а­ген­т­ное и дру­гие ви­ды им­и­та­ци­он­но­го мо­де­ли­ро­ва­ния (Бор­щёв, 2004; Кар­пов, 2005).

Ле­сная э­ко­си­сте­ма ока­зала­сь од­ним из наи­бо­лее удо­б­ных объ­ек­тов для ин­ди­ви­ду­аль­но-ори­ен­ти­ро­ван­но­го мо­де­ли­ро­ва­ния (He et al., 1999; Matejicek et al., 2011; Seidl et

Таблица 1. Сравнительный анализ методов системной динамики и индивидуально-ориентированного моделирования

Критерий	Системная динамика	IBM
Основной конструктивный блок моделирования	Петля обратной связи	Индивидуум-агент
Единица анализа	Структура	Правило
Уровень моделирования	Макро	Микро
Перспектива	Сверху – вниз	Снизу – вверх (Борщёв, 2004)
Адаптация	Изменение доминирующей структуры	Изменение структуры
Время	Непрерывное	Дискретное
Математический язык	Интегрально-дифференциальные уравнения	Логика
Источник динамики	Уровни	События

al., 2012; Колобов, 2014; Shuman et al., 2014; Kolobov, Frisman, 2016 и др.). Кроме лесных экосистем, IBM используется при моделировании других типов растительности (Mony et al., 2011; Комаров и др., 2015), млекопитающих (Кулаков, Ревуцкая, 2011; Бондарь, 2015), гидроэкологических (ихтиологических) систем (M. Clark, Rose, 1997; J. Clark et al., 2011), ландшафтов (Rebaudo et al., 2013), эволюционных процессов (DeAngelis, Mooij, 2005; Haythorne, Skabar, 2013; Romero-Mujalli et al., 2019) и др.

Для большей убедительности рассмотрим модель ценопопуляции *Plantago major* L. (подорожника большого).

Онтогенетическая поливариантность определяет специфику динамических процессов не только организменного, но и популяционного уровня и позволяет выявить специфичность воздействий различных факторов на данную ценопопуляцию (Комаров, 2004). Для подтверждения этого тезиса была построена дискретная индивидуально-ориентированная модель *Plantago major*, которая является пространственно-распределенной (размерности 2), дискретной, пространственно-мобильной, с учетом индивидуальных различий, среднего масштаба (Жукова, Комаров, 1990; Комаров, 2004).

Модель работает следующим образом. На «площадке» размером 300 x 300 см случайным образом (по закону Пуассона) «высеивается» 300 растений подорожника, живущих в течение 50–100 дискретных шагов по времени (на каждый вегетационный период приходится три шага по времени). Каждое растение представлено в модели 8 возрастными состояниями, физическим возрастом (в шагах модели), классом плотности и рядом других характеристик. Для имитации эффекта розетки введено понятие «мерт-

вой зоны» (пространство вокруг растения, внутри которого не могут прижиться потомки; данные о вероятности гибели растений или перехода из одного возрастного состояния в другое получены экспериментально (Жукова, Комаров, 1991)). В результате проведенных имитационных экспериментов было показано (Комаров, 2004, с. 97):

- модель вполне адекватно описывает динамику природных ценопопуляций;
- исключение возможности как замедленного, так и ускоренного темпа развития всех растений ценопопуляции приводит:
  - к нарушению сроков полного онтогенеза растений,
  - к преобладанию «разорванных» возрастных спектров (волны возобновления либо перекрываются очень незначительно, либо совсем не перекрываются),
  - к более частому переходу ценопопуляции в критическое состояние (нет плодоносящих растений);
- варьирование интенсивности и периодичности семенного возобновления вызывает существенные изменения размаха колебания плотности и возрастности ценопопуляций (редкое и низкоинтенсивное семенное возобновление приводит ценопопуляцию в критическое состояние, а более частое и интенсивное семенное возобновление повышает ее устойчивость).

Таким образом, тезис о том, что динамическая онтогенетическая поливариантность является одним из главных механизмов динамики растений на популяционном уровне, нашла свое подтверждение.

Рассмотрим еще одну модель, которая позволит нам перекинуть мостик между аналитическими и имитационными (индивидуально-ориентированными) моделя-

Таблица 2. Онлайн-ресурсы (программное обеспечение для индивидуально-ориентированного моделирования в экологии) и некоторые модели популяций и экосистем (Розенберг, 2013)

Название	Адрес	Краткий комментарий
<a href="#">Swarm</a>	<a href="http://www.santafe.edu/projects/swarm">http://www.santafe.edu/projects/swarm</a>	Пакет программ для много-агентного моделирования сложных систем
<a href="#">Echo</a>	<a href="http://www.santafe.edu/projects/echo/echo.html">http://www.santafe.edu/projects/echo/echo.html</a>	Пакет программ для индивидуально-ориентированного моделирования структур в явно заданном дискретном пространстве, развивающихся по генетическому алгоритму
<a href="#">XRaptor</a>	<a href="http://www.informatik.uni-mainz.de/~polani/XRaptor/XRaptor.html">http://www.informatik.uni-mainz.de/~polani/XRaptor/XRaptor.html</a>	Пакет программ для экологического моделирования непрерывных виртуальных многоагентных систем
<i>Экосистемы</i>		
ATLSS (Across Trophic Level System Simulation)	<a href="http://atlss.org">http://atlss.org</a>	Имитационная модель обширного заболоченного района в южной Флориде к югу от оз. Окичоби (Океешобее) и резервации Биг-Сайпрес (Big Cypress), где проживает несколько сот человек индейского племени семинолов
Facilitating Mobile Objects within the Context of Simulated Landscape	<a href="http://blizzard.gis.uiuc.edu/htmldocs/Entity/paper.html">http://blizzard.gis.uiuc.edu/htmldocs/Entity/paper.html</a>	Модель взаимодействия с растительностью популяций травоядных и плотоядных животных в условиях ландшафта, описанного географической информационной системой (GIS)
<a href="#">Evolution and Spatial Structure Interact to Influence Plant-Herbivore Population and Community Dynamics</a>	<a href="http://www.eeb.princeton.edu/~gregg/fwproc.htm">http://www.eeb.princeton.edu/~gregg/fwproc.htm</a>	Индивидуально-ориентированная модель взаимодействия и коэволюции в системе «растение – животное»
<a href="#">Insect/Plant Interactions Program</a>	<a href="http://www.ctpm.uq.edu.au/virtualplants/InsectPlant.html">http://www.ctpm.uq.edu.au/virtualplants/InsectPlant.html</a>	Модели роста отдельных особей растений под воздействием отдельных особей насекомых

Таблица 2. Продолжение

Название	Адрес	Краткий комментарий
Модель взаимодействия «ячмень – тля»	<a href="http://www.cs.ukc.ac.uk/pubs/1996/42/">http://www.cs.ukc.ac.uk/pubs/1996/42/</a>	Большая пространственная индивидуально-ориентированная модель ячменного поля, находящегося под воздействием Barley Yellow Dwarf Virus, распространяемого тлей
<a href="#">Gecko</a>	<a href="http://peaplant.biology.yale.edu:8001/gecko.html">http://peaplant.biology.yale.edu:8001/gecko.html</a>	Пространственно-распределенная модель для описания динамики экосистемы
<i>Популяции</i>		
· <i>деревья</i>		
Arborgames	<a href="http://margay.sscnet.ucla.edu/~reb/arboreweb/arbormain.html">http://margay.sscnet.ucla.edu/~reb/arboreweb/arbormain.html</a>	Модель для исследования влияния пожаров на видовое разнообразие в лесах Йелоустона [Yellowstone]
SmartForest	<a href="http://www.imlab.uiuc.edu/smartforest">http://www.imlab.uiuc.edu/smartforest</a>	Диалоговая модель для решения проблем лесоводства на уровне индивидуальных деревьев
Scaling from Trees to Forests	<a href="http://www.sciencemag.org/feature/data/deutschman/index.htm">http://www.sciencemag.org/feature/data/deutschman/index.htm</a>	Стохастическая индивидуально-ориентированная модель пространственно-распределенной динамики роста леса, в которой деревья конкурируют за свет
· <i>рыбы</i>		
FPM (Fish Population Model)	<a href="http://www.esd.ornl.gov/iab/iab7-7.htm">http://www.esd.ornl.gov/iab/iab7-7.htm</a>	Модель популяции малоротого (черного) окуня ( <i>Micropterus dolomieu</i> ) для оценки воздействия на нее сроков начала рыбацкого сезона
Модель миграции лосося	<a href="http://rebar.bpa.gov/Environment/AIWP/1997/5500500.html">http://rebar.bpa.gov/Environment/AIWP/1997/5500500.html</a>	Модель миграции популяции лосося по данным пассивного радиомаяка
NerkaSim	<a href="http://www.eos.ubc.ca/salmon/nerkasim/nkaindex.html">http://www.eos.ubc.ca/salmon/nerkasim/nkaindex.html</a>	Модель миграции популяции лосося по данным, полученным с помощью управляемых моментальных фотографий



Таблица 2. Продолжение

Название	Адрес	Краткий комментарий
Individual-Based Trout in Stream Flow Model	<a href="http://www.stream.fs.fed.us/streamnt/jan99/jan99a2n.htm">http://www.stream.fs.fed.us/streamnt/jan99/jan99a2n.htm</a>	Модель популяции форели в потоке
<i>млекопитающие</i>		
<a href="http://www.cs.ukc.ac.uk/people/staff/ms3/gorillas/simulation/">Gorilla Simulation</a>	<a href="http://www.cs.ukc.ac.uk/people/staff/ms3/gorillas/simulation/">http://www.cs.ukc.ac.uk/people/staff/ms3/gorillas/simulation/</a>	Модель популяции гориллы
Модель популяции зайца-беляка	<a href="http://userzweb.lightspeed.net/~jpthomas/research.html">http://userzweb.lightspeed.net/~jpthomas/research.html</a>	Пространственная модель динамики популяции американского зайца-беляка ( <i>Lepus americanus</i> )
МОАВ ( <a href="http://www.usgs.gov/tech-transfer/factsheets/FS-056-Animal Behavior">Model of Animal Behavior</a> )	<a href="http://www.usgs.gov/tech-transfer/factsheets/FS-056-Animal Behavior">http://www.usgs.gov/tech-transfer/factsheets/FS-056-Animal Behavior</a> 97.html	Модель перемещения в пространстве животных в процессе кормодобывания
Модель популяции оленя	<a href="http://lutra.tamu.edu/dms/dms.htm">http://lutra.tamu.edu/dms/dms.htm</a>	Модель-тренажер для отработки навыков управления популяцией оленя ( <i>Cervidae</i> )
<i>птицы</i>		
<a href="http://bamboo.mluri.sari.ac.uk/~mattie/test.html">The Weaver Project</a>	<a href="http://bamboo.mluri.sari.ac.uk/~mattie/test.html">http://bamboo.mluri.sari.ac.uk/~mattie/test.html</a>	Модель популяции красной шотландской куропатки в вересковой пустоши Шотландии, направленная на поиск стратегии восстановления ее численности
Flocking	<a href="http://virtual.dcea.fct.unl.pt/~pedro/papers/birds/paper.html">http://virtual.dcea.fct.unl.pt/~pedro/papers/birds/paper.html</a>	Модель для изучения реакции организмов на образование групп с учетом и без учета пространственной неоднородности (включает модель стаеобразования птиц)
Модель популяции птиц	<a href="http://www.cqs.washington.edu/~gordie/gordie.bird.html">http://www.cqs.washington.edu/~gordie/gordie.bird.html</a> <a href="http://www.pwrc.usgs.gov/research/sis98/bosett1s.htm">http://www.pwrc.usgs.gov/research/sis98/bosett1s.htm</a>	Модель популяций белоголового орлана ( <i>Haliaeetus leucocephalus</i> ) и сапсана ( <i>Falco peregrinus</i> ) на Нормандских островах и славки ( <i>Sylviidae</i> ) в районе авиабаза Киртленд [Kirtland] в штате Нью-Мексико недалеко от г. Альбукерке (Albuquerque)

Таблица 2. Продолжение

Название	Адрес	Краткий комментарий
· <i>насекомые</i>		
Honey Bee Colonies	<a href="http://www.ma.umist.ac.uk/dsumpter/beesim/">http://www.ma.umist.ac.uk/dsumpter/beesim/</a>	Многоагентная модель поведения роя пчел
Manta	<a href="http://www-poleia.lip6.fr/~drogoulResearch/Manta/manta.htm">http://www-poleia.lip6.fr/~drogoulResearch/Manta/manta.htm</a>	Индивидуально-ориентированная модель поведения колонии муравьев
Model of Survival and Social Facilitation in Termites	<a href="http://scifunam.ifisicacu.unam.mx/mir/termite.html">http://scifunam.ifisicacu.unam.mx/mir/termite.html</a>	Клеточно-автоматная нелинейная модель поведения колонии термитов
· <i>морские беспозвоночные</i>		
<a href="#">Ship Fouling</a>	<a href="http://turtle.gis.umn.edu/people/yc/foul/foul/">http://turtle.gis.umn.edu/people/yc/foul/foul/</a>	Модель на языке программирования Java applet для демонстрации взаимодействия и возможностей биологического контроля моллюсков при обрастании корпуса судна
Pelagic Tunicate		Модель виртуального мезокосма для исследования условий образования скоплений организмов подтипа Оболочников ( <i>Salpa fusiformis</i> )
· <i>бактерии</i>		
BacSim	<a href="http://www.eeb.yale.edu/ginger/bacillus/">http://www.eeb.yale.edu/ginger/bacillus/</a>	Модель для описания роста колонии бактерий; построена на основе модели <a href="#">Gecko</a>

ми, в частности, это модель системы «хищник – жертва»; см. выше (1). Классическая для экологии система проанализирована с использованием языка Any Logic (Борщев, 2004). В рассматриваемой модели:

- зайцы и рыси имеют конечную продолжительность жизни, так что они умирают также и от старости, а не только будучи съеденными или от голода;
- зайцы и рыси живут в двумерном пространстве (в терминологии агент-ориентированного моделирования говорят, что агенты «space-aware»);
- плотность зайцев ограничена (например, неким пространственным ресурсом, так что зайцы размножаются, только если вокруг достаточно свободного места);
- рысь может поймать зайца только поблизости от места ее обитания;

- рысь охотится периодически;
- если во время охоты заяц не пойман, рысь перемещается;
- если рысь так и не находит зайца в течение определенного времени, она умирает.

На рис. 4 показано решение классической модели Лотки – Вольтерра с нормированием коэффициентов под средние величины реальной системы «зайцы (*Lepus americanus*) – рыси (*Felis canadensis* [*Lynx lynx*])» в Канадской Арктике, представленные по результатам статистики заготовок пушнины Компанией Гудзонова залива (англ. Hudson's Bay Company) с 1845 по 1935 г., которые успешно переключиваются из одного учебника экологии в другой. Следует отдать должное Ч. Элтону<sup>9</sup>, который в середине 20-х годов

<sup>9</sup> Ч. Элтон (Charles Sutherland Elton; 1900–1991) – британский зоолог, эколог, один из основателей

прошлого столетия, работая в качестве консультанта Компании, сохранил для науки эти

данные и первым ввел их в экологическую литературу. На языке Any Logic «агент-рысь» и

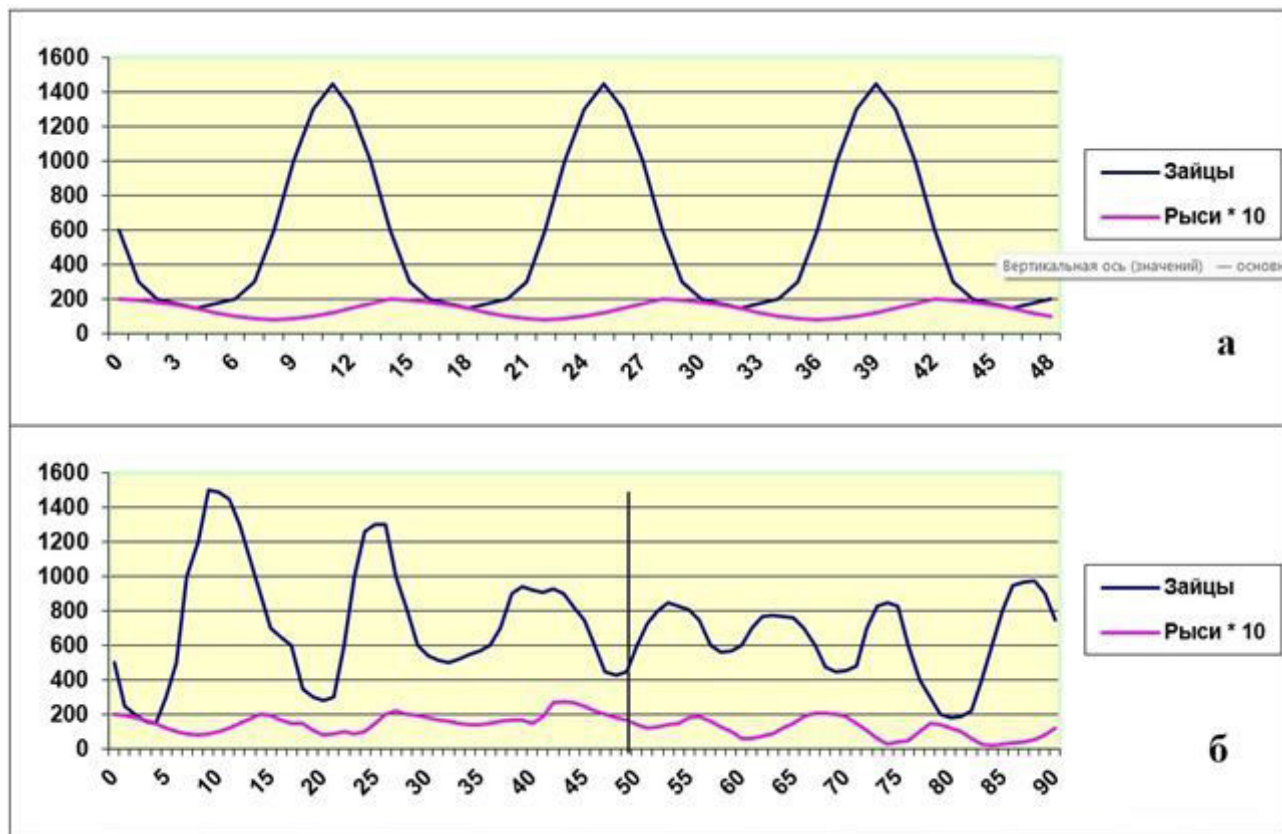


Рис. 4. Классическая (а) и агент-ориентированная (б) модель системы «хищник – жертва» (вертикальной чертой отмечены три волны, соответствующие рис. 4а)

Fig. 4. Classical (a) and agent-based (b) model of the "predator-prey" system (three waves corresponding to Fig. 4a are marked with a vertical line)

«агент-заяц» имеют переменные «Location», где хранится их текущее местоположение (вначале оно случайно). Оно меняется при перемещении агентов и влияет на их поведение. У рысей и у зайцев с определенной частотой появляются рысята и зайчата – это моделируется циклическими «таймерами рождений» – «Births», которые создают новых агентов, причем в случае зайцев это зависит от их локальной плотности. Карта состояний зайца состоит всего из двух состояний: жив «Alive» и мертв «Dead» и двух переходов между ними, соответствующих двум различным причинам смерти: возраст и съедение рысью (последнее моделируется «сообщением», которое рысь напрямую посылает зайцу). У рыси поведение более сложное: она охотится через каждые «Lynx Hunting Period» и, если она не находит зайца (это вероятно зависит от их локальной плотности), то перемещается (изменяет «Location»), оставаясь в голодном состоянии «Hungry»; в случае, если заяц убит (рысь по-

сылает ему сообщение «я тебя съела!» – «I ate you!»), она выходит и тут же вновь входит в состояние «Hungry», что (в соответствии с семантикой карт состояний) вызовет «перезапуск» ее «таймаута голодной смерти».

Результаты имитации по агент-ориентированной модели дают гораздо более «богатый выход», чем аналитическая модель Лотки – Вольтерра или даже «скорректированная» с учетом погодных условий самоорганизующаяся модель системы «зайцы – рыси» (Брусиловский, Розенберг, 1981). Это получается за счет неоднородности размещения особей зайцев и рысей по пространству – в процессе анимации каждого шага моделирования хорошо видны «атаки» рысей, их вымирание там, где съедены все зайцы, и быстрое заполнение зайцами свободного от рысей пространства. Агент-ориентированная модель, как и аналитическая, показывает интерпретируемое колебательное поведение (пики популяции рысей следуют за пиками популяции зайцев). В зависимо-

сти от параметров рыси могут полностью вымереть (иногда вместе с зайцами), чего никогда не случается в аналитической модели из-за ее непрерывности (Борщёв, 2004). Колебания стохастичны из-за стохастического характера модели.

Еще одна агент-ориентированная модель системы «хищник – жертва» предложена П. Терна<sup>10</sup> (Terna, 2007). Она включает три взаимодействующих уровня:

- трава (кормовая база для жертвы; растет с постоянной скоростью на «свободных» местах «вокруг» уже существующих особей);
- жертвы (в модели они названы кроли-

ками; численность лимитируется наличием травы, прессом хищника и размножением, которое также осуществляется с постоянной скоростью на «свободных» местах «вокруг» уже существующих особей);

- хищники (в модели они названы лисцами; численность лимитируется наличием кроликов и размножением, которое также осуществляется с постоянной скоростью на «свободных» местах «вокруг» уже существующих особей).

При этом «взаимодействие» (поедание травы кроликами и кроликов лисами) происходит только в том случае, когда особи находятся в «пределах видимости» (параметр модели). Как и для модели А. В. Борщёва (2004), визуализация процесса моделирования осуществляется с помощью анимации на каждом шаге (рис. 5).

10 П. Терна (Pietro Terna; г. р. 1944) – итальянский математик, экономист, профессор университета в Турино (Италия).

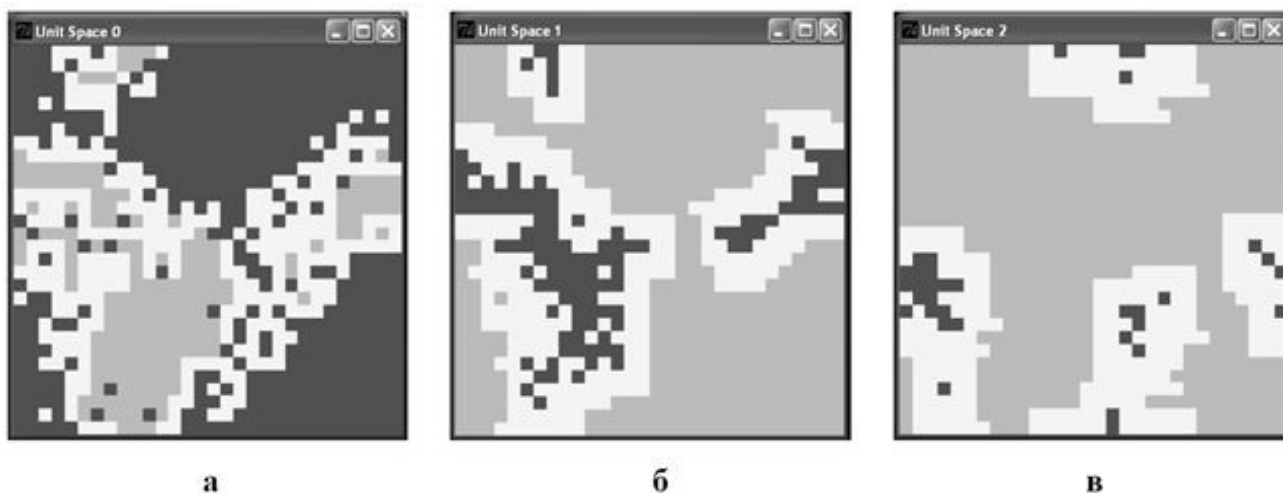


Рис. 5. Трава (а), кролики (б) и лисы (в) в модели Терна (фрагмент); темная область – особи (агенты) трех этих групп организмов, светлая область – зона возможного роста травы (а) и «видимости» (б и в)  
Fig. 5. Grass (a), rabbits (б) and foxes (в) in Terna's model (fragment); the dark area is the individuals (agents) of these three groups of organisms, the light area is the zone of possible grass growth (a) and "visibility" (б and в)

## Заключение

Для моделирования метапопуляционных процессов можно использовать как точечные модели (традиционные популяционные модели) с распределенными параметрами, так и индивидуально-ориентированные имитационные модели. Второй подход требует больше усилий, более длительных временных рамок и большего количества навыков, чем традиционное моделирование популяций. Есть по крайней мере два условия, выполнение которых позволяет компенсировать кажущиеся более высокие усилия для IBM, что делает этот подход более эффективным и действенным (Bridle et al., 2010; Stillman et al., 2015).

Во-первых, IBM создает модели, которые являются более общими и пригодными для повторного использования, чем модели, основанные исключительно на эмпирических параметрах (уход от детерминизма к стохастизму; см. рис. 1). Детерминированный (эмпирический) подход требует, чтобы размер популяции и условия окружающей среды достаточно различались в течение периода исследования, и чтобы они не были сильно скоррелированы друг с другом; для многих видов трудно (или невозможно) измерить необходимые параметры популяционных процессов за достаточно длительный период времени. Напротив, модели IBM, основанные на устоявшейся теории индивидуального уровня, могут быть реализованы,

подтверждены и использованы за долю времени, необходимого для разработки эмпирической модели населения (Stillman, Goss-Custard, 2010). Второе условие повышения эффективности проектов этого подхода – высокая отдача, т. к. IBM обеспечено созданием гибких программных инструментов, что позволяет прийти к моделям, которые являются более гибкими и прогностическими, чем традиционные популяционные модели.

Возможна и третья причина (Hanski, Gaggiotti, 2004; Хански, 2010, с. 306). В классической метапопуляционной теории численность каждой популяции изменяется независимо от численности соседних под действием случайных факторов (демографическая стохастичность). Иными словами, метапопуляция – это «совокупность дискретных локальных популяций вида, обладающих асинхронной динамикой численности и связанных между собой небольшими миграциями; отдельные локальные популяции могут вымирать и замещаться новыми за счет миграции из оставшихся популяций (при этом асинхрония биологической динамики локальных (суб)популяций исключает их одновременное вымирание). Таким образом, метапопуляция способна существовать неизмеримо дольше, чем любая из локальных популяций» (Салменкова, 2018, с. 7). Чем меньше популяция, тем больше шансов, что она исчезнет. Несмотря на то, что популяции уязвимы, сама метапопуляция благодаря постоянным иммиграционным процессам устойчива. Это позволяет совершенствовать моделирование метапопуляционных процессов за счет рассмотрения метасообществ (metacommunity) – сообществ, состоящих из нескольких взаимодействующих метапопуляций, или совокупности локальных сообществ, связанных между собой множественными миграциями слагающих их видов.

Наконец, можно поспекулировать и на таком примере. В некоторых городах (таких как Тольятти, Дмитровград, Нижний Новгород и др.) отдельные районы находятся на расстоянии друг от друга (разделены городскими лесами или реками), что позволяет рассматривать их население как городскую метапопуляцию. Более того, в качестве таковых можно рассматривать и крупные городские агломерации (Титов и др., 1996; Любовный, 2011; Крупные городские..., 2015; Экономика российских..., 2020; Е. Антонов и др., 2022). Трудно себе представить, что все районы такой самой большой в митре агломерации, как Чунцин (Китай; население

– 52 млн чел. (больше всей Испании; только 4 страны Западной Европы больше по населению), площадь – 83 тыс. км<sup>2</sup> (больше всей Австрии)), как-то не изолированы (субпопуляции) и одинаково посещаемы (миграция). Подобный учет «пространственной составляющей» позволит более корректно моделировать структуру и развитие таких территорий.

В качестве примера (рис. 6) продемонстрируем размещение населения г. Тольятти (благо, мы в нем живем и хорошо знаем). Население (2021 г.) – более 690 тыс. чел. (20-й в стране по численности населения и первый среди не областных центров; площадь – 315 км<sup>2</sup>); три района города (Автозаводской (население 425 тыс. чел., площадь – 89 км<sup>2</sup>), Центральный (155 тыс. чел.) и Комсомольский (110 тыс. чел.)) разделены лесными массивами (Оценка состояния..., 1995) общей площадью около 8 тыс. га (25 % от всей территории). Это делает поездку из одного района в другой сравнимой с поездкой между городами («гордые» жители Автозаводского района очень редко, если это только не связано с работой, посещают остальные районы, а для некоторых жителей Комсомольского района легче попасть в Москву или Турцию, чем в Автозаводской район). Иными словами, для описания структуры и динамики населения всего г. Тольятти применимы, например, методы индивидуально-ориентированного моделирования.

Завершая этот обзор и отдавая себе отчет в том, что некоторые из описанных методов моделирования метапопуляционных процессов будут для экологов относительно сложны и не всегда понятны, приведем забавный случай с Т. фон Карманом<sup>11</sup> – математиком, прославившимся аэродинамическими уравнениями (теория вихрей Кармана). Он был профессором в Ахене (Aachen, Германия), и, поскольку консультировал несколько авиакомпаний, ему была предоставлена возможность бесплатно летать для чтения лекций в Пасадену (Калифорнийский технологический университет, США). Однажды он прибыл на лекцию в Пасадену, начал ее читать, но через некоторое время увидел, «что выражение на лицах не столь осмысленное, как обычно. И тогда он поймал себя на том, что говорит по-немецки. Это его смутило. «Но почему же вы молчите?» – обратился он к слушателям. Студенты не

<sup>11</sup> Т. Карман фон (Theodore von Kármán; 1881–1963) – американский математик, инженер, механик венгерского



Рис. 6. Размещение населения г. Тольятти (три субпопуляции)  
Fig. 6. Population distribution of the city of Togliatti (three subpopulations)

отвечали, наконец один изрек: «Не расстраивайтесь, профессор. Можете говорить по-немецки, можете по-английски, мы поймем не больше»» (Пойя, 1965, с. 48–49). Хочется

надеяться, что читатель отнесется к описанным методам с уважением, улыбкой и радостью познания.

## Библиография

- Антонов А. И., Горяинов А. Г. Большая новейшая энциклопедия рыбалки . М.: ЛитРес, 2010. 660 с.
- Антонов Е. В., Куричев Н. К., Трейвиш А. И. Исследования городской системы и агломераций в России // Известия РАН. Сер. географ. 2022. Т. 86, № 3. С. 310–331.
- Базыкин А. Д. Нелинейная динамика взаимодействующих популяций . М.; Ижевск: Институт компьютерных технологий, 2003. 368 с.
- Бондарь М. Г. Многолетняя динамика и современное состояние популяции лесного северного оленя (*Rangifer tarandus valentinae*) Алтае-Саянской горной страны // Вестник КрасГАУ. 2015. № 5. С. 40–44.
- Борщёв А. В. Практическое агентное моделирование и его место в арсенале аналитика // Exponenta PRO. 2004. № 3-4 (7-8). С. 38–47.
- Борщёв А. В. Применение имитационного моделирования в России – состояние на 2007 г. // 3-я Всероссийская научно-практическая конференция по имитационному моделированию ИММОД 2007; Санкт-Петербург, 17–19 октября 2007 г. СПб.: ФГУП ЦНИИ технологии судостроения, 2007. С. 11–16.
- Брусиловский П. М., Розенберг Г. С. О возможности построения модели, удовлетворительно описывающей колебания в одной реальной системе хищник-жертва // Динамика эколого-экономических систем. Новосибирск: Наука, 1981. С. 84–91.
- Вольтерра В. Математическая теория борьбы за существование . М.: Наука, 1976. 288 с.
- Гиляров А. М. Популяционная экология: Учеб. пособие . М.: Изд-во МГУ, 1990. 191 с.
- Грбарник П. Я., Шанин В. Н., Чертов О. Г., Припутина И. В., Быхолец С. С., Петропавловский Б. С., Фролов П. В., Зубкова Е. В., Шашков М. П., Фролова Г. Г. Моделирование динамики лесных экосистем как инструмент прогнозирования и управления лесами // Лесоведение. 2019. № 6. С. 488–500.
- Домбровский Ю. А., Маркман Г. С. Пространственная и временная упорядоченность в экологических и биохимических системах . Ростов н/Д.: Изд-во Ростов. госун-та, 1983. 118 с.

- Дохман-Гармиза Г. Социальная жизнь растений . М.: Московский рабочий, 1927. 60 с.
- Жариков В. В. Концепция природно-технического каскадного комплекса экосистем Волжских водохранилищ // Экологические проблемы бассейнов крупных рек: Тезисы докладов Международной конференции. Тольятти: ИЭВБ РАН, 1998. С. 15–17.
- Жукова Л. А., Комаров А. С. Поливариантность онтогенеза и динамика ценопопуляций растений // Журнал общей биологии. 1990. Т. 51, № 4. С. 450–461.
- Жукова Л. А., Комаров А. С. Количественный анализ динамической поливариантности в ценопопуляциях подорожника большого при разной плотности посадки // Научные доклады высшей школы. Биол. науки. 1991. № 8. С. 51–67.
- Карпов Ю. Г. Имитационное моделирование систем. Введение в моделирование с AnyLogic 5 . СПб.: БХВ-Петербург, 2005. 400 с.
- Карпов Ю. Г. Моделирование агентов – новая парадигма в имитационном моделировании . 2008. URL: <https://masters.donntu.ru/2008/fvti/dovzhik/library/st9.htm>.
- Колобов А. Н. Моделирование пространственно-временной динамики древесных сообществ: индивидуально-ориентированный подход // Лесоведение. 2014. № 5. С. 72–82.
- Комаров А. С. Имитационные модели нелинейной динамики сообществ растений : Дис. ... д-ра биол. наук. Пушино; Тольятти: ИЭВБ РАН, 2004. 389 с.
- Комаров А. С., Зубкова Е. В., Фролов П. В. Клеточно-автоматная модель динамики популяций и сообществ кустарничков // Сибирский лесной журн. 2015. № 3. С. 57–69.
- Крестин С. В., Розенберг Г. С. Об одном механизме «цветения воды» в водохранилище равнинного типа // Биофизика. 1996. Т. 41. Вып. 3. С. 650–654.
- Крестин С. В., Розенберг Г. С. Двухмерная модель «цветения воды» в водохранилище равнинного типа // Известия Самарского НЦ РАН. 2002. Т. 4, № 2. С. 276–279.
- Крупные городские агломерации России // Сайт VSEON.com. 2015. URL: <http://vseon.com/analitika/aglomeratsiya/krupnye-gorodskie-aglomeracii-rossii>.
- Кулаков М. П., Ревуцкая О. Л. Применение метапопуляционного подхода к анализу пространственно-временной динамики промысловых животных (на примере популяций кабана и изюбря) // Региональные проблемы. 2011. Т. 14, № 2. С. 12–20.
- Кулаков М. П., Фрисман Е. Я. Кластеризация и химеры в модели пространственно-временной динамики популяций с возрастной структурой // Нелинейная динамика. 2018. Т. 14, № 1. С. 13–31.
- Кулаков М. П., Фрисман Е. Я. Модель пространственно-временной динамики популяции с возрастной структурой и дальнедействующими взаимодействиями: синхронизация и кластеризация // Математическая биология и биоинформатика. 2019. Т. 14. Вып. 1. С. 1–18. URL: [https://www.matbio.org/2019/Kulakov\\_14\\_1.pdf](https://www.matbio.org/2019/Kulakov_14_1.pdf).
- Лой А. М., Кельтон В. Д. Имитационное моделирование . 3-е изд. СПб: Питер; Киев: BHV, 2004. 847 с.
- Любовный В. Я. Самарско-Тольяттинская агломерация: история формирования и перспективы развития . М.: Экон-Информ, 2011. 169 с.
- Марчук Г. И. Методы вычислительной математики . М.: Наука, 1989. 608 с.
- Меншуткин В. В. Искусство моделирования (экология, физиология, эволюция) . Петрозаводск; СПб.: РАН, 2010. 416 с.
- Миркин Б. М., Наумова Л. Г. Современное состояние, тенденции развития науки о растительности и новое понимание природы растительного сообщества // Успехи современной биологии. 1994. Т. 114. Вып. 1. С. 5–21.
- Миркин Б. М., Наумова Л. Г. Наука о растительности: (история и современное состояние основных концепций) . Уфа: Гилем, 1998. 413 с.
- Миркин Б. М., Розенберг Г. С. Анализ мозаичности травянистых растительных сообществ. 2. Ценотический уровень // Биологические науки. 1977. № 2. С. 121–126.
- Миркин Б. М., Розенберг Г. С. Фитоценология. Принципы и методы . М.: Наука, 1978. 212 р.
- Миркин Б. М., Розенберг Г. С., Наумова Л. Г. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии . М.: Наука, 1989. 223 с.
- Одум Ю. Экология: В 2 т. . М.: Мир, 1986. Т. 1. 328 с.; Т. 2. 376 с.
- Оценка состояния и устойчивости лесов зеленой зоны города Тольятти / Отв. ред. Е. Г. Мозолевская, Г. С. Розенберг. Тольятти: ИЭВБ РАН, 1995. 92 с.
- Паутова В. Н., Номоконова В. И. Продуктивность фитопланктона Куйбышевского водохранилища . Тольятти: ИЭВБ РАН, 1994. 188 с.
- Пойя Д. Мои знакомые математики // Наука и жизнь. 1970. № 6. С. 48–51.
- Работнов Т. А. Фитоценология . 2-е изд. М.: Изд-во МГУ, 1983. 296 с.
- Реймерс Н. Ф. Природопользование: Словарь-справочник . М.: Мысль, 1990. 637 с.
- Ризниченко Г. Ю., Рубин А. Б. Биофизическая динамика продукционных процессов . М.; Ижевск: Институт компьютерных технологий, 2004. 464 с.
- Розенберг Г. С. Введение в теоретическую экологию: В 2 т. . Изд. 2-е, испр. и доп. Тольятти: Кассандра, 2013. Т. 1. 565 с.; Т. 2. 445 с.

- Розенберг Г. С. Системный подход в глобалистике на примере современных социо-эколого-экономических систем // Век глобализации. 2022. № 4 (44). С. 28–48.
- Розенберг Г. С., Мозговой Д. П., Гелашвили Д. Б. Экология. Элементы теоретических конструкций современной экологии (Учебное пособие) . Самара: Самарский НЦ РАН, 1999. 396 с.
- Салменкова Е. А. Популяционные системы, метапопуляции, биокомплексность // Успехи современной биологии. 2018. Т. 138, № 1. С. 3–11.
- Свирижев Ю. М. Нелинейные волны, диссипативные структуры и катастрофы в экологии . М.: Наука, 1987. 368 с.
- Тимохина А. Ф. Зоопланктон как компонент экосистемы Куйбышевского водохранилища . Тольятти: ИЭВБ РАН, 2000. 193 с.
- Титов К. А., Любовный В. Я., Хасаев Г. Р. Самарско-Тольяттинская агломерация: современное состояние и пути устойчивого развития . М.: Наука, 1996. 208 с.
- Фитопланктон Нижней Волги. Водохранилища и низовье реки . СПб.: Наука, 2003. 232 с.
- Форрестер Дж. Мировая динамика . М.: Наука, 1978. 168 с.
- Хански И. Ускользящий мир: экологические последствия утраты местообитаний: пер. с англ. . М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2010. 340 с.
- Чернова Н. М., Былова А. М. Общая экология: Учебник . М.: Дрофа, 2004. 416 с.
- Шварц С. С. Внутривидовая изменчивость млекопитающих и методы ее изучения // Зоологический журнал. 1963. Т. 4. Вып. 3. С. 417–433.
- Шварц С. С. Эволюционная экология животных и ее задачи // Журнал общей биологии. 1965. Т. 26, № 5. С. 528–537.
- Шварц С. С. Популяционная структура вида // Зоологический журнал. 1967. Т. 46. Вып. 10. С. 1456–1469.
- Шварц С. С. Экологические механизмы эволюционного процесса // Вестник АН СССР. 1968. № 5. С. 57–66.
- Шварц С. С. Эволюционная экология животных . Свердловск: РИСО УФАН СССР, 1969. 200 с.
- Шварц С. С. Эволюционная экология // Современные проблемы экологии. (Доклады). М.: Изд-во МГУ, 1973. С. 52–62.
- Шейн Е. В., Рыжова И. М. Математическое моделирование в почвоведении: Учебник . М.: ИП Маракучев А. Б., 2016. 377 с.
- Шеннон Р. Имитационное моделирование систем – искусство и наука . М.: Мир, 1978. 420 с.
- Шитиков В. К., Розенберг Г. С., Зинченко Т. Д. Количественная гидроэкология: методы, критерии, решения: В 2 кн. . М.: Наука, 2005. Кн. 1. 281 с.; Кн. 2. 337 с.
- Эдмондсон Т. Практика экологии. Об озере Вашингтон и не только о нем . М.: Мир, 1998. 299 с.
- Экономика российских городов и городских агломераций. Вып. 4: Новые подходы к оценке валового городского продукта и его структуры . М.: Фонд «Институт экономики города», 2020. URL: <http://www.urbanecomics.ru/urbanecomics>.
- Borshchev A., Filippov A. From system dynamics and discrete event to practical agent based modeling: reasons, techniques, tools // The 22<sup>nd</sup> International Conference of the System Dynamics Society. Oxford (England): System Dynamics Society, 2004. 22 p. URL: [http://www.systemdynamics.org/conferences/2004/SDS\\_2004/PAPERS/381BORSH.pdf](http://www.systemdynamics.org/conferences/2004/SDS_2004/PAPERS/381BORSH.pdf).
- Bridle J. R., Polechová J., Kawata M., Butlin R. K. Why is adaptation prevented at ecological margins? New insights from individual-based simulations // Ecol. Letter. 2010. Vol. 13. P. 485–494.
- Clark J. R., Daines S. J., Lenton T. M., Watson A. J., Williams H. T. P. Individual-based modelling of adaptation in marine microbial populations using genetically defined physiological parameters // Ecol. Modelling. 2011. Vol. 222. P. 3823–3837.
- Clark M. E., Rose K. A. Individual-based model of stream-resident rainbow trout and brook char: model description, corroboration, and effects of sympatry and spawning season duration // Ecol. Modelling. 1997. Vol. 94. P. 157–175.
- DeAngelis D. L., Grimm V. Individual-based models in ecology after four decades // F1000Prime Reports. 2014. P. 1–6. URL: <https://archive.org/details/pubmed-PMC4047944/page/n5/mode/2up>.
- DeAngelis D. L., Gross L. J. Individual-Based Models and Approaches in Ecology: Populations, Communities and Ecosystems. N. Y.: CRC Press; Boston (MA): Springer US, 1992. 545 p.
- DeAngelis D. L., Mooij W. M. Individual-based modelling of ecological and evolutionary processes. 1 // Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. 2005. Vol. 36. P. 147–168.
- Garifullin M., Borshchev A., Popkov T. Using Anylogic and Agent-Based Approach to Model Consumer Market. 2007. URL: <http://www.xjtek.com/support/download/papers/>.
- Gause G. F. The Struggle for Existence. Baltimore: Williams & Wilkins Co., 1934. 163 p.
- Grimm V., Railsback S. Individual-Based Modeling and Ecology. Princeton (NJ): Princeton Univ. Press, 2005. 448 p.
- Grimm V., Wyszomirski T., Aikman D., Uchmanki J. Individual-based modelling and ecological theory: synthesis of a workshop // Ecol. Modelling. 1999. Vol. 115. P. 275–282.



- Hanski I. *Metapopulation ecology*. Oxford: Oxford Univ. Press, 1999. 313 p.
- Hanski I., Gaggiotti O. *Ecology, Genetics and Evolution of Metapopulations*. London: Elsevier Acad. Press, 2004. 696 p.
- Haythorne S., Skabar A. An improved pattern-guided evolution approach for the development of adaptive individual-based ecological models // *Ecol. Modelling*. 2013. Vol. 252. P. 72–82.
- He H. S., Mladenoff D. J., Boeder J. An object-oriented forest landscape model and its representation of tree species // *Ecol. Modelling*. 1999. Vol. 119, No 1. P. 1–19.
- Jackson J. B. C. Bivalves; spatial and size-frequency distributions of two intertidal species // *Science*. 1968. Vol. 161. P. 479–480.
- James J. Methodological individualism in ecology // *Philosophy of Sci*. 2014. Vol. 81, No 5. P. 770–784.
- Kolobov A. N., Frisman E. Ya. Individual-based model of spatio-temporal dynamics of mixed forest stands // *Ecol. Complexity*. 2016. Vol. 27. P. 29–39.
- Levins R. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control // *Bull. Entomological Soc. America*. 1969. Vol. 15, No 3. P. 237–240.
- Matejcek L., Vavrova E., Cudlin P. Spatio-temporal modelling of ground vegetation development in mountain spruce forests // *Ecol. Modelling*. 2011. Vol. 222, No 14. P. 2584–2592.
- Mony C., Garbey M., Smaoui M., Benot M.L. Large scale parameter study of an individual-based model of clonal plant with volunteer computing // *Ecol. Modelling*. 2011. Vol. 222, No 4. P. 935–946.
- Rebaudo F., Le Rouzic A., Dupas S., Silvain J.-F., Harry M., Dangles O. SimAdapt: an individual-based genetic model for simulating landscape management impacts on populations // *Methods Ecol. Evol.* 2013. V. 4. P. 595–600.
- Romero-Mujalli D., Jeltsch F., Tiedemann R. Individual-based modeling of eco-evolutionary dynamics: state of the art and future directions // *Reg. Environ. Change*. 2019. V 19. P. 1–12.
- Roughgarden J. Individual based models in ecology: An evaluation, or how not to ruin a good thing // *Philosophy of Science Association Biennial Meeting, San Diego, 2012*. Unpublished manuscript, PhilSci Archive. 2012. URL: <http://philsci-archive.pitt.edu/9434/1/RoughgardenPSA2012IBMlecture.pdf>, <https://core.ac.uk/download/pdf/148349671.pdf>.
- Rozenberg G. S., Krestin S. V. System of analytical models of processes of eutrophication in the reservoir (block approach) // *Programme and Abstracts. 3<sup>rd</sup> International Conference on Reservoir Limnology and Water Quality*. Ceske Budejovice (Czech Republic), 1997. P. 151.
- Schieritz N., Milling P. Modeling the forest or modeling the trees – a comparison of system dynamics and agent-based simulation // *The 21<sup>st</sup> International Conference of the System Dynamics Society*. N. Y.: System Dynamics Society, 2003. 15 p. URL: <http://iswww.bwl.uni-mannheim.de/Forschung/pr/sd03/p-na.pdf>.
- Seidl R., Rammer W., Scheller R. M., Spies T. A. An individual-based process model to simulate landscape-scale forest ecosystem dynamics // *Ecol. Modelling*. 2012. Vol. 231. P. 87–100.
- Shuman J. K., Shugart H. H., Krankina O. N. Testing individual-based models of forest dynamics: Issues and an example from the boreal forests of Russia // *Ecol. Modelling*. 2014. Vol. 293. P. 102–110.
- Stephens P. A., Sutherland W. J., Freckleton R. P. What is the Allee effect? // *Oikos*. 1999. Vol. 87, No 1. P. 185–190.
- Stillman R. A., Goss-Custard J. D. Individual-based ecology of coastal birds // *Biol. Reviews*. 2010. Vol. 85. P. 413–434.
- Stillman R. A., Railsback S. F., Giske J., Berger U., Grimm V. Making predictions in a changing world: the benefits of individual-based ecology. *Bioscience*. 2015. Vol. 65. P. 140–150.
- Terna P. Agent based artificial experiments in social science with jESOF // *J. Social Complexity*. 2007. Vol. 3. P. 75–84.
- Timofeeff-Ressovsky N. W. *Mutations and geographical variations* // *The New Systematics* (Ed. Huxley J.). Oxford: Clarendon Press, 1940. P. 73–136.

## Благодарности

Работа выполнена в соответствии с Программой фундаментальных научных исследований государственных академий наук согласно тематическому плану Института экологии Волжского бассейна РАН по теме «Структура, динамика и устойчивое развитие экосистем Волжского бассейна».

# ON MODELING METAPOPOPULATION PROCESSES

**ROZENBERG**  
**Gennady Samuilovich**

*D.Sc., Institute of Ecology of the Volga River Basin of the RAS – branch of the Samara Federal Research Center of the RAS,  
genarozenberg@yandex.ru*

**KOSTINA**  
**Natalia Victorovna**

*D.Sc., Institute of Ecology of the Volga River Basin of the RAS – branch of the Samara Federal Research Center of the RAS,  
knva2009@yandex.ru*

**ROZENBERG**  
**Anastasia Gennadyevna**

*PhD, Institute of Ecology of the Volga River Basin of the RAS – branch of the Samara Federal Research Center of the RAS,  
chicadivina@yandex.ru*

## Keywords:

diffuse models  
agent-oriented  
migration  
competition  
heterogeneous  
environment  
population waves

**Summary:** Three paradigms of cognition of the world are presented: Laplacian determinism (“Laplace’s demon”), stochasticism and chaos-self-organization (uncertainty in the dynamics of the behavior of wildlife objects). The formation of the mathematical theory of population dynamics within these three paradigms is discussed. A metapopulation is a spatially structured population that persists over time as a set of spatially separated, local, interacting populations with limited settlement between them. The principle of migration is the main mechanism that distinguishes the theory of metapopulations from the standard theory of population dynamics, which analyzes mortality and fertility within a single population. The compromise between competition and colonization allows competing species to coexist in a heterogeneous environment. Quantitative approaches make it possible to take into account other mechanisms and more general spatial variations. Stochastic and deterministic models of the dynamics of metapopulations are discussed. They are point model (parameters change only in one variable), diffuse one (taking into account the diffusion exchange between two habitats identical in their ecological characteristics) and agent-based models (based on the individual behavior of agent-objects and operating with parameter values averaged for a group of similar objects), etc. The main properties of individual agents are: “intelligence” (learnability), location in time and space (a certain “habitat” is set), and the presence of a life goal.

**Published on:** 21 June 2023

## References

- Antonov A. I. Goryaynov A. G. Big newest encyclopedia of fishing. M.: LitRes, 2010. 660 p.
- Antonov E. V. Kurichev N. K. Treyvish A. I. Studies of the urban system and agglomerations in Russia, Izvestiya RAN. Ser. geograf. 2022. T. 86, No. 3. P. 310–331.
- Assessment of the state and sustainability of forests in the green zone of the city of Togliatti, Otv. red. E. G. Mozolevskaya, G. P. Rozenberg. Tol’yatti: IEVB RAN, 1995. 92 p.
- Bazykin A. D. Nonlinear dynamics of interacting populations. M.; Izhevsk: Institut komp’yuternyh tehnologiy, 2003. 368 p.
- Bondar’ M. G. Long-term dynamics and current state of the forest reindeer (*Rangifer tarandus valentinae*) population of the Altai-Sayan mountainous country, Vestnik KrasGAU. 2015. No. 5. P. 40–44.
- Borshchev A., Filippov A. From system dynamics and discrete event to practical agent based modeling: reasons, techniques, tools, The 22nd International Conference of the System Dynamics Society. Oxford (England): System Dynamics Society, 2004. 22 p. URL: [http://www.systemdynamics.org/conferences/2004/SDS\\_2004/PAPERS/381BORSH.pdf](http://www.systemdynamics.org/conferences/2004/SDS_2004/PAPERS/381BORSH.pdf).
- Bridle J. R., Polechová J., Kawata M., Butlin R. K. Why is adaptation prevented at ecological margins? New insights from individual-based simulations, Ecol. Letter. 2010. Vol. 13. P. 485–494.
- Brusilovskiy P. M. Rozenberg G. S. On the possibility of constructing a model that satisfactorily describes fluctuations in one real predator-prey system, Dinamika ekologo-ekonomicheskikh sistem. Novosibirsk: Nauka, 1981. P. 84–91.
- Chernova N. M. Bylova A. M. General ecology. Textbook. M.: Drofa, 2004. 416 p.

- Clark J. R., Daines S. J., Lenton T. M., Watson A. J., Williams H. T. P. Individual-based modelling of adaptation in marine microbial populations using genetically defined physiological parameters, *Ecol Modelling*. 2011. Vol. 222. P. 3823–3837.
- Clark M. E., Rose K. A. Individual-based model of stream-resident rainbow trout and brook char: model description, corroboration, and effects of sympatry and spawning season duration, *Ecol. Modelling*. 1997. Vol. 94. P. 157–175.
- DeAngelis D. L., Grimm V. Individual-based models in ecology after four decades, *F1000Prime Reports*. 2014. P. 1–6. URL: <https://archive.org/details/pubmed-PMC4047944/page/n5/mode/2up>.
- DeAngelis D. L., Gross L. J. *Individual-Based Models and Approaches in Ecology: Populations, Communities and Ecosystems*. N. Y.: CRC Press; Boston (MA): Springer US, 1992. 545 p.
- DeAngelis D. L., Mooij W. M. Individual-based modelling of ecological and evolutionary processes. 1, *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 2005. Vol. 36. P. 147–168.
- Dombrovskiy Yu. A. Markman G. S. *Spatial and temporal order in ecological and biochemical systems*. Rostov n/D.: Izd-vo Rostov. gosun-ta, 1983. 118 p.
- Economics of Russian cities and urban agglomerations. Issue. 4: new approaches to assessing the gross urban product and its structure. M.: Fond «Institut ekonomiki goroda», 2020. URL: <http://www.urbaneconomics.ru/urbaneconomics>.
- Edmondson T. *The practice of ecology. About Lake Washington and more*. M.: Mir, 1998. 299 p.
- Garifullin M., Borshchev A., Popkov T. Using Anylogic and Agent-Based Approach to Model Consumer Market. 2007. URL: <http://www.xjtek.com/support/download/papers/>.
- Garmiza G. *Social Life of Plants*. M.: Moskovskiy rabochiy, 1927. 60 p.
- Gause G. F. *The Struggle for Existence*. Baltimore: Williams & Wilkins So., 1934. 163 r.
- Gilyarov A. M. *Population Ecology: A Study Book*. M.: Izd-vo MGU, 1990. 191 p.
- Grabarnik P. Ya. Shanin V. N. Chertov O. G. Priputina I. V. Byhovec S. S. Petropavlovskiy B. S. Frolov P. V. Zubkova E. V. Shashkov M. P. Frolova G. G. Modeling the dynamics of forest ecosystems as a tool for forest forecasting and management, *Lesovedenie*. 2019. No. 6. P. 488–500.
- Grimm V., Railsback S. *Individual-Based Modeling and Ecology*. Princeton (NJ): Princeton Univ. Press, 2005. 448 r.
- Grimm V., Wyszomirski T., Aikman D., Uchmanki J. Individual-based modelling and ecological theory: synthesis of a workshop, *Ecol. Modelling*. 1999. Vol. 115. P. 275–282.
- Hanski I. *Metapopulation ecology*. Oxford: Oxford Univ. Press, 1999. 313 p.
- Hanski I. *The shrinking world: ecological consequences of habitat loss*. M.: Tov-vo nauch. izd. KMK, 2010. 340 p.
- Hanski I., Gaggiotti O. *Ecology, Genetics and Evolution of Metapopulations*. London: Elsevier Acad. Press, 2004. 696 p.
- Haythorne S., Skabar A. An improved pattern-guided evolution approach for the development of adaptive individual-based ecological models, *Ecol. Modelling*. 2013. Vol. 252. P. 72–82.
- He H. S., Mladenoff D. J., Boeder J. An object-oriented forest landscape model and its representation of tree species, *Ecol. Modelling*. 1999. Vol. 119, No 1. P. 1–19.
- Jackson J. B. C. Bivalves; spatial and size-frequency distributions of two intertidal species, *Science*. 1968. Vol. 161. P. 479–480.
- James J. Methodological individualism in ecology, *Philosophy of Sci.* 2014. Vol. 81, No 5. P. 770–784.
- Karpov Yu. G. Agent modeling is a new paradigm in simulation modeling. 2008. URL: <https://masters.donntu.ru/2008/fvti/dovzhik/libary/st9.htm>.
- Karpov Yu. G. *Simulation modeling of systems. Introduction to modeling with AnyLogic 5*. SPb.: BHV-Peterburg, 2005. 400 p.
- Kolobov A. N. Modeling the spatio-temporal dynamics of tree communities: an individually-oriented approach, *Lesovedenie*. 2014. No. 5. P. 72–82.
- Kolobov A. N., Frisman E. Ya. Individual-based model of spatio-temporal dynamics of mixed forest stands, *Ecol. Complexity*. 2016. Vol. 27. P. 29–39.
- Komarov A. S. Zubkova E. V. Frolov P. V. Cellular automaton model of the dynamics of populations and communities of dwarf shrubs, *Sibirskiy lesnoy zhurn*. 2015. No. 3. P. 57–69.
- Komarov A. S. Simulation models of nonlinear dynamics of plant communities: Dip. ... d-ra biol. nauk. Puschino; Tol'yatti: IEVB RAN, 2004. 389 c.
- Krestin S. V. Rozenberg G. S. On one mechanism of “water bloom” in a plain type reservoir, *Biofizika*. 1996. T. 41. Vyp. 3. P. 650–654.
- Krestin S. V. Rozenberg G. S. Two-dimensional model of “water bloom” in a plain-type reservoir, *Izvestiya Samarskogo NC RAN*. 2002. T. 4, No. 2. P. 276–279.
- Kulakov M. P. Frisman E. Ya. Clustering and chimeras in the model of spatio-temporal dynamics of populations with age structure, *Nelineynaya dinamika*. 2018. T. 14, No. 1. P. 13–31.
- Kulakov M. P. Frisman E. Ya. Model of spatio-temporal population dynamics with age structure and long-range interactions: synchronization and clustering, *Matematicheskaya biologiya i bioinformatika*.

2019. T. 14. Vyp. 1. P. 1–18. URL: [https://www.matbio.org/2019/Kulakov\\_14\\_1.pdf](https://www.matbio.org/2019/Kulakov_14_1.pdf).
- Kulakov M. P. Revuckaya O. L. Application of the metapopulation approach to the analysis of the spatio-temporal dynamics of game animals (on the example of wild boar and red deer populations), *Regional'nye problemy*. 2011. T. 14, No. 2. P. 12–20.
- Large urban agglomerations of Russia, *Sayt VSEON.com*. 2015. URL: <http://vseon.com/analitika/aglomeratsiya/krupnye-gorodskie-aglomeracii-rossii>.
- Levins R. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control, *Bull. Entomological Soc. America*. 1969. Vol. 15, No 3. P. 237–240.
- Lou A. M. Kel'ton V. D. Simulation modeling analysis. 3-e izd. SPb: Piter; Kiev: BHV, 2004. 847 p.
- Lyubovnyy V. Ya. Samara-Tolyatti Agglomeration: history of formation and development prospects. M.: Ekon-Inform, 2011. 169 p.
- Marchuk G. I. Methods of computational mathematics. M.: Nauka, 1989. 608 p.
- Matejicek L., Vavrova E., Cudlin P. Spatio-temporal modelling of ground vegetation development in mountain spruce forests, *Ecol. Modelling*. 2011. Vol. 222, No 14. P. 2584–2592.
- Menshutkin V. V. The art of modeling (Ecology, Physiology, Evolution). Petrozavodsk; SPb.: RAN, 2010. 416 p.
- Mirkin B. M. Naumova L. G. The current state, trends in the development of the science of vegetation and a new understanding of the nature of the plant community, *Uspehi sovremennoy biologii*. 1994. T. 114. Vyp. 1. P. 5–21.
- Mirkin B. M. Naumova L. G. The science of vegetation: (history and current state of the basic concepts). Ufa: Gilem, 1998. 413 p.
- Mirkin B. M. Rozenberg G. S. Naumova L. G. Dictionary of concepts and terms of modern Phytocenology. M.: Nauka, 1989. 223 p.
- Mirkin B. M. Rozenberg G. S. Analysis of the mosaic structure of herbaceous plant communities. 2. Cenotic level, *Biologicheskie nauki*. 1977. No. 2. P. 121–126.
- Mirkin B. M. Rozenberg G. S. Phytocenology. Principles and methods. M.: Nauka, 1978. 212 p.
- Mony C., Garbey M., Smaoui M., Benot M.L. Large scale parameter study of an individual-based model of clonal plant with volunteer computing, *Ecol. Modelling*. 2011. Vol. 222, No 4. P. 935–946.
- Odum Yu. Ecology. M.: Mir, 1986. T. 1. 328 p.; T. 2. 376 p.
- Pautova V. N. Nomokonova V. I. Phytoplankton productivity of the Kuibyshev reservoir. Tol'yatti: IEVB RAN, 1994. 188 p.
- Phytoplankton of the Lower Volga. Reservoirs and lower reaches of the river. SPb.: Nauka, 2003. 232 p.
- Poyya D. My familiar mathematicians, *Nauka i zhizn'*. 1970. No. 6. P. 48–51.
- Practical agent-based modeling and its place in the analyst's arsenal, *Exponenta PRO*. 2004. No. 3-4 (7-8). P. 38–47.
- Rabotnov T. A. Phytocenology. 2-e izd. M.: Izd-vo MGU, 1983. 296 p.
- Rebaudo F., Le Rouzic A., Dupas S., Silvain J. F., Harry M., Dangles O. SimAdapt: an individual-based genetic model for simulating landscape management impacts on populations, *Methods Ecol. Evol.* 2013. V. 4. P. 595–600.
- Reymers N. F. Nature management: Dictionary-reference Book. M.: Mysl', 1990. 637 p.
- Riznichenko G. Yu. Rubin A. B. Biophysical dynamics of production processes. M.; Izhevsk: Institut komp'yuternyh tehnologiy, 2004. 464 p.
- Romero-Mujalli D., Jeltsch F., Tiedemann R. Individual-based modeling of eco-evolutionary dynamics: state of the art and future directions, *Reg. Environ. Change*. 2019. V 19. P. 1–12.
- Roughgarden J. Individual based models in ecology: An evaluation, or how not to ruin a good thing, *Philosophy of Science Association Biennial Meeting, San Diego, 2012*. Unpublished manuscript, PhilSci Archive. 2012. URL: <http://philsci-archive.pitt.edu/9434/1/RoughgardenPSA2012IBMLecture.pdf>, <https://core.ac.uk/download/pdf/148349671.pdf>.
- Rozenberg G. S. Mozgovoy D. P. Gelashvili D. B. Elements of theoretical constructions of modern ecology (A study book). Samara: Samarskiy NC RAN, 1999. 396 p.
- Rozenberg G. S. Introduction to theoretical ecology. Izd. 2-e, ispr. i dop. Tol'yatti: Cassandra, 2013. T. 1. 565 p.; T. 2. 445 p.
- Rozenberg G. S. System approach in globalistics on the example of modern socio-ecological and economic systems, *Vek globalizacii*. 2022. No. 4 (44). C. 28–48.
- Rozenberg G. S., Krestin S. V. System of analytical models of processes of eutrophication in the reservoir (block approach), *Programme and Abstracts. 3rd International Conference on Reservoir Limnology and Water Quality. Ceske Budejovice (Czech Republic), 1997*. R. 151.
- Salmenkova E. A. Population systems, metapopulations, biocomplexity, *Uspehi sovremennoy biologii*. 2018. T. 138, No. 1. P. 3–11.
- Schieritz N., Milling P. Modeling the forest or modeling the trees – a comparison of system dynamics and agent-based simulation, *The 21st International Conference of the System Dynamics Society*. N. Y.: System Dynamics Society, 2003. 15 p. URL: <http://iswww.bwl.uni-mannheim.de/Forschung/pr/>

sd03/p-na.pdf.

- Seidl R., Rammer W., Scheller R. M., Spies T. A. An individual-based process model to simulate landscape-scale forest ecosystem dynamics, *Ecol. Modelling*. 2012. Vol. 231. P. 87–100.
- Shein E. V. Ryzhova I. M. *Mathematical modeling in soil science*. Textbook. M.: IP Marakushev A. B., 2016. 377 p.
- Shannon R. *Systems Simulation – the Art and Science*. M.: Mir, 1978. 420 p.
- Shitikov V. K. Rozenberg G. S. Zinchenko T. D. *Quantitative hydroecology: methods, criteria, solutions*. M.: Nauka, 2005. Kn. 1. 281 p.; Kn. 2. 337 p.
- Shuman J. K., Shugart H. H., Krankina O. N. Testing individual-based models of forest dynamics: Issues and an example from the boreal forests of Russia, *Ecol. Modelling*. 2014. Vol. 293. P. 102–110.
- Shvarc S. S. Ecological mechanisms of the evolutionary process, *Vestnik AN SSSR*. 1968. No. 5. P. 57–66.
- Shvarc S. S. *Evolutionary Ecology of Animals*. Sverdlovsk: RISO UFAN SSSR, 1969. 200 p.
- Shvarc S. S. Evolutionary ecology of animals and its tasks, *Zhurnal obschey biologii*. 1965. T. 26, No. 5. P. 528–537.
- Shvarc S. S. Evolutionary ecology, *Sovremennye problemy ekologii*. (Doklady). M.: Izd-vo MGU, 1973. P. 52–62.
- Shvarc S. S. Intraspecific variability of mammals and methods of its study, *Zoologicheskii zhurnal*. 1963. T. 4. Vyp. 3. P. 417–433.
- Shvarc S. S. Population structure of the species, *Zoologicheskii zhurnal*. 1967. T. 46. Vyp. 10. P. 1456–1469.
- Stephens P. A., Sutherland W. J., Freckleton R. P. What is the Allee effect?, *Oikos*. 1999. Vol. 87, No 1. P. 185–190.
- Stillman R. A., Goss-Custard J. D. Individual-based ecology of coastal birds, *Biol. Reviews*. 2010. Vol. 85. P. 413–434.
- Stillman R. A., Railsback S. F., Giske J., Berger U., Grimm V. Making predictions in a changing world: the benefits of individual-based ecology. *Bioscience*. 2015. Vol. 65. P. 140–150.
- Svirezhev Yu. M. *Nonlinear waves, dissipative structures and catastrophes in ecology*. M.: Nauka, 1987. 368 p.
- Terna P. Agent based artificial experiments in social science with jESOF, *J. Social Complexity*. 2007. Vol. 3. P. 75–84.
- The use of simulation modeling in Russia – state for 2007, 3-ya Vserossiyskaya nauchno-prakticheskaya konferenciya po imitacionnomu modelirovaniyu IMMODO 2007; Sankt-Peterburg, 17–19 oktyabrya 2007 g. SPb.: FGUP CNII tehnologii sudostroeniya, 2007. P. 11–16.
- Timofeeff-Ressovsky N. W. Mutations and geographical variations, *The New Systematics* (Ed. Huxley J.). Oxford: Clarendon Press, 1940. P. 73–136.
- Timohina A. F. Zooplankton as a component of the ecosystem of the Kuibyshev reservoir. Tol'yatti: IEVB RAN, 2000. 193 p.
- Titov K. A. Lyubovnyy V. Ya. Hasaev G. R. Samara-Togliatti Agglomeration: current state and ways of sustainable development. M.: Nauka, 1996. 208 p.
- Vol'terra V. *Mathematical theory of the struggle for existence*. M.: Nauka, 1976. 288 p.
- World dynamics*. M.: Nauka, 1978. 168 p.
- Zharikov V. V. The concept of the natural-technical cascade complex of ecosystems of Volga reservoirs, *Ekologicheskie problemy basseynov krupnyh rek: Tezisy dokladov Mezhdunarodnoy konferencii*. Tol'yatti: IEVB RAN, 1998. P. 15–17.
- Zhukova L. A. Komarov A. S. Polyvariance of ontogeny and dynamics of plant coenopopulations, *Zhurnal obschey biologii*. 1990. T. 51, No. 4. P. 450–461.
- Zhukova L. A. Komarov A. S. Quantitative analysis of dynamic polyvariance in coenopopulations of the greater plantain at different planting densities, *Nauchnye doklady vysshey shkoly. Biol. nauki*. 1991. No. 8. P. 51–67.



УДК УДК 581.526.323.2(571.54/55)

# ДИНАМИКА БИОМАССЫ И ПЛОЩАДИ ЗАРАСТАНИЯ ВОДНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ОЗЕРА КЕНОН (ЗАБАЙКАЛЬСКИЙ КРАЙ) В УСЛОВИЯХ СНИЖЕНИЯ УРОВНЯ ВОДЫ

**БАЗАРОВА**  
Бальжит Батовна

кандидат биологических наук, Институт природных ресурсов, экологии и криологии СО РАН, [balgit@mail.ru](mailto:balgit@mail.ru)

**КУКЛИН**  
Алексей Петрович

кандидат биологических наук, Институт природных ресурсов, экологии и криологии СО РАН, [kap0@mail.ru](mailto:kap0@mail.ru)

**Ключевые слова:**  
макрофиты  
харовые водоросли  
*Potamogeton crispus*  
*Stuckenia pectinata*

**Аннотация:** Озеро Кенон используется в качестве водоема-охладителя Читинской теплоэлектростанции. С 1979 г. гидрологический режим озера регулируется за счет подкачки воды из реки Ингода. Значительные объемы подкачиваемых вод способствовали длительному поддержанию высокого уровня воды. Уменьшение объемов подкачиваемых вод, на фоне снижения количества атмосферных осадков на территории Забайкалья, привело к снижению уровня воды в 2010–2015 гг. Цель работы – анализ динамики площади зарастания и среднегодовых значений биомассы макрофитов в зависимости от колебаний уровня воды. Гидробиологические работы выполнены согласно общепринятым методам. Обследовано 109 станций, отобрано 139 укосов. Выявлено, что при снижении уровня воды возрастают общая площадь зарастания и среднегодовые значения биомассы макрофитов, особенно погруженных растений. В то же время реакция экологических групп водных растений или конкретных видов на колебания уровня воды отличается. В целом, несмотря на значительную антропогенную нагрузку, оз. Кенон сохраняет статус макрофитного водоема с доминированием харовых водорослей, *S. pectinata* и *M. sibiricum*.

© Петрозаводский государственный университет

**Получена:** 05 мая 2023

**Подписана к печати:** 20 июня 2023 года

## Введение

Погруженные макрофиты являются важным компонентом водных экосистем и обычно играют жизненно важную роль в экологическом функционировании мелководных озер (Jeppesen et al., 2012; Hao et al., 2017). Современное понимание экологии водных экосистем пока не позволяет определить структуру сообществ макрофитов в средах, подверженных колебаниям уровня воды (Zohary, Ostrovsky, 2011; Moura Júnior et al., 2016). Исследования реакции биомассы водных макрофитов в условиях колебания уровня воды показывают разные результаты в отношении видов (Byun et al., 2017).

Цель данной работы – анализ колебания биомассы и площади зарастания макрофитов оз. Кенон – водоема-охладителя Читинской теплоэлектростанции (ТЭЦ-1) с регулируемым уровнем воды. Результаты исследования послужат основой для оценки и прогноза состояния экосистемы озера в изменяющихся условиях среды.

## Материалы

Озеро Кенон расположено в черте г. Читы – столицы Забайкальского края. С 1965 г. используется в качестве водоема-охладителя Читинской ТЭЦ-1. С 1979 г. для регулирования уровня воды в озере начата подкачка из р. Ингода (Bazarova et al., 2019). Площадь

озера в период низкого уровня воды составляет 14.7 км<sup>2</sup>, при высоком уровне – 16.2 км<sup>2</sup>. В работе проанализированы материалы многолетних исследований макрофитов (1971 по 2015 гг.), включающие литературные данные за 1971 г. (Владимирова, 1972, 1979), 1986 и 1993 гг. (Золатарева, 1998) и результаты собственных исследований за летний период 2010–2015 гг. Данные по уровню воды в оз. Кенон предоставлены ПАО «ТГК-14». Всего обследовано 109 станций, проведено 139 укосов.

## Методы

Гидробиотические работы в озере проведены согласно общепринятой методике (Катанская, 1981). Растительность изучалась методом экологических профилей и путем маршрутного обследования озера с использованием эхолота фирмы Lowrance модель HDS 5 Gen 2 с точностью определения глубины ±1 см, определения координат ±2 м. Визуализация треков, получаемых при батиметрической съемке, позволяет различать заросшие и незаросшие участки дна. Достаточно четко различаются ярусы, границы переходов погруженных растительных сообществ. Для верификации изображения на треках проводились гидробиотические работы, которые заключались в определении видового состава, отборе укосов, измерении глубины и прозрачности воды по диску Секки, фиксации характера грунта и географических координат. Для подъема растений из водоема использовали якорь-кошку с металлической сеткой. Сбор биомассы сосудистых растений (укосы) осуществляли прибором КУГ (Базарова, 2003) с площадью захвата 0.25 м<sup>2</sup>, харовые водоросли собраны дночерпателем Петерсона. Каждый укос промывали, разбирали по видам, высушивали до воздушно-сухого состояния и взвешивали на весах с точностью до сотых грамма. Для пересчета на абсолютно-сухой вес использовали коэффициент 0.93. Все значения фитомассы в работе приведены в абсолютно-сухом весе в пересчета на 1 м<sup>2</sup>. Таксономия сосудистых растений приведена по Catalogue of Life, харовых водорослей – по Algae base.

## Результаты

Анализ колебаний уровня воды показывает, что в 1964, 1971, 1986 и 1993 гг. уровень воды был выше значения 654 м над ур. м. по БС, что можно охарактеризовать как «высокий» (табл. 1). В 1964 и 1971 гг. уровень воды был обусловлен только количеством атмосферных осадков предшествующих лет, в последующие годы он зависел от объема подкачиваемых вод. Максимальные значения уровня зарегистрированы в 1986 и 1993 гг., когда объем подкачиваемых вод был максимальным. В период наших исследований объемы подкачиваемых вод были низкими, как и увлажненность территории Забайкалья (Обязов, 2014). Это привело к снижению уровня воды ниже значения 653.5 м над ур. м. по БС, который можно охарактеризовать как «низкий». Колебания уровня воды определяют соотношение площади мелководий и глубоководных участков, прозрачность воды, концентрацию биогенных элементов (см. табл. 1). Например, концентрация нитритов (NO<sub>2</sub><sup>-</sup>) в 2010–2015 гг. по сравнению с 1986 г. снизилась, а концентрация нитратов (NO<sub>3</sub><sup>-</sup>) и аммония (NH<sub>4</sub><sup>+</sup>) в 2011 и 2012 гг., напротив, возросла. В это же время содержание общего фосфора (P<sub>общ</sub>) колебалось от 0.01 до 0.09 мг/л (Бутенко, Цыбекмитова, 2017) с тенденцией постепенного снижения концентрации. Озеро характеризуется как мезотрофный водоем.

Сопоставление площади зарастания озера с колебаниями уровня воды показывает, что в период до регулирования площадь зарастания озера изменялась от 68 до 100 %. После начала регулирования и повышения уровня воды до 655 м (был поднят в 1991 г.) площадь зарастания снизилась до 25 %. Постепенное снижение уровня воды к началу наших исследований сопровождалось ростом площади зарастания озера.

Корреляционный анализ взаимосвязи уровня воды и площади зарастания озера показал полиномиальную зависимость с величиной аппроксимации R<sup>2</sup> = 0.7. Это подтверждает, что при росте уровня воды площадь зарастания снижается и, наоборот, при снижении уровня воды площадь зарастания увеличивается (рис. 1).

Анализ среднегодовых значений биомассы водных растений оз. Кенон (табл. 2) показывает, что в 1971 г. доля сосудистых растений в общей биомассе составляла 66.8 %, была выше доли харовых водорослей (34 %). Основную биомассу формировали фитонозы погруженных растений *Myriophyllum sibiricum*, *Ranunculus circinatus*, *Potamogeton crispus*, *Potamogeton perfoliatus*, на которые приходилось 39.4 %. На долю воздушно-водных растений (гелофитов), представленных *Schoenoplectus tabernaemontani*, приходилось 14.5 % от общей биомассы. Доля погруженных укореняющихся растений с

Таблица 1. Значения абиотических и некоторых биотических параметров в оз. Кенон за разные годы

Показатели	Год							
	1964	1971	1986	1993	2010	2011	2012	2015
Уровень воды, м над ур. м. по БС	654.1	654.6	654.8	654.5	653.2	653.0	652.9	653.3
Количество атмосферных осадков, мм	286.6	406.8	232.8	309.0	336	290.3	491.5	301.6
Объем подкачиваемых вод, млн м <sup>3</sup> /год	0	0	–	23.1	6.17	6.71	4.39	7.68
Максимальная глубина озера, м	–	7.0	7.0	7.0	4.5	4.7	4.7	5.2
Прозрачность воды, м	–	2.0	3.1		3.0	3.7	3.8	4.5
Максимальная глубина роста растений, м		5.5	2.0		4	4	4	5
% зарастания озера	100	68	44	25	32	50	64	92
NO <sub>3</sub> <sup>-</sup>	–	0.07	0.03		0.01	1.48	0.00	0.00
NO <sub>2</sub> <sup>-</sup>	–	0.01	0.03		0.0	0.01	0.00	0.00
NH <sub>4</sub> <sup>+</sup>	–	0.18	0.013		0.08	0.11	0.043	0.00
P <sub>общ</sub>	–	–	0.10		0.09	0.04	0.01	0.01

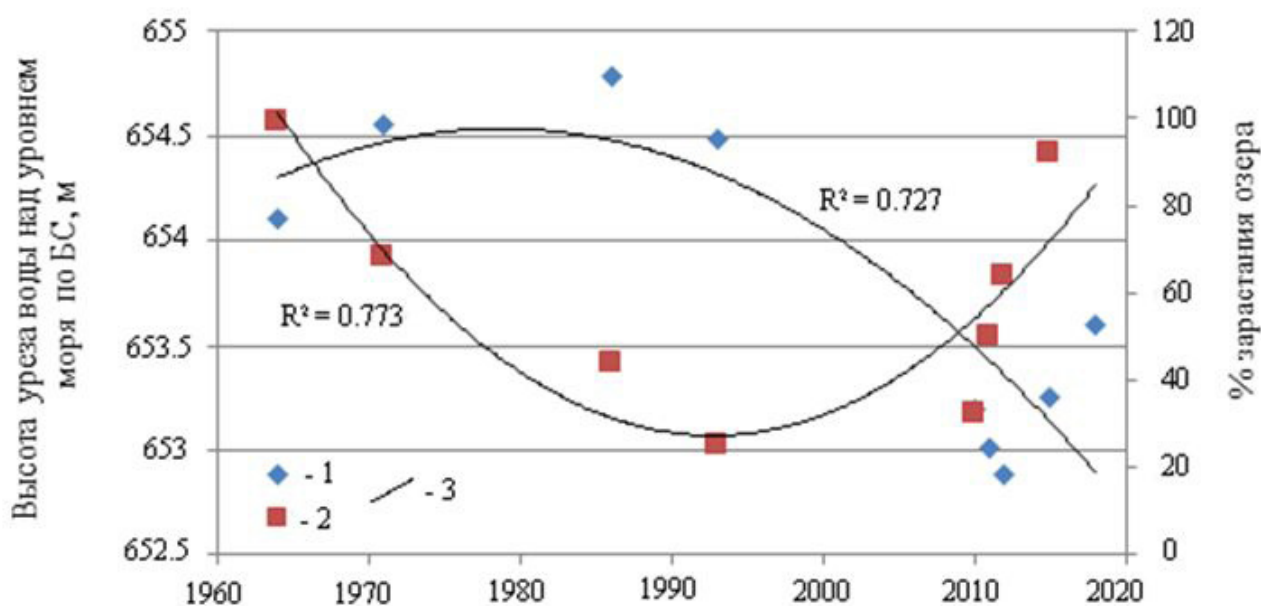


Рис. 1. Взаимосвязь уровня воды и степени зарастания (в % от площади) оз. Кенон: 1 – значения уровня воды, 2 – степень зарастания, 3 – полиномиальная зависимость

Fig. 1. Relationship between water level and the degree of overgrowth of lake Kenon: 1 – water level values, 2 – degree of overgrowth, 3 – polynomial trend

плавающими на поверхности воды листьями (нейстофиты) составляла менее 10 %. В 1986 г. произошло снижение площади зарастания озера и общей биомассы макрофитов, отмечена тенденция роста доли харовых водорослей. На этом фоне доля биомас-

сы сосудистых погруженных в воду растений снизилась до 21.8 %, доля нейстофитов – до 2 %, а доля гелофитов возросла до 38.5 %. Рост доли гелофитов обусловлен сменой зарослей *S. tabernaemontani* на фитоценозы *Phragmites australis*.



Таблица 2. Значения биомассы (абсолютно-сухой вес ± стандартное отклонение) макрофитов оз. Кенон в разные годы

Вид	Год											
	1971		1986		2010		2011		2012		2015	
	г/м <sup>2</sup>	%	г/м <sup>2</sup>	%	г/м <sup>2</sup>	%	г/м <sup>2</sup>	%	г/м <sup>2</sup>	%	г/м <sup>2</sup>	%
<i>Chara tomentosa</i> L.	157	11.9	225	14.1	312±453	22.65	925±782	32.3	119±130	4.5	773±664	24.1
<i>Chara aspera</i> var. <i>subinermis</i> Kütz.	83	6.38	67	4.2	50±29	3.57	42±0.1	1.5	596±537	22.0	339±275	10.6
<i>Chara globularis</i> Thuill.	126	9.5	178	11.2	311±241	22.04	628±541	21.9	355±229	13.1	158±31	4.9
<i>Nitella flexilis</i> (L.) Ag.	83	6.3	128	8.1	208±85	14.74	606±205	21.1	857±149	31.7	767±0.1	23.9
<i>Elodea canadensis</i> Michx	0	0	0	0	384±489	27.18	409±324	14.3	53±55	1.9	6.9±0.3	0.2
<i>Ceratophyllum demersum</i> L.	0	0	0	0	0	0	0	0	7±0.1	0.3	238±142	7.4
<i>Myriophyllum sibiricum</i> Kom	160	12.1	192	12.1	138±198	9.81	26±23	0.9	96±155	3.5	407±44	1.3
<i>Ranunculus circinatus</i> Sibth	126	9.5	154	9.7	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Potamogeton perfoliatus</i> L.	104	7.9	0.1	0.01	–	–	31±12	1.1	319±0.1	11.8	165±0.1	5.1
<i>Potamogeton crispus</i> L.	120	9.1	1.2	0.1	–	–	14±12	0.5	4±5	0.1	–	–
<i>Stuckenia pectinata</i> (L.) Börner	1.1	0.8	0.1	0.01	–	–	93±8	3.2	283±84	10.5	119±111	3.3
<i>Stuckenia vaginata</i> (Magnin) Holub	–	–	0.1	–	–	–	–	–	15±0.1	0.6	–	–
<i>Potamogeton octandrus</i> Poir	0	0	0	0	0	0	93±0.1	3.2	0	0	29±29.8	0.9
<i>Persicaria amphibia</i> (L.) Gray	75	5.7	0.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Nymphoides peltata</i> (S. G. Gmel.) Kuntze	96	7.3	32	2.0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Phragmites australis</i> (Cav.) Trin. ex Steud.	–	–	613	38.5	–	–	–	–	–	–	570±0.01	17.8
<i>Schoenoplectus tabernaemontani</i> (C. C. Gmel.) Palla	191	14.5	0.1	–	–	–	–	–	–	–	–	–

Примечание. Прочерк – нет данных.

Снижение доли погруженных сосудистых растений связано с существенным сокращением зарослей *P. crispus* и *P. perfoliatus*. Лидирующая роль сохраняется за *M. sibiricum* и *R. circinatus*. В период исследований (2010–2015 гг.) доля харовых водорослей в сумме биомассы последовательно менялась следующим образом: 2010 г. – 63.0 %, 2011 г. – 76.8 %, 2012 г. – 71.3 %, 2015 г. – 63.5 %. Доля погруженных сосудистых растений изменялась следующим образом: 2010 г. – 37 %, 2011 г. – 23.7 %, 2012 г. – 28.7 %, 2015 г. – 18.7 %. При этом в 2010 г. основную биомассу сосудистых погруженных растений формировали локальные плотные заросли *Elodea canadensis* высотой до 2.0 м.

В последующие годы роль *E. canadensis* и других видов погруженных растений снижалась. В 2015 г. регистрировались локальные скопления *C. demersum*, хотя до 2012 г. вид в озере не указывался. Возросла доля площади *S. pectinata*, однако вклад вида в общую биомассу остается невысоким. В 2015 г. на термальном участке озера впервые выявлены группировки *P. octandrus* – представителя дальневосточной флоры (Базарова, Бобров, 2019). Из-за резкого снижения уровня воды в водоеме заросли воздушно-водных растений в 2010–2012 гг. развивались на осушенном побережье (рис. 2), поэтому их биомассу не учитывали. Подъем уровня воды в 2015

г. вследствие роста количества атмосферных осадков привел к затоплению прибрежий в местах произрастания *Ph. australis*.

Корреляционный анализ уровня воды и средней биомассы растений показал обрат-

ную линейную зависимость (достоверность аппроксимации  $R^2 = 0.84$ ) (рис. 3). Это свидетельствует о том, что снижение уровня воды способствует росту биомассы водных растений.



Рис. 2. Северное побережье оз. Кенон в июне 2010 г.

Fig. 2. Northern shore of Lake Kenon in June 2010

## Обсуждение

Рассмотренные материалы показывают, что снижение уровня воды в оз. Кенон сопровождается ростом площади зарастания и среднегодовых значений биомассы макрофитов, особенно погруженных в воду растений, а рост уровня воды приводит к уменьшению площади и биомассы макрофитов. Аналогичная картина наблюдалась в мелководных разнотипных водных экосистемах мира (Squires et al., 2002; Havens, 2003; Turner et al., 2005; Ruies et al., 2010; Папченков, 2013; Zhang et al., 2016; Бабаназарова и др., 2018). В то же время существуют озера, в которых при низком уровне воды площадь зарослей растет, а биомасса сокращается (Zhao et al., 2021). Предполагаем, что в случае снижения уровня воды оз. Кенон ниже значения 652 м также произойдет сокраще-

ние площади зарастания и значений среднегодовой биомассы, что в целом негативно отразится на качестве воды озера. Согласно литературным данным, экстремальные колебания уровня воды (как повышение, так и понижение) ведут к снижению биомассы и площади зарастания озера (Покровская и др., 1983; Smith et al., 1987; Zohary, Ostrovsky, 2011), а умеренные колебания вносят позитивный вклад в развитие макрофитов озера (Pieczynska, 1990).

Несмотря на общую реакцию динамики площади и биомассы водных растений на колебания уровня воды, отклик экологических групп водных растений или конкретных видов на колебания уровня воды различается (Turner et al., 2005). В нашем случае площадь зарослей воздушно-водных растений в оз. Кенон при снижении уровня вод снижает-

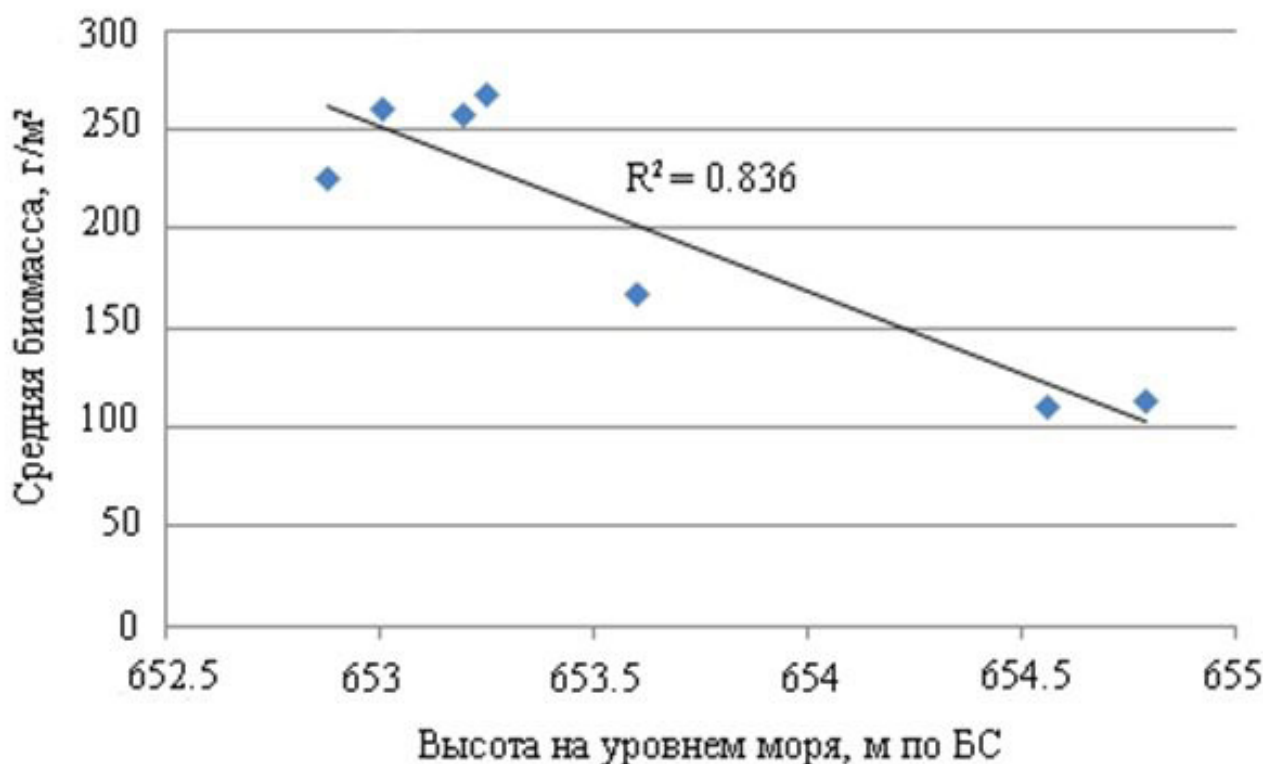


Рис. 3. Зависимость средней биомассы макрофитов от уровня воды  
Fig. 3. Dependence of the average biomass of macrophytes on the water level

ся, а при росте – возрастает. Хотя во многих публикациях отмечается, что при снижении уровня площадь зарослей гелофитов растет (Hellsten, 2009; Кочеткова и др., 2022; Zhao et al., 2021). В то же время есть публикации, в которых заросли гелофитов сокращаются (Yamamoto et al., 2006), так же как в нашем случае. Есть примеры гибели гелофитов при экстремально высоком уровне воды (Dienst et al., 2004). Мы считаем, что трапециевидная форма котловины оз. Кенон является причиной отмеченной реакции гелофитов. Кроме этого, форма котловины озера обуславливает и слабое развитие зарослей растений с плавающими на поверхности воды листьями. Они регистрировались в периоды высокого уровня до начала подкачки воды из р. Ингода.

Снижение уровня воды в оз. Кенон сопровождается ростом среднегодовых значений биомассы макрофитов. При этом выявлено, что доля харовых водорослей в общей биомассе растений растет, а доля сосудистых погруженных растений снижается. Аналогичная картина наблюдалась в оз. Окичоби (США) (Havens, 2003). Кроме этого, массовое развитие харовых водорослей в оз. Кенон, возможно, обусловлено совокупностью факторов, являющихся следствием снижения

уровня воды: уменьшением концентрации  $P_{\text{общ}}$  и ростом прозрачности воды. Пример роста биомассы и площади харофитов при снижении концентрации  $P_{\text{общ}}$  показан для озер Ботшольского заповедника (Нидерланды) (Rip et al., 2006). Рост прозрачности воды повышает также доступность света, обеспечивая благоприятную среду для прорастания ооспор, ускоряя рост харофитов (de Winton et al., 2004).

На снижение роли погруженных сосудистых растений существенное влияние оказало антропогенное воздействие. Предполагаем, что на сокращение биомассы *Potamogeton crispus* в оз. Кенон значительное негативное влияние оказали сброс теплых вод с ТЭЦ-1 и вселение растительного белого амура *Ctenopharyngodon idella* (Valenciennes, 1844). *P. crispus* является евроазиатским видом с осенне-весенним циклом развития (Wu et al., 2021). Сдерживающее воздействие высоких температур воды на развитие *P. crispus* было показано в ряде работ (Hao et al., 2018; Lee et al., 2007; Zhang et al., 2016). В 2010–2015 гг. наблюдался рост биомассы *Stuckenia pectinata*, *Ceratophyllum demersum*, способности данных видов приспособляться к колебаниям уровня воды отмечены в исследованиях (Zhao et al., 2021).

Анализ среднегодовых значений биомассы макрофитов показывает, что биомасса харовых водорослей может достигать 925 г/м<sup>2</sup>. По данным В. П. Папченкова (2001), средние значения погруженных растений могут достигать 1031 ± 160 г/м<sup>2</sup>. В то же время максимальная биомасса сообществ *Ch. tomentosa* в оз. Кенон может составлять 1945 г/м<sup>2</sup>. Среди сосудистых погруженных растений максимум средних значений биомассы выявлен для *Elodea canadensis*, довольно высокие значения в разные годы были отмечены для *Potamogeton perfoliatus*, *Ceratophyllum demersum*, *Myriophyllum sibiricum*. В целом полученные среднегодовые значения биомассы основных видов водных растений оз. Кенон согласуются с результатами исследований, полученных в ходе выполнения работ по Международной биологической программе (The functioning..., 1980). Согласно полученным по программе результатам, максимальная фитомасса макрофитов в водоемах умеренной зоны не превышает 700 грамм сухой массы на 1 м<sup>2</sup> и лишь в редких случаях для харовых составляет 1000 г сухой массы на 1 м<sup>2</sup> площади зарослей (Алимов и др., 2013).

## Заключение

Динамика площади зарастания и среднегодовых значений биомассы макрофитов оз. Кенон, уровенный режим которого по годам непостоянен, зависит как от количества атмосферных осадков, так и объема подкачи-

ваемых вод и имеет циклический характер.

В годы с низким уровнем воды площадь зарастания озера и значения среднегодовой биомассы увеличиваются за счет роста погруженной растительности. В это же время сокращается площадь зарослей воздушно-водных растений из-за обсыхания прибрежных мелководий. Среди гелофитов отмечена смена доминанта *Schoenoplectus tabernaemontani* на *Phragmites australis*. Сокращаются также заросли слабо развитых сообществ погруженных укореняющихся растений с плавающими листьями из-за малой площади мелководий в трапециевидной по форме котловине озера. Среди погруженных водных растений растет доля харовых водорослей, а доля сосудистых погруженных растений снижается. Среди сосудистых растений увеличилась доля *Myriophyllum sibiricum*, а доля *Potamogeton crispus* снизилась. В период 2010–2015 гг. в озере получили развитие сообщества *Stuckenia pectinata*.

В целом результаты наших исследований показывают, что, несмотря на значительную антропогенную нагрузку, оз. Кенон сохраняет статус макрофитного водоема с доминированием харовых водорослей, *S. pectinata* и *M. sibiricum*. При этом, несмотря на общую тенденцию обратной зависимости площади зарослей и значений среднегодовой биомассы макрофитов от уровня воды, отклик экологических групп растений или конкретных видов отличается.

## Библиография

- Алимов А. Ф., Богатов В. В., Голубков С. М. Продукционная гидробиология. СПб.: Наука, 2013. 342 р.
- Бабаназарова О. В., Сиделев С. И., Жданова С. М., Литвинов А. С., Овсеенко А. С., Коровкина К. П. Уровень воды в мелководном высокоэвтрофном озере – фактор развития по макрофитовому или фитопланктонному типу (оз. Неро, Ярославская область) // Водные ресурсы. 2018. Т. 45, № 6. С. 645–655.
- Базарова Б. Б. Структура и продуктивность растительности водных экосистем Восточного Забайкалья (на примере озер бассейна реки Хилок) : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Улан-Удэ, 2003. 18 с.
- Базарова Б. Б., Бобров А. А. *Potamogeton octandrus* (Potamogetonaceae) – новый вид для флоры Сибири // Ботанический журнал. 2018. № 103 (11). С. 1489–1496.
- Бутенко М. Н., Цыбекмитова Г. Ц. Динамика биогенных элементов (азота и фосфора) в воде озера Кенон // Экология водоемов-охладителей энергетических станций. Чита: ЗабГУ, 2017. С. 29–32.
- Владимирова З. Ф. Водная растительность и ее регулирование в водоеме – охладителе Читинской ГРЭС (оз. Кенон) // Охрана природы и воспроизводство природных ресурсов. Чита, 1979. С. 113–114.
- Владимирова З. Ф. Гидрофиты оз. Кенон // Отчет за 1971 год по теме ГК СМ СССР по науке и технике «Изучение влияния сбросов воды электростанция на водоем-охладитель в условиях Сибири». Иркутск: ЛИН СО РАН, 1972. С. 55–64.
- Золотарева Л. Н. Водная растительность озера Кенон и ее динамика (Восточное Забайкалье) : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Улан-Удэ, 1998. 19 с.
- Катанская В. М. Высшая водная растительность континентальных водоемов СССР: Методы изучения. Л.: Наука, 1981. 187 с.

- Кочеткова А. И., Брызгалина Е. С., Филиппов О. В., Баранова М. С. Динамика зарастания Волгоградского водохранилища (1972–2018 гг.) // Принципы экологии. 2022. Т. 12, № 1. С. 58–73.
- Обязов В. А. Изменения современного климата и оценка их последствий для природных и природно-антропогенных систем Забайкалья : Автореф. дис. ... д-ра геогр. наук. Казань, 2014. 38 с.
- Папченков В. Г. Растительный покров водоемов и водотоков Среднего Поволжья . Ярославль: ЦМП МУБиНТ, 2001. 200 с.
- Папченков В. Г. Степень зарастания Рыбинского водохранилища и продуктивность его растительного покрова // Биология внутренних вод. 2013. № 1. С. 24–31.
- Покровская Т. Н., Миронова Н. Я., Шилькрот Г. С. Макрофитные озера и их евтрофирование . М.: Наука, 1983. 153 с.
- Algae Base. URL: <https://www.algaebase.org/> (дата обращения 20.04.2023).
- Bazarova B. B., Kuklin A. P., Matafonov P. V., Tsybekmitova G. Ts., Gorlacheva E. P., Afonina E. Yu., Tashlykova N. A. Long-term dynamics of hydrobiont communities in Kenon Lake // IOP Conference Series: Earth Environ. 2019. № 321: 012056. DOI: 10.1088/1755-1315/321/1/012056.
- Byun C., Nam J. M., Kim J. G. Effects of flooding regime on wetland plant growth and species dominance in a mesocosm experiment // Plant Ecology. 2017. Vol. 218, № 5. P. 517–527. DOI: 10.1007/s11258-017-0707-0.
- Catalogue of Life. URL: <https://www.catalogueoflife.org/col> (дата обращения: 20.04.2023).
- de Winton M. D., Casanova M. T., Clayton J. S. Charophyte germination and establishment under low irradiance // Aquatic Botany. 2004. Vol. 79, № 2. P. 175–187. DOI: 10.1016/j.aquabot.2004.01.013.
- Dienst M., Schmieder K., Ostendorp W. Effects of water level variations on the dynamics of the reed belts of Lake Constance // Limnologia. 2004. Vol. 34. P. 29–36.
- Hao B., Roejkaer A. F., Wu H., Cao Y., Jeppesen E., and Li W. Responses of primary producers in shallow lakes to elevated temperature: a mesocosm experiment during the growing season of *Potamogeton crispus* // Aquatic Sci. 2018. Vol. 80:34. DOI: 10.1007/s00027-018-0585-0.
- Havens K. E. Submerged aquatic vegetation correlations with depth and light attenuating materials in a shallow subtropical lake // Hydrobiologia. 2003. Vol. 493, № 1/3. P. 173–186. DOI: 10.1023/A:1025497621547.
- Hellsten S., Mjelde M. Macrophyte responses to water level fluctuation in Fennoscandinavian lakes—applying a common index // Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie: Verhandlungen. 2009. Vol. 30, № 5. P. 765–769.
- Jeppesen E., Søndergaard M., Søndergaard M., Christoffersen K. The Structuring Role of Submerged Macrophytes in Lakes. Berlin/Heidelberg: Springer Science & Business Media, 2012. Vol. 131.
- Lee K. S., Park S. R., and Kim Y. K. Effects of irradiance, temperature, and nutrients on growth dynamics of seagrasses: a review. J. // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. 2007. Vol. 350. P. 140–175. DOI: 10.1016/j.jembe.2007.06.016.
- Moura Júnior E. G., Pott A., Severi W., Zickel C. S. Water Level Rise Induced Limnological Changes Indirectly Influencing the Structure of Aquatic Macrophyte Communities in a Tropical Reservoir // Journal of Plant Sciences. 2016. Vol. 4, № 6. P. 195–201. DOI: 10.11648/j.jps.20160406.18.
- Pieczczyńska E. Lentic aquatic-terrestrial ecotones: their structure, functions, and importance // The Ecology and management of aquatic-terrestrial ecotones, UNESCO. Paris, 1990. P. 103–140.
- Rip W., Rawee N., de Jong A. Alternation between clear, high-vegetation-and turbid, low-vegetation states in a shallow lake: The role of birds // Aquatic Botany. 2006. Vol. 85. P. 184–190. DOI: 10.1016/j.aquabot.2006.03.003.
- Ruiz C., Martinez G., Toro M., Camacho A. A Review: macrophytes in the Assessment of Spanish Lakes Ecological Status Under the Water Framework Directive (WFD) // Ambientalia. 2011. P. 1–25.
- Smith B. D., Maitland P. S., Pennock S. M. A comparative-study of water level regimes and littoral benthic communities in Scottish lochs // Biol Conserv. 1987. Vol. 39, № 4. P. 291–316.
- Squires M. M., Lesack L. F. W., Huebert D. The influence of water transparency on the distribution and abundance of macrophytes among lakes of the Mackenzie Delta, western Canadian Arctic // Freshwater Biology. 2002. Vol. 47, № 11. P. 2123–2135. DOI: 10.1046/j.1365-2427.2002.00959.x.
- The functioning of freshwater ecosystems / Eds. E. D. Le Cren, R. H. Lowe-McConnell. International biological programme 22. Cambridge: Cambridge University Press, 1980. 588 p.
- Turner M. A., Huebert D. B., Findlay D. L., Hendzel L. L., Jansen W. A., Bodaly R. A., Armstrong L. M., Kasian E. M. Divergent impacts of experimental lake-level drawdown on planktonic and benthic plant communities in a boreal forest lake // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 2005. Vol. 62. P. 991–1003. DOI: 10.1139/f05-003.
- Wu H., Hao B., Jo. H., Cai Y. Seasonality and Species Specificity of Submerged Macrophyte Biomass in Shallow Lakes Under the Influence of Climate Warming and Eutrophication // Front. Plant Sci. 2021. № 12:678259. DOI: 10.3389/fpls.2021.678259.
- Yamamoto T., Kohmatsu Y., Yuma M. Effects of summer drawdown on cyprinid fish larvae in Lake Biwa, Japan // Limnology. 2006. Vol. 7. P. 75–82. DOI: 10.1007/s10201-006-0172-2.

- Zhang Y., Liu X., Qin B., Shi K., Deng J., Zhou Y. Aquatic vegetation in response to increased eutrophication and degraded light climate in eastern Lake Taihu implications for lake ecological restoration // Scientific Reports. 2016. Vol. 6 (1). DOI: 10.1038/srep23867.
- Zhao F., Fang X., Zhao Z., Chai X. Effects of Water Level Fluctuations on the Growth Characteristics and Community Succession of Submerged Macrophytes: A Case Study of Yilong Lake, China // Water. 2021. Vol. 13, № 20: 2900. DOI: 10.3390/w13202900.
- Zonary T., Ostovsky I. Ecological impacts of excessive water level fluctuations in stratified freshwater lakes // Inland Waters. 2011. Vol. 1, № 1. P. 47–59. DOI: 10.5268/IW-1.1.406.

## **Благодарности**

Работа выполнена в рамках государственного задания по теме № FUFР-2021-0006.

# DYNAMICS OF BIOMASS AND AREA OF OVERGROWING OF AQUATIC VEGETATION OF LAKE KENON (ZABAIKALSKY KRAI) UNDER CONDITIONS OF WATER LEVEL DECREASE

**BAZAROVA**  
**Balzhit Batoevna**

*Institute of Natural Resources, Ecology and Cryology SB RAS,*  
*balgit@mail.ru*

**KUKLIN**  
**Aleksey Petrovich**

*Ph.D., Institute of Natural Resources, Ecology and Cryology SB RAS,*  
*kap0@mail.ru*

## Keywords:

macrophytes  
charophytes  
*Potamogeton crispus*  
*Stuckenia pectinata*

**Summary:** Lake Kenon is used as a cooling reservoir for the Chita combined heat and power plant. Since 1979, the hydrological regime of the lake is regulated due to pumping water from the river. Ingoda. Significant volumes of pumped water contributed to the long-term maintenance of high-water levels. A decrease in volumes of pumped water against the background of a decrease in the amount of precipitation in the territory of Transbaikalia led to lower water levels in 2010–2015. The purpose of the work is to analyze the dynamics of overgrowth area and average annual values of macrophytes biomass, depending on water level fluctuations. Hydrobotanical work was carried out according to generally accepted methods. 109 stations were surveyed, 139 cuts were selected. It was revealed that with a decrease in the water level, the total area of overgrowth and the average annual values of the macrophytes biomass increase, especially for submerged plants. At the same time, the reaction of ecological groups of aquatic plants or specific plant species to fluctuations in water levels is different. In general, despite the significant anthropogenic load, Lake Kenon retains the status of a macrophyte reservoir with the dominance of charophytes, *Stuckenia pectinata* and *Myriophyllum sibiricum*.

**Received on:** 05 May 2023

**Published on:** 20 June 2023

## References

- Algae Base. URL: <https://www.algaebase.org/> (data obrascheniya 20.04.2023).
- Alimov A. F. Bogatov V. V. Golubkov S. M. Production hydrobiology. SPb.: Nauka, 2013. 342 r.
- Babanazarova O. V. Sidelev S. I. Zhdanova S. M. Litvinov A. S. Ovseenko A. S. Korovkina K. P. The water level in a shallow highly eutrophic lake is a factor of development according to the macrophyte or phytoplankton type (Lake Nero, Yaroslavl region), Vodnye resursy. 2018. T. 45, No. 6. P. 645–655.
- Bazarova B. B. Bobrov A. A. Potamogeton octandrus (Potamogetonaceae) – a new species for Siberian flora, Botanicheskiy zhurnal. 2018. No. 103 (11). P. 1489–1496.
- Bazarova B. B. Structure and production of vegetation of aquatic ecosystems in Eastern Transbaikalia (on the example of lakes in the Khilok river basin: Avtoref. dip. ... kand. biol. nauk. Ulan-Ude, 2003. 18 p.
- Bazarova B. B., Kuklin A. P., Matafonov P. V., Tsybekmitova G. Ts., Gorlacheva E. P., Afonina E. Yu., Tashlykova N. A. Long-term dynamics of hydrobiont communities in Kenon Lake, IOP Conference Series: Earth Environ. 2019. No. 321: 012056. DOI: 10.1088/1755-1315/321/1/012056.
- Butenko M. N. Tsybekmitova G. C. Dynamics of biogenic elements (nitrogen and phosphorus) [Dynamics of biogenic elements (nitrogen and phosphorus) in the water of Lake Kenon [Dynamics of biogenic elements (nitrogen and phosphorus), Ekologiya vodoemov-ohladiately energeticheskikh stanciy. Chita: ZabGU, 2017. C. 29–32.
- Byun C., Nam J. M., Kim J. G. Effects of flooding regime on wetland plant growth and species dominance in a mesocosm experiment, Plant Ecology. 2017. Vol. 218, No. 5. R. 517–527. DOI: 10.1007/s11258-017-0707-0.
- Catalogue of Life. URL: <https://www.catalogueoflife.org/col> (data obrascheniya: 20.04.2023).
- Dienst M., Schmieder K., Ostendorp W. Effects of water level variations on the dynamics of the reed belts of Lake Constance, Limnologica. 2004. Vol. 34. P. 29–36.

- Hao B., Roejkjaer A. F., Wu H., Cao Y., Jeppesen E., and Li W. Responses of primary producers in shallow lakes to elevated temperature: a mesocosm experiment during the growing season of *Potamogeton crispus*, *Aquatic Sci.* 2018. Vol. 80:34. DOI: 10.1007/s00027-018-0585-0.
- Havens K. E. Submerged aquatic vegetation correlations with depth and light attenuating materials in a shallow subtropical lake, *Hydrobiologia*. 2003. Vol. 493, No. 1/3. P. 173–186. DOI: 10.1023/A:1025497621547.
- Hellsten S., Mjelde M. Macrophyte responses to water level fluctuation in Fennoscandinavian lakes—applying a common index, *Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie: Verhandlungen*. 2009. Vol. 30, No. 5. P. 765–769.
- Jeppesen E., Søndergaard M., Søndergaard M., Christoffersen K. *The Structuring Role of Submerged Macrophytes in Lakes*. Berlin/Heidelberg: Springer Science & Business Media, 2012. Vol. 131.
- Katanskaya V. M. Higher aquatic vegetation of continental water bodies of the USSR: Methods of study. L.: Nauka, 1981. 187 p.
- Kochetkova A. I., Bryzgalina E. S., Filippov O. V., Baranova M. S. Dynamics of overgrowing of the Volgograd reservoir (1972–2018), *Principy ekologii*. 2022. T. 12, No. 1. P. 58–73.
- Lee K. S., Park S. R., and Kim Y. K. Effects of irradiance, temperature, and nutrients on growth dynamics of seagrasses: a review. *J., Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 2007. Vol. 350. P. 140–175. DOI: 10.1016/j.jembe.2007.06.016.
- Moura Júnior E. G., Pott A., Severi W., Zickel C. S. Water Level Rise Induced Limnological Changes Indirectly Influencing the Structure of Aquatic Macrophyte Communities in a Tropical Reservoir, *Journal of Plant Sciences*. 2016. Vol. 4, No. 6. R. 195–201. DOI: 10.11648/j.jps.20160406.18.
- Obyazov V. A. Changes in the modern climate and assessment of their consequences for the natural and natural anthropogenic systems of Transbaikalia: *Avtoref. dip. ... d-ra geogr. nauk. Kazan'*, 2014. 38 p.
- Papchenkov V. G. The degree of overgrowth of the Rybinsk Reservoir and the productivity of its vegetation cover, *Biologiya vnutrennih vod*. 2013. No. 1. P. 24–31.
- Papchenkov V. G. *Vegetation cover of reservoirs and streams of the Middle Volga region*. Yaroslavl': CMP MUBiNT, 2001. 200 p.
- Pieczczyńska E. Lentic aquatic-terrestrial ecotones: their structure, functions, and importance, *The Ecology and management of aquatic-terrestrial ecotones*, UNESCO. Paris, 1990. P. 103–140.
- Pokrovskaya T. N., Mironova N. Ya., Shil'krot G. S. *Macrophyte lakes and their eutrophication*. M.: Nauka, 1983. 153 p.
- Rip W., Rawee N., de Jong A. Alternation between clear, high-vegetation-and turbid, low-vegetation states in a shallow lake: The role of birds, *Aquatic Botany*. 2006. Vol. 85. P. 184–190. DOI: 10.1016/j.aquabot.2006.03.003.
- Ruiz C., Martinez G., Toro M., Camacho A. A Review: macrophytes in the Assessment of Spanish Lakes Ecological Status Under the Water Framework Directive (WFD), *Ambientalia*. 2011. P. 1–25.
- Smith B. D., Maitland P. S., Pennock S. M. A comparative-study of water level regimes and littoral benthic communities in Scottish lochs, *Biol Conserv*. 1987. Vol. 39, No. 4. P. 291–316.
- Squires M. M., Lesack L. F. W., Huebert D. The influence of water transparency on the distribution and abundance of macrophytes among lakes of the Mackenzie Delta, western Canadian Arctic, *Freshwater Biology*. 2002. Vol. 47, No. 11. R. 2123–2135. DOI: 10.1046/j.1365-2427.2002.00959.x.
- The functioning of freshwater ecosystems, Eds. E. D. Le Cren, R. H. Lowe-McConnell. *International biological programme 22*. Cambridge: Cambridge University Press, 1980. 588 p.
- Turner M. A., Huebert D. B., Findlay D. L., Hendzel L. L., Jansen W. A., Bodaly R. A., Armstrong L. M., Kasian E. M. Divergent impacts of experimental lake-level drawdown on planktonic and benthic plant communities in a boreal forest lake, *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 2005. Vol. 62. P. 991–1003. DOI: 10.1139/f05-003.
- Vladimirova Z. F. *Aquatic vegetation and its regulation in the cooling reservoir of the Chitinskaya GRES (Kenon Lake)*, *Ohrana prirody i vosproizvodstvo prirodnih resursov*. Chita, 1979. P. 113–114.
- Vladimirova Z. F. *Hydrophytes of Lake Kenon, Otchet za 1971 god po teme GK SM SSSR po nauke i tehnike «Izuchenie vliyaniya sbrosov vody elektrostanciya na vodoem-ohladitel' v usloviyah Sibiri»*. Irkutsk: LIN SO RAN, 1972. P. 55–64.
- Wu H., Hao B., Jo. H., Cai Y. Seasonality and Species Specificity of Submerged Macrophyte Biomass in Shallow Lakes Under the Influence of Climate Warming and Eutrophication, *Front. Plant Sci*. 2021. No. 12:678259. DOI: 10.3389/fpls.2021.678259.
- Yamamoto T., Kohmatsu Y., Yuma M. Effects of summer drawdown on cyprinid fish larvae in Lake Biwa, Japan, *Limnology*. 2006. Vol. 7. P. 75–82. DOI: 10.1007/s10201-006-0172-2.
- Zhang Y., Liu X., Qin B., Shi K., Deng J., Zhou Y. Aquatic vegetation in response to increased eutrophication and degraded light climate in eastern Lake Taihu implications for lake ecological restoration, *Scientific Reports*. 2016. Vol. 6 (1). DOI: 10.1038/srep23867.
- Zhao F., Fang X., Zhao Z., Chai X. Effects of Water Level Fluctuations on the Growth Characteristics and



- Community Succession of Submerged Macrophytes: A Case Study of Yilong Lake, China, *Water*. 2021. Vol. 13, No. 20: 2900. DOI: 10.3390/w13202900.
- Zolotareva L. N. Aquatic vegetation of lake Kenon and its dynamics) (Eastern Transbaikalia: Avtoref. dip. ... kand. biol. nauk. Ulan-Ude, 1998. 19 p.
- Zonary T., Ostovsky I. Ecological impacts of excessive water level fluctuations in stratified freshwater lakes, *Inland Waters*. 2011. Vol. 1, No. 1. P. 47–59. DOI: 10.5268/IW-1.1.406.
- de Winton M. D., Casanova M. T., Clayton J. S. Charophyte germination and establishment under low irradiance, *Aquatic Botany*. 2004. Vol. 79, No. 2. P. 175–187. DOI: 10.1016/j.aquabot.2004.01.013.



УДК УДК 574.472

# ВКЛАД ВИДОВ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ В АЛЬФА- И БЕТА-РАЗНООБРАЗИЕ СУХИХ И МЕЗОФИТНЫХ ЛУГОВ СРЕДНЕТАЕЖНОЙ КАРЕЛИИ

**ЗНАМЕНСКИЙ**  
Сергей Романович

кандидат биологических наук, Институт биологии Карельского научно-учебного центра РАН, [seznam@krc.karelia.ru](mailto:seznam@krc.karelia.ru)

**Ключевые слова:**  
сообщества  
видовое  
разнообразие  
детерминация  
редкость  
неоднородность

**Аннотация:** Известно, что величины альфа-разнообразия в основном формируются небольшим числом относительно обычных видов. В данной работе мы ставили задачу обрисовать список таких видов и определить итоговую величину коэффициента детерминации  $R^2$ , которую они обеспечивают при помощи сортировки видов в таблице по признаку максимального  $R^2$  между индексами альфа или бета-разнообразия и числом модельных видов или их суммарным обилием. Работа была выполнена на основе анализа данных по флоре и растительности 146 луговых выделов в среднетаежной части Республики Карелия. Оказалось, что итоговая величина альфа-разнообразия на 80 % зависит от наличия 27 % встреченных на лугах региона видов и на 86 % – от обилия немного меньшего числа видов. При этом на 74 % она зависит от наличия около 7 % видов и на 81 % от обилия примерно такого же числа видов. Виды, детерминирующие паттерны альфа-разнообразия, в основном являются луговыми, а градиент альфа-разнообразия во многом определяется экологическим и синтаксономическим градиентом между сообществами. Бета-разнообразие гораздо сильнее зависит от стохастических процессов, максимальная величина  $R^2$  не достигает 0.5. Виды, определяющие паттерны бета-разнообразия, в основном являются относительно редкими и по биотопическому признаку в основном не относятся к луговым. Предположительно в значительной степени бета-разнообразие луговой растительности формируют антропогенные нарушения, в меньшей степени – природная топическая неоднородность луговых сайтов.

© Петрозаводский государственный университет

**Получена:** 23 мая 2023 года

**Подписана к печати:** 05 июля 2023 года

## Введение

Прикладные работы о вкладе видов, особенно редких, в поддержание и сохранение биоразнообразия достаточно распространены начиная с конца прошлого века, когда в связи с развитием природоохранных методов появился общественный запрос на соответствующие исследования. Попытки математически обосновать роль редких или обычных видов в поддержании биоразнообразия относятся к сравнительно недавнему времени. Веховой работой здесь является статья Джека Леннона с соавторами (Lennon et al., 2004), в которой было проанализиро-

вано влияние на распределение местного населения птиц трех территорий (Великобритании, отдельно Шотландии и Южной Африки) видов с разным обилием. В работе было показано, как меняется корреляция парциальной фауны отдельных пространственных ячеек с общим показателем видового разнообразия при добавлении вида за видом в градиенте от самого распространенного до самых редких с общим видовым списком. По итогам был сделан вывод о том, что большая часть пространственной вариации разнообразия обусловлена наличием сравнительно малого числа довольно частых видов.

На данный момент выполнено много работ на разных объектах, методологически одинаково или почти одинаково с цитируемой работой (Vázquez, Gaston, 2004; Mazaris et al., 2008; Sizling et al., 2009; Heegard et al., 2013), в т. ч. и на сообществах луговых растений (Lennon et al., 2011). Везде констатируется более высокая роль обычных видов в формировании видового богатства. Впрочем, заметно, что влияние это крайне неравномерное и отходит собственно от градиента «обычный – редкий». Даже соседние по рангу обычности виды могут оказывать совершенно разное влияние на корреляцию с итоговой величиной видового разнообразия.

В нашей работе мы попытались вычлениить виды, присутствие или обилие которых оказывает наибольшее влияние на итоговое значение альфа- и бета-разнообразия сообществ, а также определить, какие признаки, кроме обычно рассматриваемой редкости – частоты, являются общими для таких видов.

## Материалы

Работа основана на результатах анализа данных о структуре сообществ сухих и мезофитных лугов среднетаежной части Республики Карелия. Республика Карелия расположена на северо-западе Российской Федерации в таежной зоне, преобладающим биотопом здесь являются хвойные леса, занимающие 54.71 % территории, также обильно представлены болота и внутренние водоемы. Луга на 2022 г. занимали всего 0.39 % площади республики (Государственный доклад..., 2022). В среднетаежной части республики (граница между среднетаежной и северотаежной Карелией проходит примерно по 63 градусу северной широты) относительная площадь лугов несколько выше из-за исторически более развитого сельского хозяйства, но нигде не достигает значения выше 7 %. Фрагментация и изолированность отдельных луговых патчей в Карелии приводят к значительному островному эффекту. В то же самое время бореальные луга достаточно богаты видами: видовой фонд сосудистых растений отдельных лугов составляет от 30–40 до 120 видов травянистых растений. Все это делает северные луга удобным модельным объектом для исследований биоразнообразия.

Эколого-топологическая классификация сухих и мезофитных лугов среднетаежной Карелии, выполненная по описаниям со 102 луговых выделов, разделяет раститель-

ность на четыре ассоциации, следующие за почвенными факторами, прежде всего богатством почв азотом, от ассоциации сухих скальных лугов до нитрофильных группировок, формирующихся на заброшенных полях, пастбищах и сенокосах (Знаменский, 2015).

Полевые данные были получены в 2004–2016 гг. на 146 сайтах (здесь и далее этим термином обозначен конкретно локализованный выдел однородной растительности) сухих и мезофитных лугов среднетаежной части Республики Карелия (Российская Федерация). Сайты располагаются по всей территории юга республики, от Сортавалы на западе до Водлозерского национального парка на востоке (рис. 1).

## Методы

Растительность каждого сайта была описана при помощи 15 более или менее равномерно расположенных в границах однородного пятна луговой растительности пробных площадей размером 1 м<sup>2</sup>. Также для каждого выдела в пределах этого же пятна был составлен полный видовой список встреченных сосудистых растений. Виды в каждом списке были ранжированы по 4-балльной шкале: 4 – вид встречается по всей площади пятна, включая виды-доминанты; 3 – вид встречается спорадически по всей площади пятна, образуя локальные скопления; 2 – вид образует одно или два локальных скопления или распространен спорадически отдельными экземплярами; 1 – вид представлен единичными особями. Эти данные были сведены в рабочую таблицу.

Для каждого сайта по описаниям растительности были рассчитаны показатели альфа- и бета-разнообразия. В качестве модельных показателей мы использовали видовую насыщенность, т. е. среднее для 15 описаний число видов на 1 м<sup>2</sup> (альфа) и среднее расстояние Сёренсена между 15 описаниями (бета). Для определения среднего расстояния Сёренсена в статистическом пакете Past 4.12 (Hammer et al., 2001) рассчитывалась матрица коэффициентов сходства Сёренсена  $d_{ij}$  (в меню Past – «коэффициент Брея – Кёртиса»), которая затем в MS Excel трансформировалась в матрицу расстояний  $(1 - d_{ij})$ , после чего рассчитывалась средняя величина для 105 расстояний между всеми парами среди 15 описаний. Все вместе 146 средних индексов для альфа- и бета-разнообразия составляли эмпирические векторы, которые фигурировали в дальнейшем анализе.

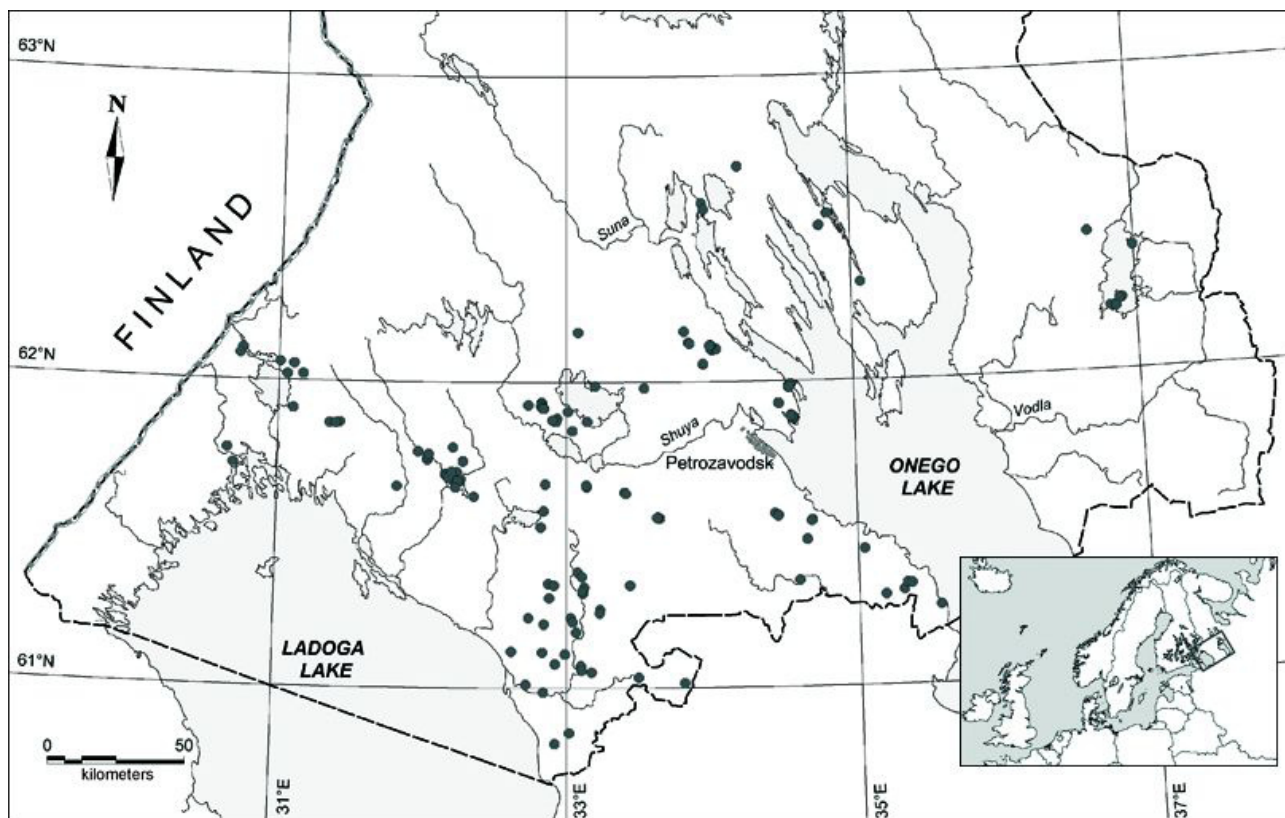


Рис. 1. Карта-схема мест выполнения описаний

Fig. 1. Map-scheme of places where descriptions were performed

На первом этапе обработки использовали методику, похожую на подход, применяемый Ленноном и его последователями. Виды в сводной таблице также были проранжированы от самого распространенного до наиболее редких по суммарному обилию каждого вида по 4-балльной шкале на всех 146 сайтах, после чего, добавляя строку за строкой в таблице, мы отслеживали, как меняется связь вектора встречаемости отобранных видов с итоговыми показателями биоразнообразия. Основная разница в методике сводится к двум моментам.

1) В качестве индекса сходства мы использовали не коэффициент корреляции  $r$ , а коэффициент детерминации  $R^2$ . Этот показатель позволяет оценить непосредственно вклад видов в дисперсию определенного индекса биоразнообразия.

2) В качестве показателей разнообразия мы брали не просто объем полного видового списка, а индексы, полученные при помощи геоботанических описаний. Таким образом, величина связи во время сканирования не просто изменялась от близкого к нулю значения до единицы, а достигала некоего максимума, после чего начинала падать. Особый интерес в этом и последующем экспериментах представляло именно максимальное значение коэффициента детерминации, ибо

оно обозначало, что прибавление следующих видов только ослабляет связь.

На втором этапе мы отошли от градиента «обычный – редкий», проранжировав все виды, встреченные на луговых выделах именно по их вкладу в формирование итогового индекса биоразнообразия. Для этого был написан макрос Microsoft Excel, выполняющий следующие процедуры.

В начале работы ранжируемые виды в таблице перемешиваются случайным образом. Перебирая один вид за другим, мы подбирали в качестве опорного тот, у которого вектор, характеризующий наличие / отсутствие вида, показывал наиболее высокое значение  $R^2$  с вектором индекса биоразнообразия. Этот вид закреплялся вверху таблицы. На второй итерации программа перебирает один за другим все оставшиеся виды, при этом модельный вектор включает данные по наличию уже двух видов, и второй вид подбирается так, чтобы вместе с первым он давал модельный вектор, максимально схожий с вектором индекса разнообразия. Соответствующий вид закреплялся на второй строке таблицы, после чего мы переходили к третьей итерации и т. д. Итерации продолжаются до тех пор, пока вся таблица не будет упорядочена.

Экран расчета  $R^2$  показан на рис. 2. Рас-

четы были повторены в двух вариантах. В первый раз мы использовали исключительно данные по присутствию – отсутствию видов, во второй учитывалось их обилие по 4-балльной шкале.

Species	Site 1	Site 2	Site 3	Site 4	Site 5	Site 6	Site 7	rank	r2	random		
Species 4	0	0	0	0	0	2	0	0	0,712278	0,397433	0,056647	
Species 7	3	0	0	0	0	0	0	1	0,712278	0,606467	0,302863	
Species 1	0	0	0	0	0	2	0	0	7	0,712278	0,162736	
Species 6	0	0	0	0	0	1	0	0	9	0,712278	0,588396	0,910849
Species 5	2	0	2	3	2	0	0	3	0,712278	0,465482	0,832951	
Species 3	2	0	0	0	0	0	0	1	5	0,712278	0,420375	0,212913
Species 2	0	0	2	0	0	0	0	0	7	0,712278	0,368346	0,720943
Species 9	0	0	1	1	0	0	0	1	5	0,712278	0,352105	0,940112
Species 10	0	1	0	0	0	0	0	0	9	0,712278	0,091267	0,594574
Species 8	0	2	1	0	0	0	1	0	4	0,712278	0,055006	0,22882

Рис. 2. Экран расчета  $R^2$  в таблице Microsoft Excel. В данном примере показан расчет по таблице, включающей 10 видов, произрастающих на 7 сайтах. Сверху приведены два вектора, для которых определяется  $R^2$ . Vector 1 – вектор индекса биоразнообразия (в данном примере – видовая насыщенность). Vector 2 – модельный вектор, рассчитываемый исходя из флористической таблицы. Формула в ячейках данного вектора подсчитывает число видов [=COUNTIF(B6:Bx;">0")] или сумму [=SUM(B6:Bx)] обилий видов в x верхних строчках. В столбце 'rank' (столбец I) приведены ранги видов по сумме обилий. В ячейках столбца J содержится формула расчета  $R^2$  векторов 1 и 2. В столбце K записывается точное значение  $R^2$  на каждой итерации. Максимальное значение находится при сортировке таблицы по этому столбцу. Столбик L содержит случайное число [=RAND()] для смешивания видов в таблице в начале обработки. В показанный момент  $x = 3$ . Два верхних вида с максимальной  $R^2$  уже подобраны и зафиксированы вверху таблицы, ведется перебор оставшихся видов, причем будет подобран тот, который покажет наибольшее значение  $R^2$ , после чего он будет зафиксирован на третьей строчке, и начнется подбор четвертого вида

Fig. 2. Screenshot of  $R^2$  calculation in Microsoft Excel worksheet. This example shows calculations in a table with 10 species growing in 7 sites. Two vectors for which  $R^2$  is determined are given at the top. Vector 1 is the vector of the biodiversity index (in this case, species density). Vector 2 is the model vector calculated from the flora worksheet. The formula in this vector's cells calculates the number of species [=COUNTIF(B6:Bx;">0")] or the sum [=SUM(B6:Bx)] of species abundances in the top x lines. The 'rank' column (column I) gives the ranks of species according to the sum of abundances. Cells in column J contain the formula for calculating  $R^2$  for vectors 1 and 2. The exact value of  $R^2$  at each iteration is recorded in column K. The maximum value is found by sorting the table according to this column. Column L contains the random number [=RAND()] for randomizing species in the table at the first step of processing. In the captured instant,  $x = 3$ . Two species with the highest  $R^2$  have already been selected and fixed at the top of the table; the remaining species are being scanned to select the one with the highest  $R^2$  to be fixed in the third line, after which scanning for the fourth species will begin

Для определения направления векторов биоразнообразия в рассмотренной растительности была применена ординация методом неметрического многомерного шкалирования (NMS) (Kruskal, Wish, 1978). Для ординации использовалась сводная таблица описаний растительности по 146 выделам, где учитывалась относительная встречаемость каждого вида в 15 описаниях на соответствующем выделе. NMS выполнена в пакете PC-ORD 7.08 (McCune, Mefford, 2018),

при этом для расчета матрицы расстояний использовано также расстояние Сёренсена.

## Результаты

В итоговой таблице фигурирует 292 вида травянистых растений и кустарников, встреченных нами на 146 луговых выделах. Ранг обычности видов варьирует от 1 (*Achillea millefolium*, найденный на 143 из 146 сайтов с суммарным обилием 469) до 255 (всего 38 видов, встреченных на одном выделе с

обилием, равным единице). Если разделить этот набор по биотопическому признаку, то самую большую долю (37.67 %) в нем займут луговые виды, 26.37 % видов относятся к антропогенным биотопам, 15.07 % – к видам увлажненных местообитаний, 13.36 % –

к видам лесов и 7.53 % – к видам скальных биотопов.

График изменения величины  $R^2$  при сканировании таблицы, упорядоченной по градиенту «обычный – редкий», показан на рис. 3.

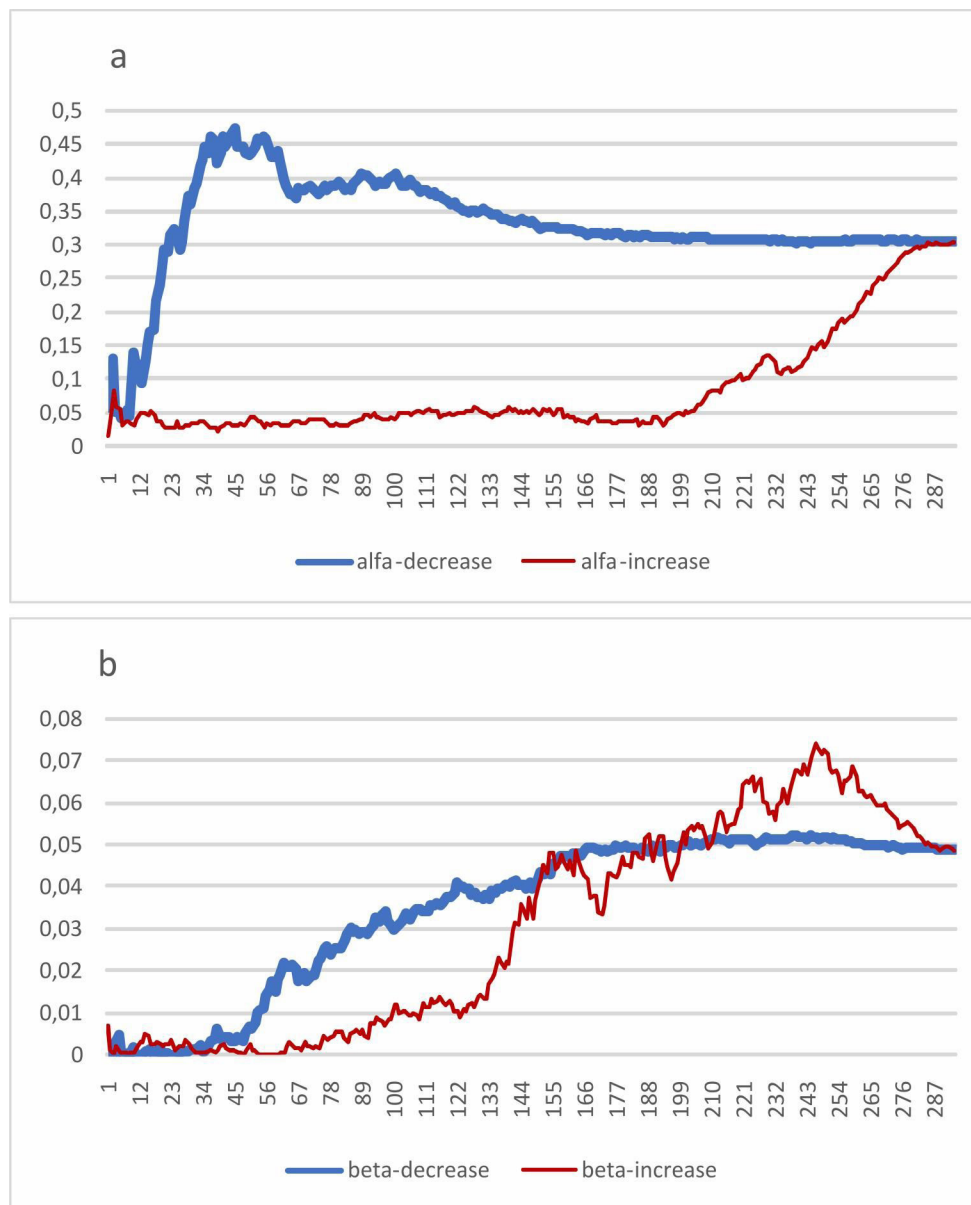


Рис. 3. Кривая изменения коэффициента детерминации по градиенту «частые – редкие»: а – для альфа-разнообразия (видовая насыщенность), б – для бета-разнообразия (дистанция Сёренсена). Толстой линией показана кривая для сканирования таблицы от наиболее частого вида к наиболее редким, тонкой – для сканирования от наиболее редких видов к наиболее частому

Fig. 3. The curve of change in the coefficient of determination along the gradient “frequent-to-rare” : a – for alpha diversity (species density), b – for beta diversity (mean Sørensen distance). The thick line shows the curve for scanning the table from the most common species to the most rare, the thin line shows the curve for scanning from the rarest species to the most frequent.

Кривая коэффициента детерминации альфа-разнообразия (рис. 3а) напоминает кривые, полученные в публикациях Леннона с соавторами (Lennon et al., 2004). Поскольку в нашем случае мы сравниваем не просто часть списка видов с полным списком, а бе-

рем независимые показатели биоразнообразия, при пополнении набора корреляция у нас не стремится к единице. Максимальное значение  $R^2$  составляет 0.4743, приходясь на уровень 45 наиболее обычных видов из 294. Дальнейшее добавление видов при-

водит только к снижению детерминации, и полному набору видов соответствует величина  $R^2 = 0.3054$ . При этом самые верхние виды таблицы (т. е. самые частые) практически не изменяли величины детерминации, а сам прирост был крайне неравномерен: соседние по частоте виды могли давать и положительную, и отрицательную прибавку к кумулятивной величине коэффициента детерминации.

Кривая коэффициента детерминации бета-разнообразия (рис. 3b) выглядит беспорядочно и проходит через низкие значения

при сканировании в обоих направлениях (максимальное значение  $R^2$  не превышает 0.08). Впрочем, некоторое повышение коэффициента детерминации при переходе от частых видов к редким наблюдается.

При сортировке видов в таблице при помощи макроса MS Excel кривая существенно сглаживается, а максимальное значение  $R^2$  заметно увеличивается. В итоге кривая имеет выраженную горбовидную форму. При этом кривые для альфа- и бета-разнообразия выглядят по-разному.

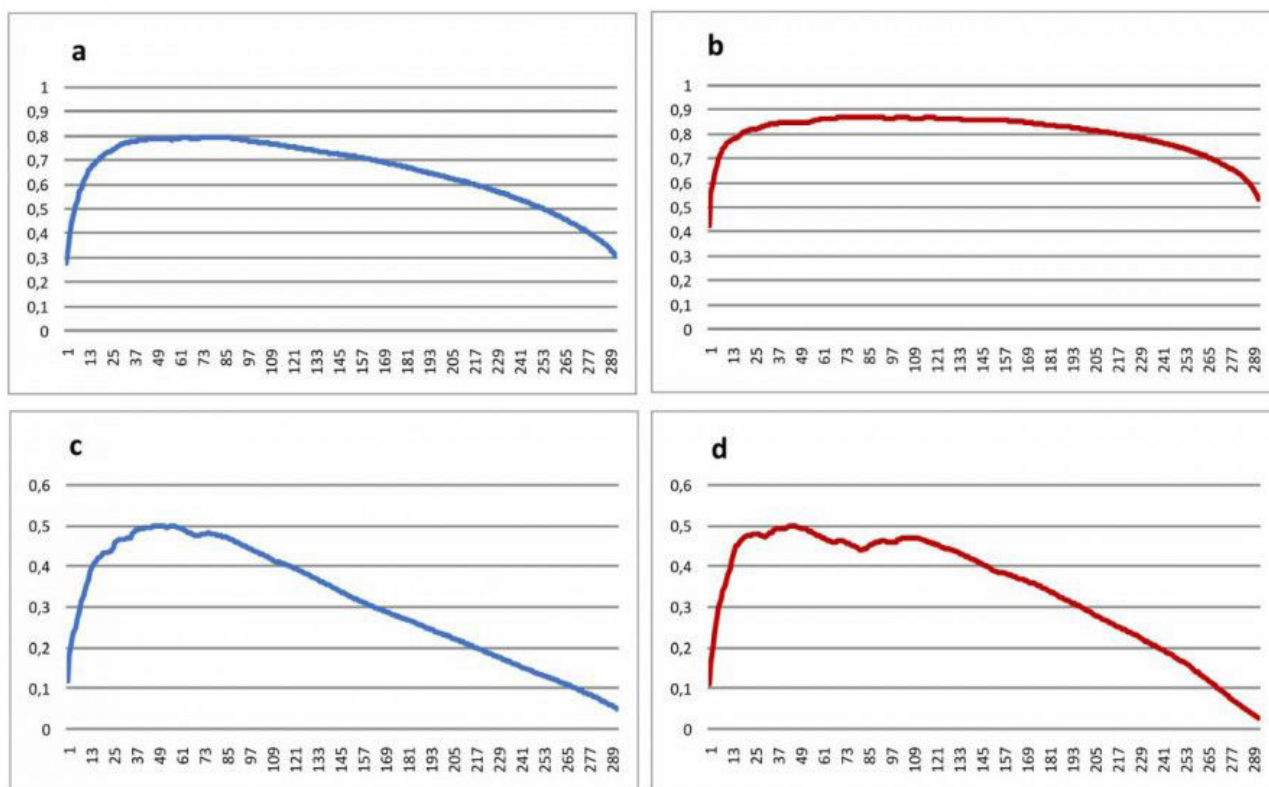


Рис. 4. Сглаженные кривые  $R^2$  для числа видов на 1 м<sup>2</sup> ( $\alpha$ -разнообразие) и среднего расстояния Сёренсена ( $\beta$ -разнообразие): а – альфа-разнообразие (видовая насыщенность) с учетом присутствия / отсутствия видов, б – альфа-разнообразие с учетом обилия видов, с – бета-разнообразие (средняя дистанция Сёренсена) с учетом присутствия / отсутствия видов, д – бета-разнообразие с учетом обилия видов

Fig. 4. Smoothed  $R^2$  curves for the number of species per 1 m<sup>2</sup> ( $\alpha$ -diversity) and mean Sørensen distance ( $\beta$ -diversity): а – alpha diversity (species density) taking into account the species presence-absence, б – alpha diversity accounting for species abundance, с – beta diversity (mean Sørensen distance) taking into account the species presence-absence, д – beta diversity taking into account the species abundance

На кривой для альфа-разнообразия (на рис. 4а, б показана кривая для видовой насыщенности) все виды можно разделить на три группы: «положительные» виды, введение которых положительно влияет на итоговую величину  $R^2$ ; «нейтральные» виды, которые несущественно изменяют  $R^2$ ; «негативные» виды, которые уменьшают итоговое значение коэффициента детерминации. «Положительные» виды достаточно четко отделяются от «нейтральных» по точке перегиба кри-

вой, «негативные» виды не имеют четкой границы с «нейтральными», плавно переходя одни в другие.

Кривая детерминации для видов без учета обилия имеет максимальное значение на уровне 0.7945, что соответствует 80 видам (27.40 % от общего числа видов) в таблице со средним рангом 164.52 (медиана ранга 198). Точка перегиба соответствует уровню  $R^2 = 0.7387$ ; 24 (8.56 %) вида со средним рангом 119.41 (медиана 137). Эти 24 вида:

*Luzula multiflora*, *Potentilla erecta*, *Lathyrus pratensis*, *Cerastium fontanum*, *Rubus saxatilis*, *Viola epipsila*, *Pilosella caespitosa*, *Euphrasia officinalis*, *Ranunculus auricomus*, *Hieracium umbellatum*, *Trifolium spadiceum*, *Crepis biennis*, *Veronica scutellata*, *Calamagrostis arundinacea*, *Dactylorhiza maculata*, *Anthriscus sylvestris*, *Pilosella lactucella*, *Crepis paludosa*, *Stachys palustris*, *Convolvulus arvensis*, *Rubus idaeus*, *Trifolium sativum*, *Phleum pratense*, *Carex panicea*. 10 видов из 24 являются индикаторными видами отдельных луговых ассоциаций, причем среди них представлены индикаторные виды всех четырех ассоциаций луговой растительности региона (Знаменский, 2015), еще два вида являются доминантными луговыми видами региона.

Использование данных с учетом обилия отдельных видов сохраняет общий вид кривой, но она сама претерпевает некоторые изменения. Максимальная величина  $R^2$  значительно возрастает и теперь составляет 0.8655, что соответствует 76 видам из 294 (26.03 %), со средним рангом 168.45 (медиана 191). Сама кривая значительно уплощается, т. е. больше видов переходит в разряд «нейтральных». Перегиб кривой происходит несколько раньше и соответствует 21 первым видам (7.19 % видов) с уровнем  $R^2 = 0.8103$  и средним рангом 120.19 (медиана 133): *Anthoxanthum odoratum*, *Achillea millefolium*, *Pilosella caespitosa*, *Vicia sepium*, *Viola montana*, *Trifolium pratense*, *Rubus saxatilis*, *Viola epipsila*, *Hierocloë hirta*, *Cirsium vulgare*, *Campanula latifolia*, *Bistorta vivipara*, *Convallaria majalis*, *Thalictrum simplex*, *Millium effusum*, *Rumex thyrsiflorus*, *Rumex acetosa*, *Luzula pilosa*, *Campanula persicifolia*, *Allium schoenoprasum*, *Polemonium caeruleum*. Тут увеличивают свое представительство наиболее обычные луговые виды, хотя увеличение среднего ранга при этом не происходит.

Кривая для бета-разнообразия (рис. 4с, d) также имеет горбовидную форму, но заметно отличается от кривой альфа-разнообразия. Так, на кривой, построенной только по данным о присутствии / отсутствии вида, практически отсутствует группа «нейтраль-

ных» видов: кривая, поднявшись вверх, тут же начинает опускаться. Точкой перегиба является максимум, соответствующий  $R^2 = 0.4977$ , что приходится на 57 видов растений (19.52 % от общего числа) со средним рангом 189.1 (медиана 198). В списке данных видов преобладают виды других типов растительных сообществ: на 28 % это виды антропогенно нарушенных местообитаний (*Sagina procumbens*, *Poa annua*, *Thlaspi arvense* etc). 26 % списка составляют виды ветландов (*Rorippa palustris*, *Lysimachia thyrsiflora*, *Carex juncella* etc), 12 % – лесные виды (*Lycopodium clavatum*, *Delphinium elatum*, *Viola epipsila* etc.) и 10 % – виды скальных местообитаний (*Polypodium vulgare*, *Scletanthus annuus*, *Sedum telephium* etc.) Луговые виды составляют менее 22 %, в основном редкие в регионе (*Avenula pubescens*, *Poa angustifolia*, *Carex muricata* etc), однако имеются и обычные виды (*Alchemilla vulgaris*, ранг 5; *Dactylis glomerata*, ранг 4).

При учете в компьютерной обработке обилия отдельных видов результат несколько изменяется. На кривой теперь просматривается небольшая группа «нейтральных» видов, примерно с 21-го по 108-й вид. Максимальное  $R^2 = 0.4965$ , и соответствует 45 видам (15.41 %) со средним рангом 196.79 (медиана также 198). 36 из них те же, что в предыдущем случае, 9 видов в предыдущий список не входят. Биотопическая структура также в значительной степени сохраняется: виды антропогенных местообитаний составляют 33 %, виды ветландов – 27 %, скальные виды – 13 % и лесные – 11 %. Луговые виды составляют 16 % списка «позитивных» видов, обычных луговых видов среди них теперь нет.

Ординация NMS вычленяет в рассматриваемой растительности два главных градиента, первая ординационная ось берет на себя 57.1 % общей изменчивости, вторая – 30.6 %. При этом показатель альфа-разнообразия значимо коррелирует с первой осью NMS ( $r = 0.749$ ,  $t = 0.494$ ), а показатель бета-разнообразия не коррелирует ни с первой осью, ни со второй (рис. 5).



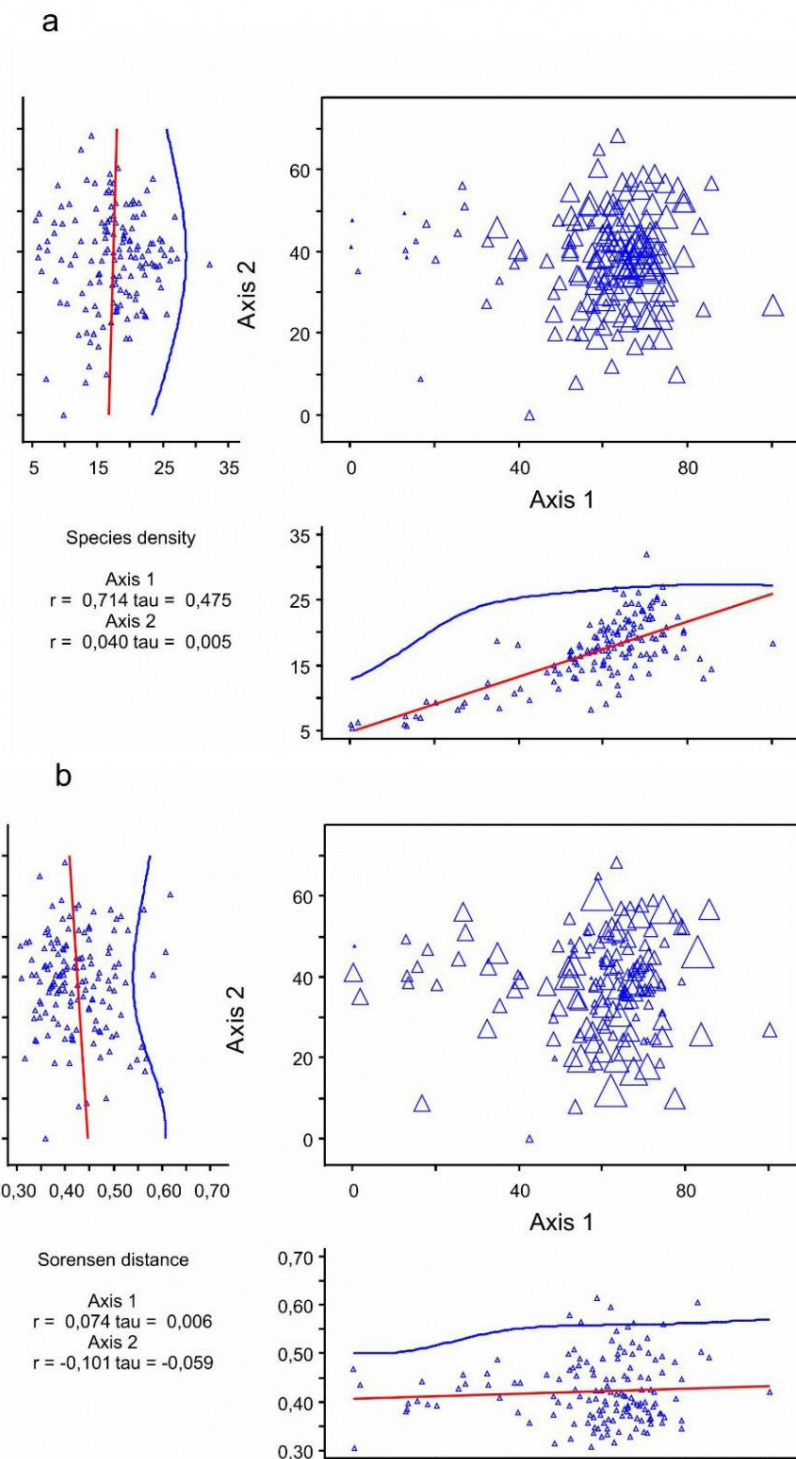


Рис. 5. Индексы альфа- и бета-разнообразия в ординационном пространстве NMS: а – видовая насыщенность, б – среднее расстояние Сёренсена. Размер значка на диаграмме соответствует величине индекса биоразнообразия

Fig. 5. Alpha- and beta-diversity indices in the NMS ordination space: a – species density, b – mean Sørensen distance. Symbol size in the diagram corresponds to the biodiversity index value

## Обсуждение

Полученные результаты подтверждают вывод о том, что в величину биоразнообразия, в частности альфа-разнообразия, основной вклад вносит ограниченное число относительно частых видов. В дальнейшем, однако, оказывается, что ситуация несколько

сложнее и выходит за рамки градиента «обычные виды – редкие».

Замена общего числа видов в наборе на другой показатель альфа-разнообразия мало что изменит в качественном плане, поскольку различные индексы альфа-разнообразия демонстрируют сильную связь

между собой. Максимальные значения коэффициента  $R^2$  для альфа-разнообразия оказались неожиданно высокими. Они свидетельствуют, что итоговая величина альфа-разнообразия на 4/5 зависит от наличия 27 % встреченных на лугах региона видов и на 6/7 – от обилия немного меньшего числа видов. При этом на 3/4 она зависит от наличия менее 10 % видов и на 4/5 от обилия примерно такого же числа видов. Необъясненная часть дисперсии становится весьма малой, всего 15–20 %.

В приведенном нами случае альфа-разнообразия на лугах изменяется направленно, вдоль главного градиента растительности, соответствующего изменению уровня нутриентов, в частности почвенного азота. Обратная линейная зависимость альфа-разнообразия и почвенных нутриентов хорошо известна в науке о растительности (Tilman, 1984). В нашем случае вдоль этого же градиента выделены четыре различных ассоциации луговой растительности. Это объясняет, почему среди «позитивных» видов обильно представлены индикаторные виды соответствующих ассоциаций, изменяющие свое обилие вдоль главного градиента.

Привлечение во время обработки величин обилия отдельных видов должно было способствовать также появлению среди «позитивных» видов доминантов, которые присутствуют на всех или почти всех выделах, а на изменение уровня нутриентов реагируют своим обилием. Отчасти этот эффект наблюдался при учете обилия видов, среди «позитивных» появились *Achillea millefolium* (ранг 1), *Anthoxanthum odoratum* (9), *Trifolium pratense* (12) и *Rumex acetosa* (9). Однако при этом медианный ранг «позитивных» видов изменился несущественно (133 против 137), а средний ранг даже несущественно вырос.

В то же самое время среди «положительных» видов, увеличивающих связь между видовым набором и итоговым биоразнообразием, встречаются и редкие виды с весьма низким рангом, например *Stachys palustris*, *Convolvulus arvensis* (оба имеют ранг 232) или *Carex panicea* (ранг 255).

В формировании бета-разнообразия гораздо большую роль играют стохастические процессы. Во-первых, заметно меньше максимальное значение  $R^2$ , которое на практике не достигает 0.5, во-вторых, средний ранг видов с позитивной реакцией на  $R^2$  значительно меньше, т. е. преобладают более редкие виды. Но и тут можно заметить

некоторую закономерность. «Позитивные» для бета-разнообразия виды, как правило, появляются на чужеродных вкраплениях в луговых сообществах: местах с повышенным вытаптыванием и повышенным содержанием почвенного азота, например тропинках и свалках мусора (антропогенные виды), канавах и временных водоемах в микродепрессиях (виды ветландов), на кучах камней и скальных обнажениях (скальные виды). Не имеют своих типов инфрасообществ лесные виды, наличие которых в основном зависит от размеров лугового сайта и окружающих его биотопов. Надо отметить, что площадки, на которых описывалась растительность, размещались только на непосредственно травяной растительности, поэтому эти «позитивные» виды на растительность никак не влияли, но учитывались в парциальной флоре. Преобладание среди «позитивных» для бета-разнообразия антропогенных видов (однолетников, связанных с вытаптыванием, нитрофильных сорняков и адвентивных видов, сбежавших из культуры) наводит на мысль о том, что основным механизмом увеличения бета-разнообразия на описываемых лугах является антропогенный пресс. Немного менее значима мозаичность, создаваемая микрорельефом, в частности наличием депрессий, куч камней и скальных обнажений. При этом зачастую депрессии, например лужи на дорогах и кучи камней, также нередко имеют антропогенное происхождение.

Среди «положительных» видов, чье присутствие усиливает связь с итоговым бета-разнообразием, есть два обычных вида с высоким рангом: *Alchemilla vulgaris* L. s. l. (ранг 5) и *Dactylis glomerata* L. (ранг 4). И тот, и другой вид имеет свои выраженные экологические специфики и может формировать пятна доминирования на лугах, а значит, увеличивать мозаичность и через него – величину бета-разнообразия.

Привлечение данных по обилию видов практически не изменяет максимальную величину  $R^2$ , поскольку среди «позитивных» видов преобладают виды редкие, имеющие стабильно низкое обилие, а значительное направленное изменение обилия можно заметить только у обычных видов.

Примененный метод сортировки видов по вкладу в корреляцию, очевидно, может использоваться не только для исследования биоразнообразия, но и для оценки связи наборов видов с любыми градиентами, например географическими или экологическими.

Стратификация видов по их вкладу в формирование разнообразия, очевидно, является необходимым условием при моделировании разнообразия сообществ.

### Заключение

Проведено упорядочивание списков видов в сообществах по их вкладу в итоговые индексы биоразнообразия. Оно показало, что формирование индексов, на самом деле, весьма хорошо описывается простой линейной зависимостью, особенно в том случае, когда в сообществах имеется выраженный градиент среды, которому подчиняется индекс биоразнообразия. Простой видовой список объясняет до 80 % дисперсии альфа-разнообразия, а с учетом обилия – до 86 %.

### Библиография

- Государственный доклад о состоянии окружающей среды Республики Карелия в 2021 г. / Министерство природных ресурсов и экологии Республики Карелия; Ред. кол.: А. Н. Громцев (гл. ред.), О. Л. Кузнецов, А. Е. Курило, Е. Г. Полина. Петрозаводск, 2022. 263 с.
- Знаменский С. Р. Растительность ксеромезофитных и мезофитных лугов среднетаежной Карелии: эколого-топологический подход // Труды Карельского научного центра Российской академии наук. 2015. № 2. С. 3–15. DOI: 10.17076/eco40
- Hammer Ø., Harper D., Ryan P. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis // *Palaeontologia Electronica*. Vol. 4, No 1. P. 1–9.
- Heegaard E., Gjerde I., Saetersdal M. Contribution of rare and common species to richness patterns at local scales // *Ecography*. 2013. Vol. 36. P. 937–946. DOI: 10.1111/j.1600-0587.2013.00060.x
- Kruskal J. B., Wish M. *Multidimensional Scaling*. Sage Publications, Beverly Hills, California, 1978. 93 p.
- Lennon J. J., Koleff P., Greenwood J. J. D., Gaston K. J. Contribution of rarity and commonness to patterns of species richness // *Ecology Letters*. 2004. Vol. 7. P. 81–87. DOI: 10.1111/j.1600-0587.2010.06669.x
- Lennon J. J., Beale C. M., Reid C., Kent M., Pakeman R. Are Richness Patterns of Common and Rare Species Equally Well Explained by Environmental Variables? // *Ecography*. 2011. Vol. 34. P. 529–539. DOI: 10.1111/j.1600-0587.2010.06669.x
- Mazaris A. D., Tzanopoulos J., Kallimanis A., Matsinos Y., Sgardelis S., Pantis J. The contribution of common and rare species to plant species richness patterns: the effect of habitat type and size of sampling unit // *Biodiversity and Conservation*. 2008. Vol. 17. P. 3567–3577. DOI: 10.1007/s10531-008-9480-7
- McCune B. and Mefford M. J. *PC-ORD. Multivariate Analysis of Ecological Data*. Version 7.08. Wild Blueberry Media. Corvallis, Oregon, U.S.A., 2018.
- Sizling A., Sizlingová E., Storch D., Reif J., Gaston K. J. Rarity, commonness, and the contribution of individual species to species richness patterns // *American Naturalist*. 2009. Vol. 174. P. 82–93. DOI: 10.1086/599305
- Tilman D. Plant dominance along an experimental nutrient gradient // *Ecology*. 2009. Vol. 65. P. 1445–1453.
- Vázquez L., Gaston K. J. Rarity, Commonness, and Patterns of Species Richness: The Mammals of Mexico // *Global Ecology and Biogeography*. 2004. Vol. 13. P. 535–542.

### Благодарности

Автор выражает благодарность за составление карты М. С. Потахину (Институт водных проблем Севера Карельского научного центра РАН), а также двум анонимным рецензентам, чьи замечания помогли существенно улучшить рукопись. Работа выполнена в рамках государственной темы НИР номер FMEN-2022-0008.

# THE CONTRIBUTION OF VASCULAR PLANT SPECIES TO ALPHA- AND BETA-DIVERSITY IN DRY AND MESOPHYTIC MEADOWS IN THE MIDDLE TAIGA OF KARELIA

ZNAMENSKY  
Sergey Romanovich

*Ph.D., Institute of Biology Karelian Research Center RAS,  
seznam@krc.karelia.ru*

**Keywords:**  
communities  
species diversity  
determination  
rarity  
heterogeneity

**Summary:** It is known that alpha-diversity values are mainly formed by a small number of relatively common species. In this work, we set the task to outline a list of such species and determine the final value of the coefficient of determination  $R^2$  that they provide. For this purpose, we sorted the species in the table according to the maximum  $R^2$  between the alpha or beta diversity indices and the number of model species or their total abundance. The work was carried out on the basis of the analysis of data on flora and vegetation of 146 meadow areas in the middle taiga part of the Republic of Karelia. (Northwest Russia). It turned out that the final value of alpha diversity was 80% dependent on the presence of 27% of the species found in the meadows of the region and 86% on the abundance of a slightly smaller number of species. At the same time, 74 % of it depended on the presence of some 7 % of species, and 81 % – on the abundance of about the same number of species. The species that determine patterns of alpha diversity are mostly grassland, and the gradient of alpha diversity is largely determined by the ecological and syntaxonomic gradient between communities. The beta diversity depends much more strongly on stochastic processes, the maximum value of  $R^2$  does not reach 0.5 The species that determine the patterns of beta diversity are mostly relatively rare and, according to the biotopic character, are mostly not related to meadows. Presumably, to a large extent, the beta diversity of meadow vegetation is formed by anthropogenic disturbances, and to a lesser extent, by the natural topical heterogeneity of meadow sites.

**Received on:** 23 May 2023

**Published on:** 05 June 2023

## References

- Hammer Ø., Harper D., Ryan P. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis, *Palaeontologia Electronica*. Vol. 4, No 1. P. 1–9.
- Heegaard E., Gjerde I., Saetersdal M. Contribution of rare and common species to richness patterns at local scales, *Ecography*. 2013. Vol. 36. P. 937–946. DOI: 10.1111/j.1600-0587.2013.00060.x
- Kruskal J. B., Wish M. *Multidimensional Scaling*. Sage Publications, Beverly Hills, California, 1978. 93 p.
- Lennon J. J., Beale C. M., Reid C., Kent M., Pakeman R. Are Richness Patterns of Common and Rare Species Equally Well Explained by Environmental Variables?, *Ecography*. 2011. Vol. 34. P. 529–539. DOI: 10.1111/j.1600-0587.2010.06669.x
- Lennon J. J., Koleff P., Greenwood J. J. D., Gaston K. J. Contribution of rarity and commonness to patterns of species richness, *Ecology Letters*. 2004. Vol. 7. P. 81–87. DOI: 10.1111/j.1600-0587.2010.06669.x
- Mazaris A. D., Tzanopoulos J., Kallimanis A., Matsinos Y., Sgardelis S., Pantis J. The contribution of common and rare species to plant species richness patterns: the effect of habitat type and size of sampling unit, *Biodiversity and Conservation*. 2008. Vol. 17. P. 3567–3577. DOI: 10.1007/s10531-008-9480-7
- McCune B. and Mefford M. J. *PC-ORD. Multivariate Analysis of Ecological Data*. Version 7.08. Wild Blueberry Media. Corvallis, Oregon, U.S.A., 2018.
- Sizling A., Sizlingová E., Storch D., Reif J., Gaston K. J. Rarity, commonness, and the contribution of individual species to species richness patterns, *American Naturalist*. 2009. Vol. 174. P. 82–93. DOI: 10.1086/599305
- State report on the environment of the Republic of Karelia in 2021, *Ministerstvo prirodnih resursov i ekologii Respubliki Kareliya*; Red. kol.: A. N. Gromcev (gl. red.), O. L. Kuznecov, A. E. Kurilo, E. G. Polina. Petrozavodsk, 2022. 263 p.
- Tilman D. Plant dominance along an experimental nutrient gradient, *Ecology*. 2009. Vol. 65. P. 1445–1453.
- Vázquez L., Gaston K. J. Rarity, Commonness, and Patterns of Species Richness: The Mammals of Mexico,

Global Ecology and Biogeography. 2004. Vol. 13. P. 535–542.

Znamenskiy S. R. Xeromesic and mesophytic meadow vegetation in southern boreal zone of Karelia. Ecological and topological approach, *Trudy Karel'skogo nauchnogo centra Rossiyskoy akademii nauk*. 2015. No. 2. P. 3–15. DOI: 10.17076/eco40



УДК УДК 579.26:581.19

# ВЛИЯНИЕ ПРЕДПОСЕВНОЙ ОБРАБОТКИ СЕМЯН МИКРОБНЫМИ ПРЕПАРАТАМИ НА ВСХОЖЕСТЬ СЕМЯН И НАКОПЛЕНИЕ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИХ ПИГМЕНТОВ В ЛИСТЯХ *TRIFOLIUM PANNONICUM*

**ЗЫКОВА**  
Юлия Николаевна

кандидат биологических наук, Вятский государственный агротехнологический университет, [orewek7@rambler.ru](mailto:orewek7@rambler.ru)

**ОГОРОДНИКОВА**  
Светлана Юрьевна

кандидат биологических наук, Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук, [svetao\\_05@mail.ru](mailto:svetao_05@mail.ru)

**ТРЕФИЛОВА**  
Людмила Васильевна

кандидат биологических наук, Вятский государственный агротехнологический университет, [tm-flora@rambler.ru](mailto:tm-flora@rambler.ru)

**Ключевые слова:**  
хлорофиллы  
каротиноиды  
клевер паннонский  
полевая всхожесть  
*Rhizobium trifolii*  
*Fischerella muscicola*  
*Trichoderma sp.*

**Аннотация:** Изучено влияние предпосевной обработки семян одно-, двух- и трехкомпонентными микробными препаратами, содержащими *Rhizobium trifolii*, *Fischerella muscicola*, *Trichoderma sp.*, на полевую всхожесть семян, накопление фотосинтетических пигментов в листьях и урожайность клевера паннонского (*Trifolium pannonicum* Jacq.) первого года вегетации. Наибольший стимулирующий эффект на всхожесть семян оказывали микробные суспензии, содержащие в составе *Rh. trifolii*. При обработке семян микробными суспензиями, содержащими *Rh. trifolii* (*Rh. trifolii*, *Rh. trifolii* + *Trichoderma sp.*, *Rh. trifolii* + *F. muscicola* + *Trichoderma sp.*), формировался более мощный фотосинтетический аппарат с высоким содержанием хлорофиллов и каротиноидов. Инокуляция семян одно- и двухкомпонентными биопрепаратами, содержащими *Trichoderma sp.*, вызывала снижение уровня хлорофиллов в листьях клевера. Микробные суспензии, содержащие *F. muscicola* (*F. muscicola* и *Rh. trifolii* + *F. muscicola*), не оказывали влияния на пул зеленых пигментов в листьях клевера. Выявлена сильная положительная корреляция ( $r = 0.72$ ) между накоплением биомассы растениями клевера паннонского и содержанием хлорофиллов в листьях. Наибольшую эффективность проявил трехкомпонентный биопрепарат, содержащий *Rh. trifolii* + *F. muscicola* + *Trichoderma sp.* Микробные суспензии *Rh. trifolii*, *Rh. trifolii* + *Trichoderma sp.*, *Rh. trifolii* + *F. muscicola* + *Trichoderma sp.* показали свою эффективность на растениях клевера паннонского и могут быть использованы для производства биопрепаратов, повышающих продуктивность агроценозов.

© Петрозаводский государственный университет

Получена: 14 марта 2023 года

Подписана к печати: 22 июня 2023 года

## Введение

Клевер паннонский (*Trifolium pannonicum* Jacq.) – один из перспективных видов для интродукции на территории Северо-Востока европейской части РФ. Это многолетнее травянистое растение с несколькими прямыми, в основании восходящими, иногда маловетвистыми стеблями 40–80 см в высоту. Клевер паннонский – питательное кормовое растение, хороший медонос, может расти в культуре до 10 лет, отличается морозо- и засухоустойчивостью (Нечаева и др., 2020). Поверхность стеблей покрыта оттопыренным опушением. Из-за опушения листьев и грубости стеблей в зеленой массе животными поедается плохо, поэтому его рекомендуют использовать на сено или силосовать. Показано влияние минерального питания на урожайность семян клевера (Кшникаткина, Семенчев, 2013). В биомассе клевера паннонского содержатся биологически активные вещества (флавонолы, катехины, каротиноиды, пектины) (Храмова и др., 2020).

Перспективным направлением повышения урожайности бобовых культур является применение регуляторов роста растений. Предпосевная обработка семян ростстимулирующими препаратами способствует энергичному прорастанию семян, увеличению вегетативной массы растений и фотосинтетической поверхности. В условиях агроценозов растение сталкивается с действием неблагоприятных факторов: патогенные виды бактерий, грибов, вирусов; загрязнение почвы поллютантами; нехватка доступных для растения макро- и микроэлементов и др. Поэтому в настоящее время востребованным становится поиск и разработка биопрепаратов полифункционального действия, которые стимулируют рост и развитие растений, увеличивая при этом их фотосинтетическую активность, защищают от патогенной микрофлоры, обеспечивают растения органическими элементами, проявляют фитопротекторную функцию в условиях химического загрязнения почв.

Для получения (разработки) биопрепаратов полифункционального действия перспективными являются аборигенные микроорганизмы различных систематических групп, выделенные в чистую культуру из почв Кировской области.

Известно, что клубеньковые бактерии, относящиеся к ризомикробам (Growth Promoting Rhizobacteria), повышают уровень симбиотической азотфиксации бобовых культур, стимулируют иммунитет и увеличи-

вают урожайность (Домрачева и др., 2019). Кроме ризобактерий полезными свойствами для высшего растения обладают и другие группы почвенных микроорганизмов, такие как сине-зеленые водоросли – цианобактерии (ЦБ) и микромицеты. ЦБ в прижизненных выделениях содержат широкий спектр веществ высокой биологической активности (Андреюк и др., 1990; Сиренко, Козицкая, 1988; Rezanka, Dembitsky, 2006; Домрачева и др., 2009). В культуральной жидкости цианобактерии *Nostoc paludosum* методом ВЭЖХ обнаружены: ликопин, лютеин – проявляющие антиоксидантную активность, витамин А и провитамины, предшественники гормонов роста растений – гиббереллинов, цианопептид – борофицин (Фокина, Домрачева и др., 2019). ЦБ *N. muscorum* вырабатывает цианопептид борофицин, обладающий антимикробной, в том числе антифунгальной, активностью (Banker, Carmeli, 1998; Swain et al., 2017). Цианобактериальная инокуляция семян растений и/или внесение ЦБ в среду выращивания оказывают положительное влияние на физиолого-биохимические процессы растений, стимулируют рост, приводят к повышению урожайности культур и устойчивости растений в загрязненных средах (Домрачева, 2005; Домрачева и др., 2009; Коваль, Огородникова, 2014). ЦБ выполняют роль биоиндукторов иммунитета растений в условиях загрязнения среды фитопатогенами (Домрачева, 2005; Swain et al., 2017).

ЦБ обладают также повышенной адаптивной устойчивостью к экстремальным условиям обитания (отсутствие влаги, засоленные субстраты, почвы, загрязненные тяжелыми металлами, и др.) и свободно вступают во взаимосвязи с самой разнообразной микрофлорой (Зыкова, 2016).

Микромицеты, например р. *Trichoderma*, относятся к числу доминантов в почвах, подвергшихся разнообразному антропогенному загрязнению, при этом триходерма выполняет роль микодеструктора благодаря синтезу разнообразных экзоферментов (Стариков и др., 2022). В практике сельского хозяйства наибольший интерес вызывает способность триходермы к синтезу соединений, подавляющих развитие фитопатогенных бактерий и грибов (Woo et al., 2014). В ряде опытов показано, что смешанный инокулюм не только подавляет развитие фитопатогенов, но и увеличивает высоту растений, их биомассу, усиливает фотосинтез, повышает содержание в листьях хлорофилла (Стариков и др., 2022; Домрачева и др., 2019).

Целью работы было изучение влияния предпосевной обработки семян микробными препаратами, содержащими *Rhizobium trifolii*, *Fischerella muscicola*, *Trichoderma* sp., на всхожесть семян и накопление фотосинтетических пигментов в листьях клевера паннонского.

## Материалы

В работе использовали семена клевера паннонского *Trifolium pannonicum* сорта Снежок, выведенный сотрудниками ФАНЦ Северо-Востока: М. Н. Грипась, Е. Г. Арзамасовой, Е. В. Поповой (Попова и др., 2022).

Изучали влияние предпосевной обработки семян микробными препаратами на полевую всхожесть клевера и накопление фотосинтетических пигментов в листьях растений первого года жизни. Для приготовления микробных препаратов использовали клубеньковые бактерии *Rhizobium trifolii*, цианобактерии *Fischerella muscicola* и микромицеты *Trichoderma* sp. из коллекции лаборатории микробиотехнологии и биомониторинга сельскохозяйственных и техногенных территорий Вятского ГАТУ (Домрачева и др., 2021; Товстик, 2017; Козылбаева и др., 2018, 2019). Культуры микроорганизмов выращивали на стандартных питательных средах с добавлением агара (2 %) для обеспечения прилипаемости инокулятов к семенам: *Rhizobium trifolii* культивировали на бобовой среде, *Fischerella muscicola* – на среде Громова № 6 без азота (Фокина, Лялина и др., 2019), *Trichoderma* sp. – на среде Чапека (Домрачева

и др., 2019). Культивирование фототрофных микроорганизмов проводили в течение 1.5 месяца, гетеротрофных – 9 суток. Перед закладкой опыта проводили подсчет титра микроорганизмов, который составил для *Rhizobium trifolii* –  $6.1 \cdot 10^9$  кл/мл, *Fischerella muscicola* –  $8.1 \cdot 10^6$  кл/мл, *Trichoderma* sp. –  $7.15 \cdot 10^7$  конидий/мл. В опытах применяли одно-, двух- и трехкомпонентные микробные композиции (табл. 1).

Перед посевом семена скарифицировали с использованием наждачной бумаги (NO:1000). Семена клевера выдерживали в микробных суспензиях в течение 15 минут согласно вариантам опыта (см. табл. 1). Далее, не промывая, сразу же проводили посев семян на заранее подготовленные деланки рандомизированным методом по вариантам и повторностям опыта. Время посева – май 2022 г., норма высева семян – 15 г/кг. Повторность опыта трехкратная. Глубина заделки семян 1.5–2.0 см. Опыт проводили на территории агротехнопарка Вятского ГАТУ. Почва на деланках дерново-подзолистая среднесуглинистая, рН почвенного раствора 4.4, содержание органического вещества в почве находилось на уровне 1.73 %. Обеспеченность подвижным фосфором и обменным калием в целом была на высоком уровне и составляла 309 и 202 мг/кг соответственно, что указывает на высокое плодородие почвы. Всхожесть семян клевера в полевых условиях оценивали на 7-е сутки по количеству появившихся проростков.

Таблица 1. Варианты опыта по предпосевной обработке семян клевера паннонского

№ п/п	Вариант
1	Контроль (без обработки)
2	<i>Rhizobium trifolii</i>
3	<i>Fischerella muscicola</i>
4	<i>Trichoderma</i> sp.
5	<i>Fischerella muscicola</i> + <i>Trichoderma</i> sp.
6	<i>Rhizobium trifolii</i> + <i>Fischerella muscicola</i>
7	<i>Rhizobium trifolii</i> + <i>Trichoderma</i> sp.
8	<i>Rhizobium trifolii</i> + <i>Fischerella muscicola</i> + <i>Trichoderma</i> sp.

Определение фотосинтетических пигментов в зеленых листьях клевера, отобранных в фазу стеблевания, проводили по общепринятой в физиологии растений методике. Пробы листьев массой 0.15 г фиксировали кипящим ацетоном. Содержание пластидных пигментов в ацетоновом экстракте оценивали фотометрически. Хлорофилл *a*, *b* и

каротиноиды определяли при длинах волн 662, 644 и 470 нм соответственно (Шлык, 1971; Маслова и др., 1986). Долю хлорофиллов в светособирающем комплексе (ССК) рассчитывали по формуле (Lichtenthaler, 1987), исходя из того, что весь хлорофилл *b* находится в ССК ФСII, а соотношение Хл *a* / Хл *b* в этом комплексе равно примерно 1.2:



Доля хлорофилла в ССК =  $(Хл\ b + 1.2\ Хл\ b) / (Хл\ a + Хл\ b)$ .

Содержание пигментов в листьях выражали в мг/г сухой массы.

Для определения урожая биомассы клевера паннонского надземную часть растений срезали в конце вегетационного сезона и высушивали в сушильном шкафу в соответствии со стандартной методикой.

## Методы

В таблицах представлены среднеарифметические данные трех повторностей вариантов опыта и стандартные ошибки. Полученные результаты обрабатывали статистически с использованием стандартного пакета Microsoft Office Excel и Past 2.17. Достоверные различия между средними рассчитывали с помощью LSD-теста при  $p < 0.05$ . Для интерполяции данных использовали метод обратных взвешенных расстояний (IDW) (Павлова, 2017).

## Результаты

Весна 2022 г. была аномально холодной и затяжной, однако неблагоприятные погод-

ные условия не повлияли на прорастание семян и развитие растений клевера. В полевых опытах всхожесть семян контрольного варианта (без обработки) составляла 68 %, что на 16 % выше производственной всхожести посевов клевера паннонского.

Предварительная инокуляция семян микробными препаратами оказывала положительное влияние на всхожесть клевера (табл. 2). Микробные суспензии, содержащие в составе *Rh. trifolii*, оказывали наибольший стимулирующий эффект на всхожесть семян. Среди однокомпонентных препаратов клубеньковые бактерии (*Rh. trifolii*) были более эффективны по сравнению с ЦБ и микромицетами. Двухкомпонентные инокулянты, в состав которых входил *Rh. trifolii*, также значительно стимулировали полевую всхожесть семян, доля взошедших семян была на 18 % выше, чем в контроле. Максимальный показатель всхожести – 91 % был отмечен в варианте с обработкой семян трехкомпонентной ассоциацией микроорганизмов (*Rhizobium trifolii* + *Fischerella muscicola* + *Trichoderma* sp.).

Таблица 2. Влияние предпосевной обработки микробными препаратами на всхожесть семян клевера паннонского

№ п/п	Вариант	Всхожесть, %
1	Контроль (без обработки)	68 ± 0.41
2	<i>Rhizobium trifolii</i>	78 ± 0.50
3	<i>Fischerella muscicola</i>	71 ± 0.47
4	<i>Trichoderma</i> sp.	70 ± 0.38
5	<i>Fischerella muscicola</i> + <i>Trichoderma</i> sp.	73 ± 0.42
6	<i>Rhizobium trifolii</i> + <i>Fischerella muscicola</i>	87 ± 0.63
7	<i>Rhizobium trifolii</i> + <i>Trichoderma</i> sp.	85 ± 0.70
8	<i>Rhizobium trifolii</i> + <i>Fischerella muscicola</i> + <i>Trichoderma</i> sp.	91 ± 0.71

В связи с поздней и затяжной весной растения после всходов замедлили свое развитие, но к концу июля благодаря увеличению среднесуточной температуры до +20.4 °С и умеренной влажности набрали достаточную биомассу. В августе из-за отсутствия дождей средняя влажность составила 58 %, растения замедлили вегетацию, не достигнув фазы цветения даже к концу вегетационного периода. В ходе наблюдений было выявлено, что полнота всходов и количество более развитых растений в конце вегетационного сезона были в вариантах с инокуляцией семян тройной ассоциацией *Rhizobium trifolii* + *Fischerella muscicola* + *Trichoderma* sp.

Биопродукционный процесс связан с фотосинтезом, содержание пигментов в фото-

синтезирующих органах определяет рост растений и накопление урожая. Пигментный комплекс растений представлен пластидными пигментами – хлорофиллами и каротиноидами, которые принимают участие в процессах фотосинтеза. Основными ассимилирующими органами у клевера являются листья. Показатели содержания и соотношения фотосинтетических пигментов, доля хлорофиллов в светособирающем комплексе определяют продуктивность фотосинтетической деятельности посевов.

Было изучено влияние предпосевной обработки семян микробными препаратами на накопление фотосинтетических пигментов в листьях клевера паннонского. Листья клевера для изучения пигментного фонда

были отобраны у растений в фазу вегетации в конце лета.

Установлено, что обработка семян микробными препаратами оказывала влияние на фотосинтетический аппарат листьев.

В зависимости от состава микробного инокулята отмечали разнонаправленные изменения в пигментном фонде опытных растений (табл. 3).

Таблица 3. Действие микробных препаратов на пигментный фонд листьев клевера паннонского

№ п/п	Вариант	Содержание пигментов, мг/г сухой массы			Доля хлорофилла в ССК, %
		хлорофилл <i>a</i>	хлорофилл <i>b</i>	каротиноиды	
1	Контроль (без обработки)	5.19 ± 0.13	2.62 ± 0.06	1.00 ± 0.01	73.75
2	<i>Rh. trifolii</i>	6.28 ± 0.48*	2.76 ± 0.22	1.62 ± 0.14*	67.25
3	<i>F. muscicola</i>	5.53 ± 0.25*	2.55 ± 0.05	1.49 ± 0.11*	69.39
4	<i>Trichoderma</i> sp.	4.76 ± 0.17*	1.97 ± 0.03*	1.46 ± 0.02*	64.43
5	<i>F. muscicola</i> + <i>Trichoderma</i> sp.	4.56 ± 0.01*	1.81 ± 0.02*	1.17 ± 0.07*	62.60
6	<i>Rh. trifolii</i> + <i>F. muscicola</i>	5.42 ± 0.02*	2.02 ± 0.08*	1.37 ± 0.01*	59.77
7	<i>Rh. trifolii</i> + <i>Trichoderma</i> sp.	6.03 ± 0.36*	2.25 ± 0.11*	1.77 ± 0.12*	59.81
8	<i>Rh. trifolii</i> + <i>F. muscicola</i> + <i>Trichoderma</i> sp.	7.29 ± 0.36*	2.99 ± 0.14*	2.27 ± 0.10*	64.02

Примечание. \* – различия между контролем и опытом достоверны при  $p \leq 0.05$ .

Предпосевная инокуляция семян клевера одно- и двухкомпонентными биопрепаратами, содержащими *Trichoderma* sp., приводила к снижению накопления хлорофиллов в листьях клевера (рис. 1). Концентрация хлорофиллов в листьях в среднем была меньше на 17 % по сравнению с контролем. В большей степени уменьшалось содержание хло-

рофилла *b*, уровень которого составлял 70–75 % от контрольного варианта. Хлорофилл *a* был более устойчив к действию микробных суспензий, содержащих *Trichoderma* sp. О чем свидетельствует изменение величины соотношения хлорофиллов *a/b* в сторону увеличения до 2.4–2.5 по сравнению с контролем –1.9

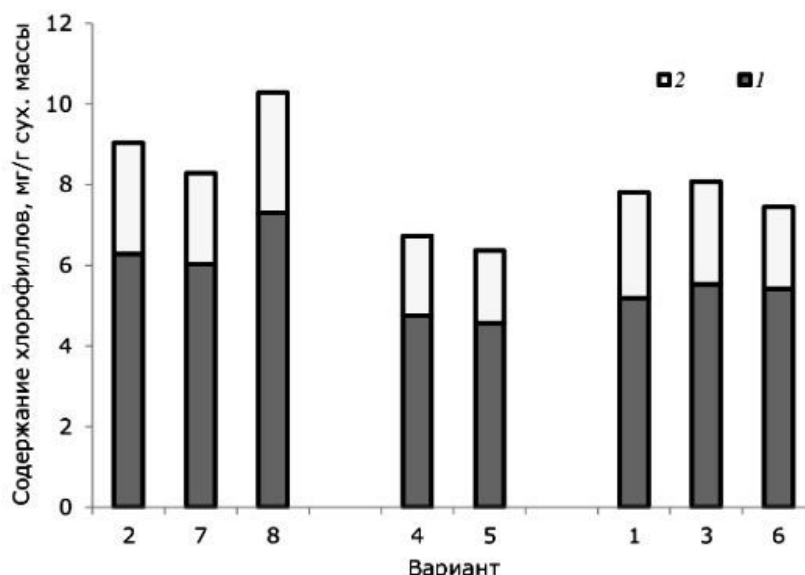


Рис. 1. Содержание хлорофиллов в листьях клевера паннонского, обработанного перед посадкой микробными препаратами. 1 – хлорофилл а, 2 – хлорофилл b. Варианты: 1. Контроль (без обработки), 2. *Rh. trifolii*, 3. *F. muscicola*, 4. *Trichoderma* sp., 5. *F. muscicola* + *Trichoderma* sp., 6. *Rh. trifolii* + *F. muscicola*, 7. *Rh. trifolii* + *Trichoderma* sp., 8. *Rh. trifolii* + *F. muscicola* + *Trichoderma* sp.

Fig. 1. The content of chlorophylls in the leaves of Pannonian clover treated with microbial preparations before planting. 1 – chlorophyll a, 2 – chlorophyll b. Options: 1. Control (without treatment), 2. *Rh. trifolii*, 3. *F. muscicola*, 4. *Trichoderma* sp., 5. *F. muscicola* + *Trichoderma* sp., 6. *Rh. trifolii* + *F. muscicola*, 7. *Rh. trifolii* + *Trichoderma* sp., 8. *Rh. trifolii* + *F. muscicola* + *Trichoderma* sp.

Действие на семена суспензий, содержащих в составе ЦБ (*F. muscicola* и *Rh. trifolii* + *F. muscicola*), не приводило к значимым изменениям уровня зеленых пигментов в листьях клевера первого года вегетации, содержа-

ние хлорофиллов было близко к контролю.

По результатам кластерного анализа выделяется две группы опытных вариантов, которые различаются накоплением пигментов в листьях клевера (рис. 2).

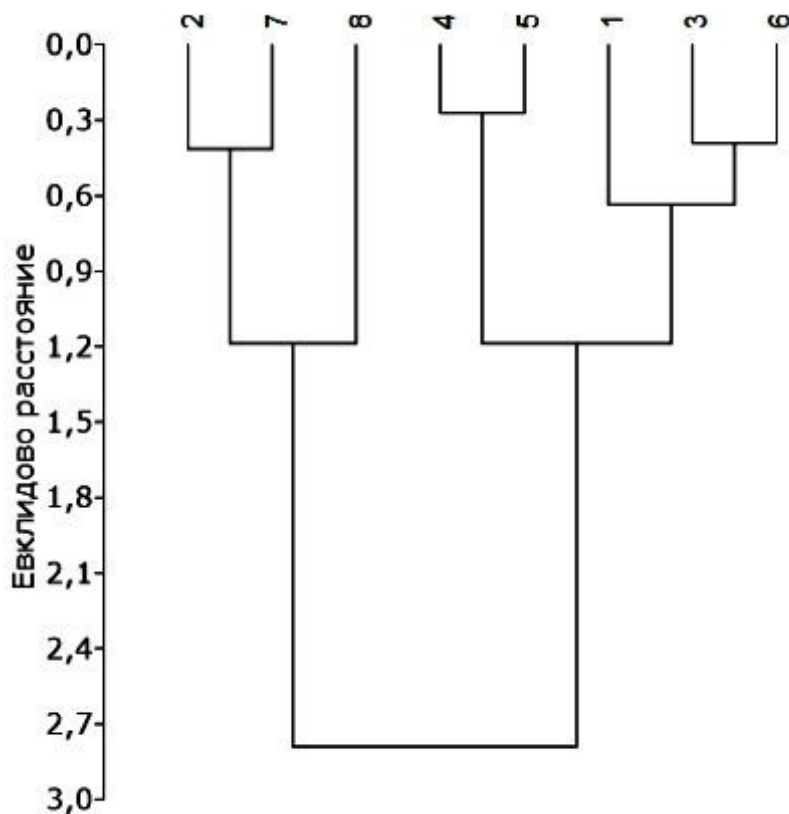


Рис. 2. Дендрограмма сходства вариантов опыта по содержанию пластидных пигментов в листьях клевера паннонского. Варианты: 1. Контроль (без обработки), 2. *Rh. trifolii*, 3. *F. muscicola*, 4. *Trichoderma* sp., 5. *F. muscicola* + *Trichoderma* sp., 6. *Rh. trifolii* + *F. muscicola*, 7. *Rh. trifolii* + *Trichoderma* sp., 8. *Rh. trifolii* + *F. muscicola* + *Trichoderma* sp.

Fig. 2. Dendrogram of the similarity of the variants of the experiment on the content of plastid pigments in the leaves of Pannonian clover. Options: 1. Control (without treatment), 2. *Rh. trifolii*, 3. *F. muscicola*, 4. *Trichoderma* sp., 5. *F. muscicola* + *Trichoderma* sp., 6. *Rh. trifolii* + *F. muscicola*, 7. *Rh. trifolii* + *Trichoderma* sp., 8. *Rh. trifolii* + *F. muscicola* + *Trichoderma* sp.

В опытных вариантах, выделенных в первую группу (опыты с *Rh. trifolii*, *Rh. trifolii* + *Trichoderma* sp., *Rh. trifolii* + *F. muscicola* + *Trichoderma* sp.), отмечали повышенное содержание хлорофиллов и каротиноидов в листьях клевера, которое составляло соответственно  $9.20 \pm 1.01$  и  $1.89 \pm 0.34$  мг/г сухой массы. В вариантах опыта, выделенных во 2-ю группу, уровень фотосинтетических пигментов был значимо ниже, концентрация зеленых и желтых пигментов в листьях составляла  $7.29 \pm 0.72$  и  $1.30 \pm 0.21$  мг/г сухой массы. Различия в пигментном фонде клевера обусловлены влиянием микробных препаратов, которыми обрабатывали семена перед посадкой.

Положительный эффект на фотосинтетический комплекс листьев клевера от-

мечен в вариантах с предпосевной обработкой семян препаратами, содержащими *Rh. trifolii* (*Rh. trifolii*, *Rh. trifolii* + *Trichoderma* sp., *Rh. trifolii* + *F. muscicola* + *Trichoderma* sp.). Суммарное содержание хлорофиллов в листьях было достоверно выше, чем в контрольном варианте, и варьировало в пределах 8.3–10.3 мг/г сухой массы. Среди хлорофиллов в большей степени возрастала концентрация хлорофилла *a*. Доля хлорофилла *a* в пигментном фонде листьев клевера, семена которого были инокулированы микробными суспензиями, увеличилась в 1.2–1.4 раза по сравнению с контролем. Хлорофилл *b* был менее чувствителен к действию микробных препаратов, содержащих *Rh. trifolii*.

В листьях клевера паннонского доля хло-

рофиллов, принадлежащих ССК, варьировала в пределах 60–73 % от общего фонда хлорофилла (см. табл. 3, рис. 1). Максимальное накопление хлорофилла в ССК отмечено в контроле, в опытных вариантах доля хлорофилла в ССК была ниже. Уменьшение доли хлорофилла в ССК в листьях опытных растений, вероятно, обусловлено снижением уровня хлорофилла *b*, входящего в фонды светособирающих комплексов. Это предположение подтверждается данными о накоплении хлорофилла *b* в листьях опытных растений. Только в двух вариантах опыта отмечали рост содержания хлорофилла *b*, в большинстве вариантов уровень хлорофилла *b* был снижен по сравнению с контролем.

Предпосевная обработка семян микробными суспензиями вызывала увеличение содержания каротиноидов в листьях клевера паннонского (см. табл. 3). Уровень желтых пигментов в листьях опытных растений был выше в 1.2–2.3 раза по сравнению с контролем. Самое высокое содержание каротиноидов в листьях клевера отмечали в вариантах с предпосевной обработкой семян биопрепаратами, содержащими *Rh. trifolii* (*Rh. trifolii*, *Rh. trifolii* + *Trichoderma sp.*, *Rh. trifolii* + *F. muscicola* + *Trichoderma sp.*). В этих же вариантах было отмечено повышенное накопление хлорофиллов, что свидетельствует о стимуляции процессов образования хлорофиллов и каротиноидов в листьях растений под влиянием данных микробных препаратов.

В остальных вариантах опыта с предпосевной обработкой семян одно- и двухкомпонентными препаратами (*F. muscicola*, *Trichoderma sp.*, *F. muscicola* + *Trichoderma sp.*, *Rh. trifolii* + *F. muscicola*) уровень каротиноидов повышался в меньшей степени (на 17–50 %) при сниженном, по сравнению с контролем, содержании суммы хлорофиллов в листьях клевера. В условиях разреженных посевов клевера первого года вегетации растения не испытывают недостатка солнечной энергии и не накапливают в хлоропластах дополнительные светособорщики – каротиноиды. Вероятно, повышенное содержание каротиноидов обусловлено их антиоксидантными функциями и способствует большей устойчивости растений к действию неблагоприятных факторов среды.

В конце вегетационного периода была определена биомасса надземной части растений клевера паннонского. Выявлена сильная положительная корреляция ( $r = 0.72$ ) между накоплением биомассы растениями клевера и содержанием хлорофиллов

в листьях (рис. 3). Наибольшую эффективность проявил трехкомпонентный биопрепарат, содержащий *Rh. trifolii* + *F. muscicola* + *Trichoderma sp.* Продуктивность посевов в данном варианте опыта была на 10 % выше, чем в контроле. Урожайность посевов во многом определяется концентрацией фотосинтетических пигментов в листьях, в данном варианте уровень хлорофиллов был в 1.3 раза выше, чем в контроле, что способствовало накоплению надземной биомассы.

## Обсуждение

Известно, что хлорофилл в хлоропластах входит в состав светособирающего комплекса и комплекса фотосистем (антенн и реакционных центров). Хлорофилл ССК осуществляет основное поглощение света, хлорофилл антенн передает и фокусирует световую энергию в реакционные центры, где происходит ее превращение в химическую (Куренкова, 1998; Дымова, Головкин, 2018). В ССК соотношение хлорофиллов *a/b* составляет 1.1–1.3 (Lichtenthaler, 1987).

Каротиноиды в пигментном комплексе растений являются дополнительными светособорщиками в области сине-фиолетового солнечного спектра, выполняют протекторную функцию (защищают реакционные центры в условиях высокой инсоляции) и являются антиоксидантами (улавливают и гасят активные формы кислорода) (Ладыгин, Ширшикова, 2006; Photosynthetic pigments, 2014).

Одним из факторов, которые способствуют накоплению пластидных пигментов в листьях клевера, может быть влияние азотфиксирующей клубеньковой бактерии *Rh. trifolii* на содержание в почве и растениях азота, который необходим для синтеза хлорофилла и белковых комплексов (Проворов и др., 2018; Домрачева и др., 2019).

Повышение интенсивности фотосинтетической деятельности клевера с помощью микробных препаратов имеет важное значение для формирования высокого урожая. Накопление пластидных пигментов свидетельствует о высокой ассимиляционной активности фотосинтетического аппарата и определяет высокую продуктивность посева клевера.

## Заключение

Инокуляция семян микробными суспензиями повышала полевую всхожесть семян клевера паннонского. Наибольший стимулирующий эффект на всхожесть семян оказы-

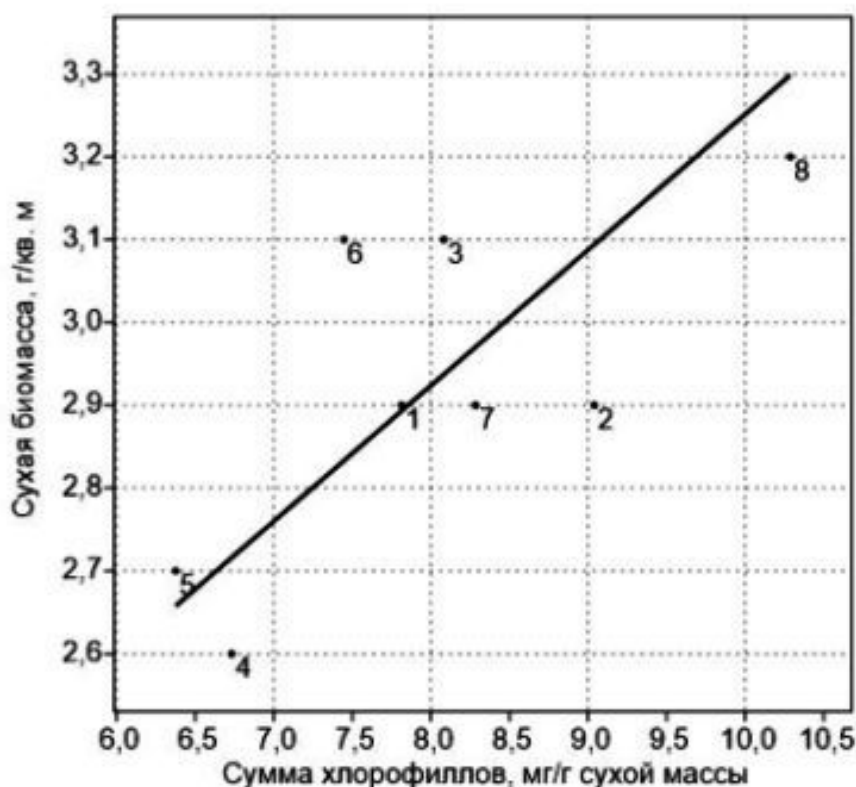


Рис. 3. Связь между содержанием хлорофиллов и биомассой надземной части растений клевера паннонского. Варианты: 1. Контроль (без обработки), 2. *Rh. trifolii*, 3. *F. muscicola*, 4. *Trichoderma* sp., 5. *F. muscicola* + *Trichoderma* sp., 6. *Rh. trifolii* + *F. muscicola*, 7. *Rh. trifolii* + *Trichoderma* sp., 8. *Rh. trifolii* + *F. muscicola* + *Trichoderma* sp.

Fig. 3. Relationship between the content of chlorophylls and the biomass of the above-ground part of the Pannonian clover plants. Options: 1. Control (without treatment), 2. *Rh. trifolii*, 3. *F. muscicola*, 4. *Trichoderma* sp., 5. *F. muscicola* + *Trichoderma* sp., 6. *Rh. trifolii* + *F. muscicola*, 7. *Rh. trifolii* + *Trichoderma* sp., 8. *Rh. trifolii* + *F. muscicola* + *Trichoderma* sp.

вали микробные суспензии, содержащие в составе *Rh. trifolii*.

Растения клевера паннонского, семена которого инокулировали микробными препаратами, отличались по накоплению пластидных пигментов. При обработке семян микробными суспензиями, содержащими *Rh. trifolii* (*Rh. trifolii*, *Rh. trifolii* + *Trichoderma* sp., *Rh. trifolii* + *F. muscicola* + *Trichoderma* sp.), формировался более мощный фотосинтетический аппарат с высоким содержанием пигментов, что свидетельствует о стимуляции процессов образования хлорофиллов и каротиноидов в листьях растений под влиянием данных микробных инокулюмов.

В остальных вариантах опыта содержание хлорофиллов было снижено или близко к контролю при повышенном уровне каротиноидов. Рост пула желтых пигментов в опытных растениях свидетельствует о повышении

уровня низкомолекулярных антиоксидантов и направлен на повышение устойчивости растений к неблагоприятным условиям.

Среди тестируемых микробных препаратов наибольший положительный эффект на всхожесть семян, состояние фотосинтетического аппарата растений и накопление биомассы оказывают и одно-, двух- и трехкомпонентные препараты, в состав которых входит *Rh. trifolii*. Максимальный положительный эффект на изучаемые показатели оказывает трехкомпонентная суспензия *Rh. trifolii* + *F. muscicola* + *Trichoderma* sp. Микробные суспензии *Rh. trifolii*, *Rh. trifolii* + *Trichoderma* sp., *Rh. trifolii* + *F. muscicola* + *Trichoderma* sp. показали свою эффективность на растениях клевера паннонского и могут быть использованы для производства биопрепаратов, повышающих продуктивность агроценозов.

## Библиография

- Андреюк Е. И., Коптева Ж. П., Занина В. А. Цианобактерии. Киев: Наукова думка, 1990. 200 с.
- Домрачева Л.И. «Цветение» почвы и закономерности его развития. Сыктывкар, 2005. 336 с.
- Домрачева Л. И., Кондакова Л. В., Попов Л. Б., Зыкова Ю. Н. Биоремедиационные возможности почвенных цианобактерий (обзор) // Теоретическая и прикладная экология. 2009. № 1. С. 8–17. DOI: 10.25750/1995-4301-2009-1-008-017
- Домрачева Л. И., Козылбаева Д. В., Ковина А. Л., Трефилова Л. В., Зыкова Ю. Н., Грипась М. Н., Изотова В. А. Оптимизация микробиологического состава биопрепарата при выращивании лядвенца рогатого (*Lotus corniculatus* L.) // Теоретическая и прикладная экология. 2019. №1. С. 94–101. DOI: 10.25750/1995-4301-2019-1-094-101
- Домрачева Л. И., Ковина А. Л., Кондакова Л. В., Ашихмина Т. Я. Цианобактериальные симбиозы и возможность их практического использования (обзор) // Теоретическая и прикладная экология. 2021. № 3. С. 21–30. DOI: 10.25750/1995-4301-2021-3-021-030
- Дымова О. В., Головкин Т. К. Фотосинтетические пигменты: функционирование, экология, биологическая активность // Известия Уфимского научного центра РАН. 2018. № 3 (4). С. 5–16. DOI: 10.31040/2222-8349-2018-4-3-5-16
- Зыкова Ю. Н. Свойства цианобактерий как объектов биотехнологии // Развитие научной, творческой и инновационной деятельности молодежи. Лесниково, 2016. С. 10–14.
- Коваль Е. В., Огородникова С. Ю. Влияние цианобактерии *Nostoc linckia* на показатели жизнедеятельности растений ячменя, выращенных в модельных опытах в присутствии метилфосфоновой кислоты // Агробиология. 2014. № 12. С. 65–70.
- Козылбаева Д. В., Домрачева Л. И., Трефилова Л. В., Ковина А. Л., Изотова В. А., Малинина А. И., Товстик Е. В., Грипась М. Н. Последствия предпосевной микробной инокуляции семян лядвенца рогатого на численность аборигенной микрофлоры почвы // Биодиагностика состояния природных и природно-техногенных систем: Материалы XVI Всероссийской научно-практической конференции с международным участием. Книга 1. Киров: ВятГУ, 2018. С. 226–230.
- Козылбаева Д. В., Домрачева Л. И., Трефилова Л. В., Ковина А. Л., Короткова А. В., Малинина А. И., Вахрушева Н. Э. Активизация аборигенной микрофлоры под влиянием бактериализации семян георгина // Комплексный подход к научно-техническому обеспечению сельского хозяйства: Материалы Международной научно-практической конференции (Международные Бочкаревские чтения), посвященной памяти члена-корреспондента РАСХН и НАН КР, академика МАЭП и РАВН Бочкарева Я. В., 6–9 декабря 2018 года. Рязань: Изд-во Рязанского гос. агротехнол. ун-та, 2019. С. 323–329.
- Куренкова С. В. Пигментная система культурных растений в условиях подзоны средней тайги европейского Северо-Востока. Екатеринбург: УрО РАН, 1998. 114 с.
- Кшникаткина А. Н., Семенчев А. В. Урожайность семян клевера паннонского (*Trifolium pannonicum* Jacq) при различных режимах питания // Вестник Ульяновской государственной сельскохозяйственной академии. 2013. № 2 (22). С. 21–24.
- Ладыгин В. Г., Ширшикова Г. Н. Современные представления о функциональной роли каротиноидов в хлоропластах эукариот // Журнал общей биологии. 2006. Т. 67, № 3. С. 163–189.
- Лобанов А. Н., Полюдова Т. В. Продукция экзополисахаридов бактериями *Rhizobium leguminosarum* при периодическом культивировании // Биомика. 2020. Т. 12, № 2. С. 224–231.
- Маслова Т. Г., Попова И. А., Попова О. Ф. Критическая оценка спектрофотометрического метода количественного определения каротиноидов // Физиология растений. 1986. Т. 39, № 6. С. 615–619.
- Нечаева Т. В., Якутина О. П., Боголюбова Е. В. Клевер паннонский (*Trifolium pannonicum* Jacq.) – перспективная кормовая культура и фитомелиорант (литературный обзор) // Почвы и окружающая среда. 2020. Т. 3, № 1. е115. DOI: 10.31251/pos.v3i1.115
- Попова Е. В., Арзамасова Е. Г., Шихова И. В. Качество семян клевера паннонского (*Trifolium pannonicum* Jacq.) сорта Снежок // Аграрная наука Евро-Северо-Востока. 2022. Т. 23, № 5. С. 675–684. DOI: 10.30766/2072-9081.2022.23.5.675-684
- Проворов Н. А., Тихонович И. А., Воробьев Н. И. Симбиоз и симбиогенез. СПб.: Информ-Навигатор, 2018. 464 с.
- Сиренко Л. А., Козицкая В. Н. Биологически активные вещества водорослей и качество воды. Киев: Наукова думка, 1988. 256 с.
- Стариков П. А., Домрачева Л. И., Скугорева С. Г. Сравнительная оценка питательных сред для культивирования микромицетов рода *Trichoderma* // Теоретическая и прикладная экология. 2022. № 1. С. 44–49. DOI: 10.25750/1995-4301-2022-1-044-049
- Товстик Е. В., Козылбаева Д. В., Домрачева Л. И., Трефилова Л. В., Ковина А. Л., Малыгина О. Н., Шабалина А. В. Оценка действия цианобактерий и стрептомицетов на ризозферную

- микрофлору *Georgine wild* // Биодиагностика состояния природных и природно-техногенных систем: Материалы XV Всероссийской научно-практической конференции с международным участием. Книга 2. Киров: ВятГУ, 2017. С. 97–100.
- Фокина А. И., Домрачева Л. И., Огородникова С. Ю. Влияние цианобактерии *Nostoc paludosum* и ее экзометаболитов на рост ячменя // Принципы экологии. 2019. № 3. С. 133–143. DOI: 10.15393/j1.art.2019.9182
- Фокина А. И., Лялина Е. И., Трефилова Л. В., Ашихмина Т. Я. Отклик почвенной цианобактерии *Nostoc paludosum* на действие сульфата меди (II) в присутствии глутатиона восстановленного // Теоретическая и прикладная экология. 2019. № 3. С. 101–108. DOI: 10.25750/1995-4301-2019-3-101-108
- Храмова Е. П., Боголюбова Е. В., Кукушкина Т. А., Шалдаева Т. М., Зверева Г. К. Фитохимическая характеристика и антиоксидантные свойства *Trifolium pannonicum* Jacq. сорта Премьер в лесостепи Западной Сибири // Химия растительного сырья. 2020. № 2. С. 149–158. DOI: 10.14258/jcprm.2020026023
- Шлык А. А. Определение хлорофиллов и каротиноидов в экстрактах зеленых листьев // Биохимические методы в физиологии растений. М.: Наука, 1971. С. 154–171.
- Banker R., Carmeli S. Tenuocyclamides A-D, cyclic hexapeptides from the cyanobacterium *Nostoc spongiaeforme* var. tenue // Journal of Natural Products. 1998. Vol. 61. Issue 10. P. 1248–1251.
- Lichtenthaler H. K. Chlorophylls and Carotenoids: Pigments of Photosynthetic Biomembranes // Methods in Enzymology. Vol. 148. P. 350–382.
- Pavlova A. I. Analysis of elevation interpolation methods for creating digital elevation models // Optoelectronics, Instrumentation and Data Processing. 2017. Vol. 53, No 2. P. 171–177. DOI: 10.3103/S8756699017020108
- Photosynthetic pigments – chemical structure, biological function and ecology / Eds. T. K. Golovko, W. I. Gruszeski, M. N. V. Prasad, K. Strzalka. Syktyvkar, 2014. 448 p.
- Rezanka T., Dembitsky V. M. Metabolites produced by cyanobacteria belonging to several species of the family Nostocaceae // Folia Microbiol. 2006. Vol. 51. P. 159–182.
- Swain S. S., Paidesetty S. K., Padhy N. R. Antibacterial, antifungal and antimycobacterial compounds from cyanobacteria // Biomedicine & Pharmacotherapy. 2017. Vol. 90. P. 760–776. DOI: 10.1016 / j. biopha.2017.04.030
- Woo S. L., Ruocco M., Vinale F., Nigro M., Marra R., Lombardi N., Pascale A., Lanzuise S., Manganiello G., Lorito M. Trichoderma-based products and their widespread use in agriculture // The Open Mycology Journal. 2014. Vol. 8, No 18. P. 71–126.

## Благодарности

Работа выполнена в рамках научной тематики лаборатории микробиотехнологии и биомониторинга сельскохозяйственных и техногенных территорий ФГБОУ ВО Вятского ГАТУ.

Работа выполнена в рамках государственного задания ИБ ФИЦ Коми НЦ УрО РАН по теме «Структура и состояние компонентов техногенных экосистем подзоны южной тайги».

# EFFECT OF PRESOWING SEED TREATMENT WITH MICROBIAL PREPARATIONS ON SEED GERMINATION AND ACCUMULATION OF PHOTOSYNTHETIC PIGMENTS IN *TRIFOLIUM PANNONICUM* LEAVES

ZYKOVA  
Yulia Nikolaevna

Ph.D., Vyatka State Agrotechnological University, orewek7@rambler.ru

OGORODNIKOVA  
Svetlana Yuryevna

Ph.D., Institute of Biology, Komi Science Center, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, svetao\_05@mail.ru

TREFILOVA  
Lyudmila Vasilyevna

Ph.D., Vyatka State Agrotechnological University, nm-flora@rambler.ru

## Keywords:

chlorophylls  
carotenoids  
Pannonian clover  
field germination  
*Rhizobium trifolii*  
*Fischerella muscicola*  
*Trichoderma sp.*

**Summary:** The influence of pre-sowing seed treatment with one-, two- and three-component microbial preparations containing *Rhizobium trifolii*, *Fischerella muscicola*, *Trichoderma sp.*, on the field germination of seeds, the accumulation of photosynthetic pigments in leaves and the yield of Pannonian clover (*Trifolium pannonicum* Jacq.) of the first year of vegetation was studied. The greatest stimulating effect on seed germination was exerted by microbial suspensions containing *Rh. trifolia*. When seeds are treated with microbial suspensions containing *Rh. trifolii* (*Rh. trifolii*, *Rh. trifolii* + *Trichoderma sp.*, *Rh. trifolii* + *F. muscicola* + *Trichoderma sp.*), a more powerful photosynthetic apparatus with a high content of chlorophylls and carotenoids was formed. Seed inoculation with one- and two-component biological products containing *Trichoderma sp.* caused a decrease in the level of chlorophyll in clover leaves. Microbial suspensions containing *F. muscicola* (*F. muscicola* and *Rh. trifolii* + *F. muscicola*) had no effect on the pool of green pigments in clover leaves. A strong positive correlation ( $r = 0.72$ ) between the accumulation of biomass by clover plants and the content of chlorophylls in leaves was revealed. The three-component biopreparation containing *Rh. trifolii* + *F. muscicola* + *Trichoderma sp.* Microbial suspensions of *Rh. trifolia*, *Rh. trifolii* + *Trichoderma sp.*, *Rh. trifolii* + *F. muscicola* + *Trichoderma sp.* showed their effectiveness on Pannonian clover plants and can be used for the production of biological products that increase the productivity of agrocenoses.

Received on: 14 March 2023

Published on: 22 June 2023

## References

- Andreyuk E. I. Kopteva Zh. P. Zanina V. A. Cyanobacteria. Kiev: Naukova dumka, 1990. 200 p.
- Banker R., Carmeli S. Tenuencyclamides A-D, cyclic hexapeptides from the cyanobacterium *Nostoc spongiaeforme* var. *tenu*, Journal of Natural Products. 1998. Vol. 61. Issue 10. P. 1248–1251.
- Domracheva L. I. Kondakova L. V. Popov L. B. Zykova Yu. N. Bioremediation potential of soil cyanobacteria (review), Teoreticheskaya i prikladnaya ekologiya. 2009. No. 1. P. 8–17. DOI: 10.25750/1995-4301-2009-1-008-017
- Domracheva L. I. Kovina A. L. Kondakova L. V. Ashihmina T. Ya. Cyanobacterial symbioses and the possibility of their practical use (review), Teoreticheskaya i prikladnaya ekologiya. 2021. No. 3. P. 21–30. DOI: 10.25750/1995-4301-2021-3-021-030
- Domracheva L. I. Kozylbaeva D. V. Kovina A. L. Trefilova L. V. Zykova Yu. N. Gripas' M. N. Izotova V. A. Optimization of the microbiological composition of the biological product in the cultivation of *Lotus corniculatus*, Teoreticheskaya i prikladnaya ekologiya. 2019. No.1. P. 94–101. DOI: 10.25750/1995-4301-2019-1-094-101
- Domracheva L.I. Soil «blooming» and patterns of its development. Syktyvkar, 2005. 336 p.
- Dymova O. V. Golovko T. K. Photosynthetic pigments: functioning, ecology, biological activity, Izvestiya



- Ufimskogo nauchnogo centra RAN. 2018. No. 3 (4). P. 5–16. DOI: 10.31040/2222-8349-2018-4-3-5-16
- Fokina A. I. Domracheva L. I. Ogorodnikova S. Yu. Influence of cyanobacterium *Nostoc paludosum* and its exometabolites on barley growth, Principy ekologii. 2019. No. 3. P. 133–143. DOI: 10.15393/j1.art.2019.9182
- Fokina A. I. Lyalina E. I. Trefilova L. V. Ashihmina T. Ya. The response of soil cyanobacteria *Nostoc paludosum* to the effect of copper(II) sulfate in the presence of the restored glutathione, Teoreticheskaya i prikladnaya ekologiya. 2019. No. 3. P. 101–108. DOI: 10.25750/1995-4301-2019-3-101-108
- Hramova E. P. Bogolyubova E. V. Kukushkina T. A. Shaldaeva T. M. Zvereva G. K. Phytochemical characterization and antioxidant properties of *Trifolium pannonicum* Jacq. varieties Premier in the forest-steppe of Western Siberia, Himiya rastitel'nogo syr'ya. 2020. No. 2. P. 149–158. DOI: 10.14258/jcprm.2020026023
- Koval' E. V. Ogorodnikova S. Yu. Effect of the cyanobacterium *Nostoc linckia* on the vital activity of barley plants grown in model experiments in the presence of methylphosphonic acid, Agrohimiya. 2014. No. 12. P. 65–70.
- Kozylbaeva D. V. Domracheva L. I. Trefilova L. V. Kovina A. L. Izotova V. A. Malinina A. I. Tovstik E. V. Gripas' M. N. The consequences of pre-sowing microbial inoculation of the seeds of the hornworm on the number of native microflora of the soil, Biodiagnostika sostoyaniya prirodnyh i prirodno-tehnogennyh sistem: Materialy XVI Vserossiyskoy nauchno-prakticheskoy konferencii s mezhdunarodnym uchastiem. Kniga 1. Kirov: VyatGU, 2018. P. 226–230.
- Kozylbaeva D. V. Domracheva L. I. Trefilova L. V. Kovina A. L. Korotkova A. V. Malinina A. I. Vahrusheva N. E. Activation of native microflora under the influence of bacterization of dahlia seeds, Kompleksnyy podhod k nauchno-tehnicheskomu obespecheniyu sel'skogo hozyaystva: Materialy Mezhdunarodnoy nauchno-prakticheskoy konferencii (Mezhdunarodnye Bochkarevskie chteniya), posvyaschennoy pamyati chlena-korrespondenta RASHN i NANKR, akademika MAEP i RAVN Bochkareva Ya. V., 6–9 dekabrya 2018 goda. Ryazan': Izd-vo Ryazanskogo gop. agrotehnol. un-ta, 2019. P. 323–329.
- Kshnikatkina A. N. Semenchov A. V. Seed yield of Pannonian clover (*Trifolium pannonicum* Jacq) under different nutrition regimes, Vestnik Ul'yanovskoy gosudarstvennoy sel'skohozyaystvennoy akademii. 2013. No. 2 (22). P. 21–24.
- Kurenkova S. V. Pigment system of cultivated plants in the middle taiga subzone of the European Northeast. Ekaterinburg: UrO RAN, 1998. 114 p.
- Ladygin V. G. Shirshikova G. N. Current concepts of the functional role of carotenoids in eukaryotic chloroplasts, Zhurnal obschey biologii. 2006. T. 67, No. 3. P. 163–189.
- Lichtenthaler H. K. Chlorophylls and Carotenoids: Pigments of Photosynthetic Biomembranes, Methods in Enzymology. Vol. 148. P. 350–382.
- Lobanov A. N. Poluyudova T. V. Production of exopolysaccharides by bacteria *Rhizobium leguminosarum* with intermitten cultivation, Biomika. 2020. T. 12, No. 2. P. 224–231.
- Maslova T. G. Popova I. A. Popova O. F. Critical evaluation of the spectrophotometric method for the quantitative determination of carotenoids, Fiziologiya rasteniy. 1986. T. 39, No. 6. P. 615–619.
- Nechaeva T. V. Yakutina O. P. Bogolyubova E. V. Pannonian clover (*Trifolium pannonicum* Jacq.) – a promising fodder crop and phytomeliorant (literature review), Pochvy i okruzhayuschaya sreda. 2020. T. 3, No. 1. e115. DOI: 10.31251/pos.v3i1.115
- Pavlova A. I. Analysis of elevation interpolation methods for creating digital elevation models, Optoelectronics, Instrumentation and Data Processing. 2017. Vol. 53, No 2. P. 171–177. DOI: 10.3103/S8756699017020108
- Photosynthetic pigments – chemical structure, biological function and ecology, Eds. T. K. Golovko, W. I. Gruszeski, M. N. V. Prasad, K. Strzalka. Syktyvkar, 2014. 448 p.
- Popova E. V. Arzamasova E. G. Shihova I. V. Seed quality of Pannonian clover (*Trifolium pannonicum* Jacq.) cultivar Snezhok, Agrarnaya nauka Evro-Severo-Vostoka. 2022. T. 23, No. 5. P. 675–684. DOI: 10.30766/2072-9081.2022.23.5.675-684
- Provorov N. A. Tihonovich I. A. Vorob'ev N. I. Symbiosis and symbiogenesis. SPb.: Inform-Navigator, 2018. 464 p.
- Rezanka T., Dembitsky V. M. Metabolites produced by cyanobacteria belonging to several species of the family Nostocaceae, Folia Microbiol. 2006. Vol. 51. P. 159–182.
- Shlyk A. A. Determination of chlorophylls and carotenoids in green leaf extracts, Biohimicheskie metody v fiziologii rasteniy. M.: Nauka, 1971. C. 154–171.
- Sirenko L. A. Kozickaya V. N. Biologically active substances of algae and water quality. Kiev: Naukova dumka, 1988. 256 p.
- Starikov P. A. Domracheva L. I. Skugoreva S. G. Comparative evaluation of nutrient media for the cultivation of micromycetes of the genus *Trichoderma*, Teoreticheskaya i prikladnaya ekologiya. 2022. No. 1. P. 44–49. DOI: 10.25750/1995-4301-2022-1-044-049

- Swain S. S., Paidesetty S. K., Padhy N. R. Antibacterial, antifungal and antimycobacterial compounds from cyanobacteria, *Biomedicine & Pharmacotherapy*. 2017. Vol. 90. P. 760–776. DOI: 10.1016/j.biopha.2017.04.030
- Tovstik E. V. Kozybaeva D. V. Domracheva L. I. Trefilova L. V. Kovina A. L. Malygina O. N. Shabalina A. V. Evaluation of the effect of cyanobacteria and streptomyces on the rhizosphere microflora of *Georgina wild*, *Biodiagnostika sostoyaniya prirodnyh i prirodno-tehnogennyh sistem: Materialy HV Vserossiyskoy nauchno-prakticheskoy konferencii s mezhdunarodnym uchastiem. Kniga 2.* Kirov: VyatGU, 2017. P. 97–100.
- Woo S. L., Ruocco M., Vinale F., Nigro M., Marra R., Lombardi N., Pascale A., Lanzuise S., Manganiello G., Lorito M. Trichoderma-based products and their widespread use in agriculture, *The Open Mycology Journal*. 2014. Vol. 8, No 18. P. 71–126.
- Zykova Yu. N. Properties of cyanobacteria as objects of biotechnology, *Razvitie nauchnoy, tvorcheskoy i innovacionnoy deyatelnosti molodezhi. Lesnikovo*, 2016. P. 10–14.



УДК УДК 630.114.351:631.963.3

# ХАРАКТЕРИСТИКА МИКРОМИЦЕТНОГО КОМПЛЕКСА В ПОДСТИЛКЕ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫХ КУЛЬТУР СОСНЫ СКРУЧЕННОЙ (*PINUS CONTORTA* DOUGL.)

**КОВАЛЕВА**

Вера Александровна

*Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, kovaleva@ib.komisc.ru*

**ВИНОГРАДОВА**

Юлия Алексеевна

*кандидат биологических наук, Институт биологии Коми НЦ УрО  
РАН, vinogradova@ib.komisc.ru*

**ПРИСТОВА**

Татьяна Александровна

*кандидат биологических наук, Институт биологии Коми НЦ УрО  
РАН, pristova@ib.komisc.ru*

**ФЕДОРКОВ**

Алексей Леонардович

*доктор биологических наук, Институт биологии Коми НЦ УрО  
РАН, fedorkov@ib.komisc.ru*

**Ключевые слова:**

экспериментальные культуры  
*Pinus contorta* Dougl.  
лесная подстилка  
микромицеты  
биологическое разнообразие  
микробная биомасса

**Аннотация:** Проведены исследования видового разнообразия культивируемых микромицетов в подстилке 20-летних экспериментальных культур сосны скрученной (*Pinus contorta* Dougl.). Культуры созданы на землях, вышедших из-под сельскохозяйственного использования. Выделено 17 видов микроскопических грибов из 9 родов. В видовом составе микромицетов выделены характерные для таежных лесов и широко распространенные в лесных экосистемах Севера виды: *Penicillium camemberti*, *Penicillium lanosum*, *Pseudogymnoascus pannorum*, *Trichoderma koningii*, *Umbelopsis vinacea* и светлоокрашенный стерильный мицелий. Установлено, что биомасса микроскопических грибов в исследуемых подстилках небольшая и составляет 0.75 мг/г а.с.п., при этом 96 % биомассы приходится на мицелий, 4 % – на споры грибов. Мицелий грибов представлен функционально активными гифами беспряжкового «живого» мицелия длиной 568 м/г а.с.п. В подстилке, формирующейся под культурами сосны скрученной, микромицетный комплекс представлен невысоким видовым разнообразием с высокой долей случайных и редких видов. Отличается функциональной незрелостью, что связано с маломощностью подстилки, заторможенностью процессов минерализации и гумификации.

© Петрозаводский государственный университет

Получена: 16 марта 2023

Подписана к печати: 27 июня 2023 года

## Введение

Модель интенсивного использования и воспроизводства лесов предусматривает ускоренное выращивание древесины, в т. ч. за счет введения быстрорастущих древесных пород. В таежной зоне РФ одна из таких пород – сосна скрученная (*Pinus contorta* Dougl.), естественным ареалом которой является западная часть Северной Америки (Мелехов, 1984; Элайс, 2014). Исследования, проведенные в Фенноскандии и в таежной зоне европейской части России, показали, что сосна скрученная превосходит сосну обыкновенную по скорости роста (Fedorkov, Gutiy, 2017; Раевский, Пеккоев, 2013; Феклистов и др., 2008; Elfving et al., 2001; Varmola et al., 2000). Введение интродуцентов для искусственного восстановления лесов на примере сосны скрученной из-за различий с местной сосной может привести к изменениям качества опада и подстилки (McIntosh et al., 2012). Это, в свою очередь, может вызвать изменения в экосистемных процессах (например, скорости разложения и круговорота питательных веществ), а также в свойствах экосистемы (например, размеры почвенного пула углерода). Даже если интродуцированные и местные виды функционально схожи, но различаются темпами роста и, как следствие, поступлением органического материала с опадом в подстилку, они все равно приведут к изменениям в свойствах и процессах экосистем (McIntosh et al., 2012).

Лесная подстилка – важный компонент лесной экосистемы, в ней концентрируются органические питательные вещества и формируются благоприятные гидротермические условия для роста и развития почвенных микроорганизмов, которые играют важную роль в преобразовании почвенного органического вещества и круговороте питательных веществ в почве (Богатырев, 1996; Добровольская и др., 2015; Mukhortova, Evgrafova, 2005; Kitikidou, 2012; Yang et al., 2020). Высокое содержание трудноразлагаемых органических соединений и наличие бактерицидных веществ в древесном опаде, высокая кислотность почвы обуславливают доминирующее положение микроскопических грибов в почвенном микробоценозе лесных экосистем. Микромицеты благодаря мощному ферментативному аппарату обеспечивают минерализацию труднодоступных полимерных органических соединений в процессе разложения лесной подстилки

(Терехова, Семенова, 2005; Хабибуллина, Творожникова, 2007; Looby, Treseder, 2018). Качественные и количественные показатели сообщества микромицетов являются индикаторами направления и скорости почвенных процессов при естественном и искусственном лесовосстановлении (Лиханова и др., 2008; Хабибуллина, 2009; Хабибуллина и др., 2018; Мальцев и др., 2017; Banning et al., 2011). Исследования, проведенные в Швеции, показали, что сосна обыкновенная по сравнению с сосной скрученной в искусственных насаждениях производит меньше подстилки и имеет более высокую начальную скорость разложения опада. Эти различия в свойствах подстилки и опада вызывают изменения в микробиологических свойствах почвы (McIntosh et al., 2012). В отечественной литературе мы не обнаружили работ, посвященных микромицетным комплексам в подстилке культур сосны скрученной.

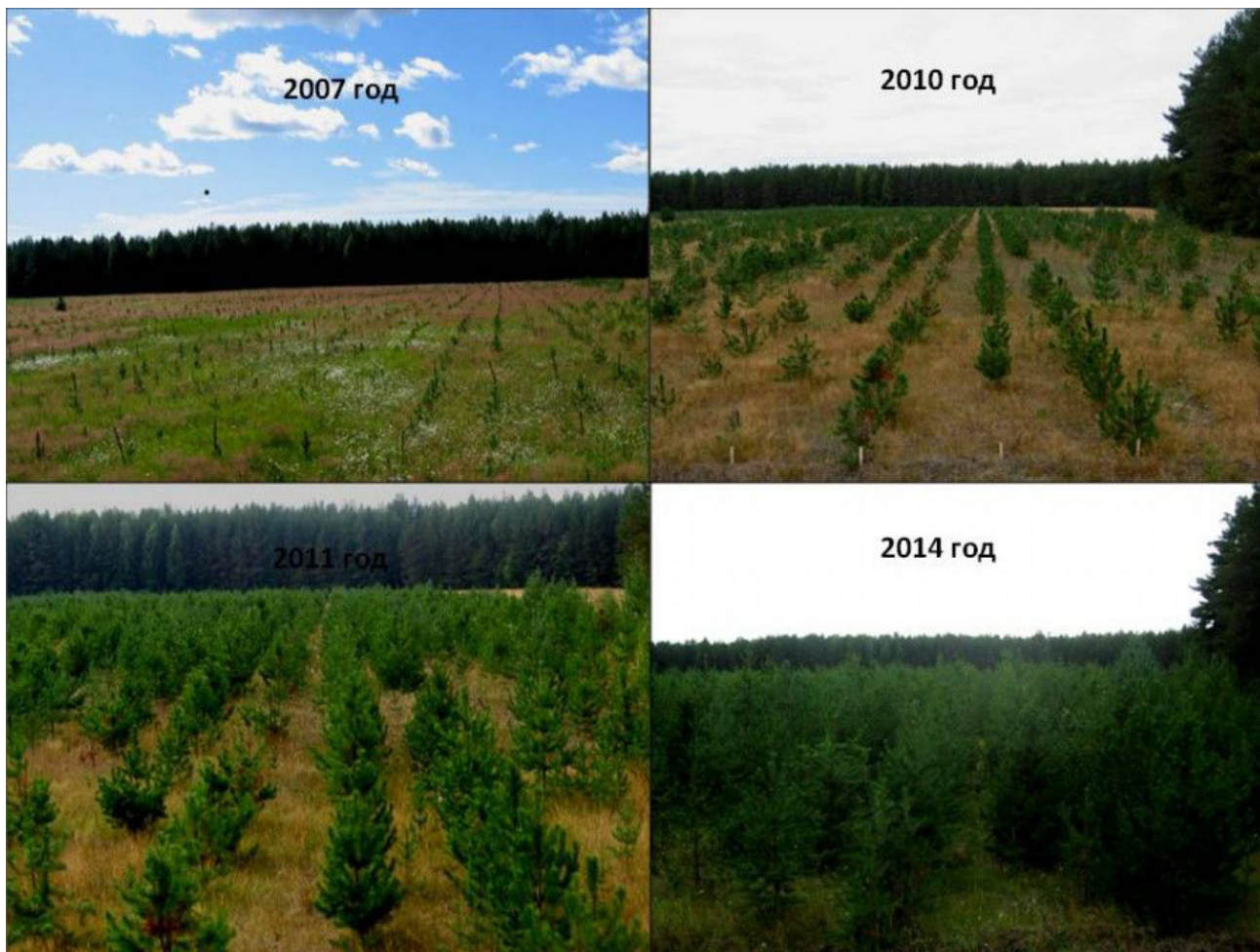
Цель исследования – оценка показателей численности и биомассы почвенных микроскопических грибов, таксономической структуры и видового состава сообщества микромицетов лесной подстилки, формирующейся в экспериментальных культурах сосны скрученной.

## Материалы

Объект исследования – подстилка экспериментальных культур сосны скрученной в Сторожевском лесничестве Республики Коми (61°53' с. ш. 52°45' в. д.), созданных на участке, вышедшем из-под сельскохозяйственного пользования. Посадка 1-летних сеянцев сосны скрученной с закрытой корневой системой произведена весной 2004 г. на площади 1.8 га с размещением 2 × 2 м, густота посадки 2.5 тыс. шт./га.

Около 70 лет назад на месте вырубki сосняка лишайникового проведена раскорчевка и вспашка. Участок длительное время использовался под пашню, которая в 1990-е гг. была заброшена и превратилась в залежь. Впоследствии на залежи после вспашки был создан сеяный луг, который в течение нескольких лет использовался для сенокоса, а затем после прекращения эксплуатации в 2000-х гг. был передан лесничеству. Перед посадкой культур сосны была осуществлена подготовка участка, но вспашка не проводилась. Изначально почва – иллювиально-железистый подзол (песчаная), затем постагрогенная серогумусовая.

Согласно таксационным измерениям,



Экспериментальные культуры сосны скрученной в Storozhevsky district forestry в 2007, 2010, 2011 и 2014 гг.

Experimental plantation of lodgepole pine in the Storozhevsky district forestry in 2007, 2010, 2011 and 2014

проведенным в августе 2021 г., средний диаметр для сосны скрученной составил  $11.9 \pm 0.3$  см, средняя высота –  $7.0 \pm 0.1$  м, для сосны обыкновенной –  $10.0 \pm 0.4$  см и  $6.4 \pm 0.2$  м соответственно.

Видовой состав искусственного фитоценоза к 20-летнему возрасту насчитывает 32 вида сосудистых растений, в т. ч. 8 видов деревьев, 3 – кустарников, 1 – кустарничка, 14 – трав, 6 – мхов, 1 вид лишайника. Древесно-кустарниковая растительность, помимо высаженных ранее видов, представлена небольшими, до 1 м высотой, единичными экземплярами *Betula pendula* Roth., *B. pubescens* Ehrh., *Padus racemosa* L., *Salix caprea* L., *Populus tremula* L. и *Picea obovata* Ledeb., *Juniperus communis* L., *Lonicera pallasii* Ledeb. и *Salix pentandra* L., имеющих семенное происхождение. Общее проективное покрытие (ОПП) растений напочвенного покрова составляет в среднем 80 %, варьируя от 60 до 95 %. Проективное покрытие трав составляет 60–70 %, мхов

– 30–40 %. Моховой покров представлен зелеными мхами и развит неравномерно. Кустарничковый ярус не выражен и представлен единичными экземплярами *Vaccinium myrtillus* L. В видовом составе напочвенного покрова присутствуют сорные и луговые виды, при этом доля участия лесных и лесолуговых видов не превышает 20 %.

## Методы

Отбор подстилки для изучения микромицетного комплекса и измерения ее мощности проводили по всей площади экспериментальных культур. Выделение микромицетов и определение их численности (в колониеобразующих единицах на грамм сухой почвы – КОЕ/г) производили методом посева из серийных разведений на агаризованные среды: Чапека (pH = 4.5), Гетчинсона, сусло-агар в трехкратной повторности для каждого разведения (Методы..., 1991).

Жизнеспособность грибного мицелия определяли с использованием красителя флюоресцеин диацетат (ФДА) (Gaspar et al., 2001), его длину, количество спор, биомассу учитывали методом люминесцентной микроскопии (Методы..., 1991) с применением формул (Полянская, 1996). Таксономическую принадлежность микромицетов идентифицировали с использованием современных определителей (Ellis, 1971; Ramirez, 1982; Егорова, 1986; Pitt, 1991; Александрова, 2006; Domsch et al., 2007). Названия и положения таксонов унифицировали с помощью базы данных IndexFungorum (IndexFungorum, 2023) и MycoBank (MYCOBANK Database, 2023). Для характеристики комплекса микромицетов использовали индексы видового разнообразия Шеннона (H), выравненности Пиелу (E), доминирования Симпсона (D) (Мэгарран, 1992), а также показатели частоты встречаемости и относительного обилия видов (Кураков, 2001). Статистическую обработку полученных данных проводили с применением программы Microsoft Excel. Численность микромицетов представлена как среднее значение и пределы стандартного отклонения.

## Результаты

Под исследуемыми культурами формируется маломощная подстилка толщиной 2–3 см, поэтому разделить ее на подгоризонты по степени гумификации практически невозможно. В подстилке экспериментальных культур выделено 17 видов грибов из 9 родов и светлоокрашенный стерильный мицелий. Комплекс микромицетов характеризуется невысоким видовым разнообразием – индекс разнообразия Шеннона (H) равен 2.39, индекс разнообразия Симпсона (D) имеет низкое значение и равен 0.13. В подстилке исследуемых культур сосны скрученной выровненность видовых обилий (E) характеризуется относительно высоким значением – 0.85, что связано с низким обилием всех выделенных видов микромицетов (1–7 % от общего обилия видов), за исключением светлоокрашенного стерильного мицелия (23 % от общего количества выделенных видов). Численность микромицетов в исследуемых подстилках существенно варьирует от 8.5 до 48.1 тыс. КОЕ/г а.с.п.

Сообщество микромицетов в подстилке исследуемых экспериментальных

культур представлено двумя отделами – *Mucoromycota* и *Ascomycota*. Это основные отделы микроскопических грибов в почвах средней тайги Республики Коми (Хабибуллина, 2009). Отдел *Mucoromycota* представлен 2 видами из одного порядка *Mucorales*, которые составляют 12 % от общего количества выделенных видов. Виды *Mucor hiemalis* и *Umbelopsis vinacea* входят в группу случайных и редких видов по частоте встречаемости (таблица). Отдел *Ascomycota*, которому принадлежит 88 % от общего количества выделенных видов, наиболее многочисленный и насчитывает 15 видов. Он представлен 4 порядками (*Eurotiales*, *Hypocreales*, *Pleosporales*, *Sordariales*) и группой неопределенного таксономического положения (*Incertae sedis*). Самый многочисленный порядок *Eurotiales* содержит 8 видов из двух родов (47 % от общего количества видов) и включает в себя многовидовой род *Penicillium* – 7 видов (41 % от общего количества видов), а также род *Talaromyces*, представленный всего одним видом – *Talaromyces rugulosus* (см. таблицу).

Остальные порядки представлены 1–2 видами микромицетов. Представителями порядка *Hypocreales* в исследуемых подстилках являются виды *Trichoderma koningii* и *Keithomyces carneus*. Порядок *Pleosporales* представлен только одним видом из рода *Phoma*. Видовое разнообразие порядка *Sordariales* ограничено двумя представителями рода *Chaetomium*.

Группа микромицетов неопределенного таксономического положения – *Incertae sedis* представлена видом *Pseudogymnoascus pannorum* и светлоокрашенным стерильным мицелием. Виды данной группы довольно широко распространены в северных почвах (Виноградова и др., 2022).

Структура комплекса микромицетов характеризуется большим количеством редких и случайных – 76.5 %, а также частых видов – 17.6 %, и только *Mycelia sterilla* можно отнести к доминантам по частоте встречаемости (см. таблицу). Из относительно многочисленного рода *Penicillium* в исследуемых образцах подстилки часто встречаются виды *Penicillium camemberti* и *P. thomii*. По относительному обилию в подстилке доминируют *Mycelia sterilla* (33.3 % от общего обилия видов), *Phoma sp.* (10.1 %), *Penicillium thomii* (7.2 %).

Биомасса микроскопических грибов в исследуемых подстилках под культурами сосны составляет 0.75 мг/г а.с.п. Основной

Видовое разнообразие, частота встречаемости (ЧВ) и обилие видов (ОВ) микромицетных грибов, %

Список видов	ЧВ	ОВ
<b>Mucoromycota</b>		
<b>Mucorales</b>		
<i>Mucor hiemalis</i> Wehmer	10	4.3
<i>Umbelopsis vinacea</i> Arx	10	2.9
<b>Ascomycota</b>		
<b>Eurotiales</b>		
<i>Penicillium camemberti</i> Sopp	30	4,3
<i>Penicillium canescens</i> Sopp	20	2.9
<i>Penicillium decumbens</i> Thom	10	1.4
<i>Penicillium lanosum</i> Westling	10	1.4
<i>Penicillium thomii</i> K.M. Zaleski	30	7.2
<i>Penicillium verrucosum</i> Dierckx	10	1.4
<i>Penicillium</i> sp.	10	5.8
<i>Talaromyces rugulosus</i> (Thom) Samson, N. Yilmaz, Frisvad & Seifert	20	4.3
<b>Hypocreales</b>		
<i>Keithomyces carneus</i> (Duché & R. Heim) Samson, Luangsa-ard & Houbraken	20	4.3
<i>Trichoderma koningii</i> Oudemans	10	2.9
<b>Pleosporales</b>		
<i>Phoma</i> sp.	30	10.1
<b>Sordariales</b>		
<i>Chaetomium globosum</i> Kunze	20	4.3
<i>Chaetomium</i> sp.	10	2.9
<b>Incertae sedis</b>		
<i>Pseudogymnoascus pannorum</i> (Link) Minnis & D.L. Lindner	20	5.8
Светлоокрашенный стерильный мицелий	60	33.3

вклад в ее структуру вносит мицелий (96 %), на долю биомассы спор грибов приходится всего 4 % от общей биомассы. Мицелий грибов представлен функционально активными гифами беспряжкового «живого» мицелия с невысокими параметрами длины – 568 м/г а.с.п.

## Обсуждение

Для сравнительного анализа сообщества почвенных грибов в органогенном горизонте исследуемых 20-летних культур сосны скрученной использованы данные, полученные для территории Республики Коми в сосняке, сформированном в результате самовосстановительной посттехногенной сукцессии в подзоне средней тайги (Хабибуллина и др., 2018), и культурах сосны обыкновенной, высаженных на песчанном карьере (Лиханова и др., 2008). В сосняке из подстилки сосновой парцеллы с подростом березы, сформировавшейся на месте травянистого сообщества, выделено 32 вида, а индекс видового разнообразия Шеннона равен 3.0 (Хабибул-

лина и др., 2018). Эти показатели выше, чем полученные нами. Общими для подстилки сосняка и исследуемых культур оказались виды: *Mucor hiemalis*, *Umbelopsis vinacea*, *Penicillium thomii*, *Trichoderma koningii*, *Pseudogymnoascus pannorum* и светлоокрашенный стерильный мицелий. В опыте по лесовосстановлению песчаных карьеров с посадкой сосны обыкновенной и внесением торфа выделено 14 видов микромицетов из 6 родов (Лиханова и др., 2008). Сравнение результатов исследования микоценоза подстилки в культурах сосны скрученной на постагрогенной почве и в подстилке культур сосны обыкновенной на месте песчаного карьера показало, что для обоих насаждений характерно невысокое видовое разнообразие сообществ микромицетов. При этом общими для сравниваемых комплексов микромицетов являются виды, характерные для таежных лесов и широко распространенные в лесных экосистемах Севера: *Penicillium camemberti*, *Penicillium lanosum*, *Pseudogymnoascus pannorum*, *Trichoderma*

*koningii*, *Umbelopsis vinacea* и светлоокрашенный стерильный мицелий.

Сопоставляя полученные данные с биомассой и длиной мицелия грибов в органо-генных слоях почвы сосняков естественного происхождения, можно отметить, что показатели в них значительно выше. Так, в подстилке сосняков Кольского п-ова биомасса грибов составляет в среднем 3.2 мг/г, длина мицелия – 1966 м/г (Kornejkova, 2018), в среднетаежных естественных сосновых насаждениях Республики Коми длина грибного мицелия в 5 раз больше по сравнению с нашими данными (Виноградова и др., 2017).

Низкие значения показателей, полученных для микромицетного комплекса в исследуемых экспериментальных культурах, объясняются различными причинами. Одной из них является специфический видовой состав растений напочвенного покрова. Известно, что развитый моховой покров, как правило, приводит к снижению численности микромицетов (Thormann, 2006). Однако в исследуемых культурах он неоднороден и менее развит, чем травянистый покров, его влияние проявляется в большей степени в высокой вариабельности численности микромицетов. В живом напочвенном покрове высока доля участия луговых и сорных видов растений, которые сохранились с того времени, когда на месте культур находился сеяный луг, что указывает на продолжающийся процесс формирования напочвенного покрова. Нами выявлено большое количество редких и случайных видов микромицетов (77 %), которые, как известно, обеспечивают устойчивость сообществ микроорганизмов в меняющихся условиях, особенно при антропогенном воздействии (Хабибуллина и др., 2009). Это указывает на то, что микромицетный комплекс находится в переходной стадии формирования сообщества, характерного для таежных сосняков. По нашему мнению, основной причиной, влияющей

на низкие показатели, характеризующие микромицетный комплекс, является то, что участок, на котором созданы культуры сосны скрученной, за несколько десятилетий хозяйственной деятельности человека претерпел существенные преобразования: сосняк – вырубка – пашня – залежь – сеяный луг – искусственное насаждение. Антропогенная трансформация приводит к существенным изменениям верхних слоев почвы. Последующая посадка сеянцев сосны способствует восстановлению органо-генного слоя почвы под влиянием формирующегося древостоя, но этот процесс довольно длительный и включает в себя целый ряд преобразований. Таким образом, к 20-летнему возрасту в экспериментальных культурах сосны скрученной формируется маломощная лесная подстилка с микромицетным комплексом, отличающимся низкой биомассой, видовым разнообразием и присутствием небольшого количества видов, характерных для лесных экосистем.

## Заключение

Установлено, что в подстилке 20-летних опытных культур сосны скрученной микромицетный комплекс характеризуется невысоким видовым разнообразием, низкой численностью и биомассой грибов, высокой долей случайных и редких видов в сообществе микромицетов, что позволяет сделать вывод о функциональной незрелости микробного комплекса. Слабое развитие микоценоза может быть обусловлено как многолетней хозяйственной деятельностью человека, так и недостаточным количеством субстрата, которое связано с маломощностью и низкой гумификацией подстилки.

Полученные результаты позволяют дополнить имеющиеся данные по формированию микромицетного комплекса в искусственных насаждениях, в т. ч. с использованием интродуцированного в таежной зоне вида *Pinus contorta*.

## Библиография

- Александрова А. В., Великанов Л. Л., Сидорова И. И. Ключ для определения видов рода *Trichoderma* // Микология и фитопатология. 2006. Т. 40, вып. 6. С. 457–468.
- Базы данных CBS . URL: <http://www.indexfungorum.org> (дата обращения: 18.01.2023).
- Богатырев Л. Г. Образование подстилок – один из важнейших процессов в лесных экосистемах // Почвоведение. 1996. № 4. С. 501–511.
- Виноградова Ю. А., Лаптева Е. М., Ковалева В. А., Перминова Е. М. Разнообразие почвенных микромицетов в торфяных мерзлотных почвах южной тундры // Микология и фитопатология. 2022. Т. 56, № 3. С. 155–169.
- Виноградова Ю. А., Лаптева Е. М., Шергина Н. Н. Функционирование и разнообразие микробных сообществ в почвах сосновых лесов таежной зоны // Сохранение лесных экосистем: проблемы и пути их решения (материалы конференции). Киров, 2017. С. 200–204.



- Добровольская Т. Г., Звягинцев Д. Г., Чернов И. Ю., Головченко А. В., Зенова Г. М., Лысак Л. В., Манчурова Н. А., Марфенина О. Е., Полянская Л. М., Степанов А. Л., Умаров М. М. Роль микроорганизмов в экологических функциях почв // Почвоведение. 2015. № 9. С. 1087.
- Егорова Л. Н. Почвенные грибы Дальнего Востока: Гифомицеты. Л.: Наука, 1986. 191 с.
- Кураков А. В. Методы выделения и характеристика комплексов микроскопических грибов наземных экосистем: Учебное пособие. М.: Макс Пресс, 2001. 92 с.
- Лиханова И. А., Хабибуллина Ф. М., Кураков А. В. Характеристика растительности и почв, рекультивируемых песчаных пустошей нефтяного месторождения (Коми) // Почвоведение. 2008. № 9. С. 1101–1112.
- Мальцев Е. И., Дидович С. В., Мальцева И. А. Сезонные изменения сообществ микроорганизмов и водорослей лесных подстилок древесных насаждений в степной зоне // Почвоведение. 2017. № 8. С. 965–972.
- Мелехов И. С. Интродукция хвойных в лесном хозяйстве // Лесоведение. 1984. № 6. С. 72–78.
- Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир, 1992. 161 с.
- Методы почвенной микробиологии и биохимии / Под ред. Д. Г. Звягинцева. М.: МГУ, 1991. 304 с.
- Полянская Л. М. Микробиологическая сукцессия в почве: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1996. 96 с.
- Раевский Б. В., Пекоев А. Н. Перспективы выращивания сосны скрученной в Южной Карелии // Инновации и технологии в лесном хозяйстве – 2013: Материалы III Междунар. научно-практ. конф. СПб., 2013. Ч. 2. С. 182–193.
- Терехова В. А., Семенова Т. А. Структура сообществ микромицетов и их синэкологические взаимодействия с базидиальными грибами в ходе разложения растительных остатков // Микробиология. 2005. Т. 74, № 1. С. 104–110.
- Феклистов П. А., Бирюков С. Ю., Федяев А. Л. Сравнительные эколого-биологические особенности сосны скрученной и обыкновенной в северной подзоне европейской тайги. Архангельск: Арханг. гос. техн. ун-т, 2008. 118 с.
- Хабибуллина Ф. М. Почвенная микобиота естественных и антропогенно нарушенных экосистем северо-востока Европейской части России: Дис. ... д-ра биол. наук. Сыктывкар, 2009. 364 с.
- Хабибуллина Ф. М., Кузнецова Е. Г., Панюков А. Н., Кураков А. В. Почвенная микобиота на начальных этапах посттехногенной сукцессии в подзоне средней тайги // Микология и фитопатология. 2018. № 52 (5). С. 356–364.
- Хабибуллина Ф. М., Творожникова Т. А. Роль микромицетов в трансформации растительных остатков в ельнике чернично-зеленомошном средней подзоны тайги // Известия высших учебных заведений. Лесной журнал. 2007. № 4. С. 40–47.
- Элайс Т. С. Североамериканские деревья: Определитель / Под ред. И. Ю. Коропачинского. Новосибирск: Гео, 2014. 959 с.
- Banning N. C., Gleeson D. B., Grigg A. H., Grant C. D., Andersen G. L., Brodie E. L., Murphy D. V. Soil microbial community successional patterns during forest ecosystem restoration // Applied and environmental microbiology. 2011. No 77 (17). P. 6158–6164.
- Domsh K. H., Gams W., Anderson T. H. Compendium of soil fungi. IHW-Verlag, Eshing, 2007. 672 p.
- Elfving B., Ericsson T., Rosvall O. The introduction of lodgepole pine for wood production in Sweden – a review // Forest Ecology and Management. 2001. No 141 (1–2). P. 15–29.
- Ellis M. B. Dematiaceous Hyphomycetes. UK. Kew, 1971. 608 p.
- Fedorov A., Gutiy L. Performance of lodgepole pine and Scots pine in field trials located in north-west Russia // Silva Fennica. 2017. Vol. 51, No 1. P. 1692. DOI: 10.14214/af. 1692
- Gaspar M. L., Cabello M. N., Pollero R. et al. Fluorescein diacetate hydrolysis as a measure of fungal biomass in soil // Current Microbiol. 2001. Vol. 42. P. 339–344. URL: <https://doi.org/10.1007/s002840010226> (дата обращения: 18.01.2023).
- Index Fungorum, 2023. URL: <https://www.indexfungorum.org/> (дата обращения: 26.06.2023).
- Kitikidou K. Forest floor nutrient dynamics in chestnut plantation ecosystems // Journal Agricultural Science. 2012. Vol. 4 (4). P. 51–54.
- Kornejkova M. V. Comparative analysis of number and structure of the complexes of microscopic fungi in tundra and taiga soils in the north of the Kola peninsula // Eurasian Soil Sci. 2018. Vol. 51 (1). P. 86–92. URL: <https://doi.org/10.1134/S1064229318010106> (дата обращения: 18.01.2023).
- Looby C. I., Treseder K. K. Shifts in soil fungi and extracellular enzyme activity with simulated climate change in a tropical montane cloud forest // Soil Biology and Biochemistry. 2018. Vol. 117. P. 87–96.
- McIntosh A. C. S., Macdonald S. E., Gundale M. J. Tree species versus regional controls on ecosystem properties and processes: an example using introduced *Pinus contorta* in Swedish boreal forests // Can. J. Forest. Res. 2012. No 42. P. 1228–1238.
- MYCOBANK Database. 2023. URL: <https://www.mycobank.org/> (дата обращения: 26.06.2023).
- Mukhortova L. V., Evgrafova S. Y. Dynamics of organic matter decomposition and microflora composition

- of forest litter in artificial biogeocenoses // *Biology Bulletin*. 2005. Vol. 32. P. 609–614.
- Pitt J. A laboratory guide to common *Penicillium* species. Commonwealth scientific and industrial research organization. N.S.W., Australia, 1991. 47 p.
- Ramirez C. Manual and atlas of the Penicillia. Amsterdam; N.-Y.; Oxford: Elsevier Biomedical Press, 1982. 874 p.
- Thormann M. N. The role of fungi in boreal peatlands // *Ecological Studies*. 2006. Vol. 188. P. 101–123.
- Yang B., Qi K., Bhusal D. R., Huang J., Chen W., Wu Q., Pang X. Soil microbial community and enzymatic activity in soil particle-size fractions of spruce plantation and secondary birch forest // *European Journal of Soil Biology*. 2020. No 99. P. 103–196.
- Varmola M., Salminen H., Rikala R., Kerkela M. Survival and early development of Lodgepole pine // *Scandinavian Journal of Forest Research*. 2000. No 15. P. 410–423.

### **Благодарности**

Работа выполнена при финансовой поддержке тем госзадания Института биологии Коми научного центра УрО РАН «Зональные закономерности динамики структуры и продуктивности первичных и антропогенно измененных фитоценозов лесных и болотных экосистем европейского северо-востока России» (№ 122040100031–8) и «Криогенез как фактор формирования и эволюции почв арктических и бореальных экосистем европейского Северо-Востока в условиях современных антропогенных воздействий, глобальных и региональных климатических трендов» (№ 122040600023–8)

# CHARACTERIZATION OF THE MICROMYCETE COMPLEX IN THE LITTER OF EXPERIMENTAL CULTURES OF LODGEPOLE PINE (*PINUS CONTORTA* DOUGL.)

**KOVALEVA  
Vera Alexandrovna**

*Institute of Biology of Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences (IB Komi SC UB RAS),  
kovaleva@ib.komisc.ru*

**VINOGRADOVA  
Yulia Alekseevna**

*PhD, Institute of Biology of Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences (IB Komi SC UB RAS),  
vinogradova@ib.komisc.ru*

**PRISTOVA  
Tatyana Alexandrovna**

*PhD, Institute of Biology of Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences (IB Komi SC UB RAS),  
pristova@ib.komisc.ru*

**FEDORKOV  
Aleksey Leonardovich**

*DSc, Institute of Biology of Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences (IB Komi SC UB RAS),  
fedorkov@ib.komisc.ru*

## Keywords:

experimental plantation  
*Pinus contorta* Dougl.  
micromycete complex  
experimental  
forest floor  
micromycetes  
biodiversity  
microbial biomass

**Summary:** We studied the species diversity of cultivated micromycetes in the litter of 20-year-old experimental cultures of lodgepole pine (*Pinus contorta* Dougl.). Cultures were created on lands that have come out of agricultural use. Seventeen species of microscopic fungi from 9 genera were identified. Species characteristic of taiga forests and widespread in forest ecosystems of the North were distinguished in the species composition of micromycetes. They are *Penicillium camemberti*, *Penicillium lanosum*, *Pseudogymnoascus pannorum*, *Trichoderma koningii*, *Umbelopsis vinacea* and light-colored sterile mycelium. It was found that the biomass of microscopic fungi in the studied litter is small and amounts to 0.75 mg/g dry soil, with mycelium accounting for 96 % of the biomass and fungal spores for 4 %. The mycelium of fungi is represented by functionally active hyphens of the «living» mycelia, 568 m/g dry soil long. In the litter formed under crops of longepole pine, the micromycete complex is represented by a low species diversity with a high proportion of occasional and rare species. It is characterized by functional immaturity, which is associated with low thickness of the litter, inhibition of the processes of mineralization and humification.

**Received on:** 16 March 2023

**Published on:** 27 June 2023

## References

- Aleksandrova A. V. Velikanov L. L. Sidorova I. I. Key to identify species of the genus *Trichoderma*, Mikologiya i fitopatologiya. 2006. T. 40, vyp. 6. P. 457–468.
- Banning N. C., Gleeson D. B., Grigg A. H., Grant C. D., Andersen G. L., Brodie E. L., Murphy D. V. Soil microbial community successional patterns during forest ecosystem restoration, Applied and environmental microbiology. 2011. No 77 (17). R. 6158–6164.
- Bogatyrev L. G. Litter formation is one of the most important processes in forest ecosystems, Pochvovedenie. 1996. No. 4. P. 501–511.
- CBS databases. URL: <http://www.indexfungorum.org> (data obrascheniya: 18.01.2023).
- Dobrovolskaya T. G. Zvyaginцев D. G. Chernov I. Yu. Golovchenko A. V. Zenova G. M. Lysak L. V. Manchurova N. A. Marfenina O. E. Polyanskaya L. M. Stepanov A. L. Umarov M. M. The role of microorganisms in the ecological functions of soils, Pochvovedenie. 2015. No. 9. P. 1087.

- Domsh K. H., Gams W., Anderson T. H. Compendium of soil fungi. IHW-Verlag, Eshing, 2007. 672 p.
- Egorova L. N. Soil fungi of the Far East: Hyphomycetes. L.: Nauka, 1986. 191 p.
- Elays T. S. North American Trees: Key, Pod red. I. Yu. Koropachinskogo. Novosibirsk: Geo, 2014. 959 p.
- Elfving B., Ericsson T., Rosvall O. The introduction of lodgepole pine for wood production in Sweden – a review, *Forest Ecology and Management*. 2001. No 141 (1–2). P. 15–29.
- Ellis M. B. Dematiaceous Hyphomycetes. UK. Kew, 1971. 608 p.
- Fedorkov A., Gutiy L. Performance of lodgepole pine and Scots pine in field trials located in north-west Russia, *Silva Fennica*. 2017. Vol. 51, No 1. P. 1692. DOI: 10.14214/af. 1692
- Feklistov P. A. Biryukov S. Yu. Fedyaev A. L. Comparative ecological and biological features of Pinus Pinus and Scotch Pine in the Northern subzone of the European taiga. Arhangel'sk: Arhang. gop. tehn. un-t, 2008. 118 p.
- Gaspar M. L., Cabello M. N., Pollero R. et al. Fluorescein diacetate hydrolysis as a measure of fungal biomass in soil, *Current Microbiol.* 2001. Vol. 42. P. 339–344. URL: <https://doi.org/10.1007/s002840010226> (data obrascheniya: 18.01.2023).
- Habibullina F. M. Kuznecova E. G. Panyukov A. N. Kurakov A. V. Soil mycobiota at the initial stages of posttechnogenic succession in the middle taiga subzone, *Mikologiya i fitopatologiya*. 2018. No. 52 (5). P. 356–364.
- Habibullina F. M. Tvorozhnikova T. A. The role of micromycetes in the transformation of plant residues in the blueberry-green-moss spruce forest of the middle subzone of the taiga, *Izvestiya vysshih uchebnyh zavedeniy. Lesnoy zhurnal*. 2007. No. 4. P. 40–47.
- Habibullina F. M. Soil mycobiota of natural and anthropogenically disturbed ecosystems in the northeast of the European part of Russia: Dip. ... d-ra biol. nauk. Syktyvkar, 2009. 364 p.
- Index Fungorum, 2023. URL: <https://www.indexfungorum.org/> (data obrascheniya: 26.06.2023).
- Kitikidou K. Forest floor nutrient dynamics in chestnut plantation ecosystems, *Journal Agricultural Science*. 2012. Vol. 4 (4). P. 51–54.
- Kornejkova M. V. Comparative analysis of number and structure of the complexes of microscopic fungi in tundra and taiga soils in the north of the Kola peninsula, *Eurasian Soil Sci.* 2018. Vol. 51 (1). P. 86–92. URL: <https://doi.org/10.1134/S1064229318010106> (data obrascheniya: 18.01.2023).
- Kurakov A. V. Methods for isolation and characterization of complexes of microscopic fungi in terrestrial ecosystems: Textbook. M.: Maks Press, 2001. 92 p.
- Lihanova I. A. Habibullina F. M. Kurakov A. V. Characteristics of vegetation and soils, reclaimed sandy barrens of the oil field (Komi), *Pochvovedenie*. 2008. No. 9. P. 1101–1112.
- Looby C. I., Treseder K. K. Shifts in soil fungi and extracellular enzyme activity with simulated climate change in a tropical montane cloud forest, *Soil Biology and Biochemistry*. 2018. Vol. 117. R. 87–96. MYCOBANK Database. 2023. URL: <https://www.mycobank.org/> (data obrascheniya: 26.06.2023).
- Mal'cev E. I. Didovich S. V. Mal'ceva I. A. Seasonal changes in communities of microorganisms and algae in forest floors of tree plantations in the steppe zone, *Pochvovedenie*. 2017. No. 8. P. 965–972.
- McIntosh A. C. S., Macdonald S. E., Gundale M. J. Tree species versus regional controls on ecosystem properties and processes: an example using introduced *Pinus contorta* in Swedish boreal forests, *Can. J. Forest. Res.* 2012. No 42. P. 1228–1238.
- Megarran E. Ecological diversity and its measurement. M.: Mir, 1992. 161 p.
- Melehov I. S. Introduction of conifers in forestry, *Lesovedenie*. 1984. No. 6. P. 72–78.
- Methods of soil microbiology and biochemistry, Pod red. D. G. Zvyaginceva. M.: MGU, 1991. 304 p.
- Mukhortova L. V., Evgrafova S. Y. Dynamics of organic matter decomposition and microflora composition of forest litter in artificial biogeocenoses, *Biology Bulletin*. 2005. Vol. 32. P. 609–614.
- Pitt J. A laboratory guide to common *Penicillium* species. Commonwealth scientific and industrial research organization. N.S.W., Australia, 1991. 47 p.
- Polyanskaya L. M. Microbiological succession in soil: Avtoref. dip. ... d-ra biol. nauk. M., 1996. 96 p.
- Raevskiy B. V. Pekkoev A. N. Prospects for growing lodgepole pine in South Karelia, *Innovacii i tehnologii v lesnom hozyaystve – 2013: Materialy III Mezhdunar. nauchno-prakt. konf. SPb.*, 2013. Ch. 2. C. 182–193.
- Ramirez C. Manual and atlas of the *Penicillia*. Amsterdam; N, Y.; Oxford: Elsevier Biomedical Press, 1982. 874 p.
- Terehova V. A. Semenova T. A. The structure of micromycete communities and their synecological interactions with basidial fungi during the decomposition of plant residues, *Mikrobiologiya*. 2005. T. 74, No. 1. P. 104–110.
- Thormann M. N. The role of fungi in boreal peatlands, *Ecological Studies*. 2006. Vol. 188. P. 101–123.
- Varmola M., Salminen H., Rikala R., Kerkela M. Survival and early development of Lodgepole pine, *Scandinavian Journal of Forest Research*. 2000. No 15. P. 410–423.
- Vinogradova Yu. A. Lapteva E. M. Kovaleva V. A. Perminova E. M. Diversity of soil micromycetes in permafrost peat soils of the Southern tundra, *Mikologiya i fitopatologiya*. 2022. T. 56, No. 3. P. 155–169.
- Vinogradova Yu. A. Lapteva E. M. Shergina N. N. Functioning and diversity of microbial communities in

- soils of pine forests in the taiga zone, Sohranenie lesnyh ekosistem: problemy i puti ih resheniya (materialy konferencii). Kirov, 2017. P. 200–204.
- Yang B., Qi K., Bhusal D. R., Huang J., Chen W., Wu Q., Pang X. Soil microbial community and enzymatic activity in soil particle-size fractions of spruce plantation and secondary birch forest, European Journal of Soil Biology. 2020. No 99. P. 103–196.



УДК 576.895.77

# ЛАНДШАФТНЫЕ ОСОБЕННОСТИ РАСПРОСТРАНЕНИЯ КРОВСОСУЩИХ КОМАРОВ (DIPTERA: CULICIDAE) В РЕСПУБЛИКЕ КОМИ

**ПАНЮКОВА**  
Елена Викторовна

*кандидат биологических наук, Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук,  
panykova\_lena@mail.ru*

**КАНЕВ**  
Владимир Алексеевич

*кандидат биологических наук, Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук,  
kanev@ib.komisc.ru*

**Ключевые слова:**  
кровососущие  
комары  
Республика Коми  
гидроландшафты  
Уральские горы  
ландшафтная  
энтомология

**Аннотация:** Природные комплексы с единством условий, влияющих на развитие и расселение кровососущих комаров, названы гидроландшафтами. Представлена схема гидроландшафтного районирования территории Республики Коми на основе концепции гидроландшафтов, разработанной ранее для Новгородской области (Медведев, Панюкова, 2005). Основы для выделения гидроландшафтов сочетают климатические, ландшафтно-гидрологические и биологические характеристики природно-территориальных комплексов. В результате многолетних (2005–2021 гг.) маршрутных и стационарных исследований фауны и экологии кровососущих комаров (Diptera: Culicidae) и особенностей их обитания в ландшафтных условиях нами выделены 6 типов гидроландшафтов для территории Республики Коми, из них 3 характеризуют горные и возвышенные территории Уральской горной страны (горно-водораздельный, предгорно-озерно-речной и грядово-водораздельный-речной) и 3 гидроландшафта отнесены к равнинным территориям Восточно-Европейской платформы (низменно-болотно-водораздельный; низменно-болотно-междуречный и низменно-болотно-озерный). Дополнением к гидроландшафтному методу служит выделение видов эдификаторов и индикаторов. Для каждого типа гидроландшафта указаны массовые виды кровососущих комаров и виды растений как виды-эдификаторы, определяющие характер биоценоза с наиболее благоприятными для них экологическими условиями. Выделены также кровососущие комары и растения как виды-индикаторы гидроландшафта. К ним отнесены редкие или уязвимые в данных условиях виды растений и кровососущих комаров, для которых факторы среды ограничивают их развитие или расселение в данных условиях. Результаты гидроландшафтных исследований можно применять при расчете экологических и эпидемиологических рисков, прогнозировании видового состава кровососущих комаров в труднодоступных районах. Гидроландшафтный метод может быть использован для выявления степени устойчивости экосистем при изменениях, вызванных различными антропогенными факторами.

© Петрозаводский государственный университет

**Рецензент:** М. И. Гордеев

**Получена:** 10 апреля 2023

**Подписана к печати:** 9 июня 2023 года

## Введение

Природные комплексы с единством условий, влияющих на развитие и расселение кровососущих комаров, названы гидроландшафтами или группами ландшафтов. Они характеризуются общностью источников водного питания, сходным характером движения вод вследствие наличия на них гидрообъектов, а также особенностями мезорельефа и грунтов (Медведев, Панюкова, 2005). Схема гидроландшафтного районирования была разработана и применена для территории Новгородской области на основе анализа типизации мест развития кровососущих комаров и гидробиологической оценки влияния ландшафта (Панюкова, 2005). Гидроландшафтное районирование относится к типологическому, т. к. оно выполнено на основе классификации типов местности и соединяет в один тип однородные территории, что соответствует понятию «типологического районирования» (Арманд, 1975). Выделение гидроландшафтов – комплексная характеристика определенного района с точки зрения его пригодности для обитания кровососущих комаров. Важную роль в их выделении играют тип водного питания территории, рельеф и способность грунтов задерживать или пропускать влагу. Гидроландшафты интразональны. При их выделении учитываются зональные составляющие: климат, тип почв и растительность. Данный системный подход можно считать частью ландшафтной энтомологии. Ландшафтная энтомология или энтомология ландшафта изучает ландшафты как среду обитания и жизнедеятельности насекомых. Речь идет о сопряженном исследовании природно-аквальных и природно-территориальных комплексов (Тютюнник, 2009). Системный подход предполагает использование в исследовательском процессе весьма широкого понятия – организации, организованности ландшафтов или экосистем. Это понятие включает две взаимосвязанные части: 1) внутреннюю упорядоченность, согласованность и взаимодействие частей (элементов) целого; 2) совокупность процессов поведения (функционирования), управления и саморегуляции на каждом структурном уровне. Анализ связей внутри гео(эко)системы и между системами составляет суть самого ландшафтно-экологического исследования (Коломыц, 2018). Целью данной работы стало районирование территории Республики Коми на основе анализа роли гидроланд-

шафтных условий в распределении видов кровососущих комаров. В задачи работы входило объединение ландшафтов в более крупные структурные выделы – гидроландшафты, а также указание редких видов-индикаторов и массовых видов-эдификаторов гидроландшафтов на примере кровососущих комаров и растений. Результатом работы стало составление типологической классификации и карты-схемы гидроландшафтов для равнинной и горной территорий Республики Коми.

## Материалы

Регион исследований расположен на северо-востоке европейской части России в границах Республики Коми (РК). Протяженность территории с севера на юг составляет 785 км, с запада на восток – 695 км, площадь – 416774 км<sup>2</sup> (Атлас..., 1964). Рельеф характеризуется чередованием равнинных и горных территорий. Север республики занимает низменная территория Большеземельской тундры. На водоразделе Печоры, Мезени и Вычегды с северо-запада на юго-восток расположен Тиманский кряж. На юго-запад от Тимана раскинулась Вычегодско-Мезенская равнина, переходящая к югу в отроги Северных Увалов. Между Тиманом и Уралом расположена Печорская низменность, имея на западе Больше-Кожвинскую гряду, а на востоке кряж Чернышева. Климат на севере (тундра, лесотундра) – арктический и субарктический, на юге (тайга) – умеренный континентальный. Общая циркуляция атмосферы обуславливает на территории республики преобладание в зимнее время ветров южного и юго-западного направлений, а летом – северного направления. Климат формируется в условиях малого количества солнечной радиации зимой и повышенного летом под воздействием интенсивного западного переноса воздушных масс. Наличие обширных и многочисленных болот, густая речная сеть, обусловленные избыточным увлажнением, способствуют повышенной влажности климата (Атлас..., 1997). Большая протяженность территории в широтном и долготном направлениях, ее неоднородность по геологическому строению, климату и рельефу определяют значительное разнообразие природных условий и ландшафтов. Известно, что формирование определенных фаунистических групп насекомых связано с характером ландшафта и климатом, которые следует рассматривать как сложный единый природный комплекс внешних факто-

ров (Шарков, Лутта, 1977). Фаунистическим материалом для работы послужили сборы имаго и личинок семейства Culicidae на территории РК с 2005 по 2021 г. Всего в анализе использованы данные о 20095 экз. комаров 38 видов, из них на преимагинальной стадии изучены 14806 экз., на стадии имаго – 5289 экз. Сборы кровососущих комаров проведены во всех природных зонах РК. На равнинной территории наибольшее число мест сборов приходится на подзоны южных тундр и средней тайги. В горной части региона наибольшее число сборов выполнено на Полярном и Приполярном Урале. Обработаны имеющиеся литературные сведения и материалы энтомологических коллекций кровососущих комаров Зоологического института РАН (ЗИН РАН, г. Санкт-Петербург) и Института биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН (коллекция Т. С. Остроушко) (ИБ Коми НЦ УрО РАН, г. Сыктывкар). Большая часть собранных коллекционных материалов (личинки и имаго комаров) хранится в Научном музее Института биологии Коми научного центра УрО РАН (г. Сыктывкар), некоторые препараты личинок и имаго переданы в коллекцию Зоологического института РАН (г. Санкт-Петербург). Фотоматериалы (биотопы, виды комаров на различных стадиях) представлены в «Информационной системе по насекомым комплекса гнуса Северо-Востока европейской части России» на сайте Института биологии Коми НЦ УрО РАН (Панюкова и др., 2014). Информация о сборах внесена в электронную таблицу данных в программе Microsoft Excel, которая включает информацию по 30 различным характеристикам сбора (координаты, дата, вид, количество, метод и т. д.). Отметим, что группа экземпляров разных видов из одного сбора имеет отдельную строку в таблице данных, что позволяет анализировать информацию по группировкам видов кровососущих комаров.

В качестве картографической основы для гидроландшафтного районирования использована среднemasштабная (М 1:200000) цифровая ландшафтная карта РК, включающая геоинформацию о 1206 ландшафтах, выделенных ранее С. В. Ильчуковым. Макет карты выполнен на основе критериев, которые частично подходят под задачи нашего исследования. Ландшафтная карта РК составлена на основе камеральной интерпретации большого объема разномасштабного картографического материала с оценкой достоверности использованных методик и кри-

териев (Ильчуков, 2010). За основу объединения ландшафтов в гидроландшафты нами выбраны важнейшие для распространения комаров факторы: преобладающая морфоструктура рельефа, мезоклимат, степень дренированности территории, речная сеть, преобладающий тип грунтов, почв и растительности. Для визуализации территорий ландшафтов проанализированы материалы вертолетной фотоаэросъемки, выполненные В. А. Каневым с 2001 по 2016 г. и Е. В. Панюковой в 2021 г. на экспедиционных маршрутах по горным и равнинным территориям РК. Всего сделано более 1700 фотоснимков на высотах от 600 до 2000 м.

## Методы

Фотоматериалы дают представление о состоянии природных объектов в момент наблюдения. Группы фотографий дополняют и уточняют местоположения стариц, озер, островов на реках, изгибов меандрирующих рек, болотных комплексов, вырубок, лесных массивов. Путь наблюдений отмечен на карте Google Maps с размещением фотографий, а также использованы ресурсы портала <http://gis.rkomi.ru/oort> (Залесская, 2014). Годы проведения фотоаэросъемок и генеральные направления движения на маршрутах показывают широту охвата территории исследования (рис. 1). Наиболее подробно метод аэрофотосъемки для ландшафтного анализа был апробирован 4 августа 2011 г. Были выполнены 714 фотографий с борта вертолета Ми-8 авиакомпании «Комиавиатранс» с использованием камеры Canon G 12. При этом крейсерная скорость вертолета составляла 180 км в час, фотосъемка проведена на высоте 1000–2000 м при отличной видимости. Сделаны фотографии видов земной поверхности на пути следования вертолета от хребта Мань-Хамбо (Печоро-Ильчский заповедник, Северный Урал) до поселка Троицко-Печорск. Временные промежутки между фотографиями составляли от 10 секунд до 3 минут. На каждом фото отмечено время съемки (например: хр. Мань-Хамбо 10 ч. 14 мин., кордон Укьюдин 10 ч. 41 мин., пос. Троицко-Печорск 11 ч. 27 мин.). Отдельные, наиболее интересные участки земной поверхности отсняты многократно, при разном увеличении. Ландшафтная фотосъемка природных объектов охватила бассейны рек Илыч и Печора (правый берег). На фото представлены долины рек: Когель, Изпыредью, Лопью, Сарью, Большая Ляга, р. Шерляга и р. Мылва. Выполнены фото различных



типов болот: верховых (комплексных грядово-мочажинных) и лесных (сосново-кустарничково-сфагновых), а также аапа-болот, переходных и низинных.

При районировании территории РК для учета распространения комаров сем. Culicidae нами был использован классический метод наложения карт (слоев) в программе свободного доступа (ArcGis 9.1). Эколого-географический анализ территории

РК включал также геоинформацию из тематических карт: климатической, почвенной, карты растительности и водных ресурсов (Атлас почв..., 2010; Атлас..., 2011). Карты-схемы созданы в векторном графическом редакторе (Xara Photo & Graphic Designer 6) Е. К. Роговцовой. При решении задач таксономического анализа использован метод обработки информации средствами баз данных (Медведев и др., 2004).

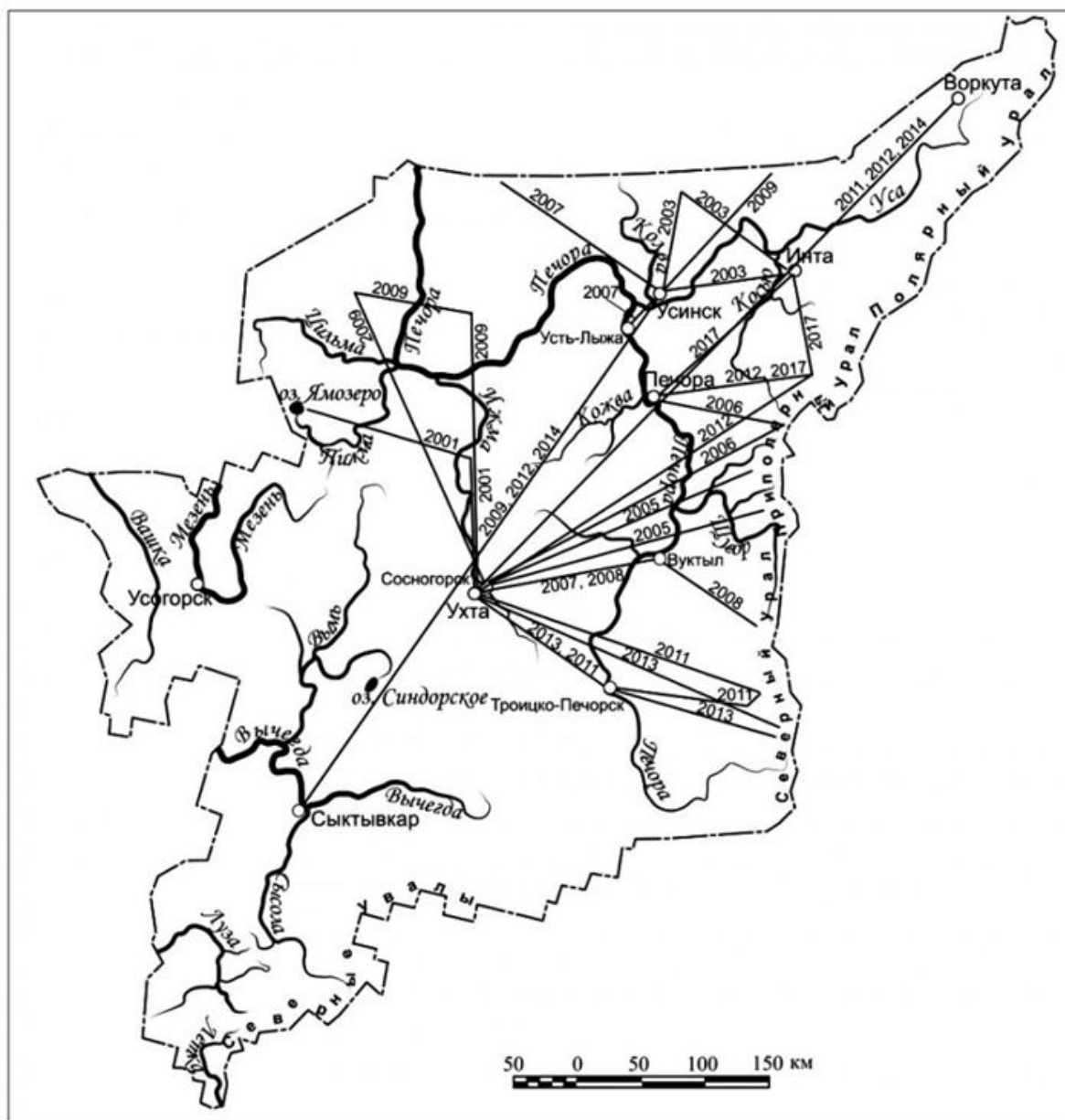


Рис. 1. Карта-схема полетных наблюдений и маршрутов проведения аэрофотосъемки на территории Республики Коми

Fig. 1. Map-scheme of flight observations and routes of aerial photography on the territory of the Komi Republic

Полевые исследования проводили по стандартной методике для рассматриваемой группы насекомых. Сборы личинок кровососущих комаров выполнены эмалированной кюветой размером 18 x 12 x 2 см и водным сачком с длиной ручки 1 м, квадратным сечением обруча (длина стороны 0.12 м) и глубиной сачка 0.15 м. Основным методом полевых исследований имаго был сбор нападающих самок комаров на предплечье учетчика эксгаустером или пробиркой-морилкой в течение 20 минут «на себе» (Гуцевич и др., 1970; Голуб и др., 2021). Качественные фаунистические сборы сделаны нами 5 мл пробиркой. Для сбора накрывали питающегося комара пробиркой, заполненной на треть 70 % этиловым спиртом. Этот способ позволяет собрать материал с минимальным повреждением чешуек тела комара, которые важны для видовой идентификации. При высокой частоте нападения комаров отмечали время в секундах, затраченное на сбор десяти нападающих имаго самок, с последующим перерасчетом числа нападений за 20-минутный интервал. Определение видов комаров выполнено по ключам (Гуцевич и др., 1970; Becker et al., 2010). Для идентификации растений использован региональный определитель (Флора..., 1974, 1976 а, б, 1977). Латинские названия растений приводятся по руководству Черепанова (Черепанов, 1995).

## Результаты

Ранее для территории Новгородской области были составлены фаунистические списки семейства Culicidae для 6 гидроландшафтов. На территории РК также выделены 6 типов гидроландшафтов (рис. 2). Из них 3 характеризуют возвышенные и горные территории (горно-водораздельный, предгорно-озерно-речной и грядово-водораздельно-речной) и 3 гидроландшафта отнесены к равнинным территориям Восточно-Европейской равнины (низменно-болотно-водораздельный, низменно-болотно-междуречный и низменно-болотно-озерный). Три из них (низменно-болотно-водораздельный, низменно-болотно-междуречный и низменно-болотно-озерный) имеют аналоги на территории Новгородской области. Три других гидроландшафта (предгорный-озерно-речной, горно-болотно-междуречно-озерный и горно-озерно-речной) дополняют известную типизацию гидроландшафтов. Горные и предгорные типы гидроландшафтов определены особенностями Уральских гор и дру-

гих возвышенных территорий РК (Тиманский кряж, Северные Увалы), они рассматриваются впервые. Ниже приводится описание каждого типа гидроландшафта по следующему плану: название, описание территории, преобладающий тип почвы и растительного покрова, характер дренированности территории и преобладающий тип грунтов, основные водные объекты на территории гидроландшафта с типом их водного питания. Для каждого гидроландшафта отмечены преобладающие группы растительных сообществ и группировки видов комаров (с выделением видов-эдификаторов и видов-индикаторов гидроландшафтов). К видам-эдификаторам гидроландшафта отнесены массовые виды, определяющие характер биоценоза с наиболее благоприятными для них экологическими условиями. Виды-индикаторы – это редкие или единично встречающиеся в данных условиях виды растений и кровососущих комаров, для которых существующие факторы среды ограничивают их развитие или расселение в условиях конкретного гидроландшафта.

№ 1. Горно-водораздельный (Северный, Приполярный и Полярный Урал) (рис. 3). Этот гидроландшафт характеризуется хорошо выраженным естественным дренажем на горных участках, средним и слабым дренажем в межгорных понижениях, где формируются болота низинного и переходного типов. Преобладающим типом водного питания данной территорией являются атмосферные осадки и грунтовые воды. Наибольшее количество осадков в виде дождя и снега выпадает на наветренных склонах Уральских гор. В Уральских горах хорошо выражена вертикальная поясность, в горно-лесном поясе представлены хвойные и березовые леса, выше, в подгольцовом, располагаются березовые и еловые редколесья, а также луговинные тундры. В горно-тундровом поясе распространены различные тундры (кустарничковые, лишайниковые). Растение-индикатор – ветреница пермская (*Anemonastrum biarmiense* (Juz.) Holub) – редкий вид, занесенный в Красную книгу РК. Растет ветреница вдоль рек и ручьев, часто встречается по окраинам снежников, характерна для горных тундр. Растение-эдификатор – карликовая береза (*Betula nana* L.). Условия для обитания кровососущих комаров здесь очень ограничены. Находки имаго и личинок выполнены только около водотоков и в горной тундре, где в плоских пересяхающих водоемах на скалах возможно

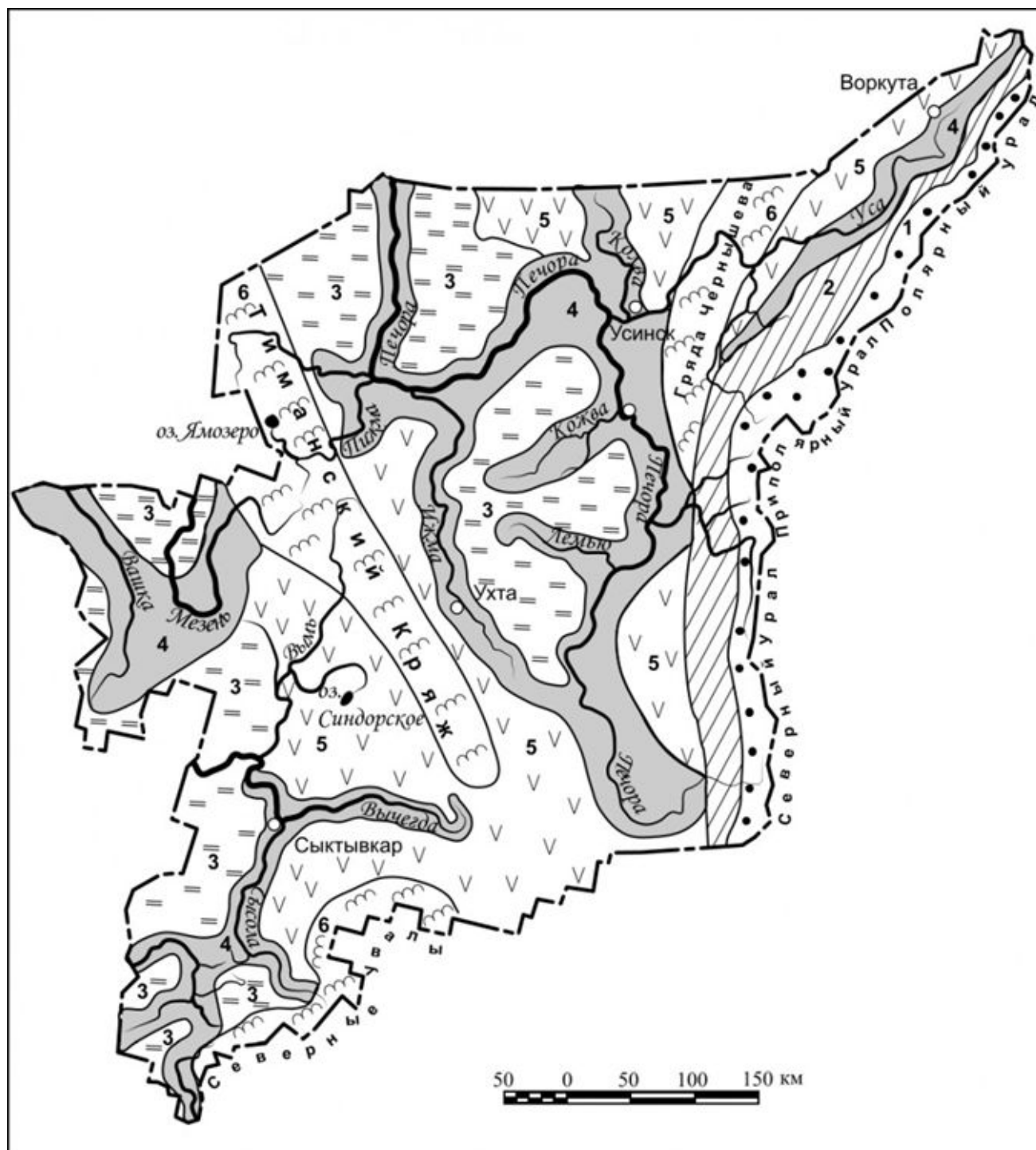


Рис. 2. Карта-схема гидроландшафтного деления территории Республики Коми, цифры на рисунке соответствуют следующим гидроландшафтам. 1. Горно-водораздельный (Северный, Приполярный и Полярный Урал). 2. Предгорно-озерно-речной (возвышенности Высокая Парма, Ыджидпарма и др.). 3. Низменно-болотно-водораздельный (характеризует большие заболоченные пространства, такие как болото Океан). 4. Низменно-болотно-междуречный (широко распространенный гидроландшафт, вытянутый вдоль пойм рек Печоры, Мезени, Вашки, Вычегды, Летки и др.). 5. Низменно-болотно-озерный (заболоченные территории Печорской низменности). 6. Грядово-водораздельно-речной (Тиманский кряж: Косминский Камень, Четласский Камень; гряда Чернышева, Северные Увалы)

Fig. 2. Map-scheme of the hydro-landscape division of the territory of the Komi Republic, the numbers in the picture correspond to the following hydro-landscapes. 1. Mountain-watershed (Northern, Subpolar and Polar Urals). 2. Foothill-lake-river (High Parma and Ydzhidparma hills). 3. Lowland-swamp-watershed (characterizes large swampy areas, such as the Ocean swamp). 4. Lowland-swamp-interfluvial (widespread hydro-landscape stretched along the floodplains of the Pechora, Mezen, Vashke, Vychegda, Letka, etc. rivers). 5. Lowland-marsh-lake (wetlands of the Pechora lowland), 6. Ridge-watershed-river (Timan Ridge: Kosminsky stone, Chetlassky stone; Chernyshev Ridge, Northern Uvaly)

развитие личинок. Типичный для тундры комар *A. hexodontus* Dyar, 1916 в условиях горных тундр выступает в роли эдификатора. В условиях данного гидроландшафта выявлено 11 видов двух родов *Aedes* и *Culiseta*: *Aedes communis* (De Geer, 1776), *A. diantaeus* Howard, Dyar et Knab, 1913, *A. hexodontus* Dyar, 1916, *A. euedes* Howard, Dyar et Knab, 1913, *A. excrucians* (Walker, 1856), *A. intrudens*

Dyar, 1919, *A. nigripes* (Zetterstedt, 1838), *A. pullatus* (Coquillett, 1904), *A. punctor* (Kirby, 1837), *Culiseta alaskaensis* (Ludlow, 1906) и *C. bergrothi* (Edwards, 1921) (Панюкова, 2022). Из этого списка видов комаров эдификатор *A. punctor*, а видами-индикаторами служат редкие виды рода *Culiseta*: *C. alaskaensis* и *C. bergrothi*.



Рис. 3. Хребты Северного Урала (пример территории горно-водораздельного гидроландшафта)  
Fig. 3. Ridges of the Northern Urals (example of the territory of the mountain-watershed hydro-landscape)

№ 2. Предгорно-озерно-речной (возвышенность Высокая Парма, возвышенность Ыджидпарма и др.) (рис. 4). Этот гидроландшафт характеризуется слабым естественным дренажем на предгорных участках, где формируются болота низинного и переходного типов. На возвышенных участках сток интенсивный, данная территория характеризуется средним естественным дренажем. Грунты твердые, разрушенные, сложного химического состава. Преобладающий тип почв – горные на возвышенностях и торфянистые и торфяные в понижениях. На возвышенных участках сток интенсивный. Преобладающим типом питания рек и озер служат ат-

мосферные осадки, приносимые западным переносом воздушных масс. Большинство осадков концентрируется в понижениях, где идет процесс заболачивания. Грунтовые воды также играют важную роль в питании рек и озер. Наибольшее количество запаса осадков в виде дождя и снега сосредоточено в условиях предгорий. Растительность данного гидроландшафта в основном представлена хвойными лесами (еловые с большим участием пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.), сосны кедровой (*Pinus sibirica* Du Tour)), кроме того, есть относительно большие массивы болот, преобладают апа-болота. Растения-индикаторы – сосна кедро-

вая (*Pinus sibirica*), нардосмия гладковатая (*Picea obovata* Ledeb). Растения-эдификаторы – пихта сибирская (*Abies sibirica*) и ель сибирская (*Picea obovata* Ledeb). Видовой состав кровососущих комаров здесь значительно богаче, чем в горных условиях. В

данном гидроландшафте известно 22 вида комаров (Панюкова, Novakovskiy, 2021). К массовым отнесен *A. punctor*. Виды-индикаторы гидроландшафта – *Aedes cantans* (Meigen, 1818), *A. cyprius* Ludlow, 1920 и *Culex torrentium* Martini, 1925.



Рис. 4. Вид на долину р. Илыч, возвышенность Высокая Парма (пример предгорно-озерно-речного гидроландшафта)

Fig. 4. View of the Ilych river valley, Upland High Parma (an example of a foothill-lake-river hydro-landscape)

№ 3. Низменно-болотно-водораздельный (рис. 5). Характеризует большие заболоченные пространства в таежной зоне (болотные системы или комплексы Океан, Усинское, Мартюшевское и др.). Занимает низменные территории с массивами верховых и переходных болот, которые представлены в основном кустарничково-сфагновыми, грядово-мочажинными, грядово-мочажинно-озерковыми комплексами. Кроме того, большую территорию здесь занимают лесные сообщества, которые представлены хвойными, лиственными и смешанными лесами. В хвойных лесах основные лесообразующие породы – ель сибирская (*Picea obovata*) и сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.). Лиственные и смешанные леса расположены в южной и центральной частях республики, из лиственных пород преобладают береза пу-

шистая (*Betula pubescens* Ehrh.) и тополь дрожащий или осина (*Populus tremula* L.). Растения-индикаторы для данного гидроландшафта – морошка (*Rubus chamaemorus* L.), пушица (*Eriophorum vaginatum* L.) и шейцерия болотная (*Scheuchzeria palustris* L.). Эдификаторы – сфагновые мхи и сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris*). Этот гидроландшафт характеризуется преимущественно слабо выраженным естественным дренажем. Основным типом водного питания рек служат атмосферные осадки и грунтовые воды. Грунты гидроландшафта хорошо просачиваемые, мягкие, пластичные, сложенные торфяниками (толщина торфа более 40 см). Преобладают торфяные почвы. На данной территории массово развиваются следующие виды комаров: *A. communis*, *A. diantaeus*, *A. pullatus* и *A. punctor*. Из ука-

занных видов на верховых торфяно-сфагно-вых болотах преобладает ранневесенний *A. punctor*, он отнесен к эдификатору данного гидроландшафта. Болота служат местом развития преимагинальных стадий комаров ранневесенних видов в период интенсивно-

го таяния снега. При этом на болотах видо-вое разнообразие комаров ограничивается условиями высокой кислотности водной среды. Индикатором данной территории служит редкий вид комара *Aedes nigrinus* (Eckstein, 1918).



Рис. 5. Болотно-лесной комплекс (пример низменно-болотно-водораздельного гидроландшафта). Болото Океан

Fig. 5. Swamp-forest complex (an example of a lowland-swamp-watershed hydro-landscape). The Ocean swamp

№ 4. Низменно-болотно-междуречный (рис. 6). Отмечен для таежной и тундровой зон. Он характеризуется низменным плоско-слабонаклонным рельефом, избыточным увлажнением, атмосферным и грунтовым водным питанием территории. Почвы аллювиальные, пойменные на мягких грунтах, сложенных преимущественно песками. Растительность представлена различными типами лесов (хвойные смешанные), болот (кроме верховых и переходных в долинах рек есть небольшие участки низинных и ключевых), в пойме крупных рек расположены луга, особенно в пойме р. Печора. Гидроландшафт, протягиваясь во всех направлениях, занимает долины и надпойменные террасы крупных рек. Длительное время микро-

доемы, в которых возможно развитие комаров, полноводны в низких участках пойм рек, тогда как на хорошо дренируемых склонах и террасах рек они быстро пересыхают. Значительное количество осадков при недостатке тепла и низменном рельефе является одной из причин интенсивного заболачивания в междуречьях и поймах рек. Низменно-болотно-междуречный гидроландшафт занимает территории долин крупных рек европейского северо-востока России. Нами проведены сборы комаров в поймах рек Печоры, Мезени, Вычегды, Сысолы и Лузы. Наиболее распространенными на территории гидроландшафта являются пойменные и суходольные луга, а также ивняки в поймах рек. Растения-индикаторы в данном типе

гидроландшафта – различные виды пушицы (род *Eriophorum* L.), подбел узколистный (*Andromeda polifolia*), белокопытник ложный (*Petasites spurius* (Retz.) Reichenb.), очеретник белый (*Rhynchospora alba* (L.) Vahl) (редкий вид, занесен в Красную книгу РК), росянка круглолистная (*Drosera rotundifolia* L.). Растения-эдификаторы – ель (*Picea obovata*), сосна (*Pinus sylvestris*), черника (*Vaccinium myrtillus* L.), брусника (*Vaccinium vitis-idaea* L.), зеленомошные мхи. Значительное количество осадков при недостатке тепла и низменном рельефе способствует интенсивному заболачиванию в междуречьях. Массовые виды кровососущих комаров в низменно-болотно-междуречном гидроландшафте РК *Aedes cinereus* Meigen, 1818, *A. excrucians* и *A. punctor*. Эта группа эвритопных видов характеризуется приуроченностью к переувлажненным территориям. Для низменно-болотно-междуречного гидроландшафта РК отмечены 38 видов комаров семейства Culicidae, наибольшее число видов для территории республики. Из них эвритопны *Aedes cantans*, *A. cataphylla* (Dyar, 1916), *A. communis*, *A. diantaeus*, *A. leucomelas* (Meigen, 1804), *A. pullatus*, *A. punctor*, *A. cinereus* и *Anopheles messeae* Falleroni, 1926. Встречаются только в этом гидроландшафте стенотопные теплолюбивые *Coquillettidia richiardii* Ficalbi, 1889 и *Anopheles claviger* (Meigen, 1804). Этим двум видам необходимы непромерзающие в зимний период водоемы, т. к. они зимуют на стадии личинки, такие водоемы имеются только в подзоне южной тайги данного типа гидроландшафта. К стенотопным видам (видам-индикаторам), которые обитают в условиях низменных заболоченностей, относятся *A. riparius* Dyar et Knab, 1907, *Anopheles beklemishevi* Stegny et Kabanova, 1976 и *Culex territans* Walker, 1856. По сборам личинок известны виды-индикаторы: *Aedes vexans* (Meigen, 1830), *A. flavescens* (Muller, 1764) и *Culex pipiens* Linnaeus, 1758. В целом для территории РК в низменно-болотно-междуречном гидроландшафте отмечается наибольшее видовое разнообразие кровососущих комаров. На территории данного гидроландшафта может быть найден недавно описанный вид малярийного комара *Anopheles dacica* Linton, Nicolescu end Harbach, 2004, который обнаружен в близких условиях на территории Кировской области (Панюкова и др., 2020). В низменно-болотно-междуречном гидроландшафте возможны находки редких видов родов *Aedes* и *Culiseta*. Наиболее благоприятен для развития комаров период весеннего половодья и высокой воды на реках.

Только в этом гидроландшафте возможны не прогнозируемые всплески численности комаров, связанные с речными процессами (половодье рек, затопление долин после ливневых дождей).

№ 5. Низменно-болотно-озерный (рис. 7). Преобладает в тундровой зоне (Большеземельская и Малоземельская тундры) и включает обширные заболоченные участки Печорской низменности в таежной зоне. Дренаж слабый на всей территории гидроландшафта. В тундровой зоне распространены мерзлотные почвы с труднопросачиваемыми мерзлыми грунтами. В таежной зоне – почвы болотные торфянистые на хорошо просачиваемых грунтах. Питание рек смешанное (снеговое, дождевое). В тундровой зоне преобладают мерзлотные тундрово-глеевые почвы, по долинам рек идут интенсивные процессы торфонакопления, здесь почвы торфяные и торфянистые мерзлотные. В таежной зоне почвы торфяные и торфянистые на возвышенных участках верховых болот. Растительность (фитоценозы) представлена кустарничковыми, ивняковыми, моховыми и лишайниковыми тундрами, по долинам рек на север заходят березовые и еловые редколесья. Растения-индикаторы – сабельник болотный (*Comarum palustre* L.) и вахта трехлистная (*Menyanthes trifoliata* L.). Растения-эдификаторы – сфагновые мхи, сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris*) и ивы (род *Salix* L.). Преобладают комары видов *A. communis*, *A. diantaeus* и *A. intrudens*. Видом-эдификатором служит ранневесенний *A. punctor*. Вид-индикатор – комар *A. cataphylla*.

№ 6. Грядово-водораздельно-речной (Косминский Камень, Четласский Камень, Тиманский кряж, гряда Чернышева, Северные Увалы) (рис. 8). Дренаж данной территории интенсивный, грунты различные, но в основном труднопросачиваемые, способствуют интенсивному стоку. Реки полноводные с различными типами питания. В пределах Тиманского кряжа основным типом растительности являются леса различного состава, но чаще всего еловые, характерно присутствие лиственницы сибирской в лесных фитоценозах. На Северных Увалах обычны смешанные (вторичные) и сосновые леса. Растение-индикатор – нарциссия гладковатая (*Petasites radiatus*). Растение-эдификатор – лиственница сибирская (*Larix sibirica* Ledeb). Видовой состав комаров в условиях этих территорий включает преобладающих по численности: *A. pullatus*, *A. punctor*, *A. communis* и *A. intrudens*. Видом-индикатором служит комар *A. intrudens*.



Рис. 6. Болотно-лесной комплекс низменно-болотно-междуречного гидроландшафта  
Fig. 6. Swamp-forest complex of lowland-swamp-interfluve hydro-landscape



Рис. 7. Большеземельская тундра (низменно-болотно-озерный гидроландшафт)  
Fig. 7. Bolshezemelskaya tundra (lowland-swamp-lake hydro-landscape)





Рис. 8. Тиманский кряж (грядово-водораздельно-речной гидроландшафт)  
Fig. 8. Timan Ridge (ridge-watershed-river hydro-landscape)

## Обсуждение

В результате совмещенного анализа карт, ландшафтных схем и фотоснимков нами выделены гидроландшафтные природные комплексы (гидроландшафты). Сравнение видовых списков с ранее исследованными фаунами гидроландшафтов позволило прогнозировать видовое богатство кровососущих комаров на изучаемой территории с указанием ядра преобладающих по численности видов. Исследование современного состояния природных ландшафтов в сравнении с имеющимися картографическими материалами позволит отслеживать появляющиеся изменения и прогнозировать дальнейшее развитие природных биоценозов. Состав видов кровососущих комаров меняется в зависимости от условий гидроландшафтов. Кровососущий комар как компонент биоценоза присутствует на северных территориях. Соотношение видов-эдификаторов и видов-индикаторов в составе комплекса видов комаров характеризует особенность условий гидроландшафта. По набору факторов среды можно прогнозировать видовой состав и виды-эдификаторы

гидроландшафта, в т. ч. эпидемиологически опасные, такие как малярийные комары или вид *Aedes cinereus* (основной переносчик туляремии на севере). Выделение гидроландшафтов – результат комплексной характеристики территории, который показывает потенциальные возможности для обитания на ней определенных видов кровососущих комаров, которые получают преимущества перед другими видами в конкретных условиях. Гидроландшафтное районирование имеет значение для оценки степени стабильности биогеоценоза при годовых колебаниях температуры воздуха и количества выпадающих осадков. Поскольку влагооборот и температурные условия являются доминирующими факторами, влияющими на распространение кровососущих комаров, можно утверждать, что и численность популяций Culicidae будет подвержена различным колебаниям в зависимости от особенностей гидроландшафтов. Так, в засушливые или, напротив, дождливые годы, в снежные или малоснежные зимы запасы воды на территориях гидроландшафтов будут изменяться в зависимости от просачиваемости грунтов, особенностей рельефа, видового

состава растительности и наличия гидро-объектов. Равнинные гидроландшафты (№ 3 низменно-болотно-водораздельный, № 4 низменно-болотно-междуречный, № 5 низменно-болотно-озерный) лучше сохраняют запасы влаги в засушливые годы, чем горные гидроландшафты. Таким образом, при низком годовом количестве осадков (мало-снежной зиме и засушливом лете) численность популяций кровососущих комаров на равнинных территориях будет выше, чем в горах, максимально высокая численность сохранится в низменно-болотно-озерном (№ 5) гидроландшафте.

### Заключение

В работе представлена схема районирования территории РК на основе концепции гидроландшафтов и анализа распределения экологических групп кровососущих комаров (Diptera: Culicidae). В результате многолетних маршрутных и стационарных исследований 2005–2021 гг. выделены 6 типов гидроландшафтов. Из них 3 характеризуют горные и возвышенные территории Уральской горной страны (горно-водораздельный, предгорно-озерно-речной и грядово-водораздельно-речной), а 3 гидроландшафта отнесены к равнинным территориям Восточно-Европейской платформы (низменно-болотно-во-

дораздельный, низменно-болотно-междуречный и низменно-болотно-озерный). Равнинные гидроландшафты занимают большую часть территории РК. Здесь возможны находки видов, расширяющих свои границы распространения, а также новых видов комаров, которые будут еще описаны в результате развивающихся генетических и цитогенетических исследований. Нами уже были высказаны прогнозы о видовом богатстве кровососущих комаров на неисследованных участках на примере особо охраняемых природных территорий РК (Панюкова, Канев, 2014), которые нашли подтверждение в результате специальных исследований (Панюкова, 2022). Районирование территорий имеет важное практическое значение для оценки степени стабильности условий при климатических изменениях. Результаты гидроландшафтных исследований можно применять при расчете экологических и эпидемиологических рисков, прогнозировании видового состава кровососущих комаров в труднодоступных районах. Гидроландшафтный метод позволит выявить степень устойчивости экосистем при изменениях, вызванных различными антропогенными факторами, и предотвратить их последствия (Обоснование..., 2022).

### Библиография

- Арманд Д. Л. Наука о ландшафте. Основы теории и логико-математические методы . М.: Мысль, 1975. 287 с.
- Атлас Коми Автономной Советской Социалистической Республики . М.: ГУГК, 1964. 112 с.
- Атлас Республики Коми по климату и гидрологии . М.: Дрофа, 1997. 115 с.
- Атлас почв Республики Коми . Сыктывкар: ООО Коми республиканская типография, 2010. 356 с.
- Атлас Республики Коми . М.: Феория, 2011. 448 с.
- Голуб В. Б., Цуриков М. Н., Прокин А. А. Коллекции насекомых: сбор, обработка и хранение материала . Изд. 2. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2021. 358 с.
- Гуцевич А. В., Мончадский А. С., Штакельберг А. А. Комары (Семейство Culicidae). Фауна СССР. Насекомые двукрылые . Л.: Наука, 1970. 384 с.
- Залеская С. И. Использование геоинформационных технологий в управлении особо охраняемыми природными территориями Республики Коми // Современные технологии в деятельности ООПТ: Материалы международной научно-практической конференции (тезисы). Нарочь: Беларусь, 2014. С. 35–36.
- Ильчуков С. В. Ландшафты Республики Коми / Под ред. В. И. Силина. Екатеринбург: УрО РАН, 2010. 200 с.
- Коломыц Э. Г. Экспериментальная географическая экология. Записки географа-натуралиста . М.: Товарищество научных изданий КМК, 2018. 716 с.
- Медведев С. Г., Лобанов А. Л., Лянгузов И. А., Кункова Е. В. Обработка информации средствами баз данных в фаунистических и таксономических исследованиях // Энтомологическое обозрение. 2004. Т. 83, № 4. С. 798–827.
- Медведев С. Г., Панюкова Е. В. Ландшафтные особенности распространения комаров сем. Culicidae (Diptera) в Новгородской области // Энтомологическое обозрение. 2005. Т. 84, № 4. С. 776–805.
- Панюкова Е. В. Кровососущие комары (Diptera: Culicidae) Новгородской области (фауна и экология) : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Сыктывкар, 2005. 23 с.
- Панюкова Е. В. Первые сведения о кровососущих комарах (Diptera: Culicidae) Национального парка «Югыд ва» (Республика Коми, Приполярный Урал) // Паразитология. 2022. Т. 56, № 3. С.

179–187. DOI: 10.31857/S0031184722030012.

- Панюкова Е. В., Канев В. А. Прогноз видового разнообразия кровососущих комаров на охраняемых территориях Республики Коми // Научные исследования как основа охраны природных комплексов заповедников: Материалы Всероссийской научно-практической конференции, посвященной 20-летию государственного природного заповедника «Нургуш». Киров, 2014. С. 100–104.
- Панюкова Е. В., Пестов С. В., Мади Е. Г. Информационная система по насекомым комплекса гнуса Северо-Востока европейской части России // Паразитология. 2014. Т. 48, № 1. С. 71–75.
- Панюкова Е. В., Целищева Л. Г., Пестов С. В., Колесникова А. А., Бакка С. В., Шарахова М. В. Фауна и экология кровососущих комаров (Diptera: Culicidae) государственного природного заповедника «Нургуш» Кировской области // Паразитология. 2020. Т. 54, № 4. С. 322–340.
- Обоснование потенциальных рисков размещения полигона твердых коммунальных отходов / В. В. Елсаков, Е. М. Лаптева, М. И. Василевич, Е. В. Габова, Д. А. Каверин, С. К. Кочанов, Е. В. Панюкова, Т. П. Митюшева, Т. Н. Пыстина, Н. А. Семенова, Т. В. Тихонова // Теоретическая и прикладная экология. 2022. № 4. С. 72–79. DOI: 10.25750/1995-4301-2022-4-072-079.
- Тютюнник Ю. Г. Ландшафтная энтомология: предмет исследования, становление // Известия РАН. Серия географическая. 2009. № 5. С. 34–43.
- Флора северо-востока европейской части СССР / Под ред. А. И. Толмачева. Т. I. Л.: Наука, 1974. 273 с.
- Флора северо-востока европейской части СССР / Под ред. А. И. Толмачева. Т. II. Л.: Наука, 1976а. 315 с.
- Флора северо-востока европейской части СССР / Под ред. А. И. Толмачева. Т. III. Л.: Наука, 1976б. 293 с.
- Флора северо-востока европейской части СССР / Под ред. А. И. Толмачева. Т. IV. Л.: Наука, 1977. 312 с.
- Шарков А. А., Лутта А. С. Влияние ландшафта и климата на распространение кровососущих комаров Мурманской области // Паразитология. 1977. Т. 11, № 4. С. 333–339.
- Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб.: Мир и семья, 1995. 992 с.
- Becker N., Petric D., Zgomba M., Boase C., Dahl C., Madon M., Kaiser A. Mosquitoes and their control. Second Edition. Springer / Heidelberg, Dordrecht, London, New York, 2010. 577 p.
- Panyukova E. V., Novakovskiy A. B. The Complexes of Mosquito Species (Diptera: Culicidae) at the Yaksha Site of the Pechora-Ilych Nature Reserve in the Komi Republic // Entomological Review. 2021. Vol. 101, № 2. P. 1–10. DOI: 10.1134/S0013873821020068.

## Благодарности

Авторы благодарят Е. К. Роговцову за помощь в оформлении картографических материалов. Исследования Е. В. Панюковой выполнены в рамках государственного задания Института биологии Коми ФИЦ УРО РАН «Разнообразие фауны и пространственно-экологическая структура животного населения европейского северо-востока России и сопредельных территорий в условиях изменения окружающей среды и хозяйственного освоения» № 122040600025-2. Исследования В. А. Канева проведены в ходе выполнения темы государственного задания ИБ ФИЦ Коми НЦ УРО РАН «Оценка эколого-ценотического, видового и популяционного разнообразия растительного мира ключевых особо охраняемых природных территорий Республики Коми», № государственной регистрации 1021051101424-8-1.6.11;1.6.19;1.6.20.

# LANDSCAPE FEATURES OF THE DISTRIBUTION OF BLOOD-SUCKING MOSQUITOES (DIPTERA: CULICIDAE) IN THE KOMI REPUBLIC

**PANYUKOVA**  
Elena Viktorovna

*PhD, Institute of Biology of Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences (IB FRC Komi SC UB RAS), panyukova\_lena@mail.ru*

**KANEV**  
Vladimir Alekseevich

*PhD, Institute of Biology of Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences (IB FRC Komi SC UB RAS), kanev@ib.komisc.ru*

## Keywords:

blood-sucking mosquitoes  
Komi Republic  
hydro-landscapes  
Ural Mountains  
landscape entomology

**Summary:** The article deals with the study of natural complexes with uniform conditions affecting the development and settlement of mosquitoes, which are called hydro-landscapes. The scheme of hydro-landscape zoning of the territory of the Komi Republic is presented on the basis of the concept of hydro-landscapes developed earlier for the Novgorod region (Medvedev, Panyukova, 2005). The principles for the allocation of hydro-landscapes combine climatic, landscape-hydrological and biological characteristics of natural-territorial complexes. As a result of long-term (2005–2021) route and stationary studies of the fauna and ecology of blood-sucking mosquitoes (Diptera: Culicidae) and the peculiarities of their habitat factors in landscape conditions, we identified six types of hydro-landscapes for the territory of the Komi Republic. Three of them characterize the mountainous and elevated territories of the Ural mountain country: mountain-watershed, piedmont-lake-river and ridge-watershed-river. Three hydro-landscapes are assigned to the flat territories of the Eastern European Platform: lowland-swamp-watershed; lowland-swamp-interstream and lowland-swamp-lake. The addition to the hydro landscape method is the selection of types of edificers and indicators. For each type of hydro-landscape, mass species of blood-sucking mosquitoes and plant species are indicated as edifying species that determine the nature of the biocenosis with the most favorable environmental conditions for them. Blood-sucking mosquitoes and plants are also identified as indicator species of the hydro-landscape. These include rare or vulnerable plant species and blood-sucking mosquitoes, for which environmental factors limit their development or settlement in these conditions. The results of hydro-landscape studies can be used in calculating environmental and epidemiological risks; forecasting the species composition of blood-sucking mosquitoes in hard-to-reach areas. The hydro landscape method can be used to identify the degree of stability of ecosystems under changes caused by various anthropogenic factors.

**Reviewer:** M. I. Gordeev

**Received on:** 10 April 2023

**Published on:** 09 June 2023

## References

- Armand D. L. Landscape science. Basis of the theory and logico-mathematical methods. M.: Mysl', 1975. 287 p.
- Atlas of the Komi ASSR. M.: GUGK, 1964. 112 p.
- Atlas of the Komi Republic on climate and hydrology. M.: Drofa, 1997. 115 p.
- Atlas of the Komi Republic. M.: Feoriya, 2011. 448 p.
- Becker N., Petric D., Zgomba M., Boase C., Dahl C., Madon M., Kaiser A. Mosquitoes and their control. Second Edition. Springer, Heidelberg, Dordrecht, London, New York, 2010. 577 p.
- Cherepanov S. K. Vascular plants of Russia and neighboring states. SPb.: Mir i sem'ya, 1995. 992 p.
- Flora of the North-East of the European part of the USSR, Pod red. A. I. Tolmacheva. T. I. L.: Nauka, 1974. 273 p.
- Flora of the North-East of the European part of the USSR, Pod red. A. I. Tolmacheva. T. II. L.: Nauka, 1976a.

- 315 p.
- Flora of the North-East of the European part of the USSR, Pod red. A. I. Tolmacheva. T. III. L.: Nauka, 1976b. 293 p.
- Flora of the North-East of the European part of the USSR, Pod red. A. I. Tolmacheva. T. IV. L.: Nauka, 1977. 312 p.
- Golub V. B. Curikov M. N. Prokin A. A. Collections of insects: collecting, processing and storage. Izd. 2. M.: Tovarischestvo nauchnyh izdaniy KMK, 2021. 358 p.
- Gucevich A. V. Monchadskiy A. S. Shtakel'berg A. A. SR. Mosquitoes (Family Culicidae). Fauna of the USSR. Diptera insects. L.: Nauka, 1970. 384 p.
- Il'chukov S. V. Landscapes of the Komi Republic, Pod red. V. I. Silina. Ekaterinburg: UrO RAN, 2010. 200 p.
- Kolomyc E. G. Experimental geographical ecology. Notes of a geographer-naturalist. M.: Tovarischestvo nauchnyh izdaniy KMK, 2018. 716 p.
- Medvedev S. G. Lobanov A. L. Lyanguzov I. A. Kunkova E. V. Data processing by means of databases in faunistic and taxonomic studies, *Entomologicheskoe obozrenie*. 2004. T. 83, No. 4. P. 798–827.
- Medvedev S. G. Panyukova E. V. Landscape features of the distribution of mosquitoes of the fam. Culicidae (Diptera) in the Novgorod Region, *Entomologicheskoe obozrenie*. 2005. T. 84, No. 4. P. 776–805.
- Panyukova E. V. Celischeva L. G. Pestov S. V. Kolesnikova A. A. Bakka S. V. Sharahova M. V. Fauna and ecology of mosquitoes (Diptera: Culicidae) in the Nurgush Nature Reserve of the Kirov region, *Parazitologiya*. 2020. T. 54, No. 4. P. 322–340.
- Panyukova E. V. Kanev V. A. Prediction of species diversity of mosquitoes in protected areas of the Komi Republic, *Nauchnye issledovaniya kak osnova ohrany prirodnyh kompleksov zapovednikov: Materialy Vserossiyskoy nauchno-prakticheskoy konferencii, posvyaschennoy 20-letiyu gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika «Nurgush»*. Kirov, 2014. P. 100–104.
- Panyukova E. V. Pestov S. V. Madi E. G. Information system on insects of the midge complex of the North-East of the European part of Russia, *Parazitologiya*. 2014. T. 48, No. 1. P. 71–75.
- Panyukova E. V. Mosquitoes (Diptera: Culicidae) of the Novgorod region (fauna and ecology): Avtoref. dip. ... kand. biol. nauk. Syktyvkar, 2005. 23 p.
- Panyukova E. V. The first information about mosquitoes (Diptera: Culicidae) of the Yugyd Va National Park (Komi Republic, Subpolar Urals), *Parazitologiya*. 2022. T. 56, No. 3. P. 179–187. DOI: 10.31857/S0031184722030012.
- Panyukova E. V., Novakovskiy A. B. The Complexes of Mosquito Species (Diptera: Culicidae) at the Yaksha Site of the Pechora-Ilych Nature Reserve in the Komi Republic, *Entomological Review*. 2021. Vol. 101, No. 2. P. 1–10. DOI: 10.1134/S0013873821020068.
- Sharkov A. A. Lutta A. S. The influence of landscape and climate on the distribution of mosquitoes in the Murmansk region, *Parazitologiya*. 1977. T. 11, No. 4. P. 333–339.
- Soil Atlas of the Komi Republic. Syktyvkar: OOO Komi respublikanskaya tipografiya, 2010. 356 p.
- Substantiation of the potential risks of placing a municipal solid waste landfill, V. V. Elsakov, E. M. Lapteva, M. I. Vasilevich, E. V. Gabova, D. A. Kaverin, P. K. Kochanov, E. V. Panyukova, T. P. Mityusheva, T. N. Pystina, N. A. Semenova, T. V. Tihonova, *Teoreticheskaya i prikladnaya ekologiya*. 2022. No. 4. P. 72–79. DOI: 10.25750/1995-4301-2022-4-072-079.
- Tyutyunnik Yu. G. Landscape entomology: the subject of research, formation, *Izvestiya RAN. Seriya geograficheskaya*. 2009. No. 5. P. 34–43.
- Zalesskaya S. I. The use of geoinformation technologies in the management of specially protected natural areas of the Komi Republic, *Sovremennye tehnologii v deyatel'nosti OOPT: Materialy mezhdunarodnoy nauchno-prakticheskoy konferencii (tezisy)*. Naroch': Belarus', 2014. P. 35–36.



УДК УДК 574.4+581.55

# ОПЫТ ОЦЕНКИ РЕКРЕАЦИОННОГО ВОЗДЕЙСТВИЯ НА ПРИГОРОДНЫЕ ЗЕЛЕННЫЕ НАСАЖДЕНИЯ СОВРЕМЕННЫМИ МЕТОДАМИ

**ТАРАСОВА**  
Ольга Викторовна

*доктор сельскохозяйственных наук, Сибирский федеральный университет, olvitarasova2010@yandex.ru*

**ШАБАЛИНА**  
Ольга Михайловна

*кандидат биологических наук, Сибирский федеральный университет, shabalina11@bk.ru*

**КРАСНОПЕРОВА**  
Полина Алексеевна

*Сибирский федеральный университет, pkrasnoperova@sfu-kras.ru*

**КОВАЛЕВ**  
Антон Владимирович

*кандидат технических наук, Федеральный исследовательский центр ФИЦ КНЦ СО РАН, sunhi.prim@gmail.com*

**МАРКОВА**  
Анна Дмитриевна

*Сибирский федеральный университет, id187850377@mail.ru*

**ДЕМЬЯНЕНКО**  
Татьяна Николаевна

*кандидат биологических наук, ФГБОУ ВО «Красноярский государственный аграрный университет», t-demyanen@mail.ru*

**Ключевые слова:**  
зеленые насаждения  
видовое разнообразие  
рекреационная дигрессия  
оценка дистанционных методы

**Аннотация:** Городские зеленые насаждения и территории лесопарков вне границ населенных пунктов выполняют многообразные функции, одна из которых – рекреационная. Однако отдыхающий на природе человек становится фактором, нарушающим или даже разрушающим такие экосистемы. В связи с этим рекреационные территории нуждаются в проведении мониторинга состояния и регулировании рекреационных нагрузок. Обычно для оценки состояния таких территорий используются геоботанические обследования. Однако подобные исследования возможны только при участии специалистов и требуют значительного времени. Целью нашей работы является оценка рекреационной нарушенности территории по характеристикам геоботанических исследований и доле площадей, занятых тропиновыми сетями. Основные исследования были проведены в сосновых и сосново-березовых насаждениях на мониторинговых пробных площадях, заложенных на территории парка «Гремячая грива» (граница и пригород г. Красноярск), имеющих разную степень рекреационного воздействия. Для количественной оценки доли тропиновки использовалась съемка с квадрокоптера DJI Mavic 2. Изображения мониторинговых территорий получены с высоты 300 м с разрешением 0.15 x 0.15 м. Изображения территорий были контрастированы с помощью графического редактора. Далее была рассчитана доля площади на изображениях для тропинок в лесном массиве. Для сравнения проводилась инвентаризация видового состава растений с использованием

общепринятых геоботанических методов. Соотношение площадей территорий, покрытых и не покрытых тропиной сетью, использовано в мониторинге рекреационных территорий. Для реализации предложенного метода требуется одноразовая съемка территории, обработка изображений, а расчеты не требуют значительного времени.

© Петрозаводский государственный университет

**Получена:** 20 февраля 2023

**Подписана к печати:** 21 июня 2023 года

## Введение

Городские зеленые насаждения и зеленые территории вне границ города улучшают экологическую обстановку населенного пункта и выполняют разнообразные функции, в т. ч. рекреационную. Однако в результате рекреационной нагрузки на территории происходят изменения во всех природных комплексах. Самые распространенные виды рекреационного воздействия – механическое (вытаптывание, обламывание ветвей, ожог почвы от костров и др.); вынос посетителями ягод, грибов, цветов и др. Именно вытаптывание растительного покрова и уплотнение почвы является постоянным фактором воздействия. Это приводит к обеднению видового состава, снижению проективного покрытия, уменьшению фитомассы растений, изменению структуры напочвенного покрова и подстилки. На рекреационной территории происходит рудерализация фитоценозов, что может привести в течение очень короткого по экологическим меркам времени (20–30 лет) к формированию сетевой структуры леса – чередованию нарушенных и ненарушенных участков. При этом не только нарушаются, но могут и прекратиться процессы естественного возобновления древесной и травянистой растительности. Значительные изменения происходят в зооценозах: меняется соотношение видов, снижается их численность, происходит трансформация микробоценозов (Скрипальщикова, 2008).

Безусловно, рекреационные нагрузки зависят от видов отдыха (массовый повседневный отдых или экскурсии, туризм), т. е. определяются не только количеством отдыхающих, но и концентрацией, и временем пребывания отдыхающих на единице площади. Изменение видового состава растений на территории и площадь вытоптанной поверхности являются одним из важных признаков рекреационной нарушенности территории (Грешилова, Скрипальщикова, 2009).

Целью нашей работы является оценка рекреационной нарушенности территории по результатам геоботанических исследований и доле площадей, занятых тропиной сетями.

## Материалы

Исследования выполнялись на территории экопарка «Гремячая грива», который расположен на территории городских округов г. Красноярск, г. Дивногорск и Емельяновского муниципального района Красноярского края. «Гремячая грива» – цепь сопков, протянувшихся от города Красноярска до Собакиной речки. На территории парка имеется развитая рекреационная инфраструктура: тропы для семейных прогулок, велосипедные дорожки, спортивные комплексы, игровые площадки, пути для любителей интенсивных пеших путешествий по пересеченной местности, экологические тропы, места стоянок, видовые площадки на вершинах и склонах сопков (Экопарк..., 2018; МКЭО Гремячая грива, 2022).

Основная часть исследований проводилась летом 2021 г. В изучаемых лесных сообществах были заложены пробные площади размером 20 × 20 м и сделаны геоботанические описания по традиционным методикам (Методы изучения..., 2002). Размещение пробных площадей на территории парка «Гремячая грива» представлено на рис. 1. Координаты пробных площадей даны в табл. 1.

Помимо этого, были проведены съемки с использованием беспилотных летательных аппаратов (БПЛА) в сосняках северной части экопарка (географические координаты 54° с. ш., 091° в. д.); в сосновых, березово-сосновых и березовых лесах в районе «Визит-центр-2» (пробные площади № 7, 23); в сосняках на территории пробных площадей № 18, 20 и 21 («Третья сопка экопарка»).

## Методы

Описание живого напочвенного покрова проводилось на учетных площадках размером 100 м<sup>2</sup> на каждой пробной площади, для оценки обилия видов была использована комбинированная шкала обилия-покрытия Ж. Браун-Бланке: r – единично; + – менее 1 %; 1 – 1–5 %; 2 – 6–25 %; 3 – 26–50 %; 4 – 51–75 %; 5 – 76–100 %.

Номенклатура сосудистых растений и мхов дана согласно (The Plant List..., 2013).



Рис. 1. Размещение пробных площадей на территории парка «Гремячая грива»  
Fig. 1. Placement of sample plots on the territory of the Gremyachaya Griva park

Для выявления принадлежности видов к основным экологическим и эколого-ценотическим группам использовалась классификация С. В. Дегтевой и А. Б. Новаковского и база данных «Ценофонд лесов Европейской России» (Дегтева, 2011; Ценофонд лесов..., 2012) с учетом классификации Т. Н. Буториной (1963).

Интегральная оценка различий видового разнообразия исследуемых сообществ пробных площадей проводилась с помощью ранговых распределений или «кривых значимости видов». Для построения этих распределений виды ранжируются в порядке убывания обилия. Для описания ранговых распределений видов в сообществах используется уравнение Ципфа – Парето (McGill et al., 2007; Matthews, Whittaker, 2015). Ранг вида – его порядковый номер  $i$  в ряду распределения обилия  $s(i)$  в порядке убывания обилия. В двойных логарифмических координатах график распределения «ранг – обилие» вида – прямая линия.

На территории экопарка «Гремячая грива» производилась съемка с БПЛА dji r4 multispectral ряда для количественной оценки долитропиночной сети. Изображения были получены с высоты 300 м, разрешение 4000 x 3000 точек. В одном случае (пробные

площади №18, 20 и 21) использовался БПЛА с другим разрешением камеры (1600 x 1300 точек). Вследствие этого удобнее в дальнейшем говорить не об абсолютных площадях территорий, а о доле покрытия тропинок от общей площади (в пикселях) лесного покрытия. Далее в графическом редакторе были вырезаны с изображений технические сооружения, водоемы – все объекты, которые не участвовали в дальнейшем расчете. Были прочерчены маршруты тропинок с учетом их ширины. Для дальнейшего расчета площадей тропинки и лесное покрытие были контрастированы.

## Результаты

По традиционной эколого-фитоценотической классификации исследуемые сообщества можно отнести к ассоциациям разнотравной и разнотравно-осочковой (березняки и сосняки разнотравные, осочково-разнотравные) и орляковой серий типов леса. Пробные площади № 1–10, 23 закладывались в наиболее посещаемой части экопарка, пробные площади № 18, 20, 21 («Третья сопка экопарка») – на условно фоновой территории (см. рис. 1, табл. 1).

Сообщества разнотравной серии типов леса – одни из наиболее ценных в рекреационном отношении, поскольку в них созда-



ется оптимальный режим освещения, а хорошо развитый травянистый покров весьма декоративен. Однако в результате высокой рекреационной нагрузки привлекательность

лесных сообществ снижается и запускается процесс рекреационной дигрессии (Казанская и др., 1977).

Таблица 1. Характеристики пробных площадей

№ пробных площадей	Географические координаты	Тип леса / Основная порода (H – высота, м; D – диаметр, см)	Доминанты подлеска / живого почвенного покрова	Стадия дигрессии*
1, 3	55°00.13' с. ш. 92°45.80' в. д. 55°59.91' с. ш. 92°45.01' в. д.	Березняк разнотравный / <i>Betula pendula</i> H = 18–22; D = 30–40	<i>Padus avium</i> , <i>Rosa acicularis</i> / <i>Carex macroura</i> , <i>Agrimonia pilosa</i> , <i>Taraxacum officinale</i> , <i>Cimicifuga foetida</i>	3
2	55°59.88' с. ш. 92°45.09' в. д.	Березняк разнотравный / <i>B. pendula</i> H = 20–25; D = 30–40	<i>Caragana arborescens</i> / <i>C. macroura</i> , <i>A. pilosa</i>	2
4, 5	56°00.00' с. ш. 92°45.59' в. д. 55°59.76' с. ш. 92°44.59' в. д.	Березняк орляковый / <i>B. pendula</i> H = 20–25; D = 30–40	<i>P. avium</i> / <i>Pteridium aquilinum</i> , <i>C. macroura</i> , <i>Anthriscus sylvestris</i>	2
6	55°59.77' с. ш. 92°44.88' в. д.	Сосняк разнотравный / <i>Pinus sylvestris</i> H = 17–20; D = 20–25	<i>P. avium</i> / <i>C. macroura</i> , <i>C. foetida</i> , <i>A. sylvestris</i>	2
7	55°59.74' с. ш. 92°44.18' в. д.	Сосняк разнотравный / <i>P. sylvestris</i> H = 20–25; D = 35–40	<i>P. avium</i> / <i>C. macroura</i> , <i>A. sylvestris</i> , <i>Trifolium repens</i> , <i>A. pilosa</i>	3
9	55°59.64' с. ш. 92°44.60' в. д.	Березняк осочково-разнотравный / <i>B. pendula</i> H = 15–18; D = 35–40	<i>Padus avium</i> , <i>Acer negundo</i> / <i>C. macroura</i> , <i>Cirsium setosum</i>	2
10	55° 59.74' с. ш. 92° 44.21' в. д.	Сосняк разнотравный / <i>P. sylvestris</i> H = 20–25; D = 25–30	<i>P. avium</i> , <i>Crataegus sanguinea</i> , <i>Spiraea media</i> , <i>Cotoneaster melanocarpus</i> , <i>Sorbus sibirica</i> / <i>C. macroura</i> , <i>C. foetida</i>	2
23	55°59.76' с. ш. 92°44.18' в. д.	Сосняк разнотравно-мертвопокровный / <i>P. sylvestris</i> H = 20–25; D = 30–35	- / <i>T. repens</i> ; <i>A. pilosa</i> ; <i>Plantago media</i>	3
18	56°00.69' с. ш. 092°43.48' в. д.	Березняк осочково-разнотравный / <i>B. pendula</i> H = 20–25; D = 20–25	<i>C. melanocarpus</i> , <i>S. sibirica</i> , <i>Swida alba</i> , <i>Salix caprea</i> / <i>C. macroura</i> ; <i>Rubus saxatilis</i> ; <i>Lathyrus gmelinii</i>	1
20	56°00.60' с. ш. 092°42.68' в. д.	Сосняк орляковый / <i>P. sylvestris</i> H = 25–30; D = 35–50	<i>S. sibirica</i> , <i>P. avium</i> , <i>R. acicularis</i> / <i>P. aquilinum</i> , <i>L. gmelinii</i> , <i>Brachypodium pinnatum</i>	1
21	56°00.59' с. ш. 092°42.68' в. д.	Березняк орляковый / <i>B. pendula</i> H = 22–25; D = 25–30	<i>S. caprea</i> , <i>P. avium</i> , / <i>P. aquilinum</i> , <i>L. gmelinii</i> , <i>Milium effusum</i>	1

Примечание. \* по шкале В. П. Чижовой (2011).

В древесном ярусе обследованных березняков преобладающей породой является *Betula pendula* Roth. Большинство деревьев являются перестойными, что может представлять опасность для отдыхающих из-за риска их падения во время сильного ветра. Поваленные деревья отмечаются на терри-

тории довольно часто.

Древесный ярус сосняков представлен *Pinus sylvestris* L. как естественного, так и искусственного происхождения. Возраст деревьев основного полога варьирует от 50 до 80 лет. На фоновой территории встречаются деревья более старшего возраста.

Подрост во всех сообществах в основном представлен сосной высотой до 5 м небольшого диаметра. Большую долю в подросте занимает береза вегетативного происхождения, единично встречаются особи темнохвойных пород. Сосновый подрост, как правило, угнетен (пожелтевшая хвоя, однобокость), что объясняется прежде всего недостатком света под пологом. В целом количество молодых деревьев невелико, поэтому на отдельных участках заложены лесные культуры из ели сибирской и сосны сибирской. В настоящий момент их высота достигает 4–5 м, жизненное состояние хорошее.

Аборигенные виды кустарников, наиболее часто встречающиеся в подлеске, – черемуха (*Padus avium* Mill.), шиповник (*Rosa acicularis* Lindl.), калина (*Viburnum opulus* L.), рябина (*Sorbus sibirica* Hedl.), кизильник (*Cotoneaster melanocarpus* Fisch. ex Blytt), карагана древовидная (*Caragana arborescens* Lam.), как правило, весьма декоративны. Черемуха привлекает посетителей своим пышным цветением в период с мая по июнь, а шиповник – с июня по июль. В конце лета – начале осени привлекательность для отдыхающих создают плодоносящие растения рябины, шиповника, калины и кизильника.

Сообщества орляковой серии типов леса описаны как в рекреационной части экопарка, так и на условно ненарушенной территории. В целом сообщества с орляком менее декоративны, поскольку его густой полог создает монотонность, а также сильно затеняет поверхность почвы и препятствует развитию красочных видов лесного разнотравья.

Березняки и сосняки разнотравные и орляковые относятся к производным типам леса и представляют собой ряды антропогенной трансформации зеленомошных типов леса (Горчаковский, Иванова, 2008). В число доминантов живого напочвенного покрова таких лесов входят *Pteridium aquilinum* и *Carex macroura*. Орляк обыкновенный (*Pteridium aquilinum*) относится к высококонкурентным видам и при создании благоприятных условий достаточно быстро разрастается. Его процветанию способствуют, с одной стороны, биологические особенности, с другой – различные антропогенные факторы (вырубки, пожары, умеренный сбор молодых вай, используемых в пищу, и др.) (Ершова, 2012). Осока большехвостая (*Carex macroura*) – вид с исключительно широким эколого-ценотическим ареалом, толерантный к недостатку света и влаги, но довольно требовательный к богатству почвы, благодаря чему растет

как под пологом темнохвойных пород, так и в светлых лесах. Легко выдерживает конкуренцию с крупнотравьем, но чувствительна к воздействию зеленых мхов (Буторина, 1963). Как вид, образующий плотную дернину, осока, видимо, достаточно устойчива к антропогенной нагрузке, тем более что в этих условиях конкуренция со стороны мхов отсутствует.

В рекреационной части экопарка часто встречаются участки с механически нарушенным почвенным покровом из-за строительства объектов благоустройства. На таких участках отмечены заросли рудеральных видов растений *Cirsium setosum* (Willd.) Bess., *Arctium tomentosum* Mill., *Urtica dioica* L. и др. – бурьян. Заросли бурьяна визуально неприятны для отдыхающих.

В целом видовое флористическое богатство живого напочвенного покрова исследуемых сообществ на пробных площадях варьирует от 22 до 38 видов на 100 м<sup>2</sup>.

На рис. 2 представлена эколого-ценотическая структура березняков разнотравных (пробные площади № 1, 2, 3), на рис. 3 – эколого-ценотическая структура березняков орляковых (пробные площади № 4, 5, 20, 21) различных стадий дигрессии.

В эколого-ценотической структуре сообществ (рис. 2, 3) преобладают виды лугово-опушечной ЭЦГ (Md), на 2-й и 3-й стадиях дигрессии появляются рудеральные виды (Ru) при одновременном снижении количества мелкотравья и неморальной ЭЦГ. Отмечены такие рудеральные виды, как *Taraxacum officinale* (L.) Weber ex F. H. Wigg., *Chenopodium album* L., *Cirsium setosum* (Willd.) Besser ex M. Bieb., *Arctium tomentosum* Mill., *Carduus crispus* Guirão ex Nyman, *Plantago lanceolata* L., *Stellaria graminea* L. и др. В сообществах 3-й стадии дигрессии исчезает высокотравье (Hh).

На рис. 4 (А, Б, В, Г) представлены ранговые распределения относительного обилия видов травяно-кустарничкового яруса для ряда пробных площадей. Ранговое распределение характеризуется следующим уравнением:

$$\ln s(i) = a - b \ln i \quad (1),$$

где параметр  $a$  – логарифм обилия вида ранга 1, а параметр  $b$  характеризует конкуренцию между видами в сообществе. Точность приближения данных учетов с помощью уравнения (1) характеризуется коэффициентом детерминации  $R^2$ . Чем ближе  $R^2$  к 1, тем корректнее представление данных с помощью уравнения (1).

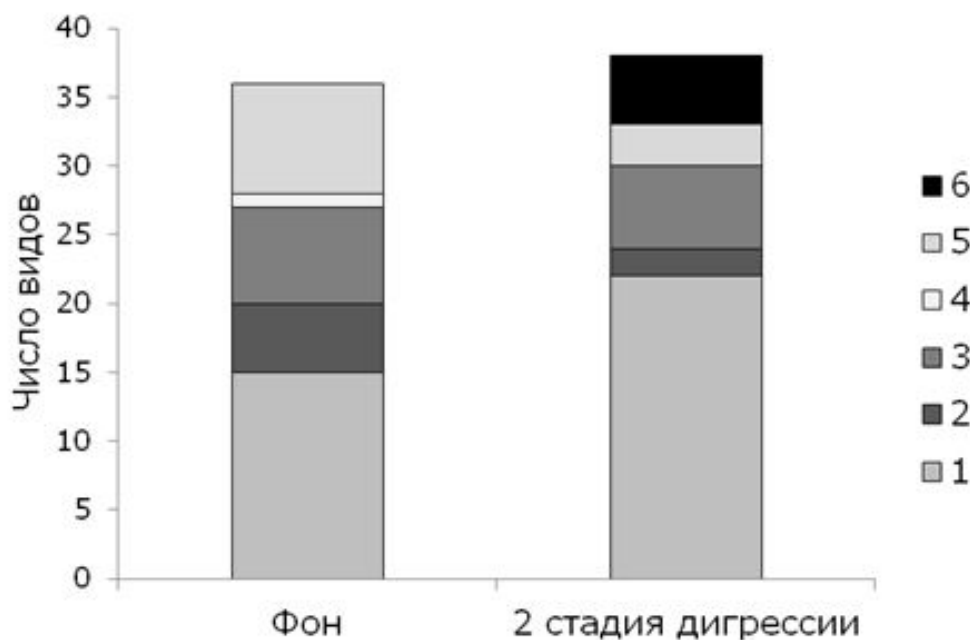


Рис. 2. Эколого-ценотическая структура березняков разнотравных различных стадий дигрессии: 1 – луговая и лугово-опушечная (Md), 2 – неморальная (Nm), 3 – бореальная (мелкотравье) (Br\_m), 4 – бореальная (кустарнички и вечнозеленые травы) (Br\_k), 5 – высокотравная (H), 6 – рудеральная (Ru)

Fig. 2. Ecological and coenotic structure of forb birch forests of different stages of digression: 1 - meadow and meadow-marginal (Md), 2 - nemoral (Nm), 3 - boreal (small grass) (Br\_m), 4 - boreal (shrubs and evergreen grasses) (Br\_k), 5 - tall grass (H), 6 - ruderal (Ru)

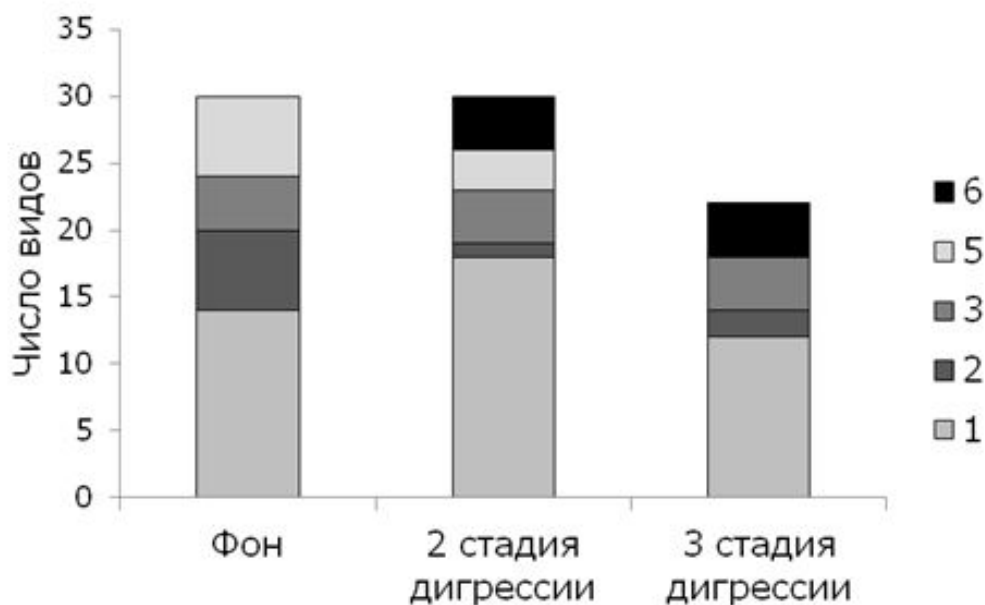


Рис. 3. Эколого-ценотическая структура березняков орляковых различных стадий дигрессии: 1 – луговая и лугово-опушечная (Md), 2 – неморальная (Nm), 3 – бореальная (мелкотравье) (Br\_m), 4 – бореальная (кустарнички и вечнозеленые травы) (Br\_k), 5 – высокотравная (H), 6 – рудеральная (Ru)

Fig. 3. Ecological and coenotic structure of bracken birch forests at different stages of digression: 1 - meadow and meadow-marginal (Md), 2 - nemoral (Nm), 3 - boreal (small grass) (Br\_m), 4 - boreal (shrubs and evergreen grasses) (Br\_k), 5 - tall grass (H), 6 - ruderal (Ru)

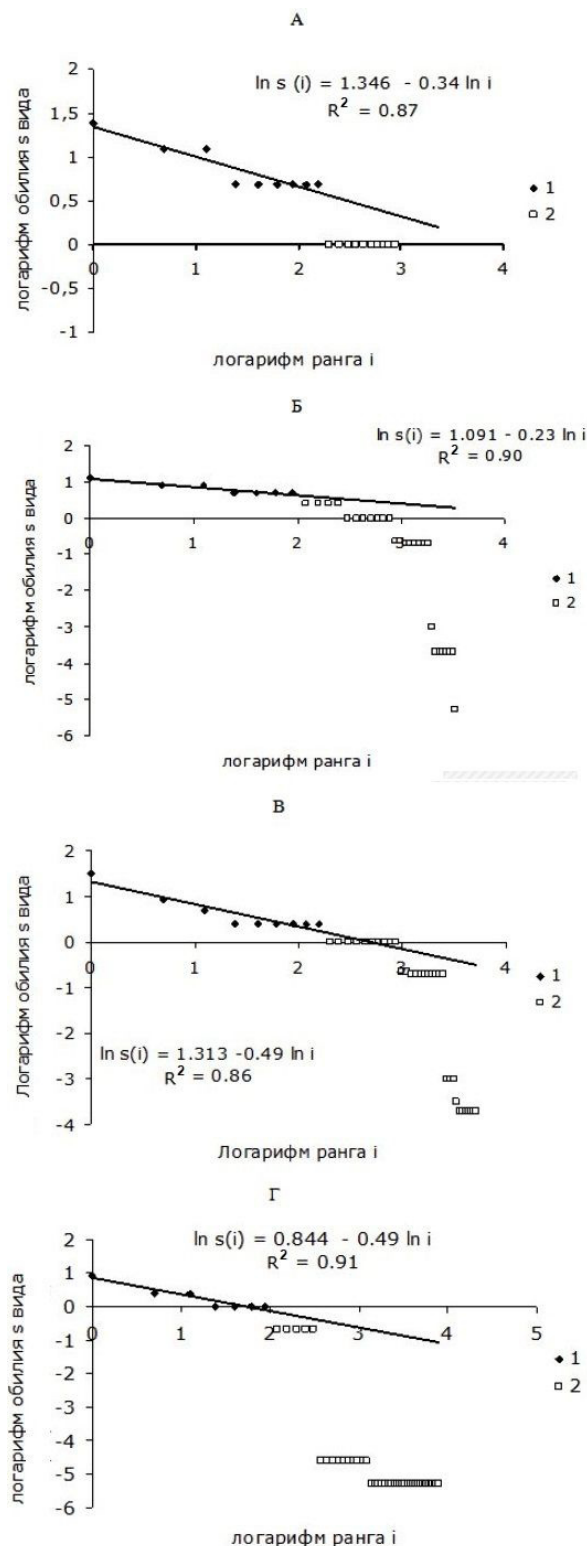


Рис. 4. Ранговое распределение относительного обилия видов травяно-кустарничкового яруса: 1 – обильные виды, 2 – редкие и чрезвычайно редкие виды в следующих сообществах: А) березняк разнотравный (пробная площадь № 2, стадия дигрессии 2); Б) березняк разнотравный (пробные площади № 1 и 3, стадия дигрессии 3); В) березняк орляковый (пробные площади № 4 и 5, стадия дигрессии 2); Г) сосняк разнотравный (пробные площади № 10 и 23, стадии дигрессии 2 и 3 соответственно)

Fig. 4. Rank distribution of the relative abundance of grass and shrub tier species: 1 - abundant species, 2 - rare and extremely rare species in the following communities: А) forb birch forest (plot No. 2, digression stage 2); Б) forb birch forest (plots Nos. 1 and 3, stage of digression 3); В) bracken birch (plots No. 4 and 5, stage of digression 2); Г) forb pine forest (plots No. 10 and 23, stages of digression 2 and 3, respectively)

Как видно из рис. 4 (А–Г), все варианты ранговых распределений обилия для четырех сообществ показывают довольно равномерное убывание обилия (модель «разломанного стержня»). Известно, что, чем круче идет прямая, тем меньше общее разнообразие и сильнее доминирование одного или нескольких видов. В нашем случае прямые всех вариантов сообществ полого снижаются и коэффициенты  $b$  уравнения (1) невелики, что говорит о том, что разнообразие довольно высокое, но при этом имеет место доминирование нескольких видов. Вместе с тем в любом конкретном сообществе такое распределение обязательно имеет «хвост», образованный редкими видами (по шкале Браун – Бланке – редкие и чрезвычайно редкие). В целом для каждой прямой рангового распределения весь набор видов можно разделить на две части: малое число обильных видов (черным цветом) и большое количество редких видов (хвост). Так, например, на пробной площади №2 в березняке раз-

нотравном (см. рис. 4 А) выявлено 29 видов, из которых 20 – виды редкие и чрезвычайно редкие, при этом первые два ранга в ряду распределения занимают *Carex macroura* с проективным покрытием в живом напочвенном покрове 65 % и *Agrimonia pilosa* – 30 %.

Для сравнения возьмем ранговое распределение видов на пробных площадях в березняке разнотравном (см. рис. 4 Б). Еще более пологая прямая, больше видов-доминантов: *C. macroura* с проективным покрытием 65 %, *A. pilosa* с проективным покрытием 30 %, *Taraxacum officinale* с проективным покрытием 25 %, *Cimicifuga foetida* с проективным покрытием 30 %, *Fragaria vesca* с проективным покрытием 25 %. «Хвост» из редких по обилию видов состоит из 14 видов на пробных площадях № 1 и 16 видов на пробной площади № 3.

Параметры регрессионных уравнений для рангового распределения на разных пробных площадях приведены в табл. 2.

Таблица 2. Параметры регрессионных уравнений для рангового распределения на разных пробных площадях

Тип леса (на пробной площади №)	Общее количество видов, $N$	Количество видов чрезвычайно редких и редких, $N_0$	Статистические показатели					Стадия дигрессии, $d$
			доля чрезвычайно редких и редких видов, $p = N_0/N$	$\sigma(p)$ – стандартное отклонение $p$	логарифм обилия вида ранга 1, $a$	коэффициент, характеризующий конкуренцию между видами, $b$	коэффициент детерминации, $R^2$	
Березняк разнотравный (№ 2)	29	20	0.690	0.056	1.346	0.340	0.87	2
Березняк орляковый (№ 4 и 5)	41	32	0.780	0.065	1.313	0.490	0.86	2
Сосняк разнотравный (№ 10)								
Сосняк разнотравно-мертвопокровный (№ 23)	49	42	0.857	0.050	0.844	0.490	0.91	2.5
Березняк разнотравный (№ 1 и 3)	34	27	0.794	0.069	1.090	0.230	0.90	3
Березняк орляковый (№ 21)	36	30	0.830	0.062	1.348	0.458	0.66	1
Сосняк орляковый (№ 20)	35	29	0.829	0.064	1.348	0.458	0.66	1
Березняк осочково-разнотравный (№ 18)	30	27	0.900	0.055	1.325	0.670	0.87	1

Анализ табл. 2 показывает, что существует линейная связь между стадией  $d$  дигрессии и коэффициентом  $b$  рангового уравнения (1) (рис. 5).

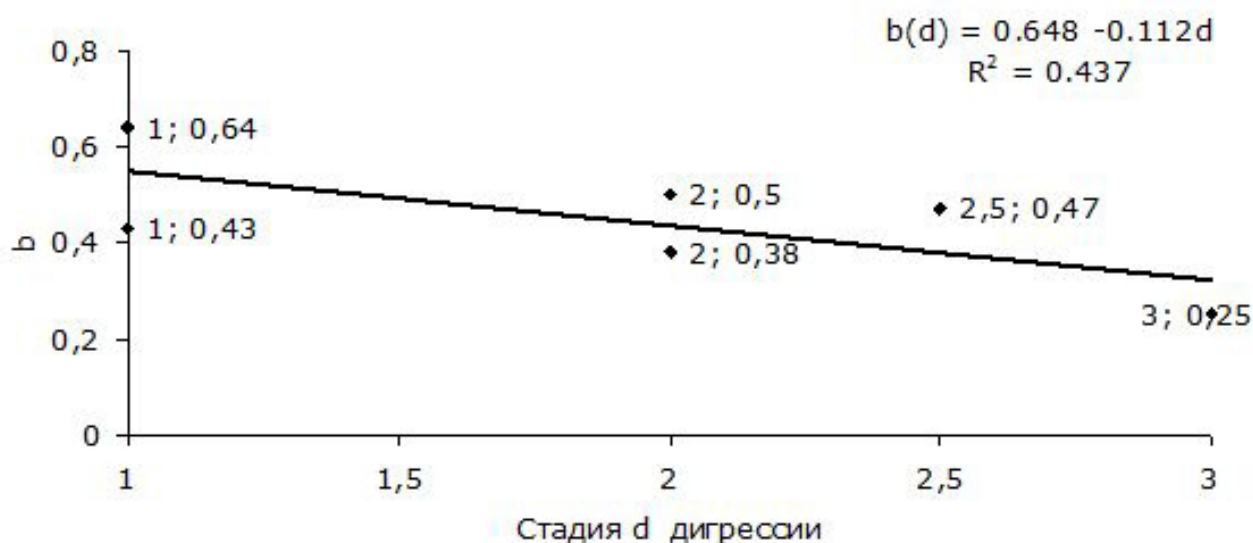


Рис. 5. Связь между стадией  $d$  дигрессии и коэффициентом  $b$  рангового уравнения (1)

Fig. 5. The relationship between the digression stage  $d$  and the coefficient  $b$  of the rank equation (1)

Из рис. 5 следует, что, чем сильнее антропогенное воздействие на сообщество, тем меньше коэффициент конкуренции между видами на территории. Чувствительность  $X = \partial b / \partial d \approx -0.11$ , т. е. с увеличением стадии дигрессии на 1 значение коэффициента  $b$  уменьшается на 0.11.

Итак, исследования видового разнообразия живого напочвенного покрова в растительных сообществах на территории экопарка показали, что происходит антропогенная трансформация естественных территорий. Наименее выражено антропогенное воздействие в сообществах на пробных площадях №18, 20, 21 (условно фоновые в табл. 1). Эти сообщества характеризуются высоким видовым богатством (32–37–38 видов на 100 м<sup>2</sup> соответственно), что типично для данных типов леса. Данные пробные площади отнесли к I стадии дигрессии. Наибольшее число обследованных территорий (пробные площади № 2, 4, 5, 6, 9, 10) относятся ко второй стадии дигрессии. В сообществах этой стадии дигрессии количество видов может быть 25 (пробная площадь № 4), 29 (пробная площадь № 10) или даже немного больше (например, 38 видов на пробной площади № 5), в т. ч. за счет внедрения рудеральных

видов. И наконец, пробные площади №1, 3, 7, 23 могут быть отнесены к третьей стадии дигрессии. Они сильно подвержены антропогенному влиянию. В этих сообществах отмечается снижение видовой насыщенности. В экологической структуре нарушенных сообществ повышена роль гелиофитов (*Phlomis tuberosa* L., *Centaurea scabiosa* L., *Geranium pseudosibiricum* J. Mayer и др.).

Геоботанический анализ позволяет достаточно детально оценить состояние рекреационных территорий, однако проведение таких исследований связано со значительными затратами времени и требует от исследователей высокого профессионального уровня. Вряд ли такой метод можно рекомендовать для постоянного мониторинга. Альтернативой методам геоботанических исследований могут стать дистанционные наблюдения с использованием беспилотных летательных аппаратов (БПЛА). На рис. 6 приведены снимки БПЛА для разных территорий экопарка.

В программе Wing (авторская разработка А. В. Ковалева) было рассчитано количество пикселей для тропинок и лесных массивов. Результаты приведены в табл. 3.



Рис. 6. Контрастированное изображение тропинойчной сети ряда пробных площадей экопарка «Гремячая грива»

Fig. 6. Contrasted image of the pathway network on a number of the sample plots of the Gremyachaya griva ecopark

Таблица 3. Расчеты числа пикселей в зоне тропинок на изученных пробных площадях

Пробная площадь	Стадия дигрессии	Всего пикселей в расчете	Число пикселей в зоне тропинок	Доля пикселей в зоне тропинок
А) Сосняки северной части экопарка	1	12000000	90633	0.008
Б) Сосновые, березово-сосновые и березовые леса на территории пробных площадей № 7, 23	2–3	9341221	561484	0.060
В) Сосняки у границы экопарка, на территории пробных площадей № 18, 20, 21	1	2080000	34470	0.017

Как следует из табл. 3, обследованные пробные площади сильно различались по доле площади, подвергшейся рекреационному воздействию, – от примерно 1 % площади территорий, слабо посещаемых населением, до 6 % площади, специально предназначенной для рекреации.

### Заключение

В традиционных методах оценки нагрузки на экосистему используются либо учеты посещаемости территории, либо геоботанический анализ. Однако для надежной оценки посещаемости необходимы длительные наблюдения, т. к. посещаемость сильно колеблется на коротких интервалах времени. Поэтому такой метод требует большого числа наблюдателей, работающих в течение длительного времени. Следовательно, он крайне затратен и трудоемок. Геоботанический анализ, оценки соотношения видов травянистых растений, выделение доли редких и очень редких видов на пробных площадях позволяют в ходе единственного учета достаточно точно определить стадию дигрессии. Однако, если для проведения

учетов посещаемости необходим персонал с минимальным профессиональным уровнем, то применение методов геоботанического анализа требует привлечения специалистов очень высокого уровня и больших трудозатрат на проведение исследований. Так, в нашей работе среднее время, необходимое для полевых учетов и последующей обработки данных для одной пробной площади, составило около 5 часов. Альтернативный вариант оценки стадии дигрессии по доле тропинок сети на пробной площади не требует значительных затрат времени и знания ботанической номенклатуры, дистанционная оценка пробной площади с помощью БПЛА производилась в течение примерно 10 минут. Таким образом, меньшая точность дистанционного метода мониторинга компенсируется возможностями охвата больших территорий и большей повторности измерений. В связи с этим его можно рекомендовать для проведения регулярного мониторинга состояния растительных сообществ, подвергающихся антропогенному воздействию в сочетании с периодическими геоботаническими учетами.

### Библиография

- Буторина Т. Н. Эколого-ценотический анализ кустарничково-травяного яруса лесных ассоциаций // Типы лесов Сибири. М.: Изд-во АН СССР, 1963. С. 30–51.
- Горчаковский П. Л., Иванова Л. А. Оценка состояния и прогноз антропогенной динамики растительного покрова особо охраняемых природных территорий на основе экологического картографирования // Экология. 2008. № 4. С. 243–252.
- Грешилова Н. В., Скрипальщикова Л. Н. Оценка рекреационных нагрузок на пригородные сосновые и березовые насаждения г. Красноярск // Актуальные проблемы лесного комплекса. 2009. № 22. С. 81–84.
- Дегтева С. В., Новаковский А. Б. Эколого-ценотические группы сосудистых растений в фитоценозах ландшафтов бассейна верхней и средней Печоры. Екатеринбург: УрО РАН, 2011. 196 с.
- Ершова Э. А. Антропогенная трансформация в пригородных сообществах с участием в травостое папоротника орляка (*Pteridium pinetorum*) // Растительный мир Азиатской России. 2012. № 2 (10). С. 132–138.
- Казанская Н. С., Ланина В. В., Марфенин Н. Н. Рекреационные леса (состояние, охрана, перспективы использования). М.: Лесная промышленность, 1977. 95 с.
- Методы изучения лесных сообществ / Е. Н. Андреева и др.; Отв. ред. В. Т. Ярмишко, И. В. Лянгузова.



- СПб.: НИИХимии СПбГУ, 2002. 240 с.
- МКЭО «Гремячая грива» . СПб., 2022. 182 с.
- Скрипальщикова Л. Н. Экологические проблемы пригородных лесов // География и природные ресурсы. 2008. № 1. С. 50–54.
- Ценофонд лесов Европейской России: База данных. 2012. URL: <http://cepl.rssi.ru/bio/flora/main.htm> (дата обращения: 20.02.2023).
- Чижова В. П. Рекреационные ландшафты: устойчивость, нормирование, управление (Recreational landscapes: stability, regulation, management)]. Смоленск: Ойкумена, 2011. 176 с.
- Экопарк «Гремячая грива»: Официальный сайт. 2018. URL: <https://visitsiberia.info/eko-park-gremyachaya-griva.html> (дата обращения: 20.02.2023).
- Matthews T. J., Whittaker R. J. On the species abundance distribution in applied ecology and biodiversity management // Journal of Applied Ecology. 2015. Vol. 52. P. 443–454.
- McGill B. J., Etienne R. S., Gray J. S., Alonso D., Anderson M. J., Benecha H. K. & White E. P. Species abundance distributions: moving beyond single prediction theories to integration within an ecological framework // Ecology letters. 2007. Vol. 1 (10). P. 995–1015.
- The Plant List. 2013. URL: [www.plantlist.org](http://www.plantlist.org).

### **Благодарности**

Работа поддержана грантом Красноярского краевого фонда науки № КФН-771, проектом FSRZ-2023-0007.

# EXPERIENCE IN ASSESSING THE RECREATIONAL IMPACT ON SUBURBAN GREEN SPACES BY MODERN METHODS

**TARASOVA**  
Olga Viktorovna

*D.Sc., Siberian Federal University, olvitarasova2010@yandex.ru*

**SHABALINA**  
Olga Mikhailovna

*Ph.D., Siberian Federal University, shabalina11@bk.ru*

**KRASNOPEROVA**  
Polina Alekseevna

*Siberian Federal University, pkrasnoperova@sfu-kras.ru*

**KOVALEV**  
Anton Vladimirovich

*Ph.D., Federal Research Center, Siberian Branch of Russian Academy of Sciences, sunhi.prim@gmail.com*

**MARKOVA**  
Anna Dmitrievna

*Siberian Federal University, id187850377@mail.ru*

**DEMYANENKO**  
Tatyana Nikolaevna

*Ph.D., Krasnoyarsk agrarian university, t-demyanen@mail.ru*

## **Keywords:**

green spaces  
ecosystem  
species diversity  
recreational digression  
assessment  
remote methods

**Summary:** Urban green spaces and forest parks outside the boundaries of settlements perform a variety of functions, one of which is recreational. However, a person resting in nature becomes a factor that disrupts or even destroys such ecosystems. In this regard, recreational areas need to monitor the state and regulate recreational loads. Usually, geobotanical surveys are used to assess the state of such territories. However, such studies are possible only with the participation of specialists and require considerable time. The purpose of our research is to assess the recreational disturbance of the territory according to the characteristics of geobotanical research and the share of areas occupied by footpath networks. The main studies were carried out in pine and pine-birch stands on monitoring sample plots laid out on the territory of the Gremyachaya Griva park (the border and suburbs of Krasnoyarsk), which have a different degree of recreational impact. A DJI Mavic 2 quadcopter footage was used to quantify the share of the footpath network. Images of the monitoring areas were obtained from a height of 300 m with a resolution of 0.15 x 0.15 m. The images of the footpath territories were contrasted using a graphic editor. Next, the proportion of the footpath area in the images of forest was calculated. For comparison, an inventory of the species composition of plants was carried out using generally accepted geobotanical methods. The ratio of the areas of territories covered and not covered by the footpath network was used in the monitoring of recreational areas. To implement the proposed method, a one-time footage of the territory is required; image processing and calculations do not require significant time.

**Received on:** 20 February 2023

**Published on:** 21 June 2023

## **References**

- Butorina T. N. Ecological and cenotic analysis of the shrub-grass tier of forest associations, Tipy lesov Sibiri. M.: Izd-vo AN SSSR, 1963. P. 30–51.
- Cenofund of forests of European Russia: Database.2012. URL: <http://cepl.rssi.ru/bio/flora/main.htm> (data obrascheniya: 20.02.2023).
- Chizhova V. P. Rekreativnyye landshafty: ustoychivost', normirovanie, upravlenie (Recreational landscapes: stability, regulation, management)]. Smolensk: Oykumena, 2011. 176 p.

- Degteva S. V. Novakovskiy A. B. Ecological and cenotic groups of vascular plants in phytocenoses of landscapes of the Upper and Middle Pechora basin. Ekaterinburg: UrO RAN, 2011. 196 p.
- Ershova E. A. Anthropogenic transformation in suburban communities with the participation of bracken (*Pteridium pinetorum*) in the herbage, *Rastitel'nyy mir Aziatskoy Rossii*. 2012. No. 2 (10). P. 132–138.
- Gorchakovskiy P. L. Ivanova L. A. Assessment of the state and forecast of anthropogenic dynamics of vegetation cover of specially protected natural territories on the basis of ecological mappingi na osnovе ekologicheskogo kartografirovaniya, *Ekologiya*. 2008. No. 4. P. 243–252.
- Gremyachaya Griva Ecopark: Official website 2018. URL: <https://visitsiberia.info/eko-park-gremyachaya-griva.html> (data obrascheniya: 20.02.2023).
- Greshilova N. V. Skripal'schikova L. N. Assessment of recreational loads on suburban pine and birch plantations in Krasnoyarsk, *Aktual'nye problemy lesnogo kompleksa*. 2009. No. 22. P. 81–84.
- Kazanskaya N. S. Lanina V. V. Marfenin N. N. Recreational forests (condition, protection, prospects of use). M.: Lesnaya promyshlennost', 1977. 95 p.
- MKEO «Gremyachaya griva». SPb., 2022. 182 p.
- Matthews T. J., Whittaker R. J. On the species abundance distribution in applied ecology and biodiversity management, *Journal of Applied Ecology*. 2015. Vol. 52. P. 443–454.
- McGill B. J., Etienne R. S., Gray J. S., Alonso D., Anderson M. J., Benecha H. K. & White E. P. Species abundance distributions: moving beyond single prediction theories to integration within an ecological framework, *Ecology letters*. 2007. Vol. 1 (10). P. 995–1015.
- Methods of studying forest communities, E. N. Andreeva i dr.; Otv. red. V. T. Yarmishko, I. V. Lyanguzova. SPb.: NIIHimii SPbGU, 2002. 240 p.
- Skripal'schikova L. N. Environmental problems of suburban forests, *Geografiya i prirodnye resursy*. 2008. No. 1. P. 50–54.
- The Plant List. 2013. URL: [www.plantlist.org](http://www.plantlist.org).



# О ПРИМЕРЕ РЕКОНСТРУКЦИИ ЭВОЛЮЦИИ НЕ НА ОСНОВЕ ИСКОПАЕМЫХ ОСТАНКОВ

ИЛЮХА

Виктор Александрович

доктор биологических наук, Институт биологии Карельского научно-исследовательского центра РАН, [ilyukha.62@mail.ru](mailto:ilyukha.62@mail.ru)

Получена: 02 июля 2023 года

Подписана к печати: 05 июля 2023 года

Пожалуй, любой биолог слышал о гипотезе Опарина – Холдейна о коацерватах, которые положили начало развитию всего живого, существующего на планете Земля. Уже на этапе появления коацерватов возникла необходимость изоляции живого вещества от неживого. Авторы задались целью изучить происхождение протомембраны в неживом веществе и ее превращение в двухслойную липидную мембрану. Следует отметить, что читателя сразу подкупает логика рассуждений авторов и то, что они не пытаются объять необъятное и изящно отсылают читателя к другим работам, где отдельные вопросы рассматриваются более детально. Логика подсказывает, что разграничение живого и неживого могло осуществляться за счет протомембраны, состоящей из жирных кислот и других амфифилов. Авторы не единожды подчеркивают, что в книге рассматривается вопрос только о том, как полиолы (многоатомные спирты) позволили протомембране эволюционировать в известную всем биологам двухслойную биологическую мембрану. Исходя из предложенной математической модели, из спонтанно синтезирующихся в первичном бульоне полиолов основная доля приходилась на этиленгликоль (40 %), глицерин (33 %) и бутан-1,2,3,4-тетраолы (17 %). С их появлением и возможностью синтеза сложных липидов возникает и новый тип протомембран. Очевидно, что преобладание диольных липидов должно было приводить к их большей представленности в первичных примитивных протомембранах. В ходе дальнейшей эволюции они были заменены глицеролипидами, обладающими более подходящими физико-химическими характеристиками для формирования биологических мембран всех живых организмов. Кроме функции разграничения двух сред, мембрана должна была выполнять и функцию обмена веществами между ними. Однако, следует отметить, что отбор полиолов, как строительного материала для мембран, определялся не только их относительной представленностью в синтезируемой смеси, но и особыми свойствами, необходимыми для мембраны и порой уникальными. Тут стоит упомянуть инозитол, вероятность синтеза которого, согласно модели, достаточно низка, но который впоследствии оказался очень востребован во всех мембранах в связи с его участием в сигнальных функциях. Хотя доказать, что он включался в состав протомембраны уже на ранних стадиях, впрочем, как и опровергнуть это, в настоящее время не представляется возможным. В книге продемонстрировано значительное разнообразие полиолов в составе сложных липидов, встречающихся в современных биологических мембранах. Хочется верить, что некоторые из них являются наследием протомембраны.

Авторы указывают, что книга предназначена «для специалистов-биохимиков, экологов, студентов вузов, обучающихся по биологическим специальностям», однако то, что она двуязычна, делает ее еще и хорошим пособием для изучающих английский язык, а достаточно подробное описание математической модели исследуемого явления – интересной для занимающихся математическим моделированием биологических процессов.

## Библиография

Дембицкий В. М., Занфира В. М., Розенберг Г. С. Эволюционный путь к биомембране. Роль низкомолекулярных полиолов в формировании протомембраны. Летбридж; Москва; Тольятти: РИО ИЭВБ РАН, 2023. 128 с.

# ABOUT AN EXAMPLE OF RECONSTRUCTION OF EVOLUTION NOT BASED ON FOSSILS

**ILYUKHA**  
**Viktor Alexandrovich**

*D.Sc., Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences, ilyukha.62@mail.ru*

**Received on:** 02 July 2023

**Published on:** 05 July 2023

## References

Dembickiy V. M. Zanfira V. M. Rozenberg G. S. The evolutionary pathway to the biomembrane. The role of low molecular weight polyols in the formation of the protomembrane. Letbridzh; Moskva; Tol'yatti: RIO IEVB RAN, 2023. 128 p.