научный электронный журнал
ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ
http://ecopri.ru

ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
http://petrsu.ru

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

Научный электронный журнал

ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ

http://ecopri/ru

№ 3 (61). Сентябрь, 2026

Главный редактор
А. В. Коросов

Редакционный совет
В. Н. Большаков
А. В. Воронин
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. Gugołek
А. В. Сонина

Службы поддержки
Н. А. Марфицына
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
http://ecopri/ru

12+

© ФГБОУ ВО «Петрозаводский государственный университет»

научный электронный журнал
ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ
http://ecopri.ru

ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
http://petrsu.ru

Содержание № 3. 2026

От редакции

	О рецензиях и рецензентах	3

Аналитический обзор

Костина Н. В., Розенберг А. Г., Розенберг Г. С.	***Биотермодинамика и экология. Обзор термодинамических начал. 1. Нулевое, первое и второе начала***	4–17
Самохвалова О. С., Запольская Е. М., Финская Т. А.	***Экология и рекультивация земель при использовании люцерны посевной: направления использования и анализ состояния кормопроизводства***	18–33

Оригинальные исследования

Алексеева А. В., Петров Р. Е., Григорьев М. Р., Мордовской П. Г., Максимов Т. Х.	***Сезонная и вертикальная изменчивость концентрации метана над мерзлотными экосистемами Центральной Якутии***	34–45
Бубнов В. А., Гаврилко Д. Е., Старцева Н. А.	***Структурная организация сообществ зоопланктона Шуваловского канала Нижнего Новгорода в зоне влияния рекультивированного полигона ТКО***	46–62
Баишева Э. З., Габбасова Д. Т., Жигунова С. Н., Широких П. С., Мартыненко В. Б., Бикбаев И. Г., Туктамышев И. Р., Гимазетдинов В. Д., Гулов Д. М., Белан Л. Н.	***Оценка надземной фитомассы и запасов углерода в луговых степях Башкирского Предуралья при различных режимах сельскохозяйственного использования***	63–78
Попов С. В.	***Масштабно-зависимая регуляция и мозаичность режимов формирования метасообщества птиц в тундре на северо-востоке Ямала***	79–94
Раскоша О. В., Рачкова Н. Г., Карманов А. П., Кочева Л. С.	***Оценка защитных свойств лигнинов при хроническом поступлении урана в организм мелких млекопитающих***	95–105
Калюжная О. Д.	***Межпоколенная динамика репродуктивных нарушений у Daphnia magna при хроническом воздействии гербицидов: выделение трех типов ответа***	106–112

Методы экологических исследований

Панюкова Е. В., Мирзаева А. Г.	***Ловушка-биоценометр для сбора имаго самцов кровососущих комаров (Diptera: Culicidae)***	113–120

научный электронный журнал
ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ
ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
http://ecopri.ru
http://petrsu.ru

Выпуск № 3

От редакции

О РЕЦЕНЗИЯХ И РЕЦЕНЗЕНТАХ

Уважаемые читатели, авторы и рецензенты!

Главная роль в нашем журнале принадлежит рецензентам.

Именно рецензенты обеспечивают статус нашего журнала, подтверждая научность содержания публикуемых статей.

Мы бесконечно признательны добровольцам, которые помогают нам выпускать научную продукцию, не жалея своего времени и сил.

От качества рецензии напрямую зависит качество публикации и репутация журнала. Мы ожидаем от рецензента не просто основания для «фильтрации» статей. Как эксперт, он обязан кроме оценки работы внести предложения, чтобы по возможности улучшить работу (Chattopadhyay, 2019). Поверхностное рецензирование может привести к ошибочному отклонению достойных работ, что демотивирует сильных авторов и наносит вред науке. Подробнее эти принципы и требования рассмотрены во многих публикациях (Хэймс, 2013; A handy guide…, 2019).

К сожалению, на фоне бурного роста числа журналов и незаметного роста числа специалистов все больше усилий приходится прилагать для поиска рецензентов. В Сети можно встретит примеры, когда журналы рассылают до 30 писем, чтобы найти одного рецензента. У нас ситуация тоже меняется к худшему. Если 5 лет назад на роль рецензента соглашались 80 % респондентов, то сейчас – около 20 %.

В то же время этот «акт интеллектуальной щедрости» (Belin, Spires-Jones, 2026) имеет не одностороннюю направленность. Участие в рецензировании самому рецензенту дает уникальную возможность воспринимать работу гораздо более объемно: с точки зрения и читателя, и автора, и критика. По сути, это инструмент профессионального саморазвития ученого, который: а) получает доступ к последним наработкам в его научной сфере, б) знакомится с новейшими методами исследования, в) в процессе критики совершенствует собственные навыки научного логического мышления (учится на чужих ошибках). Кроме этого, рецензия может быть зарегистрирована в базе Publons (сегодня – Web of Science Researcher Profile). Запись о рецензентской деятельности можно использовать как доказательство в заявках на гранты, при аттестации, продвижении по службе или приеме на работу – теперь анонимное рецензирование оставляет цифровой след, подтвержденный издателем. В Интернете есть немало инструкций по работе в Publons (например, https://library.fa.ru/page.asp?id=900, https://edumag.mrsu.ru/content/files/Инструкция%20по%20работе%20в%20Publons.pdf)

Мы обращаемся к коллегам, потенциальным рецензентам, с просьбой обратить внимание на эти положительные стороны участия в работе нашего журнала и быстрее соглашаться на наши просьбы о помощи.

Библиография

Хэймс И. Этические принципы для рецензентов // Orientalistica. 2013. Т. 1. URL: http://orientalistica.is.ivran.ru/jour/announcement/view/72.html (дата обращения: 20.09.2026).

A handy guide for first-time peer reviewers: Tips to help you ace the different stages of reviewing a manuscript // Научный редактор и издатель = Science Editor and Publisher. 2019. Vol. 4, № 3–4. P. 213–214. DOI: 10.24069/2542-0267-2019-3-4-213-214. URL: https://www.scieditor.ru/jour/article/view/118/94 (дата обращения: 20.09.2026).

Belin D., Spires-Jones T. L. Peer review: a collective commitment to knowledge and excellence // Brain Communications. 2026. Vol. 8, № 1. Article fcaf498. DOI: 10.1093/braincomms/fcaf498 (дата обращения: 20.09.2026).

Chattopadhyay N. Correspondence Paper: Are we Going to Face a Quandary in Finding Efficient Reviewers for Scientific Publications? // Current Science. 2019. Vol. 116 (6). P. 878 (дата обращения: 20.09.2026).

научный электронный журнал
ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ
http://ecopri.ru

ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
http://petrsu.ru

УДК 536-1+574

БИОТЕРМОДИНАМИКА И ЭКОЛОГИЯ. ОБЗОР ТЕРМОДИНАМИЧЕСКИХ НАЧАЛ. 1. НУЛЕВОЕ, ПЕРВОЕ И ВТОРОЕ НАЧАЛА

КОСТИНА Наталья Викторовна — *доктор биологических наук, Институт экологии Волжского бассейна РАН – филиал Самарского федерального исследовательского центра РАН, 443001, г. Самара, Студенческий пер., 3а, knva2009@yandex.ru*

РОЗЕНБЕРГ Анастасия Геннадьевна — *кандидат биологических наук, Институт экологии Волжского бассейна РАН – филиал Самарского федерального исследовательского центра РАН, 443001, г. Самара, Студенческий пер., 3а, chicadivina@yandex.ru*

РОЗЕНБЕРГ Геннадий Самуилович — *доктор биологических наук, Институт экологии Волжского бассейна РАН – филиал Самарского федерального исследовательского центра РАН, 443001, г. Самара, Студенческий пер., 3а, genarozenberg@yandex.ru*

Ключевые слова:
сложные системы
простые свойства
законы сохранения
энтропия
необратимый процесс
диссипативная структура

Аннотация: Биотермодинамика – это наука, уточняющая общие законы термодинамических процессов, происходящих в живых организмах как неравновесных термодинамических системах. Анализируются приложения начал (законов) термодинамики к решению проблем теоретической экологии. Открытые неравновесные (необратимые) процессы, к которым относят реальные превращения в природе, сопровождаются остаточными изменениями в окружающей среде; для неравновесных процессов показатели меняются со временем. Основные части обзора посвящены приложению начал термодинамики к экологии (понимание термодинамических принципов функционирования экосистем, разработка концепций достижения устойчивости экосистем и биосферы в целом, развитие представлений об «энтропии» и пр.).

© Петрозаводский государственный университет
© Костина Н. В., Розенберг А. Г., Розенберг Г. С.

Получена: 11 сентября 2026 года **Подписана к печати**: 29 сентября 2026 года

Введение

Памяти чл.-корр. РАН

Эрнеста Викторовича Ивантера

посвящается

Термодинамика – палка о трех началах.

Первый закон термодинамики – чем сильнее вы мерзнете, тем быстрее прогревается нетопленый вагон.

Все сложные системы характеризуются *простыми* и *сложными* свойствами (Розенберг, 2013). Так как все вокруг нас (и мы сами) состоит из «вещества и энергии», важную роль приобретают *законы сохранения* и ряд основных термодинамических функций. Термодинамика как раздел физики (Базаров, 1991, 2003), изучающая наиболее общие свойства *макроскопических систем* и способы передачи и превращения энергии в таких системах, является базой (основанием) для описания вещественно-энергетического баланса (простая характеристика) простых и сложных систем. Законы термодина-

мики носят общий (аддитивный) характер и не зависят от конкретных деталей строения вещества на атомарном уровне, поэтому термодинамика успешно применяется в широком круге вопросов науки и техники, в том числе и в экологии для анализа простых свойств сложных экосистем. «Живые организмы обладают уникальной способностью извлекать, преобразовывать и запасать энергию в различных формах. Вся жизнь на Земле, включая ее возникновение, развитие и способность приспосабливаться к физическим условиям планеты, в конечном счете зависит от того, насколько эффективно первичная энергия излучения Солнца улавливается и используется в различных жизненных процессах. <…> Термодинамические методы важны для анализа энергетических превращений, понимания процессов самоорганизации и нарушения порядка как в биологических системах в целом, так и в экологических системах» (Большаков и др., 2000, с. 65, 66; Jørgensen, Fath, 2004; Nielsen et al., 2020).

Начала термодинамики – совокупность постулатов, лежащих в ее основе. Эти положения были установлены в результате научных исследований и доказаны экспериментально. Одной из наиболее привлекательных черт всегда была возможность получения огромного множества следствий, относящихся к различным явлениям, на основе небольшого числа первичных принципов (начал), носящих характер непреложных истин. В качестве постулатов они принимаются для того, чтобы термодинамику можно было построить аксиоматически. Необходимость *начал термодинамики* связана с тем, что термодинамика описывает макроскопические параметры систем без конкретных предположений относительно их микроскопического устройства (реализация *принципа рекуррентного объяснения* из системологии (Флейшман, 1982; Розенберг, 1988, 2013)). Начала термодинамики независимы, то есть ни одно из них не может быть выведено из других начал.

Аналитический обзор

Закон (принцип) энергетической проводимости: поток энергии (вещества и информации) в системе как целом должен быть сквозным, охватывающим всю систему или косвенно отзывающимся в ней (иначе система не будет обладать свойством целостности). Очевидно, для любой, в том числе и экологической, системы определенного уровня иерархии длительность прохождения потока энергии, вещества и информации будет специфичной. Больше всего расчетов сделано для гидроэкосистем. Водообмен в биологической особи занимает часы, влаги в атмосфере (следовательно, и в аэробиосфере) – 8 дней, свободных континентальных поверхностных вод – от 16 дней в реках до 17 лет в озерах; подземные воды обновляются за 1400 лет, а воды океана за 2.5 тыс. лет. Очевидно, существует характерное время транзита энергии и обмена веществ во всех природных системах мира (Реймерс, 1994). Ю. Н. Куражсковский назвал этот закон энергетической проводимости *законом сохранения жизни*: «Второй экологический закон – закон сохранения жизни: жизнь может существовать только в процессе движения через живое тело потока веществ, энергии и информации. Прекращение движения в этом потоке прекращает жизнь» (Куражсковский, 1990, с. 25). Реймерс считает, что такая формулировка закона подходит не только для функционирования жизни, но и всех динамических систем. Само же движение энергии, вещества и информации в термодинамических терминах подчинено трем основным началам.

Нулевое начало термодинамики. Названо так потому, что оно было сформулировано уже после того, как первое и второе начала вошли в число устоявшихся научных понятий. Оно утверждает, что *изолированная термодинамическая система с течением времени самопроизвольно переходит в состояние термодинамического равновесия и остается в нем сколь угодно долго, если внешние условия сохраняются неизменными* (Прохоров, 1998, с. 601). Термодинамическое равновесие предполагает наличие в системе механического, теплового и химического равновесий, а также равновесия фаз. Классическая термодинамика постулирует лишь существование состояния термодинамического равновесия, но ничего не говорит о времени его достижения. Важность этого постулата состоит в том, что он позволяет ввести некоторую функцию состояния системы, обладающую свойствами *эмпирической* температуры, то есть создавать приборы для измерения температуры. Более широко нулевое начало термодинамики можно понимать как утверждение о существовании в окружающем нас мире объектов, к которым применима наука *термодинамика*. Из этого начала также следует, что термодинамическая система не может быть очень большой или слишком маленькой, что связано с порядком *числа Авогадро*.

Последнее позволяет по-иному взглянуть на утверждение, что мировые константы в их традиционном (физическом) смысле в экологии отсутствуют (Налимов, 1983; Розенберг, 2011), – это следует приписать сложным свойствам сложных систем. В качестве примера назовем «*показатель Престона* ***z*** = 0.27» (показатель сходства из *уравнения Престона*, при котором флоры статистически однородны (Preston, 1962; Малышев, 1975; Иванова и др., 2006, 2018; Костина, 2013)): «...для определения флористического различия, оцениваемого экспонентой ***z***, можно использовать каноническое уравнение Престона, которое основано на прямом учете количества общих и специфических таксонов. <…> Большое значение имеет установленная Престоном теоретическим путем критическая, или пороговая, величина ***z*** около 0.27 (или 0.265 для флор с количеством видов более 10 тыс.). При различии выше 0.27 сравниваемые флоры являются изолятами» (Малышев, 1975, с. 1541). Можно вспомнить еще и *постоянную Вернадского* (давление живого вещества на окружающую среду в биосфере (Vernadsky, 1925; Вернадский, 1998, с. 39–57)), и *коэффициент Редфилда* (постоянство соотношения между углеродом, азотом и фосфором в морском фитопланктоне и в глубоководных районах океанов (Redfield, 1934)), и мн. др.

Все эти экологические константы «на самом деле отражают единообразие физиологической и биохимической организации жизни. Более того, сам экосистемный подход возможен только благодаря тому, что число основных функций, осуществляемых организмами (иначе говоря, число «биогеохимических ролей»), очень невелико по сравнению с колоссальным разнообразием форм, свойственных органическому миру. Например, результаты процесса фотосинтеза – в принципе одни и те же у самых разных растений. Соответственно, результаты эти можно *суммировать* и получить интегральную оценку активности *всего сообщества сразу* – неважно, будь то массив леса или фитопланктон пруда» ((Гиляров, 1998, с. 98); *выделено нами. – Авторы*). Последнее предложение этой цитаты – очень сильное утверждение, которое справедливо, как мы уже подчеркивали, лишь для простых (аддитивных) свойств сложных систем. Отсюда очевидно, что и для простых свойств сложных экологических систем действуют общие термодинамические принципы и законы сохранения энергии, вещества, информации. Наиболее существенны из них, видимо, следующие, формулировки которых максимально приближены к экологическим нуждам (Реймерс, 1994).

Первое начало термодинамики (любые изменения в изолированной системе оставляют ее общую энергию постоянной; или: при всех макроскопических процессах энергия не создается и не исчезает, а лишь переходит из одной формы в другую) выражает универсальный закон сохранения вещества и энергии применительно к задачам термодинамики и исключает возможность создания «вечного двигателя» (устройства, способного совершать работу без соответствующих затрат энергии).

Этот закон математически выражается следующим уравнением:

$$\Delta W = \Delta H + \Delta A,$$

где ***W*** – энергия, **Δ*W*** – прирост энергии за некоторое время **Δ*t***, **Δ*H*** – количество полученного тепла от окружающей среды, **Δ*A*** – объем работы, совершенной системой. Иными словами, первый закон термодинамики гласит: *энергия не создается заново и никуда не исчезает*. Фактически первый закон термодинамики эквивалентен закону сохранения энергии в применении к процессам преобразования теплоты.

Свет как одна из форм энергии может быть превращен в работу, теплоту или потенциальную энергию химических веществ пищи. Из этого следует, что если какая-либо система (как абиотическая, так и биотическая) получает или затрачивает энергию, то такое же количество энергии должно быть изъято из окружающей ее среды. Этот закон позволяет понять и описать такие экологические процессы, как *биоаккумуляцию* (накопление организмом химических веществ, поступающих из окружающей среды в концентрации бо́льшей, чем находится в окружающей среде), *биомагнификацию* (увеличение концентрации химических веществ на каждой ступени экологической пирамиды, связанное с тем, что количество поглощаемой организмом пищи намного превышает его собственную массу, а химические вещества выводятся из организма не полностью), *поток энергии через трофические уровни*, понять *закон Либиха о минимуме* и пр. Принцип сохранения массы (балансовые соотношения) широко используется в классе экологических моделей, называемых *биогеохимическими моделями*.

Наверное, самое простое использование

первого начала термодинамики в экологии можно проиллюстрировать на примере гидрологических или гидрохимических процессов абиотических компонент экосистем. В частности, при моделировании морских экосистем (Беляев, 1978, 1987) дано математическое описание диффузии существенно неконсервативных частиц (обменивающихся веществом и энергией с окружающей средой при произвольном изменении параметров своего состояния во времени).

Первое начало термодинамики служит основой и для «блочного» описания экологических систем (рис. 1), что позволяет составлять балансовые соотношения и моделировать изменение этих характеристик в рамках термодинамических представлений. Существование биогеоценоза – экосистемы заканчивается одновременно с высвобождением в процессе круговорота веществ всей накопленной энергии (все переходит в **От**).

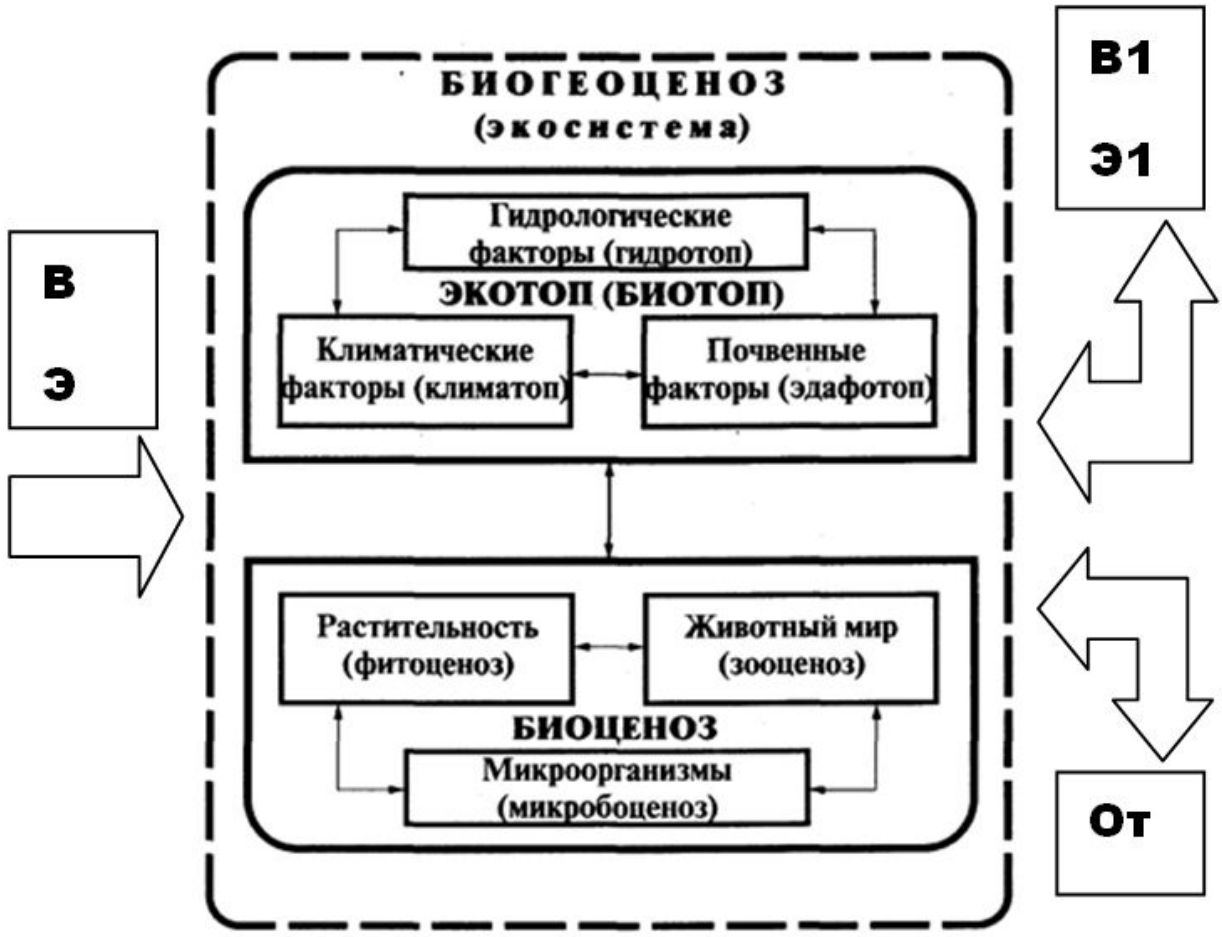


Рис. 1. Схема блоков биогеоценоза – экосистемы по В. Н. Сукачеву – А. Тэнсли; здесь **В** и **В1** – вещество в момент времени t = 0 и t = 1; аналогично **Э** и **Э1** – энергия, **От** – результаты жизнедеятельности экосистемы, отходы, «запасы» и пр.

Fig. 1. Diagram of the components of a biogeocoenosis - ecosystem according to V.N. Sukachev and A. Tansley; here, **B** and **B1** represent matter at time t = 0 and t = 1, respectively; similarly, **Э** and **Э1** represent energy; **От** denotes the results of ecosystem activity, such as waste products, "reserves," etc.

Фактически математическая экология началась с рассмотрения точечных моделей, которые описывались системой обыкновенных дифференциальных уравнений:

$$dx_i / dt = F_i(x_1, x_2, \ldots x_n, t), \quad i = 1, 2, \ldots n,$$

где F_i – нелинейные функции динамических переменных x_i (биомасса, численность популяций и пр.) и времени t. Как правило, они состоят из нескольких слагаемых (вот и опять аддитивность!..): положительные компоненты описывают «прибыль» компонента x_i, а отрицательные – «убыль». Для составления балансового соотношения необходимо знать скорости притока и оттока каждого компонента, их зависимости от ди-

намических переменных x_i и времени t. И постараться так записать модель – систему уравнений (формула выше), чтобы выполнялось первое начало термодинамики: все, что поступило в экосистему, переработалось и пошло либо на ее развитие, либо в «отходы».

В качестве примера укажем на аналитическую модель сезонного развития сообщества фитопланктона (так называемый *эффект «цветения воды»* (Крестин, Розенберг, 1991, 1996, 2002; Rozenberg, Krestin, 1997; Розенберг, 2013; Розенберг и др., 2023)). Это модель вольтерровского типа предполагает конкурентные взаимоотношения «обычных» (x_1) и сине-зеленых водорослей (x_2), причем последние находятся под воздействием зоопланктона (z). Ряд достаточно реалистичных предположений (экспоненциальный рост видов фитопланктона, постоянство поступления фосфора и тяжелых металлов, загрязняющих воду, выполнение «гипотезы эквивалентов» (Вольтерра, 1976) – биомасса жертвы *полностью* перерабатывается в биомассу хищника, и некоторые другие) позволили представить динамику такой экосистемы пятью дифференциальными уравнениями, описывающими баланс вещества в ней, что соответствует первому началу термодинамики. Эта модель имеет два стационарных решения, устойчивость которых зависит от соотношения ее коэффициентов. Модель представляется вполне адекватной реальной ситуации. В частности, получены два пика «цветения» (весенний и летний) 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)).

Вернемся к первому началу термодинамики. Различая виды (формы) энергии (к представленным в табл. 1 можно добавить *электромагнитную*, *ядерную* и пр.; см. рис. 2 (Коган, 2007, с. 3; Яворский, Детлаф, 1990)), подчеркнем, что работа может быть выполнена, когда экстенсивная переменная изменяется с одного уровня интенсивной переменной на другой, и эта работа равна экстенсивной переменной, умноженной на разницу интенсивной переменной между двумя уровнями. Поскольку энергия сохраняется, работа подразумевает, что одна форма энергии передается другой форме энергии.

Таблица 1. Различные формы энергии и их интенсивные и экстенсивные переменные (Jørgensen, 2012, p. 17)

Форма энергии	Экстенсивная переменная	Интенсивная переменная
Тепловая	Энтропия (Дж / К)	Температура (К)
Расширения / сжатия	Объем (m^3)	Давление (Па = кг / ($с^2$ m))
Химическая	Грамм-молекула (М)	Химический потенциал (Дж/моль)
Электрическая	Заряд (в амперах)	Напряжение (вольт)
Потенциальная	Масса (кг)	(Гравитация) (высота) (m^2 / $с^2$)
Кинетическая	Масса (кг)	0.5 (скорость)^2 (m^2 / $с^2$)

Примечание. Потенциальная и кинетическая энергии обозначены для механической энергии. Дж – Джоуль, единица измерения энергии, работы (Дж = H·m, где Н – Ньютон, единица измерения силы; m – метр); К – Кельвин, единица термодинамической температуры ($T_К = T_С + 273.15$ [температура тройной точки воды +0.01 °С]); Па – Паскаль, единица измерения давления, с – секунда; М – моль, единица измерения количества вещества.

В рамках термодинамики энергия рассматриваемой сложной системы часто определяется как способность выполнять работу (Jørgensen, 2012). Однако это определение противоречит второму началу термодинамики (см. далее). В этом контексте предполагается, что система переводится на уровень, где интенсивная переменная равна 0, в результате чего выполняемая работа становится равной энергосодержанию самой системы. Однако тепловая энергия отличается от других форм энергии в том смысле, что полное использование энергии для работы невозможно. Тепловая энергия может использоваться в так называемом *цикле Карно* для выполнения работы путем перевода из более теплой системы в более холодную систему. Эффективность становится равной ($\mathbf{T – T_o / T}$), что означает, что для полного использования энергии для выполнения рабо-

ты требуется, чтобы $\mathbf{T_o = 0}$, и 0°К, что невозможно достичь для холодного резервуара без вложения б*о*льшего количества работы, чем получено в цикле Карно. Ограничения переноса энергии на 0°К будут обсуждаться далее, когда будет представлено третье начало термодинамики.

Выше, говоря о превращении солнечной энергии в экосистемах в работу, теплоту или потенциальную энергию химических веществ пищи, мы указали на то, что первое начало термодинамики позволяет понять закон Либиха и такие экологические процессы, как биоаккумуляция и биомагнификация. Прокомментируем эти положения.

Первое начало термодинамики свидетельствует о том, что если некий элемент, необходимый для роста биомассы, израсходован в экосистеме, то он не может быть воссоздан внутри нее, а должен быть добавлен из окружающей среды: «...борьба за выживание есть прежде всего борьба за свободную энергию» (Эбелинг и др., 2001, с. 76).

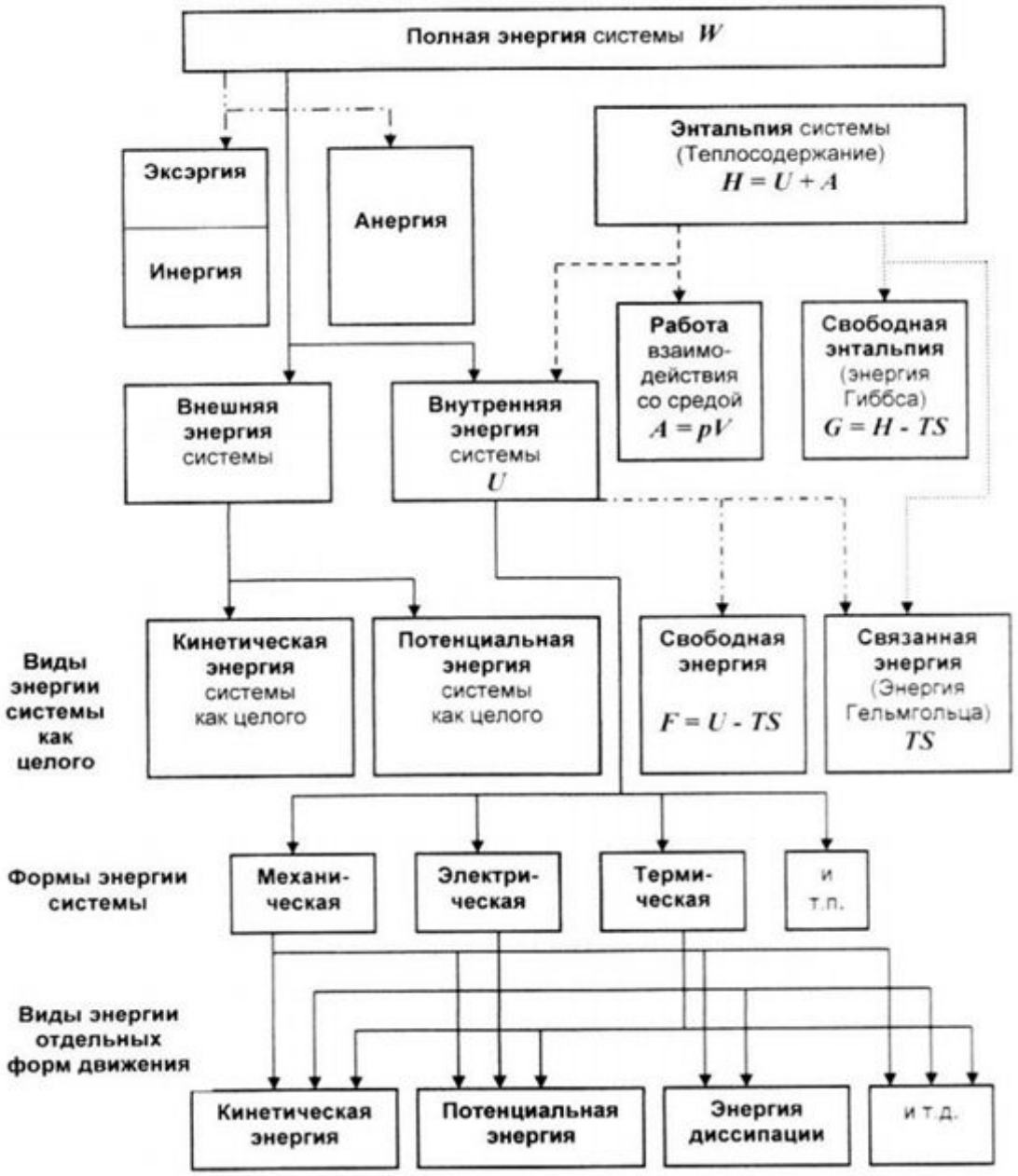


Рис. 2. Классификация понятий, связанных с энергией (Коган, 2007, с. 3)
Fig. 2. Classification of energy-related concepts (Kogan, 2007, p. 3)

В табл. 2 приведены средние концентрации химических элементов для пресноводных растений (Wetzel, 1983; Jørgensen, 2012, p. 18). Например, концентрация фосфора (на влажный вес) составляет 0.08 %; если содержание сухого вещества равно 10 %, то средняя концентрация фосфора будет 0.8 %. Содержание фосфора во многих пресноводных растениях колеблется от 0.4 до 2.0 % (на сухой вес). Это означает, что при отсутствии в экосистеме фосфора и достижения растением минимально возможного процента содержания фосфора (0.4 %) рост растения должен прекратиться. Окружающая среда редко имеет точно тот химический состав, который необходим для роста конкретного вида растения; это означает, что элемент, находящийся в наименьшем количестве по сравнению с потребностями, и определяет пределы роста. А это – классическая формулировка *закона минимума Либиха*.

Для описания процессов биоаккумуляции и биомагнификации рекомендуется использовать специализированный продукт программирования STELLA (**S**ystems **T**hinking, **E**xperimental **L**earning **La**boratory; (Richmond, 1985; Costanza, 1987)), который в чем-то близок и развивает язык программирования сложных систем DYNAMO, предложенный в 60-х годах прошлого столетия Дж. Форрестером (1978). Язык STELLA позволяет строить потоковые диаграммы в полном соответствии с первым началом термодинамики. Например, С. Йоргенсен (Jørgensen, 2012, p. 22–27) иллюстрирует эти процессы на примере гипотетической трофической цепочки из четырех уровней и процесса накопления ДДТ в трофической пирамиде морской экосистемы.

Таблица 2. Средний элементный состав пресноводных растений (влажный вес; (Wetzel, 1983))

Элемент	Содержание в растении (%)
Кислород	80.5
Водород	9.7
Углерод	6.5
Кремний	1.3
Азот	0.7
Кальций	0.4
Калий	0.3
Фосфор	0.08
Магний	0.07
Сера	0.06
Хлор	0.06
Натрий	0.04
Железо	0.02
Бор	0.001
Марганец	0.0007
Цинк	0.0003
Медь	0.0001
Молибден	0.00005

Наконец, последний пример аддитивных балансов в рамках первого начала термодинамики – круговороты вещества и энергии в природе. На рис. 3 (без комментариев) приведена схема глобального круговорота воды в течение суток. Заметим только, что движущей силой глобального круговорота воды служит солнечная энергия, вызывающая испарение с поверхности океанов и суши. Основной источник поступления влаги в атмосферу (85 %) – поверхность Мирового океана, а с поверхности суши поступает около 14 %. В процессе круговорота вода может переходить из одного агрегатного состояния в другое.

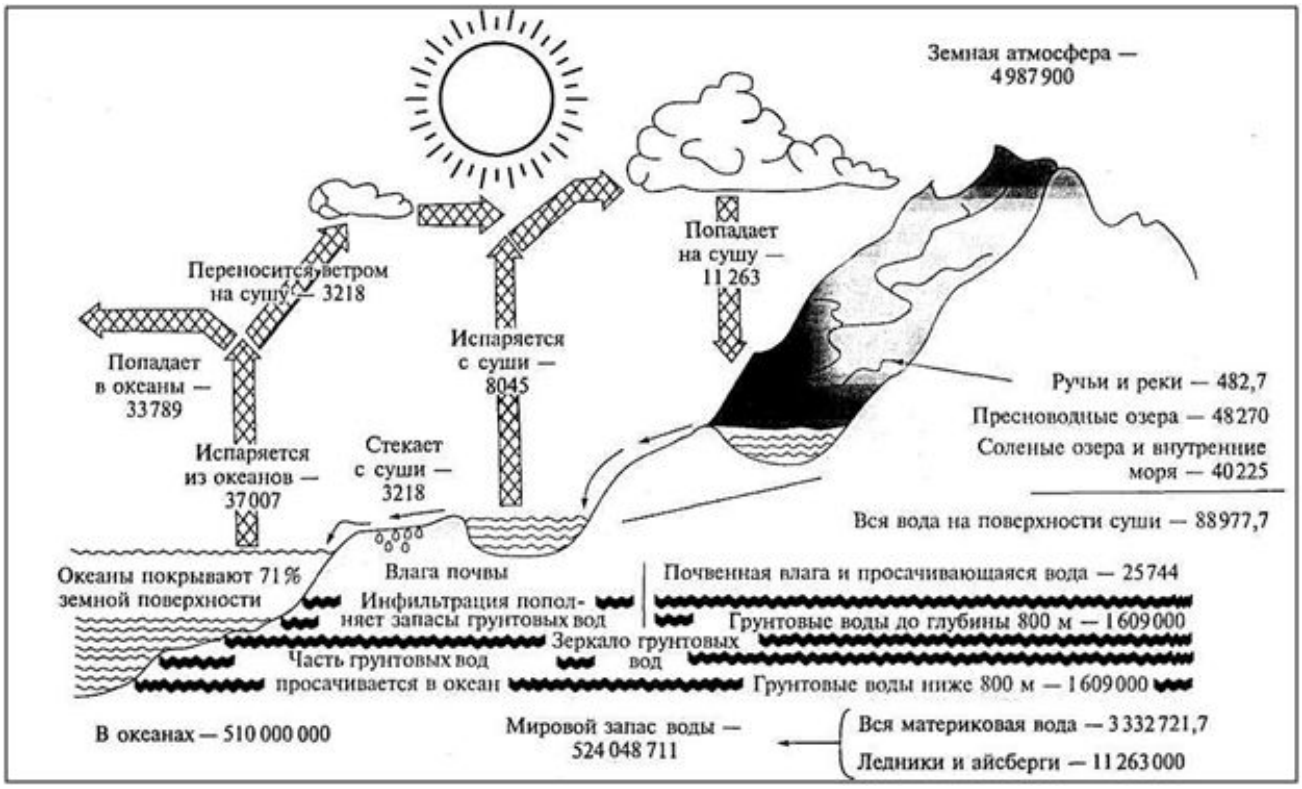


Рис. 3. Мировой объем круговорота воды за день, км³ (Селиверстов, Бобков, 2004, с. 143)
Fig. 3. Global daily volume of the water cycle, km³ (Seliverstov & Bobkov, 2004, p. 143)

Что касается скорости такого круговорота, рекомендуем прочитать о «путешествии» капли воды в романе одного из крупнейших литераторов эмиграции И. Ф. Наживина «Перун», изданном почти 100 лет тому назад в Париже (Наживин, 1927, с. 143–148; Петров, 1999, с. 346–348).

Второе начало термодинамики задает ограничения на направление процессов, которые могут происходить в термодинамических системах. В формулировке *постулата Клаузиуса* этот закон звучит так: теплота не может самопроизвольно переходить от тела, менее нагретого, к телу более нагретому. Следствие из второго начала термодинамики позволяет ввести для термодинамических систем еще одну функцию термодинамического состояния, названную *энтропией* (определяет меру необратимого рассеивания [бесполезности] энергии).[1] Термодинамическая энтропия обычно применяется для описания равновесных (обратимых) процессов.

Таким образом, важнейшая термодинамическая характеристика организмов, экосистем и биосферы в целом – способность создавать и поддерживать высокую степень внутренней упорядоченности, т. е. состояние с низкой энтропией, – достигается постоянным рассеиванием легко используемой энергии (свет, пища) и превращением ее в энергию, используемую с трудом (тепловую). Эффективность (КПД) природных систем ниже КПД разного рода двигателей. В живых системах много «горючего» уходит на «ремонт», что не учитывается при расчете КПД двигателей. Любое повышение эффективности экосистем ведет к увеличению затрат на их поддержание. Экологическая система – это «машина», из которой невозможно «выжать» больше, чем она может дать; всегда наступает предел, после которого выигрыш от роста эффективности сводится к нулю ростом расходов и риском разрушения экосистемы.

Второе начало термодинамики (с множеством формулировок и смысловых оттенков) играет для простых свойств экологических систем весьма значимую роль (Реймерс, 1994). Во-первых, энергетические процессы могут идти самопроизвольно только при условии перехода энергии из концентрированной формы в рассеянную. Во-вторых, потери энергии в виде недоступного для ис-

1 Энтропия – это мера неупорядоченности. И она всегда увеличивается со временем. Все естественным образом стремится к беспорядку. Здания разрушаются. Машины ржавеют. Люди стареют. Даже горы постепенно рассыпаются [https://lifehacker.ru/entropy/?ysclid=m6uzrai0r8628441295].

пользования тепла всегда приводят к невозможности стопроцентного перехода одного вида энергии (кинетической) в другую (потенциальную), и наоборот.

Проявлением второго закона термодинамики в экологии является *закон пирамиды энергий* или *правило 10 %* (сформулирован независимо друг от друга В. В. Станчинским (в 1931 г.) и Р. Линдеманом (в 1942 г.)) – поток энергии, проходя через трофические уровни биоценоза, постепенно гасится, причем *с одного трофического уровня экологической пирамиды переходит на другой, более высокий ее уровень в среднем около 10 % поступившей на предыдущий уровень экологической пирамиды энергии* (Реймерс, 1994). Обратный поток, связанный с потреблением веществ и продуцируемым верхним уровнем экологической пирамиды энергии, намного слабее (часто не более 0.2–0.5 % от общего ее потока), поэтому говорить о круговороте энергии в биоценозах не приходится.

В-третьих, еще одна формулировка второго начала термодинамики звучит так: в *замкнутой* (изолированной в тепловом и механическом отношении) системе энтропия (степень упорядоченности) либо остается неизменной (если в системе протекают обратимые, равновесные процессы), либо возрастает (при неравновесных процессах) и в состоянии равновесия достигает максимума. В *открытых системах*, к которым относятся и экосистемы, согласно *теореме сохранения упорядоченности в них* (*теорема Пригожина*), энтропия не возрастает, а падает до тех пор, пока не достигнет постоянной величины, всегда большей нуля. Деятельность живых систем всегда *негэнтропийна*, пока сохраняется их свойство системности, т. е. отличительной особенностью живых организмов, экосистем и биосферы в целом является способность создавать и поддерживать высокую степень внутренней упорядоченности, т. е. состояние низкой энтропии (и это при том, что в экосистемах биомасса распределяется неравномерно и организуется таким образом, что местами энтропия возрастает, а в других местах резко снижается). Все системы, с которыми приходится иметь дело экологии, негэнтропийны, упорядочены таким образом, что, по меткому выражению Ю. Одума (1986, т. 1, с. 105), как бы «откачивают из сообщества неупорядоченность».

С *теоремой Пригожина* связана *теорема (афоризм) Шрёдингера* (1944 г.): упорядоченность организма (особи) выше, чем окружающей его среды, и организм отдает в эту среду больше неупорядоченности, чем получает («отрицательная энтропия – это то, чем организм питается» (Шрёдингер, 1972, с. 74))*:*

$$d_e S - d_i S = -S, \quad \text{при} \quad d_i S \geq d_e S,$$

где $\boldsymbol{d_e S}$ – внутренняя энтропия, $\boldsymbol{d_i S}$ – внешняя энтропия, $\boldsymbol{S}$ выступает как мера упорядоченности (Реймерс, 1994).

Сходный, «уточняющий» характер *теоремы Шрёдингера* и общетермодинамических закономерностей носят и ряд других теорем и принципов термодинамики:

- *теорема (афоризм) Хаасе* (1963 г. (Rolf Haase; 1918–1997)): организм «питается» положительной энтропией, т. е. энергетическая ценность пищи выше, чем этот же показатель продуктов диссимиляции; таким образом, организм существует до тех пор и постольку, поскольку имеет положительный энергетический баланс;
- *теорема Атлана* (1968 г.; Henri Atlan; г. р. 1931): организм «питается» не только отрицательной энтропией, но и «шумом» (Atlan, 1968). Часть информации, содержащейся в пище, в ходе ассимиляции неизбежно теряется;
- *теорема Бриллюэна* (1956 г.; Léon Nicolas Brillouin; 1889–1969): энтропия отходов больше энтропии пищи (по сути дела и по содержанию это повторение теоремы Шрёдингера:

$$S_{ns} - S_{ab} = -S, \text{ если } S_{ab} \geq S_{ns},$$

где $\boldsymbol{S_{ns}}$ – энтропия пищи, а $\boldsymbol{S_{ab}}$ – энтропия продуктов диссимиляции). Например, молекулярное строение травянистых растений, которыми питается животное, более организованно, чем экскременты (Brillouin, Parodi, 1956);
- *принцип Ле Шателье – Брауна* (Henri Louis Le Chatelier; 1850–1936; Karl Ferdinand Braun; 1850–1918): при внешнем воздействии, выводящем систему из состояния устойчивого равновесия, это равновесие смещается в том направлении, при котором эффект внешнего воздействия ослабевает. «Все системы, с которыми приходится иметь дело экологии, негэнтропийны, упорядочены таким образом, что, по известному меткому выражению Ю. Одума, как бы «откачивают из сообщества неупорядоченность». Это происходит до тех пор и постольку, поскольку действует *принцип Ле Шателье – Брауна* <…> Поскольку в биосфере механизм осу-

ществления *принципа Ле Шателье – Брауна* основывается на функционировании систем живого, оно, это функционирование, как постулировал В. И. Вернадский, служит основным регулятором общеземных процессов» (Реймерс, 1994, с. 55). В настоящее время отмечается нарушение этого принципа в рамках биосферы. Если в конце прошлого века еще происходило увеличение биологической продуктивности и биомассы в ответ на возрастание концентрации углекислого газа в атмосфере, то с начала нашего века это явление не обнаруживается. Наоборот, биота выбрасывает углекислый газ, а биомасса ее автоматически снижается;

- эмпирическое *термодинамическое правило Вант-Гоффа – Аррениуса* (Jacobus Henricus (Henry) van 't Hoff; 1852–1911; Svante August Arrhenius; 1859–1927) в биолого-экологической модификации гласит, что подъем температуры на 10 °C (обычно в температурном интервале от 0 °C до 100 °C) приводит к 2–4-х кратному ускорению химических процессов. Фактически обмен веществ в одних случаях усиливается многократно (до 7–8 раз), а в других повышение температуры его замедляет. Экологический эффект глобального повышения температуры на 10 °C довольно трудно предсказуем – скорее всего, изменение температуры в таком размере катастрофично. Среднеглобальная температура атмосферы у поверхности Земли около 15 °C; за последний 1 млн лет она изменялась в пределах 10–17 °C. При изменении среднеглобальной температуры на 10 °C (ниже 5 и выше 25 °C) биота как бы сама себя «съест», т. к. процессы обмена веществ, усиливаясь, приведут не к сопротивлению изменениям в окружающей среде, а к быстрой самодеструкции биосферы (нарушен в т. ч. *принцип Ле Шателье – Брауна*) (Реймерс, 1994);
- *правило поверхностей*. Правило, сформулированное независимо друг от друга Ш. Рише (1899 г.; Charles Robert Richet; 1850–1935) и М. Рубнером (1902 г.; Max Rubner; 1854–1932), гласит: отношение продуцируемого тепла к единице поверхности тела большинства гомойотермных животных выражается приблизительно одинаковыми величинами (порядка 1000 ккал/[м^2 сутки]; для человека это порядка 850–1250 ккал). Эмпирически доказано, что средняя величина теплопродукции, которую можно оценивать по количеству потребляемого кислорода, связана с величиной теплоотдачи; последняя тем больше, чем меньше животное. В связи с тем что масса (объем) растет пропорционально кубу, а поверхность – лишь квадрату поперечника (диаметра), у мелких животных на единицу массы приходится относительно бо́льшая поверхность, нежели у крупных. В связи с этим относительная отдача тепла в окружающую среду мелкими животными выше, что и компенсируется увеличенной теплопродукцией. Это правило существенно углубляет закономерность, формулируемую для теплокровных животных в виде правила Вант-Гоффа – Аррениуса;
- *правило Бергмана* (1847 г.; Carl Georg Lucas Christian Bergmann; 1814–1865). В экологии и биогеографии *правило поверхностей* связывают с *правилом Бергмана:* среди сходных форм гомойотермных (теплокровных) животных наиболее крупными являются те, которые живут в условиях более холодного климата (в высоких широтах или в горах). Если существуют близкие виды (например, виды одного рода), которые существенно не отличаются по характеру питания и образу жизни, то более крупные виды также встречаются в условиях более сурового (холодного) климата (например, амурская форма тигра с Дальнего Востока крупнее суматранской из Индонезии; северные подвиды волка в среднем крупнее южных).

Итак, с физической точки зрения энтропия (***S***; основная функция термодинамического состояния в рамках второго начала термодинамики) характеризует степень необратимости (*принцип необратимости*[2]), неидеальности реального термодинамического процесса. Она является мерой диссипации (рассеивания) энергии, а также мерой оценки энергии в плане ее пригодности (или эффективности) использования для превращения теплоты в работу. В отличие от первого начала термодинамики, носящего абсолютный характер, второе имеет статистический, «т. е. увеличение энтропии в необратимых процессах отражает лишь наиболее вероятное их направление. Этот закон соблюдается наиболее точно для макроскопических систем с большим количеством молекул (*объектов. – Авторы*), где вероятности отклонения от среднестатического их распределения в объеме системы крайне малы» (Рубин, 1984, с. 63). Связь первого и второго начал термодинамики записывается следующим образом:

$$dS \geq \Delta H / T = (\Delta W - \Delta A) / T,$$

2 Британский астрофизик С. Хокинг (Stephen William Hawking; 1942–2018) выдвинул *гипотезу о принципиальной необратимости времени* (Hawking, 1988).

где ***T*** – температура процесса (нулевое начало термодинамики). Выражение свидетельствует о том, что в изолированной системе энтропия остается неизменной в равновесных процессах и возрастает – в неравновесных.

Заключение

Таким образом, нулевой постулат («минус первое» начало) позволяет ввести некоторую функцию состояния системы, обладающую свойствами эмпирической температуры; первый – постоянство общей энергии изолированной системы; второй – энтропию. Все это задает полный набор величин, необходимых для математического описания термодинамических процессов. Другие начала термодинамики в приложении к экологии рассмотрим в следующих статьях.

Библиография

Базаров И. П. Термодинамика . М.: Высшая школа, 1991. 376 с. (5-е изд. СПб.; М.; Краснодар: Лань, 2010. 384 с.).
Базаров И. П. Заблуждения и ошибки в термодинамике . М.: УРСС, 2003. 120 с.
Беляев В. И. Теория сложных геосистем . Киев: Наук. думка, 1978. 157 с.
Беляев В. И. Моделирование морских систем . Киев: Наук. думка, 1987. 201 с.
Большаков В. Н., Липунов И. Н., Лобанов В. И., Островская А. В., Советкин В. Л., Тягунов Г. В., Харлампович Г. Д., Ярошенко Ю. Г. Экология : Учеб. для студентов высш. техн. учеб. заведений. М.: Интермет Инжиниринг, 2000. 330 с.
Вернадский В. И. Дневники, март 1921 – август 1925 . М.: Наука, 1998. 213 с.
Вольтерра В. Математическая теория борьбы за существование . М.: Наука, 1976. 288 с.
Гиляров А. М. Экология, обретающая статус науки // Природа. 1998. № 2. С. 89–99.
Иванова А. В., Костина Н. В., Аристова М. А. Изучение особенностей флоры опорных единиц Сокского физико-географического района с помощью родового спектра // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. 2018. Т. 27, № 3. С. 56–59.
Иванова А. В., Розенберг Г. С., Саксонов С. В. Опыт количественного анализа флористического разнообразия и флористической структуры Самарской Луки // Экология. 2006. № 5. С. 332–339.
Коган И. Ш. Формы энергии и виды энергии . 2007. URL: http://kogan.iri-as.org/stat/formy_energy.pdf (дата обращения: 03.03.2026).
Костина Н. В. Применение индексов сходства и различия для районирования территорий на основе локальных флор // Известия Самарского научного центра РАН. 2013. Т. 15, № 3 (7). С. 2160–2168.
Крестин С. В., Розенберг Г. С. Двухмерная модель «цветения воды» в водохранилище равнинного типа // Известия Самарского научного центра РАН. 2002. Т. 4, № 2. С. 276–279.
Крестин С. В., Розенберг Г. С. Модель «цветения воды» в водохранилище равнинного типа // Информатика на службе экологии и здоровья: Тез. докл. Междунар. форума. Тольятти: МКК, 1991. С. 46–47.
Крестин С. В., Розенберг Г. С. Об одном механизме «цветения воды» в водохранилище равнинного типа // Биофизика. 1996. Т. 44, вып. 3. С. 650–654.
Куражсковский Ю. Н. Введение в экологию и природопользование . Ростов-на-Дону: Ростовское кн. изд-во: КПК «Кристалл», 1990. 157 с.
Малышев Л. И. Количественный анализ флоры: пространственное разнообразие, уровень видового богатства и репрезентативность участков обследования // Ботанический журнал. 1975. Т. 60, № 11. С. 1537–1550.
Наживин И. Ф. Перун: Лесной роман . Париж: , 1927. 307 с. (Гл. XIII. Лешие на качелях).
Налимов В. В. Анализ оснований экологического прогноза. Паттерн-анализ как ослабленный вариант прогноза // Человек и биосфера. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1983. Вып. 8. С. 31–47.
Одум Ю. Экология : В 2 т. М.: Мир, 1986. Т. 1. 328 с. Т. 2. 376 с.
Паутова В. Н., Номоконова В. И. Продуктивность фитопланктона Куйбышевского водохранилища . Тольятти: ИЭВБ РАН, 1994. 188 с.
Петров К. М. Экология человека и культура : Учебное пособие. СПб.: Химиздат, 1999. 384 с.
Прохоров А. М. (гл. ред.). Физика // Большой энциклопедический словарь. М.: Большая Российская энциклопедия, 1998. С. 601–602.
Реймерс Н. Ф. Экология (теории, законы, правила, принципы и гипотезы) . М.: Журнал «Россия Молодая», 1994. 367 с.
Розенберг Г. С. Введение в теоретическую экологию : В 2 т. Изд. 2-е. Тольятти: Кассандра, 2013. Т. 1. 565 с. Т. 2. 445 с.
Розенберг Г. С. О системной экологии // Журнал общей биологии. 1988. Т. 49, № 5. С. 580–591.
Розенберг Г. С. Экологические константы: миф или реальность ? // Успехи современной биологии. 2011. Т. 131, № 1. С. 102–112.

Розенберг Г. С., Костина Н. В., Розенберг А. Г. О моделировании метапопуляционных процессов // Принципы экологии. 2023. № 2. С. 4–29. DOI: 10.15393/j1.art.2023.13742
Рубин А. Б. Термодинамика биологических процессов : Учеб. пособие для вузов по спец. «Биофизика». 2-е изд., перераб. и доп. М.: Изд-во МГУ, 1984. 284 с.
Селиверстов Ю. П., Бобков А. А. Землеведение : Учеб. пособие для студ. вузов. М.: Изд. центр «Академия», 2004. 304 с.
Тимохина А. Ф. Зоопланктон как компонент экосистемы Куйбышевского водохранилища . Тольятти: ИЭВБ РАН, 2000. 193 с.
Флейшман Б. С. Основы системологии . М.: Радио и связь, 1982. 368 с.
Форрестер Дж. Мировая динамика . М.: Наука, 1978. 168 с.
Шрёдингер Э. Что такое жизнь с точки зрения физики ? М.: Атомиздат, 1972. 88 с. (М.: РИМИС, 2009. 176 с.).
Эбелинг В., Энгель А., Файстель Р. Физика процессов эволюции . М.: Едиториал УРСС, 2001. 328 с.
Яворский Б. М., Детлаф А. А. Справочник по физике . 3-е изд. М.: Наука (Физматгиз), 1990. 624 с.
Atlan H. Strehler's theory of mortality and the second principle of thermodynamics // J. Gerontol. 1968. Vol. 23, No 2. P. 196–200.
Brillouin L., Parodi M. Propagation des ondes dans les milieux périodiques. Paris: Masson et Cie, 1956. 347 p.
Costanza R. Simulation Modeling on the Macintosh Using STELLA // BioScience. 1987. Vol. 37, No 2. P. 129–132.
Hawking S. A Brief History of Time: From the Big Bang to Black Holes. N. Y.: Bantam Dell Publ. Group, 1988. 256 p. (Хокинг С. Краткая история времени: от Большого взрыва до черных дыр. СПб.: Амфора, 2001. 268 с.).
Jørgensen S. E. Introduction to Systems Ecology. Boca Raton (FL); London; N. Y.: CRC Press, 2012. 297 p.
Jørgensen S. E., Fath B. D. Application of thermodynamic principles in ecology // Ecological Complexity. 2004. Vol. 1, No 4. P. 267–280. DOI: 10.1016/j.ecocom.2004.07.001
Nielsen S. N., Müller F., Marques J. C., Bastianoni S., Jørgensen S. E. Thermodynamics in ecology – An introductory review // Entropy. 2020. Vol. 22, No 8. P. 820 (1–54). DOI: 10.3390/e22080820
Preston F. W. The canonical distribution of commonness and rarity // Ecology. 1962. Vol. 43, No 2. P. 185–215.
Redfield A. C. On the proportions of organic derivatives in sea water and their relation to the composition of plankton // James Johnstone Memorial Volume. Liverpool: Univ. Press, 1934. P. 176–192.
Richmond B. STELLA: software for bringing system dynamics to the other 98 % // The 3rd International Conference of the System Dynamics Society. Keystone (CO): System Dynamics Society, 1985. P. 706–718.
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. P. 151.
Vernadsky V. I. Sur la pression de la matire vivante dans la biosphre // Compte Rendu Acad. Sci. Paris. 1925. Vol. 120. P. 2079–2081. (Вернадский В. И. Живое вещество и биосфера. М.: Наука, 1994. С. 603–604).
Wetzel R. G. Limnology. 2nd ed. Philadelphia: Saunders College Publ., 1983. 860 p.

Благодарности

Работа выполнена в соответствии с Программой фундаментальных научных исследований государственных академий наук согласно тематическому плану Института экологии Волжского бассейна РАН – филиала Самарского федерального исследовательского центра РАН по теме «Комплексная оценка состояния биологических ресурсов и мониторинг природных экосистем Волжского бассейна» (FMRW-2025-0047); регистрационный номер 1024032600230-5-1.6.19.

Авторы благодарны д. б. н. В. Н. Якимову (Нижний Новгород) за доброжелательный отзыв и некоторые конструктивные подсказки по содержанию статьи.

BIOTHERMODYNAMICS AND ECOLOGY. OVERVIEW OF THERMODYNAMIC PRINCIPLES. 1. ZERO, FIRST AND SECOND PRINCIPLES

KOSTINA Natalya Viktorovna — *DSc, Institute of Ecology of the Volga Basin of the Russian Academy of Sciences – branch, 3a, Studencheskiy pereulok, Samara, 443001, Russia, knva2009@yandex.ru*

ROSENBERG Anastasia Gennadievna — *PhD, nstitute of Ecology of the Volga Basin of the Russian Academy of Sciences – branch, 3a, Studencheskiy pereulok, Samara, 443001, Russia, chicadivina@yandex.ru*

ROSENBERG Anastasia Gennadievna — *DSc, nstitute of Ecology of the Volga Basin of the Russian Academy of Sciences – branch, 3a, Studencheskiy pereulok, Samara, 443001, Russia, genarozenberg@yandex.ru*

Key words:
complex systems
simple properties
conservation laws
entropy
irreversible process
dissipative structure

Summary: Biothermodynamics is the science that clarifies the general laws of thermodynamic processes occurring in living organisms as non-equilibrium thermodynamic systems. The study analyzes the application of the principles (laws) of thermodynamics to solving problems in theoretical ecology. Open non-equilibrium (irreversible) processes, which include real transformations in nature, are accompanied by residual changes in the environment; for non-equilibrium processes, the key parameters change over time. The main sections of the review are devoted to the application of the principles of thermodynamics to ecology (understanding the thermodynamic principles of ecosystem functioning, developing concepts for achieving the sustainability of ecosystems and the biosphere in general, developing ideas of "entropy," etc.).

Received on: 11 September 2026 **Published on:** 29 September 2026

References

Atlan H. Strehler's theory of mortality and the second principle of thermodynamics, J. Gerontol. 1968. Vol. 23, No 2. P. 196–200.

Bazarov I. P. Misconceptions and errors in thermodynamics. M.: URSS, 2003. 120 p.

Bazarov I. P. Thermodynamics. M.: Vysshaya shkola, 1991. 376 p. (5-e izd. SPb.; M.; Krasnodar: Lan', 2010. 384 p.).

Belyaev V. I. Model marine system. Kiev: Nauk. dumka, 1987. 201 p.

Belyaev V. I. Theory of complex geosystems. Kiev: Nauk. dumka, 1978. 157 p.

Bol'shakov V. N. Lipunov I. N. Lobanov V. I. Ostrovskaya A. V. Sovetkin V. L. Tyagunov G. V. Harlampovich G. D. Yaroshenko Yu. G. Ecology: Ucheb. dlya studentov vyssh. tehn. ucheb. zavedeniy. M.: Intermet Inzhiniring, 2000. 330 p.

Brillouin L., Parodi M. Propagation des ondes dans les milieux périodiques. Paris: Masson et Cie, 1956. 347 r.

Costanza R. Simulation Modeling on the Macintosh Using STELLA, BioScience. 1987. Vol. 37, No 2. P. 129–132.

Ebeling V. Engel' A. Faystel' R. Physics of evolution processes. M.: Editorial URSS, 2001. 328 p.

Fleyshman B. S. Fundamentals of systemology. M.: Radio i svyaz', 1982. 368 p.

Gilyarov A. M. Ecology gaining the status of a science, Priroda. 1998. No. 2. P. 89–99.

Hawking S. A Brief History of Time: From the Big Bang to Black Holes. N. Y.: Bantam Dell Publ. Group, 1988. 256 p. (Hoking P. Kratkaya istoriya vremeni: ot Bol'shogo vzryva do chernyh dyr. SPb.: Amfora, 2001. 268 p.).

Ivanova A. V. Kostina N. V. Aristova M. A. Study of the flora features of the basic units of the Soksky physico-geographical area using the generic spectrum, Samarskaya Luka: problemy regional'noy i global'noy ekologii. 2018. T. 27, No. 3. P. 56–59.

Ivanova A. V. Rozenberg G. S. Saksonov S. V. The experience of quantitative analysis of floral diversity and floral structure of Samara Luka, Ekologiya. 2006. No. 5. P. 332–339.

Jørgensen S. E. Introduction to Systems Ecology. Boca Raton (FL); London; N. Y.: CRC Press, 2012. 297 p.

Jørgensen S. E., Fath B. D. Application of thermodynamic principles in ecology, Ecological Complexity. 2004. Vol. 1, No 4. P. 267–280. DOI: 10.1016/j.ecocom.2004.07.001
Kogan I. Sh. Forms of energy and types of energy. 2007. URL: http://kogan.iri-as.org/stat/formy_energy.pdf (data obrascheniya: 03.03.2026).
Kostina N. V. Application of similarity and difference indices for zoning territories based on local flora, Izvestiya Samarskogo nauchnogo centra RAN. 2013. T. 15, No. 3 (7). P. 2160–2168.
Krestin S. V. Rozenberg G. S. A model of «water blooming « in a plain-type reservoir, Informatika na sluzhbe ekologii i zdorov'ya: Tez. dokl. Mezhdunar. foruma. Tol'yatti: MKK, 1991. P. 46–47.
Krestin S. V. Rozenberg G. S. About one mechanism of « water blooming « in a plain-type reservoir, Biofizika. 1996. T. 44, vyp. 3. P. 650–654.
Krestin S. V. Rozenberg G. S. Two-dimensional model of «water blooming» in a plain-type reservoir, Izvestiya Samarskogo nauchnogo centra RAN. 2002. T. 4, No. 2. P. 276–279.
Kurazhskovskiy Yu. N. Introduction to ecology and nature management. Rostov-na-Donu: Rostovskoe kn. izd-vo: KPK «Kristall», 1990. 157 p.
Malyshev L. I. Quantitative analysis of flora: spatial diversity, level of species richness and representativeness of survey sites, Botanicheskiy zhurnal. 1975. T. 60, No. 11. P. 1537–1550.
Nalimov V. V. Analysis of the fundamentals of environmental forecasting Pattern analysis as a simplified version of the forecast, Chelovek i biosfera. M.: Izd-vo Mosk. un-ta, 1983. Vyp. 8. P. 31–47.
Nazhivin I. F. Perun: A Forest novel. Parizh: , 1927. 307 p. (Gl. XIII. Leshie na kachelyah).
Nielsen S. N., Müller F., Marques J. C., Bastianoni S., Jørgensen S. E. Thermodynamics in ecology – An introductory review, Entropy. 2020. Vol. 22, No 8. P. 820 (1–54). DOI: 10.3390/e22080820
Odum Yu. Ecology: V 2 t. M.: Mir, 1986. T. 1. 328 c. T. 2. 376 p.
Pautova V. N. Nomokonova V. I. Phytoplankton productivity of the Kuibyshev reservoir. Tol'yatti: IEVB RAN, 1994. 188 p.
Petrov K. M. Human ecology and culture: Uchebnoe posobie. SPb.: Himizdat, 1999. 384 p.
Preston F. W. The canonical distribution of commonness and rarity, Ecology. 1962. Vol. 43, No 2. R. 185–215.
Prohorov A. M. Physics, Bol'shoy enciklopedicheskiy slovar'. M.: Bol'shaya Rossiyskaya enciklopediya, 1998. P. 601–602.
Redfield A. C. On the proportions of organic derivatives in sea water and their relation to the composition of plankton, James Johnstone Memorial Volume. Liverpool: Univ. Press, 1934. P. 176–192.
Reymers N. F. Ecology (theories, laws, rules, principles and hypotheses). M.: Zhurnal «Rossiya Molodaya», 1994. 367 p.
Richmond B. STELLA: software for bringing system dynamics to the other 98 %, The 3rd International Conference of the System Dynamics Society. Keystone (CO): System Dynamics Society, 1985. R. 706–718.
Rozenberg G. S. Kostina N. V. Rozenberg A. G. On modeling metapopulation processes, Principy ekologii. 2023. No. 2. P. 4–29. DOI: 10.15393/j1.art.2023.13742
Rozenberg G. S. Ecological constants: myth or reality?, Uspehi sovremennoy biologii. 2011. T. 131, No. 1. P. 102–112.
Rozenberg G. S. Introduction to theoretical ecology: V 2 t. Izd. 2-e. Tol'yatti: Kassandra, 2013. T. 1. 565 p. T. 2. 445 p.
Rozenberg G. S. On systemic ecology, Zhurnal obschey biologii. 1988. T. 49, No. 5. P. 580–591.
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.
Rubin A. B. Thermodynamics of biological processes: Ucheb. posobie dlya vuzov po spec. «Biofizika». 2-e izd., pererab. i dop. M.: Izd-vo MGU, 1984. 284 p.
Seliverstov Yu. P. Bobkov A. A. Land science: Ucheb. posobie dlya stud. vuzov. M.: Izd. centr «Akademiya», 2004. 304 p.
Timohina A. F. Zooplankton as a component of the ecosystem of the Kuibyshev reservoir. Tol'yatti: IEVB RAN, 2000. 193 p.
Vernadskiy V. I. Diaries, March 1921 – August 1925. M.: Nauka, 1998. 213 p.
Vernadsky V. I. Sur la pression de la matire vivante dans la biosphre, Compte Rendu Acad. Sci. Paris. 1925. Vol. 120. P. 2079–2081. (Vernadskiy V. I. Zhivoe veschestvo i biosfera. M.: Nauka, 1994. P. 603–604).
Vol'terra V. Mathematical theory of the struggle for existence. M.: Nauka, 1976. 288 p.
Wetzel R. G. Limnology. 2nd ed. Philadelphia: Saunders College Publ., 1983. 860 r.
What is life from the point of view of physics? M.: Atomizdat, 1972. 88 p. (M.: RIMIS, 2009. 176 p.).
World dynamics. M.: Nauka, 1978. 168 p.
Yavorskiy B. M. Detlaf A. A. Handbook of Physics. 3-e izd. M.: Nauka (Fizmatgiz), 1990. 624 p.

научный электронный журнал
ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ
http://ecopri.ru

ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
http://petrsu.ru

УДК 633.2/4(470.0)

ЭКОЛОГИЯ И РЕКУЛЬТИВАЦИЯ ЗЕМЕЛЬ ПРИ ИСПОЛЬЗОВАНИИ ЛЮЦЕРНЫ ПОСЕВНОЙ: НАПРАВЛЕНИЯ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ И АНАЛИЗ СОСТОЯНИЯ КОРМОПРОИЗВОДСТВА

САМОХВАЛОВА Ольга Сергеевна — *ФГБОУ ВО «Сибирский государственный индустриальный университет», 654007, Кемеровская область - Кузбасс, г. Новокузнецк, Центральный р-н, ул. Кирова, зд. 42, selena_1308@inbox.ru*

ЗАПОЛЬСКАЯ Екатерина Михайловна — *кандидат технических наук, ФГБОУ ВО «Сибирский государственный индустриальный университет», 654007, Кемеровская область - Кузбасс, г. Новокузнецк, Центральный р-н, ул. Кирова, зд. 42, vestnicsibgiu@sibsiu.ru*

ФИНСКАЯ Таисия Андреевна — *ФГБОУ ВО «Сибирский государственный индустриальный университет», 654007, Кемеровская область - Кузбасс, г. Новокузнецк, Центральный р-н, ул. Кирова, зд. 42, finskaia_ta@sibsiu.ru*

Ключевые слова:
биологическая рекультивация земель
люцерна посевная
ризосферная микробиота
корневые выделения
почвенное плодородие
кормопроизводство
Кузбасс

Аннотация: Рассмотрены биолого-экологические процессы в агроценозах люцерны посевной, определяющие ее почвовосстановительный потенциал: формирование клубеньков в симбиозе с азотфиксирующими бактериями, поступление корневого углерода и азота в почву, развитие ризосферной микробиоты, накопление органического вещества, образование водопрочных агрегатов и повышение устойчивости почвы к эрозии. Экологический эффект культуры формируется как последовательность взаимосвязанных процессов: симбиотическая азотфиксация, ризодепозиция, активизация микроорганизмов, улучшение структуры и водного режима почвы, стабилизация растительного покрова. Определены условия применения люцерны на биологическом этапе рекультивации нарушенных земель: подготовка субстрата, создание корнеобитаемого слоя, внесение органических мелиорантов, микробиологическая инокуляция, мониторинг показателей. Проведена оценка современного состояния и перспектив кормопроизводства с использованием люцерны в России, Сибири и Кузбассе. Проанализированы роль культуры в обеспечении животноводства высокобелковыми кормами, ее влияние на себестоимость кормовой базы и устойчивость севооборотов, динамика посевных площадей кормовых культур в Кузбассе, экспортные и импортные тенденции. Установлено, что сочетание высокой кормовой ценности, долговечности травостоя, способности в симбиозе с клубеньковыми азотфиксирующими бактериями усваивать атмосферный азот и улучшать агрофизические свойства почвы позволяет использовать люцерну одновременно как кормовую и почвовосстановительную культуру. Для Кузбасса ее применение целесообразно на подготовленных нарушенных землях, где отсутствует токсичность субстрата и обеспечены норма-

тивные параметры кислотности, плотности и мощности корнеобитаемого слоя; на сильно каменистых, резко кислых и токсичных отвалах люцерна не может рассматриваться как универсальное средство рекультивации.

© Петрозаводский государственный университет
©Самохвалова О. С., Запольская Е. М., Финская Т. А.

Получена: 8 июня 2026 года **Подписана к печати**: 29 сентября 2026 года

Введение

Люцерна – одна из главных многолетних бобовых культур в мировом кормопроизводстве. Она дает высокобелковый корм, долго растет на одном месте, усваивает азот из воздуха и улучшает почву. В России интерес к люцерне растет по трем причинам: надо удешевить белковые корма для скота; сделать кормовые севообороты устойчивее и меньше зависеть от покупных кормов; использовать культуру для защиты и восстановления почвы (Голобородько, Лазарев, 2009; Гончаров, Лубенец, 1985).

В Кузбассе проблема рекультивации определяется накопленным масштабом промышленного нарушения земель. По данным, представленным Общественной палате Кемеровской области – Кузбасса, на юге региона площадь нарушенных земель оценивается в 130–150 тыс. га, из которых рекультивировано около 24 тыс. га; в течение предшествовавших десяти лет рекультивированные промышленные земли не переводились в земли сельскохозяйственного назначения. Это свидетельствует о значительном объеме территорий, которые еще не возвращены в устойчивый экологический и хозяйственный оборот (Кошкин и др., 2023; Фомин, 2021).

Текущая динамика также показывает отставание восстановительных работ от образования новых нарушенных участков. В 2023 г. в Кемеровской области – Кузбассе было нарушено 5.097 тыс. га земель, в том числе 4.531 тыс. га при разработке месторождений полезных ископаемых, тогда как рекультивировано 0.712 тыс. га, или 14 % площади, нарушенной за год. При сохранении такого соотношения увеличивается накопленный объем земель, требующих технического и биологического восстановления (Министерство..., 2024; Истомин, 2026).

Недостатки рекультивационных проектов связаны не только с объемом работ, но и с их содержанием. Формальное выполаживание поверхности и посадка наиболее дешевых древесных или травянистых культур без оценки токсичности и гранулометрического состава субстрата, водного режима, эрозионной устойчивости и динамики почвенной биоты не обеспечивают восстановления экологических функций территории. Снижение расходов на технический этап, подготовку корнеобитаемого слоя и последующий мониторинг повышает риск формирования неустойчивого растительного покрова и повторной деградации участка (Галанина и др., 2020; Асякина и др., 2021).

Правовые, организационные и финансовые сложности образуют взаимосвязанную систему ограничений. Учет нарушенных и рекультивированных земель ведется разными органами и не всегда обеспечивает сопоставимость данных; ответственность разделена между недропользователями, собственниками участков и контрольными ведомствами, а при банкротстве предприятий остаются участки без субъекта, способного завершить восстановление. Поскольку горнотехнические работы, нанесение плодородного слоя, дренаж, биологический этап и многолетний мониторинг требуют значительных затрат, отсутствие заранее обеспеченного финансового резерва создает риск переноса рекультивации на неопределенный срок или ее выполнения в минимальном объеме. Для снижения этого риска необходимы инвентаризация нарушенных земель, закрепление сроков и измеримых критериев приемки, а также механизмы залоговых или страховых платежей и целевого фонда рекультивации (Галанина и др., 2020; Chamblee, 1972).

В этих условиях люцерну следует рассматривать одновременно как элемент кормопроизводства и как компонент биологического восстановления подготовленных нарушенных земель. Ее применение может способствовать закреплению поверхности, накоплению органического вещества, улучшению азотного режима и развитию ризосферной микробиоты, однако не заменяет техническую подготовку субстрата и должно проектироваться с учетом местных агрономических, экономических и природных условий (Атласова, 2013; Козырева, Басиева, 2020; Brauer et al., 2002).

Посевная люцерна занимает устойчивое место в мировом кормопроизводстве, т. к. объединяет в одной культуре несколько функций, которые обычно приходится обе-

спечивать разными агротехническими приемами. Она позволяет получать высокобелковый корм, формирует многолетний травостой, снижает потребность в минеральном азоте за счет симбиоза с клубеньковыми бактериями и улучшает почвенную среду в последействии. Для молочного и мясного животноводства это означает возможность получать более стабильную кормовую базу, а для земледелия – уменьшать нагрузку на севообороты, где преобладают зерновые и однолетние кормовые культуры. В настоящее время устойчиво подтверждается ее значение как культуры, сочетающей кормовую, почвозащитную и ресурсосберегающую функции (Вокин и др., 2024; Hu, 2024).

В мировом хозяйстве люцерна сохраняет значение не только как традиционный грубый корм, но и как товарный продукт международной торговли в виде сена, гранул, муки и семян. По данным исследования глобальной сети торговли кормовыми продуктами, общий объем мировой торговли кормами с 2000 по 2024 г. увеличился на 48.17 %, а развитие животноводства в Азии и на Ближнем Востоке стало одним из главных факторов роста спроса на кормовые товары. Одновременно возрастает роль стран-импортеров, зависимых от внешних поставок высококачественного сена и обезвоженной люцерны (Zhang et al., 2025).

Для оценки экономического потенциала культуры важно учитывать не только биологическую урожайность, но и рыночную конфигурацию. Рост импорта кормов в Восточной Азии, прежде всего для молочного животноводства, поддерживает спрос на люцерну и формирует устойчивый премиальный сегмент мирового рынка. Это означает, что в ближайшие годы экспортный потенциал будет сохраняться именно у той продукции, которая сочетает стабильное качество, низкую засоренность и технологичность при длительном хранении и перевозке (Hou et al., 2024; Deak et al., 2007).

Цель настоящей работы заключалась в оценке биолого-экологических механизмов воздействия люцерны посевной на почву и условий ее применения при восстановлении деградированных и нарушенных земель, а также современного состояния и перспектив развития кормопроизводства на основе этой культуры с учетом ее экономического значения, рыночной востребованности и возможностей практического использования в России, Сибири и Кемеровской области – Кузбассе.

Аналитический обзор

В обзоре рассмотрены публикации по экологии бобовых агроценозов, симбиотической азотфиксации, ризосферной микробиологии и рекультивации техногенно нарушенных земель, официальные статистические материалы и нормативные правовые акты. Применялись сравнительный, статистический и системно-экологический подходы. Экологическая результативность люцерны оценивалась по изменениям азотного и углеродного циклов, свойств почвы, активности микробного сообщества, устойчивости растительного покрова и пригодности субстрата для длительного восстановления.

Для России значение люцерны определяется двумя взаимосвязанными направлениями: внутренним кормообеспечением и формированием экспортного сегмента кормовых трав (Кольцов, Авдеев, 2005; Лазарев, Стародубцева, 2018). По данным статистического сборника Росстата, в 2020–2024 гг. многолетние травы сохраняли важное место в структуре кормовых культур и оставались основой производства объемистых кормов для животноводства (Федеральная служба государственной статистики. Сельское хозяйство в России, 2025). В 2024 г., по данным отраслевого обзора Федерального центра «Агроэкспорт», валовой сбор люцерны в сельскохозяйственных организациях составил 6.2 млн т, что на 14.5 % выше показателя 2023 г., а выпуск гранул на ее основе достиг 18.7 тыс. т. Внутренний рынок заметно шире экспортного, однако переработка люцерны в гранулы и обезвоженную продукцию создает возможности ее коммерциализации за пределами локального радиуса потребления (Федеральный центр..., 2025; Кошкин, 2010).

Экономический смысл расширения люцерны в России заключается в том, что культура способна снижать себестоимость кормовой единицы не за счет одного урожая, а за счет нескольких лет использования травостоя и выраженного последействия в севообороте. В работе (Надточаев и др., 2023) показано, что на второй год жизни затраты на выращивание и заготовку корма из люцерны были на 23–32 % ниже по сравнению с первым годом и в среднем составляли 781.02 руб./га, что прямо подтверждает экономическое преимущество многолетнего травостоя перед ежегодным перезалужением и повторным комплексом полевых работ.

В работе (Тимошкин, 2023) показано, что

эффективность возделывания люцерны и костреца зависит не только от урожайности, но и от устойчивости травостоя, распределения массы по укосам и качества корма. Для хозяйства это означает, что при проектировании кормового клина люцерна должна рассматриваться не изолированно, а в системе конкретного хозяйственного типа (на чистых посевах, в смесях, на сено, сенаж, зеленую массу или семена).

Для северных и восточных регионов России ключевой вопрос связан с адаптацией культуры. Материалы по возделыванию люцерны в условиях Урала и Сибири показывают, что при подборе сорта, нормы высева и режима использования культура способна стабильно работать и в более холодных зонах. В работе (Петрина, 2025) приведены данные, согласно которым в Свердловской области в 2024 г. укосные площади люцерны составили 24.6 тыс. га, что на 5.1 % больше уровня 2023 г. Этот результат важен не сам по себе, а как индикатор расширения культуры в зоне с неблагоприятными климатическими рисками, близкой по ограничениям к части территорий юга Сибири.

Для рынка кормовых культур люцерна представляет интерес благодаря двойственному характеру спроса. С одной стороны, основная часть продукции потребляется внутри хозяйств в виде сена, сенажа и зеленой массы. С другой стороны, формируется внешняя коммерческая ниша, включающая сено люцерны, гранулы, травяную муку и семена. По оценке Федерального центра «Агроэкспорт», при сохранении положительной динамики производства экспорт российских кормовых продуктов, включающих люцерну, к 2030 г. может превысить 30 тыс. т и составить 15–20 млн долл. США. Это прогнозный, а не фактически достигнутый показатель, однако он подтверждает переход от восприятия культуры исключительно как локального корма к ее оценке как потенциального экспортного товара (Федеральный центр..., 2025; Писковацкий и др., 2002; Blaser, Larsen, 2011).

При этом зависимость от импорта семян полностью не преодолена. Сама культура в России давно освоена, однако рынок семян остается чувствительным к качеству очистки, сортовому составу и логистике поставок. Федеральный закон «О семеноводстве» установил актуальные требования к производству, хранению, реализации и использованию семян сельскохозяйственных растений. Поэтому расширение площадей люцерны без укрепления отечественного семеноводства и контроля сортовых качеств будет ограниченным (Федеральный закон от 30.12.2021..., 2021).

В отношении прямой рентабельности необходимо разделять две модели:

1. Люцерна как внутренняя кормовая культура. В этом случае прибыль измеряется не выручкой от продажи, а сокращением затрат на покупной белок и стабилизацией кормовой базы.
2. Люцерна как товарное сено, гранулы или семена. Прибыль формируется через экспорт или межрегиональные поставки, но требования к технологии значительно выше.

Для большинства хозяйств Сибири экономически надежнее первая модель, поскольку она меньше зависит от тарифов, дальности вывоза и рыночных колебаний.

С точки зрения спроса на рынке кормов люцерна сохраняет высокую значимость потому, что решает проблему белка в рационах жвачных животных. Внутри страны основная часть продукции остается в хозяйствах, поскольку перевозка объемистых кормов на дальние расстояния экономически ограничена. Следовательно, наиболее жизнеспособная модель для Сибири и Кузбасса состоит не в простом наращивании валового объема, а в увязке посевов люцерны с конкретными животноводческими кластерами, сенажными траншеями, сушильными мощностями и семеноводческой базой.

Для Сибири в целом расширение люцерны возможно, но требует строгого отбора зон. Наиболее благоприятны территории с нейтральной или близкой к ней реакцией почв, достаточным обеспечением фосфором и калием, умеренным увлажнением и возможностью ранней уборки без потери листа. В Западной Сибири ключевым ограничителем часто выступают кислотность и переувлажнение отдельных участков, а также вымерзание на неблагоприятных полях. Поэтому продвижение культуры в Сибири должно идти через адаптированные сорта, обязательное известкование кислых почв, инокуляцию семян и технологию заготовки, минимизирующую осыпание листьев.

Экологические процессы в агроценозах люцерны

С агрохимической точки зрения люцерна представляет ценность прежде всего как культура, вступающая в симбиоз с клубеньковыми азотфиксирующими бактериями. Современные исследования симбио-

тической эффективности сортов и штаммов *Sinorhizobium meliloti* показывают, что различия в клубенькообразовании и фиксации азота прямо отражаются на накоплении биомассы. Высокая продуктивность люцерны связана не только с погодой и удобрением, но и с правильным подбором семян и микробиологического сопровождения (Han et al., 2024; Минеев, Ремпе, 1991).

Эффективность симбиотической азотфиксации определяется не только генотипом растения, но и свойствами штамма ризобий, реакцией почвенной среды и уровнем абиотического стресса. Засоление снижает образование клубеньков и количество биологически фиксированного азота, тогда как рациональная азотная поддержка частично компенсирует потери продуктивности. Для кислых почв перспективны штаммы с подтвержденной конкурентоспособностью и устойчивостью к пониженному pH; геномные и физиологические исследования показывают, что кислотоустойчивость имеет многофакторную природу и связана с комплексом регуляторных систем бактерий. Одновременно подбор инокулянта должен учитывать не только способность занимать клубеньки, но и реальную симбиотическую эффективность, поскольку конкурентный штамм не всегда обеспечивает высокий уровень фиксации азота (Hal et al., 2010).

Симбиоз с ризобиями также повышает устойчивость люцерны к низким температурам и части солевого стресса за счет изменения антиоксидантной реакции и состояния корневой системы. На почвах с повышенным содержанием потенциально токсичных элементов инокуляция эффективными штаммами способна поддерживать рост растений и микробиологическую активность ризосферы, однако применение культуры должно сопровождаться контролем миграции металлов и качества получаемой биомассы.

Почвенное значение культуры не ограничивается азотом. Исследования систем, где люцерна используется длительно, показывают рост содержания органического углерода, улучшение структуры и более устойчивое функционирование почвы в засушливых и полузасушливых условиях. В работе (Zhang et al., 2024) установлено, что alfalfa-livestock system способствовала накоплению углерода почвы и стабилизации его состава на маргинальных землях. Для земледелия это означает, что люцерна работает не только как корм, но и как средство биологического восстановления почвенной среды (Писковацкий и др., 2007).

В работе (Fernández-Ortega, 2025) показано, что включение люцерны в систему нулевой обработки почвы улучшает состояние почвы, повышает эффективность использования азота и поддерживает долгосрочную продуктивность. Это особенно важно для регионов, где почва испытывает нагрузку от уплотнения, дефицита органического вещества и неустойчивого увлажнения.

Экологическая роль люцерны начинается с формирования растительно-микробного симбиоза. После инфицирования корневых волосков бактериями *Sinorhizobium meliloti* образуются клубеньки, в которых молекулярный азот восстанавливается до доступных растению аммонийных форм. Зафиксированный азот включается в аминокислоты и белки, а затем частично поступает в почву с корневыми выделениями, отмершими тонкими корнями и растительными остатками. Поэтому действие культуры не заканчивается уборкой урожая: включение люцерны в севооборот изменяет состав и функциональный потенциал ризосферных сообществ последующих культур, в том числе групп микроорганизмов, участвующих в трансформации соединений азота (Голов др., 2007; Желтухина и др., 2021).

Корневые выделения и постоянно обновляющаяся масса тонких корней служат источником легкоиспользуемого углерода для почвенных микроорганизмов. В результате вокруг корней формируется зона повышенной биологической активности, где ускоряются минерализация органических соединений, мобилизация фосфора и обмен азота между растением и микробным сообществом. В полевом опыте инокуляция люцерны ростстимулирующими ризобактериями достоверно увеличивала богатство и разнообразие бактерий ризосферы ($p < 0.05$), а также повышала представленность родов Arthrobacter, Sphingomonas и Bacillus, связанных с питанием растений и устойчивостью к стрессу.

Состав ризосферного сообщества изменяется под влиянием сорта, азотного режима, микробных удобрений и водообеспеченности. Разные сорта люцерны формируют неодинаковые по биомассе и таксономической структуре микробные сообщества уже к началу цветения, а применение микробного удобрения в условиях высокогорных лугов повышает плодородие почвы и перестраивает микробиоту ризосферы. При засухе устойчивые сорта способны раньше привлекать группы бактерий, связанные с адаптацией к

водному дефициту, тогда как режим частичного попеременного орошения изменяет микробное сообщество без обязательного снижения числа клубеньков и биомассы при умеренном дефиците влаги.

Фосфорное питание напрямую связано с ризосферными процессами люцерны. Тип фосфорного удобрения влияет на поглощение элемента, концентрацию карбоксилатов, реакцию среды и активность процессов мобилизации фосфора в песчаной и засоленно-щелочной почве. После укоса достаточное обеспечение фосфором поддерживает рост растений, выделение органических кислот и активность кислой фосфатазы. Комплексное управление питанием может включать органические и углеродсодержащие мелиоранты: совместное применение биоугля и азотного удобрения улучшало развитие корней, физиологическое состояние люцерны и ряд физико-химических свойств почвы (Самохвалова, 2025; Волошин, Аветисян, 2017).

Устойчивость агроценоза определяется не только ризосферой. На надземных органах люцерны формируются сезонно и пространственно изменчивые бактериальные сообщества, а семена могут переносить часть полезной микробиоты, потенциально участвующей в адаптации проростков к стрессу. Одновременно в производственных посевах выявляется сложный комплекс вирусов, бактерий и грибов, поэтому экологическая оценка травостоя должна учитывать фитосанитарное состояние и риск накопления патогенов (Kallenbach et al., 2002; Laidlaw, Teuber, 2001).

Почвоулучшающее действие люцерны не является бесконечно нарастающим и зависит от возраста травостоя. При исследовании посевов возрастом от трех до восьми лет в засоленно-щелочной почве наиболее благоприятное сочетание агрохимических показателей и структуры ризосферного сообщества отмечено у шестилетнего травостоя. При дальнейшем старении положительный эффект уменьшался, что связывалось с истощением отдельных элементов питания и перестройкой микробного сообщества. Следовательно, экологически рациональная технология должна предусматривать контроль состояния травостоя и своевременное включение участка в следующий этап севооборота (Bertrand et al., 2013; Bittman et al., 2005).

Длительное бессменное выращивание способно приводить к биологическому снижению продуктивности. В старых травостоях отмечается уменьшение доли потенциально полезных бактерий и увеличение представленности фитопатогенных и сапротрофных грибов. Метаболомные и микробиомные исследования связывают это явление с накоплением специфических ризосферных метаболитов и изменением структуры микробного сообщества. Поэтому для предупреждения утомления почвы необходимы ротация участков, фитосанитарный контроль и чередование люцерны с культурами, разрывающими циклы патогенов и автотоксичных соединений.

Развитая корневая система люцерны воздействует и на физическое состояние почвы. Корни формируют биопоры, а корневые полисахариды, микробные метаболиты и растительные остатки участвуют в скреплении почвенных частиц. Это повышает долю устойчивых агрегатов, водопроницаемость и способность профиля удерживать влагу, одновременно уменьшая поверхностный сток и риск эрозии. Накопление органического углерода в системах длительного использования люцерны подтверждает, что кормовая функция культуры может сочетаться с восстановлением углеродного пула почвы (Zhang et al., 2024; Сабитов, 2006; Berg et al., 2007).

Улучшение структуры зависит от способа использования травостоя и сочетания люцерны с другими культурами. В системах совместного выращивания люцерны с древесными культурами увеличение доли водопрочных макроагрегатов зависело от пространственной схемы размещения растений. На засоленных почвах травосмеси с люцерной позволяют формировать более устойчивый покров, однако подбор компонентов должен учитывать их солеустойчивость и конкурентные отношения. Инженерные меры, включая дренаж, и внесение биоугля могут дополнять биологическое действие культуры на слабопроницаемых засоленно-щелочных почвах (Лазарев, 2015).

В Кузбассе вопрос о люцерне (рис. 1) имеет особую специфику. Открытая официальная региональная статистика Кемеровостата по годовым итогам показывает размеры кормового клина в целом, но не выделяет посевные площади люцерны отдельной строкой в опубликованных кратких бюллетенях. Поэтому определить точную площадь люцерны по Кузбассу на основании открытых региональных годовых таблиц нельзя. Достоверно можно утверждать только то,

что кормовые культуры в регионе занимают значительный массив пашни, а сама люцерна используется и рассматривается как перспективный компонент кормопроизводства и биологической рекультивации (Федеральная служба государственной статистики по Кемеровской области..., 2025; Вокин и др., 2024).



Рис. 1. Люцерна посевная, сорт Марусинская-425 (Medicago sativa)
Fig. 1. Medicago sativa (alfalfa), variety Marusinskaya-425

Посевные площади кормовых культур в Кемеровской области – Кузбассе в 2021–2025 гг. (Федеральная служба государственной статистики по Кемеровской области..., 2025) представлены на рис. 2.

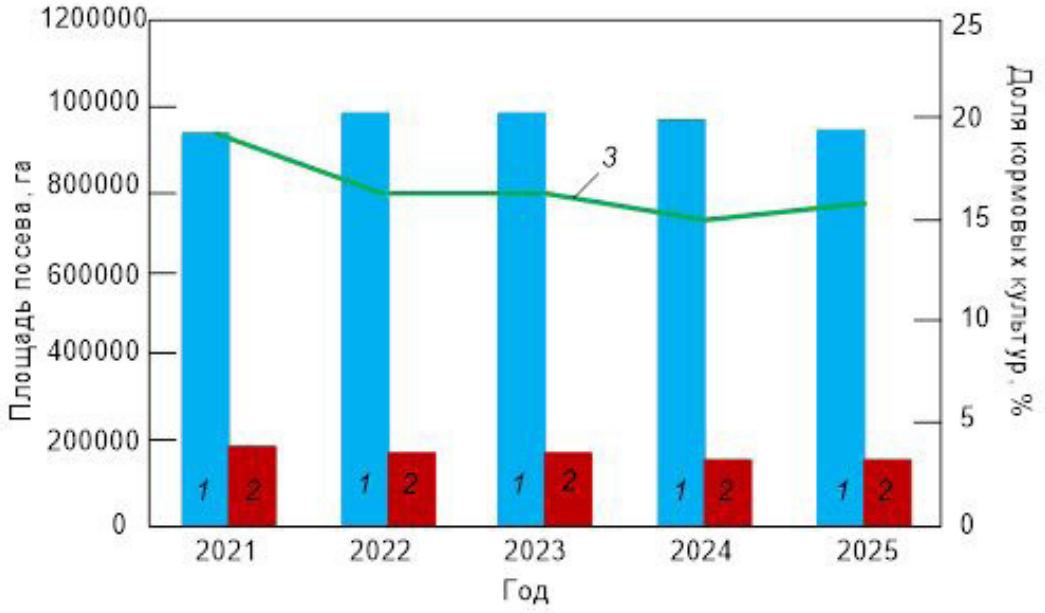


Рис. 2. Посевные площади кормовых культур в Кемеровской области – Кузбассе: 1 и 2 – вся посевная площадь и площадь кормовых культур, га; 3 – доля кормовых культур
Fig. 2.Sown areas of forage crops in the Kemerovo Region – Kuzbass: 1 and 2 – total sown area and area of forage crops, hectares; 3 – share of forage crops.

Доля кормовых культур в общей посевной площади в течение рассматриваемого периода в целом снизилась. Посевная площадь представляет собой площадь земель, засеянных сельскохозяйственными культурами, а доля кормовых культур отражает удельный вес этих культур в общей структуре посевов.

В 2021 г. кормовые культуры занимали 184000 га (19.51 %) всей посевной площади, что являлось наибольшим значением за рассматриваемый период. В последующие годы наблюдалось сокращение как площади кормовых культур, так и их доли, особенно заметное в 2022 и 2024 гг. Это указывает на изменение структуры посевов и на уменьшение значения кормовых культур в системе сельскохозяйственного производства региона.

В 2025 г. площадь кормовых культур составила 150632.7 га (16.09 %), что несколько выше уровня 2024 г., но ниже показателей начала периода. При этом общая посевная площадь за исследуемые годы изменялась менее значительно, чем площадь кормовых культур. Такая динамика свидетельствует о снижении удельного веса кормовых культур в структуре посевных площадей Кемеровской области – Кузбасса. Полученные данные позволяют сделать вывод о необходимости дальнейшего изучения причин сокращения посевных площадей кормовых культур, поскольку их объем напрямую связан с обеспечением животноводства кормами и с поддержанием устойчивости сельскохозяйственного производства.

Динамика посевных площадей кормовых культур в Кемеровской области – Кузбассе в 2021–2025 гг. (Федеральная служба государственной статистики по Кемеровской области..., 2025) представлена в таблице.

Динамика изменения посевных площадей кормовых культур в Кемеровской области – Кузбассе

Год	Изменение к предыдущему году, га	Изменение к предыдущему году, %
2021	14600.0	8.62
2022	–26275.0	–14.28
2023	2162.0	1.37
2024	–12483.7	–7.81
2025	3229.4	2.19

Рассматриваемый период характеризуется неустойчивым изменением данного показателя. Посевные площади кормовых культур представляют собой часть сельскохозяйственных угодий, используемую для выращивания культур, предназначенных для обеспечения животных кормами, и выступают важным показателем состояния кормовой базы в регионе. После увеличения площади в 2021 г. до 184000 га в последующие годы наблюдалось ее сокращение, прерываемое незначительным восстановлением в 2023 и 2025 гг. Наиболее существенное снижение зафиксировано в 2022 г., когда площадь уменьшилась на 26275 га (14.28 %) по сравнению с предыдущим годом. Это свидетельствует о высокой чувствительности структуры посевов к изменению производственных и организационно-экономических условий.

К 2025 г. посевные площади кормовых культур составили 150632.7 га, что ниже уровня 2021 г., несмотря на частичное увеличение в последнем году периода. Такая динамика позволяет сделать вывод о сокращении общего объема земель, отводимых под кормовые культуры, при отсутствии устойчивой тенденции к восстановлению. Изменение посевных площадей отражает не только текущие решения сельскохозяйственных производителей, но и состояние ресурсного обеспечения отрасли, уровень потребности в кормах и особенности региональной аграрной политики. Следовательно, выявленная динамика требует дальнейшей оценки факторов, влияющих на изменение площадей, поскольку стабильность кормовой базы остается необходимым условием развития животноводства и поддержания сбалансированной структуры сельскохозяйственного производства.

Экологические механизмы биологической рекультивации

Вопрос о пригодности люцерны для нарушенных земель и отвалов в Кузбассе требует максимально осторожной формулировки. Действующие Правила проведения рекультивации и консервации земель предусматривают биологический этап восстановления, в рамках которого формируется устойчивый растительный покров и восстанавливается продуктивность земель (Постановление Правительства Российской Федерации от 29.05.2025 № 781, 2025). В Кемеровской

области и других угледобывающих регионах люцерна используется в составе травосмесей и рассматривается как растение, способное участвовать в формировании первичного растительного покрова и улучшении свойств подготовленного субстрата. В частности, исследования породных отвалов угольных карьеров в Кемеровской области фиксируют применение люцерны в междурядьях сосен при лесной рекультивации, а современные международные работы по открытым угольным разрезам подтверждают, что тип растительного покрова и способ рекультивации существенно влияют на свойства почвы и водопроницаемость нарушенных земель (Вокин и др., 2024; Hu, 2024).

Для Кузбасса люцерна может использоваться на биологическом этапе рекультивации, но не как универсальное решение для любых отвалов и разрезов. Ее применение оправдано там, где выполнен технический этап, есть пригодный по кислотности и мощности корнеобитаемый слой, а хозяйственная цель восстановления связана с последующим сельскохозяйственным или почвозащитным использованием. На токсичных, сильно каменистых или резко кислых субстратах культура без предварительной подготовки работать стабильно не будет.

На нарушенных землях люцерна выполняет не только функцию быстрого создания травяного покрова, но и функцию биологического конструктора формирующейся почвенной системы. Прорастание корней в подготовленный субстрат увеличивает объем ризосферы, поступление органических соединений и число микрозон, пригодных для развития бактерий и грибов. На ранней стадии это способствует закреплению поверхности и снижению эрозии, а на последующих стадиях – восстановлению круговорота азота и углерода, накоплению органического вещества и формированию более устойчивого растительного сообщества (Wallenhammar et al., 2018; Sleugh et al., 2000).

При постгорной сельскохозяйственной рекультивации оценивать следует не только надземную биомассу, но и восстановление почвенной биоты. Шестилетний опыт ротационного выращивания люцерны и технической конопли показал информативность нематод, клещей и коллембол как индикаторов качества формирующейся почвы. В условиях нарастающей опустыненности структура ризосферного микробиома люцерны изменяется по градиенту деградации, что подтверждает необходимость учитывать исходное состояние ландшафта и микробиологические показатели при выборе технологии восстановления.

Ризосферные сообщества на засоленно-щелочных землях существенно меняются во времени и пространстве; возраст травостоя и тип почвы одновременно воздействуют на ферментативную активность, содержание элементов питания и распространение полезных микроорганизмов. Для мониторинга азотного цикла целесообразно учитывать не только общий азот, но и представленность функциональных групп азотфиксирующих микроорганизмов, распределение которых определяется сочетанием климатических, почвенных и биотических факторов. Физиологическая реакция самой люцерны на засоление также зависит от генотипа и включает согласованные изменения транскриптома и метаболизма.

Результат рекультивации существенно зависит от предварительного улучшения субстрата. В опыте на засоленно-солонцеватой почве сравнивали внесение компоста в количестве 0, 5, 15 и 25 %. Наиболее сбалансированный эффект получен при доле 15 %: увеличились биомасса и развитие корней люцерны, содержание доступных калия и фосфора, общего азота и органического углерода, а также разнообразие и сложность ризосферного бактериального сообщества. Среди обогащенных групп преобладали микроорганизмы, связанные с циклами углерода и азота. Эти данные показывают, что на бедных техногенных субстратах посев должен сочетаться с дозированным внесением органического мелиоранта.

Микробиологическая реакция реконструированной почвы имеет нелинейный характер. В эксперименте с люцерной как пионерным растением для открытых горных разработок внесение выделений корней бобового растения повышало долю Actinobacteriota до 15 % относительно контроля; максимальное бактериальное разнообразие наблюдалось при концентрации корневых выделений 40–70 %, тогда как повышение концентрации до 85 % сопровождалось снижением разнообразия из-за нарушения баланса доступных углерода и азота. Следовательно, органические добавки и микробиологические препараты нельзя применять по принципу максимальной дозы: требуется контроль соотношения C:N, влажности, реакции среды и динамики микробного сообщества.

Для условий Кузбасса экологическую эф-

фективность биологической рекультивации целесообразно оценивать по совокупности показателей: кислотности и плотности субстрата, мощности корнеобитаемого слоя, содержанию органического углерода, общего и минерального азота, доступных форм фосфора и калия, микробной биомассе и разнообразию, активности почвенных ферментов, проективному покрытию, перезимовке растений, интенсивности поверхностного стока и водопроницаемости. Успешным следует считать не кратковременное получение высокой надземной массы, а формирование устойчивого самоподдерживающегося покрова и восстановление основных функций почвы.

Для Кузбасса приоритетными являются пять взаимосвязанных направлений, первым из которых должно стать использование люцерны в рекультивации и снижении экологической нагрузки на регион:

1. Научно обоснованно использовать люцерну на биологическом этапе рекультивации после угледобычи на участках с подготовленным нетоксичным субстратом. Формирование многолетнего покрова позволит снижать поверхностный сток и эрозию, поддерживать накопление органического вещества и восстанавливать азотный цикл почвы.
2. Включать люцерну в почвовосстановительные севообороты на деградированных землях сельскохозяйственного назначения, используя ее корневую систему и симбиотическую азотфиксацию для улучшения структуры и плодородия почвы.
3. Выделить люцерну отдельной строкой в региональном мониторинге кормопроизводства и рекультивационных работ, чтобы оценивать площади, состояние травостоев, почвенно-экологический эффект и результативность управленческих решений.
4. Развивать локальное семеноводство адаптированных сортов и систему микробиологической инокуляции, поскольку расширение культуры без устойчивой семенной базы и эффективных штаммов ризобий связано с агрономическими рисками.
5. Связать расширение посевов люцерны с молочным животноводством, сенажной технологией и переработкой кормовой массы, где культура обеспечивает наибольший экономический эффект и снижает зависимость от закупных белковых компонентов.

Проведенный анализ показывает, что посевная люцерна представляет собой многолетнюю бобовую кормовую культуру, значение которой определяется не только ее ролью в обеспечении животных кормами, но и ее воздействием на состояние почвы и устойчивость земледелия. Кормопроизводство в данном случае следует рассматривать как систему производства кормов для животноводства, а кормовую базу – как совокупность ресурсов, обеспечивающих содержание и развитие отрасли животноводства. На этом фоне посевная люцерна занимает особое место, поскольку сочетает высокую кормовую ценность, способность к многолетнему использованию и участие в восстановлении почвенного плодородия. В современных условиях России, Сибири и Кузбасса культура сохраняет хозяйственную значимость как элемент снижения затрат на корма, укрепления кормовых севооборотов и повышения устойчивости сельскохозяйственного производства.

Заключение

Экологический эффект люцерны формируется как единая цепь процессов: симбиотическая азотфиксация и поступление корневого углерода активизируют ризосферную микробиоту, усиливают трансформацию элементов питания и накопление органического вещества, после чего улучшаются агрегатное состояние, водный режим и устойчивость растительного покрова. При рекультивации этот эффект должен подтверждаться не только урожайностью, но и динамикой почвенно-химических, микробиологических и противоэрозионных показателей.

В Кузбассе люцерна может применяться на биологическом этапе рекультивации нарушенных земель при условии предварительной технической подготовки, приемлемой кислотности, достаточной мощности корнеобитаемого слоя и отсутствия токсичности субстрата. Она способна ускорять формирование устойчивого покрова и восстановление почвенных функций, но не является универсальным решением для любых отвалов и разрезов.

Масштаб нарушенных земель и отставание темпов их восстановления требуют перехода от оценки рекультивации по площади выполненных работ к оценке долговременной экологической результативности. Обязательными элементами должны стать единая инвентаризация участков, измеримые критерии приемки, послепроектный мониторинг и заранее обеспеченное финансирование технического и биологического этапов.

Посевная люцерна является стратегиче-

ской многолетней бобовой культурой, сочетающей высокую кормовую ценность, многолетнее использование, симбиотическую азотфиксацию и выраженное почвовосстановительное действие. Ее развитие следует рассматривать как связующее направление между экологическим восстановлением земель и укреплением регионального кормопроизводства.

Ключевыми ограничениями остаются зависимость от импорта семян, недостаток адаптированных сортов и необходимость обязательной настройки технологии: известкования кислых почв, инокуляции, обеспечения фосфором и калием и контроля состояния травостоя. Поэтому развитие люцерны должно осуществляться как системная региональная мера, объединяющая рекультивацию, экологический мониторинг, семеноводство, кормопроизводство и животноводство.

В Кемеровской области – Кузбассе в 2021–2025 гг. доля кормовых культур в общей посевной площади сократилась с 19.51 до 16.09 % без устойчивой тенденции к восстановлению. Это повышает риски для обеспечения животноводства объемистыми кормами и делает необходимым расширение продуктивных многолетних культур, улучшающих состояние почвы. Экономическое преимущество люцерны усиливается после первого года использования: затраты на второй год жизни травостоя снижаются на 23–32 %, а для хозяйств Сибири наиболее надежной остается модель внутреннего использования корма.

Библиография

Асякина Л. К., Дышлюк Л. С., Просеков А. Ю. Мировой опыт и области рекультивации посттехногенных ландшафтов // Техника и технология пищевых производств. 2021. Т. 51, № 4. С. 805–818.

Атласова Л. Г. Люцерна как потенциальный объект для рекультивации нарушенных земель в условиях нюрбинского улуса // Международный журнал прикладных и фундаментальных исследований. 2013. № 8 (ч. 2). С. 207–209.

Вокин В. Н., Зеньков И. В., Ле Хунг Чинь и др. Исследование влияния геотехнологий на результаты лесной рекультивации на породных отвалах угольных карьеров в Кемеровской области // Уголь. 2024. № 6. С. 114–118.

Волошин Е. И., Аветисян А. Т. Руководство по удобрению многолетних бобовых трав (люцерна, клевер, донник, эспарцет): Методические рекомендации . Красноярск: Красноярский государственный аграрный университет, 2017. 31 с.

Галанина Т. В., Баумгартэн М. И., Королева Т. Г. Правовые аспекты регулирования рекультивации земель, нарушенных при добыче угля // Горный информационно-аналитический бюллетень. 2020. № 6. С. 15–26. DOI: 10.25018/0236-1493-2020-6-0-15-26. URL: https://giab-online.ru/files/Data/2020/6/15.pdf (дата обращения: 15.08.2026).

Голобородько С. П., Лазарев Н. Н. Люцерна: Монография . М.: Издательство РГАУ–МСХА им. К. А. Тимирязева, 2009. 425 с.

Голов В. И., Самохвалова О. С., Ананьева Э. В., Тимофеев А. Н. Условия накопления микроэлементов и тяжелых металлов основными кормовыми культурами на почвах Амурской области // Вестник КрасГАУ. 2007. № 2. С. 59–62.

Гончаров П. Л., Лубенец П. А. Биологические аспекты возделывания люцерны . Новосибирск: Наука (Сибирское отделение), 1985. 253 с.

Желтухина В. И., Морозова Т. С., Панин С. И., Мелентьев А. А., Куликова М. А. Поведение тяжелых металлов в почвенно-биотическом комплексе агроценозов // Инновации в АПК: проблемы и перспективы. 2021. № 4 (32). С. 136–140.

Истомин А. Н. Мелиорация и рекультивация земель сельскохозяйственного назначения на восстановленных территориях после добычи полезных ископаемых, в том числе золота // Вестник КрасГАУ. 2026. № 4. С. 95–113.

Козырева М. Ю., Басиева Л. Ж. Формирование симбиотического аппарата люцерны в зависимости от типа азотного питания // Вестник Казанского государственного аграрного университета. 2020. Т. 15, № 1. С. 10–16.

Кольцов А. В., Авдеев С. М. Продуктивность клеверо- и люцернозлаковых травостоев с участием новых сортов люцерны изменчивой и клевера лугового // Доклады ТСХА. 2005. Вып. 277. С. 135–138.

Кошкин Е. И. Физиология устойчивости сельскохозяйственных культур . М.: Дрофа, 2010. 638 с.

Кошкин А. С., Семенцова Д. В., Дорбан К. В., Михалевич А. В., Шодиева Д. В. Проблемы недропользования и обеспечения экологической безопасности на территории Кемеровской области // Проблемы экономики и управления: социокультурные, правовые и организационные аспекты: Сборник статей. Кемерово: КузГТУ, 2023. С. 564–572. URL: https://science.kuzstu.ru/wp-content/Events/Other/2023/PEU/PEU_2023/pages/Articles/64.pdf (дата обращения:

15.08.2026).
Лазарев Н. Н. Долголетие люцерны изменчивой в одновидовых посевах и травосмесях // Доклады ТСХА (г. Москва, 02–04 декабря 2014 г.). Т. 1. М.: Российский государственный аграрный университет – МСХА им. К. А. Тимирязева, 2015. С. 100–103.
Лазарев Н. Н., Стародубцева А. М. Влияние инокуляции на продуктивность различных сортов люцерны и клевера лугового // Кормопроизводство. 2018. № 1. С. 25–28.
Минеев В. Г., Рempe Х. Экологические последствия длительного применения повышенных и высоких доз минеральных удобрений // Агрохимия. 1991. № 3. С. 146–155.
Министерство природных ресурсов и экологии Кузбасса. Доклад о состоянии и охране окружающей среды Кемеровской области – Кузбасса в 2023 году . Кемерово, 2024. URL: https://kuzbasseco.ru/wp-content/uploads/2024/07/doklad_2023.pdf (дата обращения: 15.08.2026).
Надточаев Н. Ф., Володькин Д. Н., Богданов А. З. Экономическая эффективность возделывания люцерны посевной в зависимости от предшественников, обработки почвы и химической защиты посевов от сорняков // Земледелие и защита растений. 2023. № 2. С. 120–128.
Петрина О. В. Влияние норм высева на хозяйственно-ценные характеристики посевов люцерны разных видов в условиях Среднего Урала // International agricultural journal. 2025. № 3. С. 824–838.
Писковацкий Ю. М., Ненароков Ю. М., Соложенцева Л. Ф., Михалёв В. Е. Фитоценотическая селекция люцерны // Кормопроизводство: проблемы и пути решения. М.: Россельхозакадемия: ВНИИ кормов им. В. Р. Вильямса, 2007. С. 284–290.
Писковацкий Ю. М., Ненароков Ю. М., Степанова Г. В., Соложенцева Л. Ф. Новые направления в селекции люцерны и создание экологически дифференцированных, различающихся по типу использования сортов // Адаптивное кормопроизводство: проблемы и решение: Сборник научных трудов. М.: ФГНУ «Росинформагротех», 2002. С. 294–307.
Постановление Правительства Российской Федерации от 29.05.2025 № 781 «Об утверждении Правил проведения рекультивации и консервации земель» // Официальный интернет-портал правовой информации. URL: https://publication.pravo.gov.ru/document/0001202505290054 (дата обращения: 29.07.2026).
Сабитов Г. А. Ресурсосберегающие технологии создания высокопродуктивных пастбищ и сенокосов на суходолах в Центральной Нечерноземной зоне РФ : Автореф. дис. … д-ра с.-х. наук. Великий Новгород, 2006. 39 с.
Самохвалова О. С. Изменение урожайности и химического состава люцерны посевной под воздействием удобрений // Почвы и окружающая среда. 2025. Т. 8, № 2. DOI: 10.31251/pos.v8i2.269
Тимошкин О. А. Эффективность возделывания люцерны изменчивой и костреца безостого в чистом виде и смешанных посевах // Аграрная наука Северо-Востока. 2023. Т. 24, № 2. С. 276–285.
Федеральная служба государственной статистики по Кемеровской области – Кузбассу. Посевные площади сельскохозяйственных культур по категориям хозяйств под урожай 2025 года; О посевных площадях под урожай 2024 года; Посевные площади сельскохозяйственных культур по категориям хозяйств за 2023 год; Об итогах сбора урожая сельскохозяйственных культур в 2021 году . URL: https://42.rosstat.gov.ru/ (дата обращения: 29.07.2026).
Федеральная служба государственной статистики. Сельское хозяйство в России. 2025: Статистический сборник . М.: Росстат, 2025. URL: https://rosstat.gov.ru/storage/mediabank/S_x_2025.pdf (дата обращения: 29.07.2026).
Федеральный закон от 30.12.2021 № 454-ФЗ «О семеноводстве» // Официальное опубликование правовых актов. URL: https://publication.pravo.gov.ru/Document/View/0001202112300119 (дата обращения: 29.07.2026).
Федеральный центр «Агроэкспорт». Обзор ВЭД: мировой рынок люцерны . 2025. URL: https://aemcx.ru/2025/07/22/obzor-ved-mirovoj-rynok-lyuczerny/ (дата обращения: 29.07.2026).
Фотина Н. В., Емельяненко В. П., Воробьева Е. Е., Бурова Н. В., Остапова Е. В. Современные биологические методы восстановления и очистки нарушенных угледобычей земель в условиях Кемеровской области – Кузбасса // Техника и технология пищевых производств. 2021. Т. 51, № 4. С. 869–882.
Berg W. K., Cunningham S. M., Brouder S. M., Joern B. C., Johson K. K. The Long-Term Impact of Phosphorus and Potassium Fertilization on Alfalfa Yield and Yield Components // Crop Science. 2007. No 47. P. 2198–2209.
Bertrand A., Castonguay Y., Michaud R., Duceppe M.O. Selection for improved saccharification efficiency in alfalfa stems assessed by enzyme-released glucose // Proceedings of the 22nd International Grassland Congress. Sydney, Australia, 2013. P. 325–326.
Bittman S., Forge T. A., Kowalenko C. G. Responses of the bacterial and fungal biomass in a grassland soil to multi-year applications of dairy manure slurry and fertilizer // Soil Biology and Biochemistry. 2005. No 37. P. 613–623.
Blaser G. E., Larsen K. M. Autotoxicity in alfalfa: causes, effects and rotation // Idaho Hay and Forage Con-

ference Proceedings. Moscow, Idaho, 2011. P. 28–31.
Brauer D., Ritchey D., Belesky D. Effects of Lime and Calcium on Root Development and Nodulation of Clovers // Crop Science. 2002. Vol. 42. P. 1640–1646.
Chamblee D. S. Relationships with other species in a mixture. Alfalfa science and technology // Agron. Monogr. 1972. Vol. 15. P. 211–228.
Deak A., Hall M. H., Sanderson M. A., Archibald D. D. Production and Nutritive Value of Grazed Simple and Complex Forage Mixtures // Agron J. 2007. Vol. 99. P. 657–744.
Fernández-Ortega J. et al. Influence of soil management and previous crop nitrogen legacy on durum wheat after alfalfa in Mediterranean irrigated systems // Field Crops Research. 2025. Vol. 329. No 15. Article 109963.
Hal V. H., Dillon J. M., Stambaugh H. J., Hebrock N. S. et al. The effects of seeding rate on older stands of glyphosate-tolerant alfalfa // Agronomy Journal. 2010. Vol. 104 (4). P. 1096–1099.
Han Y. et al. Investigation of Nitrogen Fixation Efficiency in Diverse Alfalfa Varieties Utilizing Sinorhizobium meliloti LL2 // Agronomy. 2024. Vol. 14. No 11. Article 2732.
Hou P., Shen B. et al. Agricultural Trade Series: US-China Trade Trends and Opportunities for Alfalfa Exports // Plains Press. 2024. URL: https://plainspress.scholasticahq.com/article/124556-2024-q1-agricultural-trade-series-us-china-trade-trends-and-opportunities-for-alfalfa-exports (accessed: 20.04.2026).
Hu J., Zhu S., Yang K., Ren Y., Zhang Z., Tang M., Han F, Zhen Q. Effects of different reclaimed mine land use patterns on the soil properties and water infiltration of opencast coal mines in the northern Loess Plateau, China // CATENA. 2024. Vol. 243. Article 108193. DOI: 10.1016/j.catena.2024.108193
Kallenbach R. L., Nelson C. J., Coutts J. H. Quality, and Persistence of Grazing- and Hay-Type Alfalfa under Three Harvest Frequencies // Agron. J. 2002. Vol. 94. P. 1094–1103.
Laidlaw A. S., Teuber N. Temperate forage grass-legume mixtures: advances and perspectives // In Proceedings XIX International Grassland Congress. Sao Paulo, Brazil, 2001. P. 85–92.
Sleugh B., Moore K. J., George J. R., Brummer E. C. Binary legume-grass mixtures improve forage yield, quality, and seasonal distribution // Agron. J. 2000. Vol. 92. P. 24–29.
Wallenhammar A. C., Stoltz E., Omer Z., Granstedt A. Production capacity of forage legumes and persistence to root rot in organic mixed swards // Grassland Science in Europe. 2018. Vol. 23. P. 375–377.
Zhang S., Guo H. et al. Evolution of the Global Forage Products Trade Network and Implications for China's Import Security // Agriculture. 2025. Vol. 15. No 19. Article 2073.
Zhang X. et al. Alfalfa-livestock system promotes the accumulation of soil organic carbon in semiarid marginal land // Agriculture, Ecosystems & Environment. 2024. Vol. 375. Article 109200.

ECOLOGY AND LAND RECLAMATION WHEN USING SOWN ALFALFA: AREAS OF USE AND ANALYSIS OF THE STATE OF FORAGE PRODUCTION

SAMOKHVALOVA Olga Sergeevna — *Siberian State Industrial University, 654007, Kemerovo Oblast - Kuzbass, Novokuznetsk, Central district, Kirov St., 42, selena_1308@inbox.ru*

ZAPOLSKAYA Ekaterina Mikhailovna — *PhD, Siberian State Industrial University, 654007, Kemerovo Oblast - Kuzbass, Novokuznetsk, Ctentral district, Kirov St., 42, vestnicsibgiu@sibsiu.ru*

FINSKAYA Taisiya Andreyevna — *Siberian State Industrial University, 654007, Kemerovo Oblast - Kuzbass, Novokuznetsk, Central district, Kirov St., 42, finskaia_ta@sibsiu.ru*

Key words:
biological land reclamation
cultivated alfalfa
rhizosphere microbiota
root exudates
soil fertility
forage production
Kuzbass

Summary: The article considers the biological and ecological processes in alfalfa agrocenoses that determine its soil-healing potential: the formation of nodules in symbiosis with nitrogen-fixing bacteria, the intake of root carbon and nitrogen into the soil, the development of rhizospheric microbiota, the accumulation of organic matter, the formation of water-resistant aggregates and an increase in soil resistance to erosion. The ecological effect of the crop is formed as a sequence of interrelated processes: symbiotic nitrogen fixation, rhizodeposition, activation of microorganisms, improvement of soil structure and water regime, stabilization of vegetation cover. We determined the conditions for using alfalfa at the biological stage of reclamation of disturbed lands: substrate preparation, creation of a root zone, application of organic ameliorants, microbiological inoculation, monitoring of indicators. An assessment was carried out of the current state and prospects of forage production using alfalfa in Russia, Siberia, and the Kuzbass region. We analyzed the role of the crop in providing livestock with high-protein feeds, its impact on the cost of the feed base and the stability of crop rotations, the dynamics of sown areas of forage crops in Kuzbass, and export and import trends. It was established that the combination of high feed value, the longevity of the grass stand, and the ability to assimilate atmospheric nitrogen and improve the agrophysical properties of the soil in symbiosis with nodule, nitrogen-fixing bacteria makes it possible to use alfalfa simultaneously as both a feed crop and a soil-restorative crop. For the Kuzbass region, its use is advisable on prepared disturbed lands where the substrate is non-toxic and the standard parameters of acidity, density, and thickness of the root zone are met; on heavily stony, highly acidic, and toxic waste dumps, alfalfa cannot be considered a universal reclamation agent.

Received on: 08 June 2026 **Published on:** 29 September 2026

References

Hu J., Zhu S., Yang K., Ren Y., Zhang Z., Tang M., Han F, Zhen Q. Effects of different reclaimed mine land use patterns on the soil properties and water infiltration of opencast coal mines in the northern Loess Plateau, China, CATENA. 2024. Vol. 243. Article 108193. DOI: 10.1016/j.catena.2024.108193

Asyakina L. K. Dyshlyuk L. S. Prosekov A. Yu. Global experience and areas of reclamation of post-technogenic landscapes, Tehnika i tehnologiya pischevyh proizvodstv. 2021. T. 51, No. 4. P. 805–818.

Atlasova L. G. Alfalfa as a potential candidate for the reclamation of disturbed lands in the Nyurbinsky ulus, Mezhdunarodnyy zhurnal prikladnyh i fundamental'nyh issledovaniy. 2013. No. 8 (ch. 2). P. 207–209.

Berg W. K., Cunningham S. M., Brouder S. M., Joern B. C., Johson K. K. The Long-Term Impact of Phosphorus and Potassium Fertilization on Alfalfa Yield and Yield Components, Crop Science. 2007. No 47. P. 2198–2209.

Bertrand A., Castonguay Y., Michaud R., Duceppe M.O. Selection for improved saccharification efficiency in alfalfa stems assessed by enzyme-released glucose, Proceedings of the 22nd International Grassland Congress. Sydney, Australia, 2013. P. 325–326.

Bittman S., Forge T. A., Kowalenko C. G. Responses of the bacterial and fungal biomass in a grassland soil to multi-year applications of dairy manure slurry and fertilizer, Soil Biology and Biochemistry. 2005. No 37. P. 613–623.

Blaser G. E., Larsen K. M. Autotoxicity in alfalfa: causes, effects and rotation, Idaho Hay and Forage Conference Proceedings. Moscow, Idaho, 2011. P. 28–31.

Brauer D., Ritchey D., Belesky D. Effects of Lime and Calcium on Root Development and Nodulation of Clovers, Crop Science. 2002. Vol. 42. P. 1640–1646.

Chamblee D. S. Relationships with other species in a mixture. Alfalfa science and technology, Agron. Monogr. 1972. Vol. 15. P. 211–228.

Deak A., Hall M. H., Sanderson M. A., Archibald D. D. Production and Nutritive Value of Grazed Simple and Complex Forage Mixtures, Agron J. 2007. Vol. 99. P. 657–744.

Federal Center “Agroexport”. Foreign Trade Overview: the global lucerne market. 2025. URL: https://aemcx.ru/2025/07/22/obzor-ved-mirovoj-rynok-lyuczerny/ (data obrascheniya: 29.07.2026).

Federal Law No. 454-FZ dated December 30, 2021, “On Seed Production”, Oficial’noe opublikovanie pravovyh aktov. URL: https://publication.pravo.gov.ru/Document/View/0001202112300119 (data obrascheniya: 29.07.2026).

Federal State Statistics Agriculture in Russia. 2025: statistical collection. M.: Rosstat, 2025. URL: https://rosstat.gov.ru/storage/mediabank/S_x_2025.pdf (data obrascheniya: 29.07.2026).

Federal State Statistics Service for the Kemerovo Region – Sown areas of agricultural crops by category of farms for the 2025 harvest; On sown areas for the 2024 harvest; Sown areas of agricultural crops by category of farms for 2023; On the results of the harvest of agricultural crops in 2021. URL: https://42.rosstat.gov.ru/ (data obrascheniya: 29.07.2026).

Fernández-Ortega J. et al. Influence of soil management and previous crop nitrogen legacy on durum wheat after alfalfa in Mediterranean irrigated systems, Field Crops Research. 2025. Vol. 329. No 15. Article 109963.

Fotina N. V. Emel’yanenko V. P. Vorob’eva E. E. Burova N. V. Ostapova E. V. Modern biological methods for the restoration and purification of land disturbed by coal mining in the Kemerovo Region – Kuzbass, Tehnika i tehnologiya pischevyh proizvodstv. 2021. T. 51, No. 4. P. 869–882.

Galanina T. V. Baumgarten M. I. Koroleva T. G. Legal aspects of regulating the reclamation of land disturbed during coal mining, Gornyy informacionno-analiticheskiy byulleten’. 2020. No. 6. P. 15–26. DOI: 10.25018/0236-1493-2020-6-0-15-26. URL: https://giab-online.ru/files/Data/2020/6/15.pdf (data obrascheniya: 15.08.2026).

Goloborod’ko S. P. Lazarev N. N. Lucerne: a monograph. M.: Izdatel’stvo RGAU–MSHA im. K. A. Timiryazeva, 2009. 425 p.

Golov V. I. Samohvalova O. S. Anan’eva E. V. Timofeev A. N. Conditions for the accumulation of microelements and heavy metals by main forage crops in the soils of the Amur Region, Vestnik KrasGAU. 2007. No. 2. P. 59–62.

Goncharov P. L. Lubenec P. A. Biological aspects of lucerne cultivation. Novosibirsk: Nauka (Sibirskoe otdelenie), 1985. 253 p.

Hal V. H., Dillon J. M., Stambaugh H. J., Hebrock N. S. et al. The effects of seeding rate on older stands of glyphosate-tolerant alfalfa, Agronomy Journal. 2010. Vol. 104 (4). R. 1096–1099.

Han Y. et al. Investigation of Nitrogen Fixation Efficiency in Diverse Alfalfa Varieties Utilizing Sinorhizobium meliloti LL2, Agronomy. 2024. Vol. 14. No 11. Article 2732.

Hou P., Shen B. et al. Agricultural Trade Series: US-China Trade Trends and Opportunities for Alfalfa Exports, Plains Press. 2024. URL: https://plainspress.scholasticahq.com/article/124556-2024-q1-agricultural-trade-series-us-china-trade-trends-and-opportunities-for-alfalfa-exports (accessed: 20.04.2026).

Istomin A. N. Land reclamation and restoration of agricultural lands in areas reclaimed after mining operations, including gold mining, Vestnik KrasGAU. 2026. No. 4. P. 95–113.

Kallenbach R. L., Nelson C. J., Coutts J. H. Quality, and Persistence of Grazing- and Hay-Type Alfalfa under Three Harvest Frequencies, Agron. J. 2002. Vol. 94. P. 1094–1103.

Kol’cov A. V. Avdeev S. M. Productivity of clover- and alfalfa-grass pastures with the participation of new varieties of variable alfalfa and meadow clover, Doklady TSHA. 2005. Vyp. 277. P. 135–138.

Koshkin A. S. Semencova D. V. Dorban K. V. Mihalevich A. V. Shodieva D. V. Problems related to subsoil use and ensuring environmental safety in the Kemerovo Region, Problemy ekonomiki i upravleniya: sociokul’turnye, pravovye i organizacionnye aspekty: Sbornik statey. Kemerovo: KuzGTU, 2023. P. 564–572. URL: https://science.kuzstu.ru/wp-content/Events/Other/2023/PEU/PEU_2023/pages/Articles/64.pdf (data obrascheniya: 15.08.2026).

Koshkin E. I. The physiology of crop resilience. M.: Drofa, 2010. 638 p.

Kozyreva M. Yu. Basieva L. Zh. The formation of the symbiotic apparatus of alfalfa depending on the type of nitrogen supply, Vestnik Kazanskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta. 2020. T. 15, No. 1. P. 10–16.

Laidlaw A. S., Teuber N. Temperate forage grass-legume mixtures: advances and perspectives, In Proceedings XIX International Grassland Congress. Sao Paulo, Brazil, 2001. P. 85–92.

Lazarev N. N. Starodubceva A. M. The effect of inoculation on the productivity of various varieties of alfalfa and meadow clover, Kormoproizvodstvo. 2018. No. 1. P. 25–28.

Lazarev N. N. The longevity of variable alfalfa in single-species crops and grass mixtures., Doklady TSHA (g. Moskva, 02–04 dekabrya 2014 g.). T. 1. M.: Rossiyskiy gosudarstvennyy agrarnyy universitet – MSHA im. K. A. Timiryazeva, 2015. P. 100–103.

Mineev V. G. Rempe H. The environmental consequences of the prolonged use of elevated and high doses of mineral fertilizers, Agrohimiya. 1991. No. 3. P. 146–155.

Ministry of Natural Resources and Ecology of Report on the state and protection of the environment in the Kemerovo Region – Kuzbass in 2023. Kemerovo, 2024. URL: https://kuzbasseco.ru/wp-content/uploads/2024/07/doklad_2023.pdf (data obrascheniya: 15.08.2026).

Nadtochaev N. F. Volod'kin D. N. Bogdanov A. Z. The economic efficiency of alfalfa cultivation depending on the precursors, tillage and chemical protection of crops from weeds, Zemledelie i zaschita rasteniy. 2023. No. 2. P. 120–128.

Petrina O. V. The influence of seeding rates on the economically valuable characteristics of alfalfa crops of different species in the conditions of the Middle Urals, International agricultural journal. 2025. No. 3. P. 824–838.

Piskovackiy Yu. M. Nenarokov Yu. M. Solozhenceva L. F. Phytocenotic selection of lucerne, Kormoproizvodstvo: problemy i puti resheniya. M.: Rossel'hozakademiya: VNII kormov im. V. R. Vil'yamsa, 2007. P. 284–290.

Piskovackiy Yu. M. Nenarokov Yu. M. Stepanova G. V. Solozhenceva L. F. New directions in alfalfa breeding and the development of ecologically differentiated varieties that differ in terms of their intended use, Adaptivnoe kormoproizvodstvo: problemy i reshenie: Sbornik nauchnyh trudov. M.: FGNU «Rosinformagroteh», 2002. P. 294–307.

Resolution of the Government of the Russian Federation dated May 29, 2025, 781 "On approval of the rules for conducting land reclamation and conservation", Oficial'nyy internet-portal pravovoy informacii. URL: https://publication.pravo.gov.ru/document/0001202505290054 (data obrascheniya: 29.07.2026).

Sabitov G. A. Resource-saving technologies for creating highly productive pastures and hayfields on dry land in the Central Non-Chernozem Zone of the Russian Federation: Avtoref. dip. … d-ra s, h. nauk. Velikiy Novgorod, 2006. 39 p.

Samohvalova O. S. Changes in the yield and chemical composition of alfalfa under the influence of fertilizers, Pochvy i okruzhayuschaya sreda. 2025. T. 8, No. 2. DOI: 10.31251/pos.v8i2.269

Sleugh B., Moore K. J., George J. R., Brummer E. C. Binary legume-grass mixtures improve forage yield, quality, and seasonal distribution, Agron. J. 2000. Vol. 92. P. 24–29.

Timoshkin O. A. The effectiveness of cultivating variable alfalfa and smooth brome grass in pure and mixed crops, Agrarnaya nauka Severo-Vostoka. 2023. T. 24, No. 2. P. 276–285.

Vokin V. N. Zen'kov I. V. A study of the impact of geotechnologies on the results of forest reclamation on rock dumps from coal mines in the Kemerovo Region, Ugol'. 2024. No. 6. P. 114–118.

Voloshin E. I. Avetisyan A. T. Guide to fertilizing perennial legumes (alfalfa, clover, sweet clover, sainfoin): Methodological recommendations. Krasnoyarsk: Krasnoyarskiy gosudarstvennyy agrarnyy universitet, 2017. 31 p.

Wallenhammar A. C., Stoltz E., Omer Z., Granstedt A. Production capacity of forage legumes and persistence to root rot in organic mixed swards, Grassland Science in Europe. 2018. Vol. 23. P. 375–377.

Zhang S., Guo H. et al. Evolution of the Global Forage Products Trade Network and Implications for China's Import Security, Agriculture. 2025. Vol. 15. No 19. Article 2073.

Zhang X. et al. Alfalfa-livestock system promotes the accumulation of soil organic carbon in semiarid marginal land, Agriculture, Ecosystems & Environment. 2024. Vol. 375. Article 109200.

Zheltuhina V. I. Morozova T. S. Panin S. I. Melent'ev A. A. Kulikova M. A. The behavior of heavy metals in the soil-biotic complex of agrocenoses, Innovacii v APK: problemy i perspektivy. 2021. No. 4 (32). P. 136–140.

научный электронный журнал
ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ
http://ecopri.ru

ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
http://petrsu.ru

УДК 551.510.411

СЕЗОННАЯ И ВЕРТИКАЛЬНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ КОНЦЕНТРАЦИИ МЕТАНА НАД МЕРЗЛОТНЫМИ ЭКОСИСТЕМАМИ ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЯКУТИИ

АЛЕКСЕЕВА Александра Васильевна — *Якутский научный центр СО РАН, г. Якутск, ул. Петровского, 2, aav1312@mail.ru*

ПЕТРОВ Роман Егорович — *кандидат биологических наук, Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН, г. Якутск, пр. Ленина, 41, pre2003@mail.ru*

ГРИГОРЬЕВ Марат Робертович — *Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН, г. Якутск, пр. Ленина, 41, eidosmarat@mail.ru*

МОРДОВСКОЙ Петр Григорьевич — *кандидат технических наук, Якутский научный центр СО РАН, г. Якутск, ул. Петровского, 2, mordovskoipg@yandex.ru*

МАКСИМОВ Трофим Христофорович — *доктор биологических наук, Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН, г. Якутск, пр. Ленина, 41, tcmax@mail.ru*

Ключевые слова:
атмосфера
метан
Сибирь
Якутия
многолетняя мерзлота
мерзлотные экосистемы
самолетные наблюдения

Аннотация: Актуальность мониторинга метана в атмосфере обусловлена его высокой климатической значимостью, особенно для регионов криолитозоны, где содержатся огромные запасы углерода. Деградация многолетней мерзлоты и расширение термокарстовых озер могут приводить к дополнительной эмиссии метана, усиливая парниковый эффект. В статье исследуются сезонные колебания, вертикальное распределение и временные изменения содержания метана над Центральной Якутией. Характерная особенность исследуемого региона позволяет рассматривать годовую динамику в рамках двух основных периодов – теплого с активной вегетацией и холодного с подавленными биологическими процессами. Наземные и самолетные измерения концентрации метана проводились на пяти высотах от 34 м до 3000 м с 2017 по 2021 г. над научной станцией «Спасская падь». Установлено, что в исследуемый период средняя концентрация метана в холодный сезон (октябрь – март) составила 1996 ppb, что на 22 ppb выше, чем в теплый сезон – 1974 ppb (апрель – сентябрь). При этом в летний период наблюдается ярко выраженный максимум в приземном слое на высоте 34–100 м, тогда как зимой распределение по высоте более однородно. За исследуемый период наблюдается рост содержания метана в атмосфере. Локальные концентрации над Центральной Якутией стабильно превышают глобальные фоновые значения в среднем на 6 %, что указывает на значительный вклад региональных природных и антропогенных источников. Полученные данные самолетных наблюдений концентрации метана на различных высотах важны для оценки вклада мерзлотных экосистем в глобальный бюджет метана.

© Петрозаводский государственный университет
©Алексеева А. В., Петров Р. Е., Григорьев М. Р., Мордовской П. Г., Максимов Т. Х.

Получена: 26 марта 2026 года **Подписана к печати**: 29 сентября 2026 года

Введение

Изменения климата привели к быстрым изменениям окружающей среды в регионах многолетней мерзлоты. По прогнозам МГЭИК, в будущем ожидается продолжение глобального потепления (IPCC, 2023). Повышение температуры может иметь важные последствия для стабильности многолетнемерзлых почв, в которых, как считается, хранится в два раза больше углерода, чем в настоящее время в атмосфере (Schuur et al., 2022; Biskaborn et al., 2019). Особо значимы сибирские мерзлотные почвы с их огромными запасами органического углерода (Dolman et al., 2012; Шепелев и др., 2024). Поскольку разложение органического вещества в значительной степени определяется состоянием многолетней мерзлоты, существует риск, что при ее оттаивании большая часть хранящегося углерода высвободится в атмосферу (Zhang et al., 2023; Mu et al., 2020; Blok et al., 2010; Максимов, 2007). Таким образом будут запущены процессы обратных связей между климатическими изменениями и высвобождением почвенного углерода (Wang et al., 2024; Natali et al., 2015).

В бассейне реки Лена на протяжении тысячелетий накапливались значительные запасы углерода в озерных отложениях, а также в почвах водно-болотных угодий, лесов и тундры. Этому способствовали низкие температуры в северных широтах, которые подавляют разложение органического вещества микроорганизмами (Delwiche et al., 2021). За последние 60 лет среднегодовая температура воздуха в Центральной Якутии повысилась на 2.9 °C (Desyatkin et al., 2025). При этом, согласно детальному анализу данных 18 метеорологических станций, наиболее быстрые темпы прироста отмечаются в весенний и осенний сезоны (Salehnia et al., 2025). С потеплением климата и деградацией мерзлоты законсервированный углерод становится уязвимым. В осадочных низменностях с многолетней мерзлотой образуются термокарстовые (аласные) озера, расширение этих озер приводит к увеличению эмиссии углерода в виде метана. Проведенные на территории Якутии исследования позволили установить, что «горячими точками» положительного потока CH4 также являются эвтрофные озера и их берега (van Huissteden et al., 2008, 2011).

Исследования на станции «Спасская падь» выявили, что лесные участки демонстрируют отрицательные потоки метана, что свидетельствует о поглощении CH4 из атмосферы метанотрофными организмами (van Huissteden et al., 2008). В свою очередь, Карсанаев и соавторы (2022) в результате камерных измерений потоков метана в тундровых экосистемах севера Якутии установили, что в мерзлотных экосистемах важную роль играют сфагновые мхи (Sphagnum sp.). Метанотрофные организмы в симбиозе со сфагнумом обеспечивают снижение общего выброса метана на 50 %. Учитывая широкое распространение сфагновых мхов в лесах Центральной Якутии, можно предположить, что аналогичный механизм играет роль и в районе исследования.

Возрастающий интерес к концентрации метана в атмосфере обусловлен тем, что скорость роста концентрации метана примерно в 2–4 раза выше, чем у CO2. Это ставит метан на второе место по значимости после углекислого газа (Семилетов, Шахова, 2024). По данным GML NOAA, в ноябре 2025 г. среднемесячное значение составило 1945.85 ppb (NOAA GML, 2026). По сравнению с доиндустриальным уровнем CH4 ~722 ppb в 1750 г. (IPCC, 2021) рост концентрации в атмосфере составляет более чем в два раза.

В связи с климатической значимостью метана и необходимостью оценки вклада сибирских экосистем в глобальный углеродный баланс в Якутии были проведены самолетные исследования в рамках проекта JR-Station. Общие принципы организации измерений сети наблюдений представлены в работах Sasakawa et al. (2010, 2025). Результаты программы над территорией Сибири представлены в работах Аршинова и соавт. (2018), Антохиной и соавт. (2019), Антоновича и соавт. (2022), Belikov et al. (2019).

Несмотря на активные исследования потоков метана на поверхности и наличие данных для некоторых регионов Сибири, систематические наблюдения над вертикальным распределением метана в атмосфере над Центральной Якутией остаются крайне ограниченными. Такие данные позволят определить региональный вклад мерзлотных экосистем в глобальный бюджет метана, а также верифицировать модели переноса парниковых газов. Цель настоящей работы заключается в анализе данных концентрации метана в атмосфере над Центральной Якутией, полученных в ходе самолетных измерений в 2017–2021 гг., для характеристики сезонной динамики, вертикального распределения, изменения концентрации за исследуемый период и сравнения локальных концентраций с глобальным фоном.

Материалы

Объектом исследования является содержание метана в атмосфере над мерзлотными ландшафтами Центральной Якутии. Для определения условий формирования наблюдаемых концентраций метана далее приводится характеристика региона. Растительность региона представлена сочетанием хвойных, мелколиственных лесов, кустарниковых зарослей, луговых сообществ и сельскохозяйственных угодий (Ефимова, 2011). Климатические особенности определяются географическим положением, образованием зимой мощного антициклона, свободным вторжением арктического воздуха, малой доступностью теплых и влажных воздушных масс с востока и юга, а также сложным рельефом (Чевычелов и др., 2022). Засушливый климат способствует развитию в Якутии аласных ландшафтов, формирующих замкнутые экосистемы. Площадь активных термокарстовых впадин (аласов) в Центрально-Якутской низменности составляет около 20–30 % от всей ее территории (Desyatkin et al., 2023). Согласно Соловьеву (1973, цит. по Desyatkin et al., 2025), территория находится в зоне сплошной многолетней мерзлоты мощностью от 10–50 до 400 м и более. В современных исследованиях отмечается, что повышающаяся из года в год температура воздуха усиливает прогревание сезонно-талого слоя почвы и увеличивает глубину протаивания (Desyatkin et al., 2025; Tei et al., 2013). Водная сеть представлена рекой Леной, ее притоками, а также малыми и средними реками, чей сток изменился за последние десятилетия в связи с изменением климата (Andreeva, Lebedeva, 2025). В Якутии термокарстовые озера составляют около 80 % всех озер. За 2000–2019 гг. их площадь в бассейнах рек Суола и Таатта увеличилась в два раза, что, скорее всего, связано с активацией криогенных процессов (Нестерова и др., 2021).

Самолетный мониторинг проводился над лесной научной станцией «Спасская падь», расположенной в 30 км к северу от г. Якутска, на левом берегу реки Лена. Высота местности составляет около 220 м. Станция основана в 1952 г., находится в ведении Института биологических проблем криолитозоны СО РАН с 1992 г. На станции ведутся исследования по физиологии и биохимии растений, метеорологии и почвоведению. Общая площадь исследуемой территории составляет 441 га, где доминируют сухие лиственничные леса, озера встречаются локально. Территория лесного стационара типична для равнинных лесов Центральной Якутии. Типы леса представлены здесь брусничными лиственничниками (Laricetum vacciniosum), толокнянковыми сосняками (Pinetum arctostaphylosum) и разнотравными березняками (Betuletum mixtoherbosum). Основная лесообразующая порода на станции – лиственница Гмелина – Каяндера (*Larix gmelinii/Larix cajanderi*) (89 %), также встречаются сосна (2 %) и береза (9 %). Возраст лиственниц первого яруса составляет 170–180 лет, высота деревьев 18–20 м. Во втором ярусе произрастают молодняк лиственницы, береза и шиповник (Оконешникова и др., 2018; Ohta et al., 2001). Особенностью возрастной структуры лесных экосистем на станции «Спасская падь» является преобладание спелых и перестойных древостоев, на долю которых приходится 65 % (Максимов, 2007). Почвообразующими породами под лиственничными лесами «Спасской пади» служат песчано-суглинистые карбонатные отложения (Оконешникова и др., 2018).

Методы

Измерения концентрации над научной станцией «Спасская падь» (Центральная Якутия) проводились каждый месяц в дневное время с помощью самолетного мониторинга на высотах 500–3000 м. В те же дни выполнялся отбор проб воздуха с метеорологической вышки высотой 34 м. На каждой высоте образцы воздуха отбирались поршневым насосом в стеклянные колбы объемом 1 литр, которые предварительно продувались около минуты. Результаты определялись на газовом хроматографе GC-8A, Shimadzu (Япония).

За период 2017–2021 гг. общий объем выборки составил 40 измерений: 24 измерения в теплый период (апрель – сентябрь) и 16 измерений в холодный период (октябрь – март). Основным ограничением является неравномерное распределение измерений по сезонам. Отсутствие измерений в отдельные месяцы также может влиять на репрезентативность сезонных средних. Тем не менее распределение измерений в целом охватывает ключевые месяцы каждого сезона, что позволяет считать полученные результаты адекватными. Статистическая обработка выполнена с применением методов описательной статистики (расчет средних арифметических, минимальных и максимальных значений) и анализа временных рядов (оценка

темпа роста концентраций за исследуемый период). Данные обработаны в Excel и визуализированы в среде Phyton.

Результаты

Данные концентрации метана на высотах от 34 до 3000 м над Центральной Якутией за 2017–2021 гг. представлены на рис. 1. Диапазон средних значений по всем высотам варьирует в пределах 1920–2060 ppb.

Концентрация метана демонстрирует сезонный ход: минимальные значения фиксируются в теплый период, максимальные – в холодный. Снижение концентрации метана начинается весной (апрель) и достигает минимума в мае – июне в пределах 1920–1990 ppb. Теплый период длится до конца сентября, далее средние значения концентрации возрастают и достигают максимума в диапазоне 1970–2060 ppb в разные месяцы холодного периода.

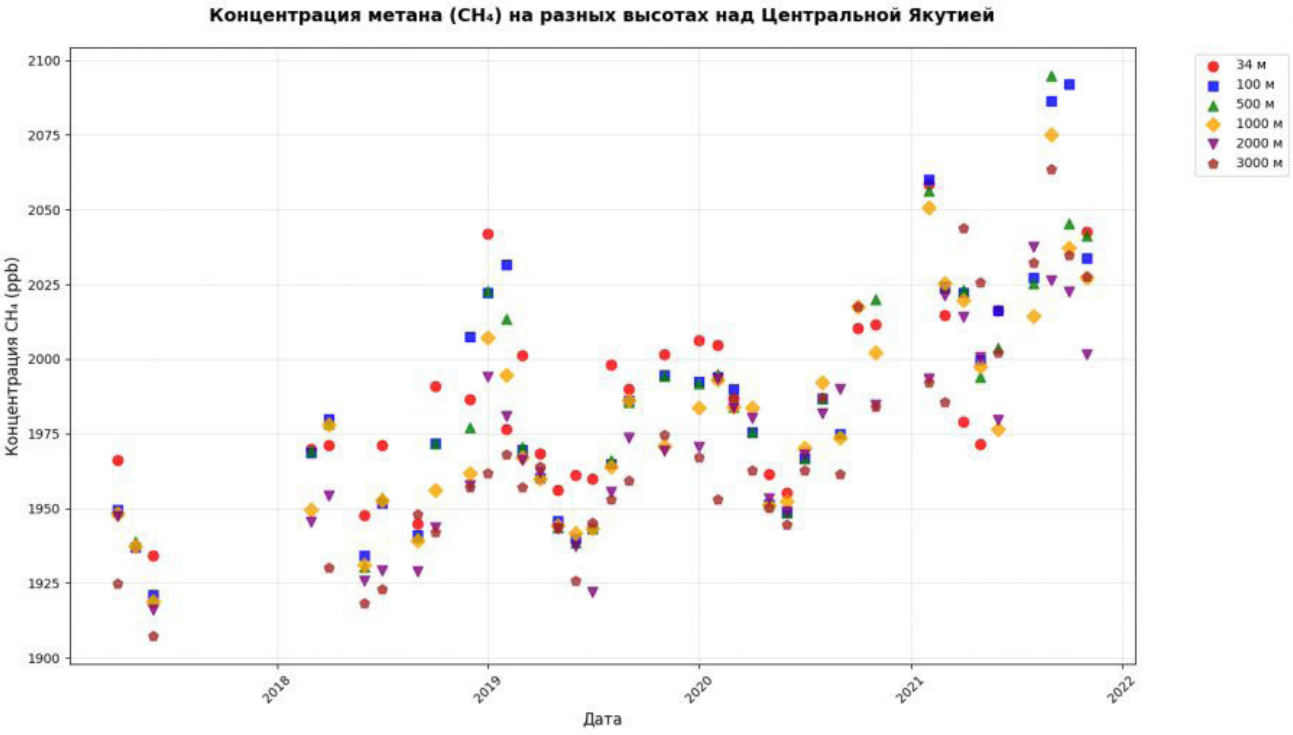


Рис. 1. Динамика концентрации метана на разных высотах (34–3000 м) над Центральной Якутией за 2017–2021 гг.

Fig. 1. The dynamics of methane concentration at different altitudes (34–3000 m) over Central Yakutia for 2017–2021

Анализ временного ряда за 2017–2021 гг. выявил общий рост средних концентраций метана на 92.7 ppb, среднегодовой прирост составил 18.5 ppb. Прирост средних значений концентрации метана отмечается как в теплый период, так и в холодный (табл. 1). В теплый период темп прироста составил 4.5 % (более 80 ppb), опережая холодный период с темпом 3.3 % (более 60 ppb). В 2021 г. фиксируется значительный прирост относительно 2020 г.: +54 ppb в теплый период и +37 ppb в холодный период, что в 2–3 раза превышает среднегодовые значения предыдущих лет.

Таблица 1. Средние концентрации метана по годам и сезонам, ppb

	Теплый период (ppb)	Холодный период (ppb)	Разница (ppb)
2017	1934.9	–	–
2018	1945.9	1965.9	+20.0
2019	1956.6	1989.6	+33.1
2020	1967.9	1995.1	+27.3
2021	2022.2	2031.6	+9.4

При анализе вертикального распределения метана (рис. 2) выявлено, что в исследуемый период максимальные значения концентрации метана фиксируются на высотах 34 м и 100 м (26 измерений из 40 наблюдений), большей частью на высоте 34 м. При этом диапазон значений широкий. С увеличением высоты концентрация метана снижается и становится более стабильной. Минимальные концентрации метана фиксируются на высоте 2000–3000 м (33 измерения из 40 наблюдений). Такая картина наблюдается как в теплый, так и в холодный период. Белые ячейки на рис. 2 соответствуют отсутствию данных.

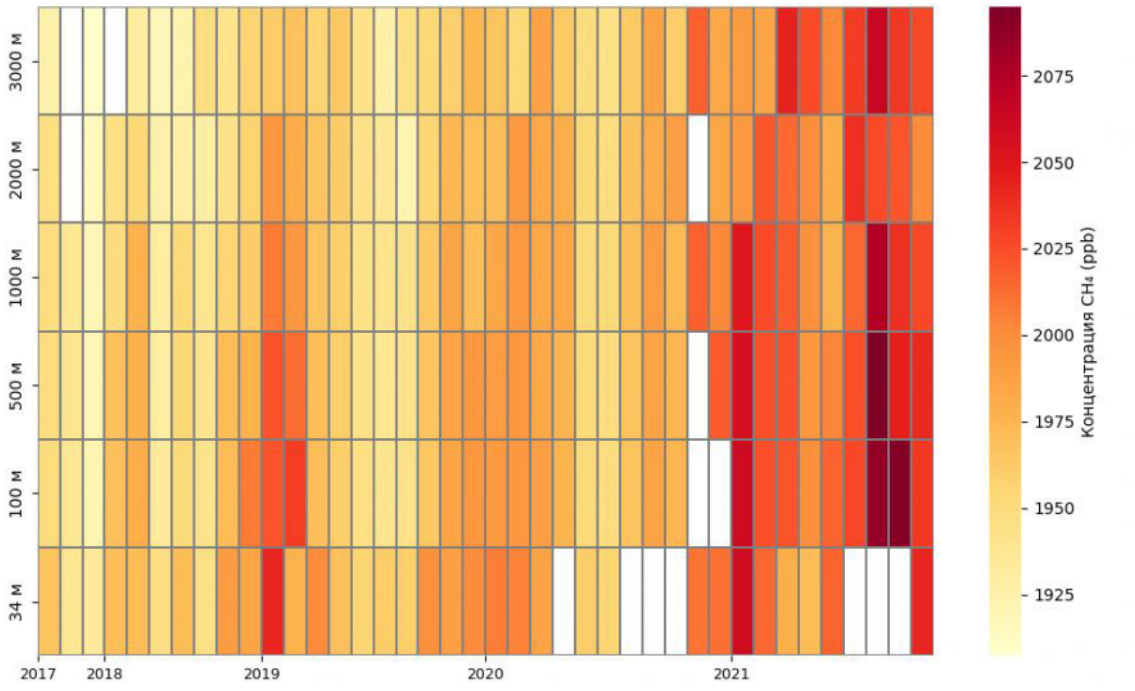


Рис. 2. Вертикальное распределение метана на высотах 34–3000 м за 2017–2021 гг.
Fig. 2. Vertical distribution of methane at altitudes of 34–3000 m for the period 2017–2021

За исследуемый период минимальная концентрация 1907.3 ppb зафиксирована на высоте 3000 м в июне 2017 г. Максимальное значение отмечено на высоте 500 м, оно составило 2094.9 ppb в сентябре 2021 г. Отсутствие измерений на высоте 34 м в сентябре 2021 г. не позволяет сопоставить значение на высоте 500 м с приземным слоем в этот период.

В табл. 2 приведены средние значения концентрации метана в Якутии и глобальные фоновые данные NOAA Global Monitoring Laboratory (gml.noaa.gov) за июнь и ноябрь 2017–2021 гг. Ноябрьские концентрации выше июньских в обоих наборах данных. Отсутствие данных за ноябрь 2017–2018 гг. в Якутии ограничивает анализ, но имеющиеся данные показывают, что локальные концентрации метана в Якутии выше глобальных фоновых значений (NOAA). В июне это превышение составляет около 80–111 ppb, в ноябре – 100–120 ppb. При этом в 2021 г. резко сократилась амплитуда между зимними и летними значениями – с 43.5 ppb в 2019 г. до 29.9 ppb в 2021 г.

Таблица 2. Средние значения концентрации метана по данным станции «Спасская падь» и фонового мониторинга GML NOAA, ppb

	Данные станции «Спасская падь»	Данные GML NOAA		Данные станции «Спасская падь»	Данные GML NOAA
Июнь 2017	1919.6	1842.9	Ноябрь 2017	–	1858.6
Июнь 2018	1931.2	1851.9	Ноябрь 2018	–	1866.2
Июнь 2019	1940.7	1858.6	Ноябрь 2019	1984.2	1875.6
Июнь 2020	1949.7	1871.9	Ноябрь 2020	2000.4	1891.5
Июнь 2021	1999.1	1888.1	Ноябрь 2021	2029.0	1909.2

Обсуждение

Полученные данные показывают устойчивый сезонный ход концентрации метана, минимальные значения фиксируются в теплый период (апрель – сентябрь), максимальные – в холодный (октябрь – март). Летнее снижение концентрации метана над Центральной Якутией может быть обусловлено деятельностью метанотрофных организмов в лиственничных лесах (van Huissteden et al., 2008) и сфагновыми мхами (Карсанаев и др., 2022). В зимний период при отсутствии биологической активности в районе исследования преобладающее значение приобретают антропогенные источники. К аналогичному выводу о доминировании антропогенных источников в холодное время года приходят и авторы исследований в арктической зоне (Панов и др., 2022).

Сезонная амплитуда составляет 20–30 ppb (2018–2020 гг.), что значительно ниже значений, характерных для Западной Сибири. По данным Аршинова и соав. (2009), амплитуда годового хода метана в Западной Сибири превышает 100 ppb и может достигать 200 ppb. Это различие объясняется преобладанием в Центральной Якутии сухих лиственничных лесов и незначительной долей термокарстовых и эвтрофных озер. В зимний период происходит накопление метана в условиях зимней инверсии, антициклона и слабого ветра. В 2021 г. отмечаются максимальные значения концентрации метана в атмосфере за весь исследуемый период и резкое сокращение сезонной амплитуды. Это может быть связано с резким ростом лесных пожаров. По данным Рослесхоза, площадь лесных пожаров в 2021 г. была рекордной за последние более 10 лет (Андреев, 2021) и составила около 8 млн га, тогда как в 2019 г. – 3.9 млн га (https://rosleshoz.gov.ru/rates/forest-fires/area/).

Анализ вертикального профиля позволяет выделить два характерных слоя. В приземном слое (34–100 м) концентрация метана максимальна и наиболее изменчива, что указывает на определяющую роль локальных процессов. С увеличением высоты концентрация снижается и становится более стабильной, достигая минимальных значений на высотах 2000–3000 м, где доминируют фоновые значения, формируемые глобальными атмосферными процессами. Эти результаты согласуются с данными самолетного зондирования над Западной Сибирью, в ходе которого также отмечены снижение и сглаживание концентрации метана с высотой (Антохина и др., 2019).

Ветровой режим в районе исследований также вносит вклад в сезонную изменчивость концентрации метана в атмосфере. По данным датчика ветра Vaisala (Финляндия), установленного на станции «Спасская падь», за 2018–2021 гг. в холодный период устойчиво преобладали ветры северо-западного направления (47 %). В теплый период доля северо-западного сектора снизилась до 31 %, при этом доля юго-восточного возросла до 27 %. Средняя скорость ветра в холодный период составила 1.7 м/с, в теплый – 2.17 м/с. Доля слабого ветра менее 1.5 м/с зимой составила 50 % против 35 % летом. В холодный период скорость ветра >2.5 м/с зарегистрирована в 19 % случаев, тогда как в теплый почти в два раза чаще. Таким образом, в теплый период движения воздушных масс более изменчивы и скорость выше, что способствовало рассеиванию метана. В холодный период сочетание устойчивого северо-западного переноса с преобладанием слабых ветров создало благоприятные условия для накопления метана в приземном слое (рис. 3, табл. 3).

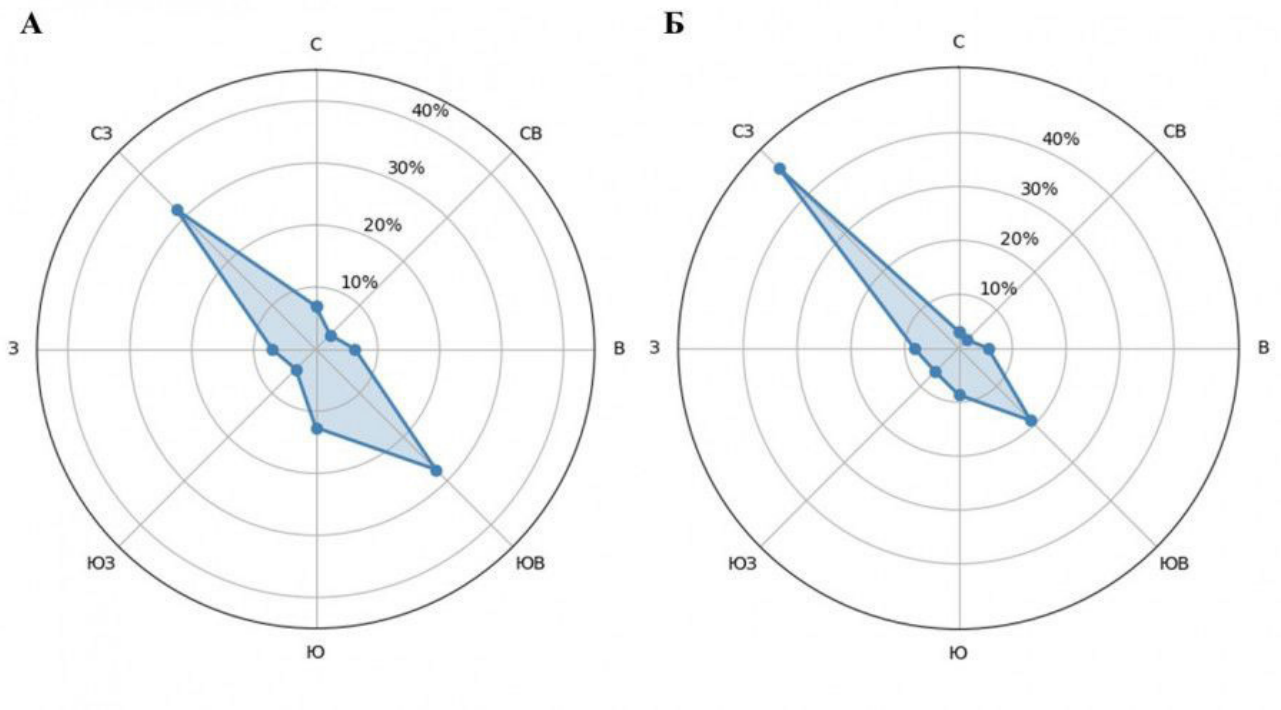


Рис. 3. Роза ветров теплого (А) и холодного (Б) периодов 2018–2021 гг.
Fig. 2. Wind rose for the warm (А) and cold (Б) periods of 2018-2021.

Таблица 3. Распределение направлений ветра (%) по сезонам за 2018–2021 гг.

	С	СВ	В	ЮВ	Ю	ЮЗ	З	СЗ
Холодный период	3.1	2.2	5.5	19.0	8.6	6.1	8.3	47.1
Теплый период	6.9	3.3	6.3	27.4	12.6	4.6	7.0	31.8

За исследуемый период 2017–2021 гг. анализ полученных самолетных данных над научной станцией «Спасская падь» (Центральная Якутия) выявлен устойчивый рост концентрации метана, что согласуется с глобальным трендом NOAA. При этом локальные концентрации превышают фоновые, что указывает на вклад региональных природных источников, таких как водно-болотные угодья (East et al., 2024) и деградация мерзлоты. Прогнозируемое расширение термокарстовых озер, как показано в работах для территории Якутии, будет серьезно влиять на экосистемы многолетней мерзлоты и инфраструктуру региона (van Huissteden et al., 2011).

Заключение

Полученные результаты восполняют пробел в данных о временном и вертикальном распределении метана в атмосфере над Центральной Якутией и позволяют количественно оценить региональные особенности, скрытые при глобальном усреднении. Они создают основу для дальнейших исследований, направленных на разделение природных и антропогенных составляющих регионального бюджета метана. Перспективным направлением является интеграция самолетных данных со спутниковыми наблюдениями для валидации дистанционных методов зондирования атмосферы над Восточно-Сибирским регионом.

Библиография

Андреев Д. В. Лесные пожары в Якутии // Научно-образовательный журнал для студентов и преподавателей «StudNet». 2021. № 10/20.

Антонович В. В., Антохина О. Ю., Антохин П. Н., Аршинова В. Г., Аршинов М. Ю. и др. Карбоновые полигоны ИОА СО РАН для исследования динамики парниковых газов в атмосфере. Часть 2 // Системы контроля окружающей среды. 2022. № 4 (50). С. 61–69.

Антохина О. Ю., Антохин П. Н., Аршинова В. Г., Аршинов М. Ю. и др. Исследование динамики кон-

центрации парниковых газов на территории Западной Сибири // Оптика атмосферы и океана. 2019. Т. 32, № 9. С. 777–785.
Аршинов М. Ю., Белан Б. Д., Давыдов Д. К. и др. Особенности вертикального распределения углекислого газа над югом Западной Сибири в летний период // Оптика атмосферы и океана. 2018. Т. 31, № 8. С. 670–681.
Аршинов М. Ю., Белан Б. Д., Давыдов Д. К. и др. Пространственная и временная изменчивость концентрации CO_2 и CH_4 в приземном слое воздуха на территории Западной Сибири // Оптика атмосферы и океана. 2009. Т. 22, № 2. С. 183–192.
Ефимова А. П. Леса долины Средней Лены (Центральная Якутия): синтаксономический и динамический анализ. Новосибирск: Наука, 2011. 160 с.
Карсанаев С. В., Петров Р. Е., Максимов Т. Х. Эмиссия метана в растительных сообществах тундровых экосистем севера Якутии // Экология урбанизированных территорий. 2022. № 1. С. 59–64.
Максимов Т. Х. Круговорот углерода в лиственничных лесах якутского сектора криолитозоны : Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Красноярск, 2007. 46 с.
Нестерова Н. В., Макарьева О. М., Федоров А. Н., Шихов А. Н. Геокриологические факторы активизации термокарстовых процессов в Центральной Якутии // Криосфера Земли. 2021. Т. 25, № 3. С. 739–749.
Оконешникова М. В., Лесовая С. Н., Десяткин Р. В. Почвы лиственничных лесов стационаров «Спасская падь» и «Элгээйи» (Центральная Якутия) // Природные ресурсы Арктики и Субарктики. 2018. Т. 25, № 3. С. 71–79.
Панов А. В., Прокушкин А. С., Кюблер К. и др. Прецизионный мониторинг концентрации диоксида углерода и метана в приземной атмосфере полярного пояса Приенисейской Сибири // Метеорология и гидрология. 2022. № 11. С. 19–31.
Семилетов И. П., Шахова Н. Е. Баланс парниковых газов и изменение климата: роль деградации мерзлоты в Арктике // Вестник Дальневосточного отделения Российской академии наук. 2024. № 4. С. 5–43.
Чевычелов А. П., Горохов А. Н., Николаева О. А., Коробкова Т. С., Сабарайкина С. М. Почвенно-растительный покров Якутского ботанического сада. Новосибирск: СО РАН, 2022. 164 с.
Шепелев А. Г., Григорьев М. Р., Черепанова А. М., Максимов Т. Х., Федоров А. Н. Анализ запасов углерода в подстилке и почве Приленского плато // Природные ресурсы Арктики и Субарктики. 2024. Т. 29, № 3. С. 397–407.
Andreeva D. O., Lebedeva L. S. River runoff duration changes in Central Yakutia under the climate warming // Hydrosphere. Hazard processes and phenomena. 2025. Vol. 7, № 1. P. 35–47.
Belikov D., Arshinov M., Belan B., Sasakawa M., Machida T., Davydov D., & Fofonov A. Analysis of the diurnal, weekly, and seasonal cycles and annual trends in atmospheric CO_2 and CH_4 at tower network in Siberia from 2005 to 2016 // Atmosphere. 2019. № 10 (11). P. 1–18.
Blok D., Heijmans M. M. P. D., Schaepman-Strub G., Kononov A. V., Maximov T. C., Berendse F. Shrub expansion may reduce summer permafrost thaw in Siberian tundra // Global Change Biology. 2010. Vol. 16, № 4. P. 1296–1305.
Biskaborn B. K., Smith S. L., Noetzli J., Matthes H., Vieira G. et al. Permafrost is warming at a global scale // Nature Communications. 2019. № 10:264. P. 1–12.
Climate Change 2021: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC). Cambridge: Cambridge University Press, 2021. 2391 p. URL: https://www.ipcc.ch/report/ar6/wg1/downloads/report/IPCC_AR6_WGI_Full_Report.pdf (дата обращения: 12.03.2026).
Climate Change 2023: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC). Geneva, 2023. 184 p. URL: https://www.ipcc.ch/report/ar6/syr/downloads/report/IPCC_AR6_SYR_FullVolume.pdf (дата обращения: 16.03.2026).
Delwiche K. B., Knox S. H., Malhotra A., Fluet-Chouinard E., McNicol G., Feron S., ... Jackson, R. B. FLUXNET-CH4: a global, multi-ecosystem dataset and analysis of methane seasonality from freshwater wetlands // Earth System Science Data. 2021. Vol. 13, № 7. P. 3607–3689.
Desyatkin R. V., Desyatkin A. R. Ecosystems of Alas Landscapes – The Basis for the Development of Cattle Breeding in the Harsh Natural and Climatic Conditions of the Permafrost Zone // Land. 2023. Vol. 12:288. P. 1–13.
Desyatkin R. V., Filippov N. V., Fedorov P. P., & Desyatkin A. R. Changes in the Temperature Regime of Soils under Larch and Pine Forests in Central Yakutia // Eurasian Soil Science. 2025. Vol. 58:148. P. 1–8.
Dolman A. J., Shvidenko A., Schepaschenko D., Clais P., Tchebakova N., Chen T., van der Molen M. K., Belelli Marchesini L., Maximov T. C., Maksyutov S., Schulze E.-D. Anestimate of the terrestrial carbon budget of Russia using inventory-based, eddy covariance and inversion methods // Biogeosciences. 2012. № 9. P. 5323–5340.
Dowd E., Wilson C., Chipperfield M. P., Gloor E., Manning A., Doherty R. Decreasing seasonal cycle ampli-

tude of methane in the northern high latitudes being driven by lower-latitude changes in emissions and transport // Atmospheric Chemistry and Physics. 2023. Vol. 23, № 13. P. 7363–7382.
East J. D., Jacob D. J., Balasus N., Bloom A. A., Bruhwiler L., Chen Z., Kaplan J. O., Mickley L. J., Mooring T. A., Penn E., Poulter B., Sulprizio M. P., Worden J. R., Yantosca R. M., Zhang Z. Interpreting the seasonality of atmospheric methane // Geophysical Research Letters. 2024. Vol. 51. P. 1–11.
Mu C. C., Abbott B. W., Norris A. J. et al. The status and stability of permafrost carbon on the Tibetan Plateau // Earth-Science Reviews. 2020. № 211 (10):103433.
Natali S. M., Schuur E. A. G., Mauritz M., Schade J. D., Celis G., Crummer K. G., Johnston C., Krapek J., Pegoraro E., Salmon V. G., & Webb E. E. Permafrost thaw and soil moisture driving CO2 and CH4 release from upland tundra // Geophysical Research: Biogeosciences. 2015. № 120 (3). P. 525–537.
NOAA Global Monitoring Laboratory. Methane (CH_4) Daily Mean Data. Global Average. URL: https://gml.noaa.gov/ccgg/trends_ch4/ (дата обращения: 12.03.2026).
Ohta T., Hiyama T., Tanaka H., Kuwada T., Maximov T. C., Ohata T., Fukushima Y. Seasonal variation in energy and water exchanges in an eastern Siberian larch forest (Larix cajanderi) // Hydrological Processes. 2001. Vol. 15, № 8. P. 1459–1476.
Salehnia N., Park C.-H., Park H., Fedorov N., Ahn J., Fedorov A., Son S.-W. Positive surface air temperature trends in a subarctic region: Analyzing the changes in dominant periodic components and energy budget // Atmospheric Research. 2025. Vol. 318. P. 107981.
Sasakawa M., Shimoyama K., Machida T., Tsuda N., Suto H., Arshinov M., Davydov D., Fofonov A., Krasnov O., Saeki T., Koyama Y., Maksyutov S. Continuous measurements of methane from a tower network over Siberia // Tellus B. 2010. Vol. 62. Issue 5. P. 403–416.
Sasakawa M., Tsuda N., Machida T., Arshinov M., Davydov D., Fofonov A., Belan B. Revised methodology for CO2 and CH4 measurements at remote sites using a working standard-gas-saving system // Atmospheric Measurement Techniques. 2025. Vol. 18, № 8. P. 1717–1730.
Schuur E. A. G., Abbott B. W., Commane R., Ernakovich J., Euskirchen E., Hugelius G., Grosse G., Jones M., Koven C., Leshyk V., Lawrence D., Loranty M. M., Mauritz M., Olefeldt D., Natali S., Rodenhizer H., Salmon V., Schädel C., Strauss J., Treat C. and Turetsky M. Permafrost and Climate Change: Carbon Cycle Feedbacks From the Warming Arctic // Annual Review of Environment and Resources. 2022. № 47. P. 343–371.
Tei S., Sugimoto A., Yonenobu H., Hoshino Y. & Maximov T. C. Reconstruction of summer Palmer Drought Severity Index from δ13C of larch tree rings in East Siberia // Quaternary International. 2013. № 290–291. P. 275–281.
van Huissteden J., Berrittella C., Parmentier F. J. W., Mi Y., Maximov T.C., Dolman A. J. Methane emissions from permafrost thaw lakes limited by lake drainage // Nature Climate Change. 2011. Vol. 1, № 2. P. 119–123.
van Huissteden J., Maximov T. C., Kononov A. V., Dolman A. J. Summer soil CH_4 emission and uptake in taiga forest near Yakutsk, Eastern Siberia // Agricultural and Forest Meteorology. 2008. Vol. 148, № 12. P. 2006–2012.
Wang G., Peng Y., Chen L., Abbott B. W., Ciais P., Kang L., Liu Y., Li Q., Peñuelas J., Qin S., Smith P., Song Y., Strauss J., Wang J., Wei B., Yu J., Zhang D., Yang Y. Enhanced response of soil respiration to experimental warming upon thermokarst formation // Nature Geoscience. 2024. Vol. 17, № 6. P. 532–539.
Zhang Z. Q., Li M., Wen Z., Yin Z., Tang Y., Gao S., Wu Q. Degraded frozen soil and reduced frost heave in China due to climate warming // Science of the Total Environment. 2023. № 893. P. 1–11.

Благодарности

Работа выполнена в рамках государственного задания Минобрнауки России по проекту «Исследование биогеохимических циклов и адаптивных реакций растений бореальных и арктических экосистем северо-востока России», а также в рамках мониторинга и комплексных исследований климатически активных веществ в якутском секторе криолитозоны FWRS-2024-0083.

Alekseeva, A., Petrov, R., Grigoryev, M., Mordovskoy, P., Maximov, T. Seasonal and vertical variability of methane concentration over permafrost ecosystems of Central Yakutia. // Principy èkologii. 2026 № 3. P. 34–45. DOI: 10.15393/j1.art.2026.17142

SEASONAL AND VERTICAL VARIABILITY OF METHANE CONCENTRATION OVER PERMAFROST ECOSYSTEMS OF CENTRAL YAKUTIA

ALEKSEEVA Alexandra Vasilevna — *Yakutsk Scientific Center of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 2, Petrovskogo St., Yakutsk, aav1312@mail.ru*

PETROV Roman Egorovich — *PhD, Institute of Biological Problems of Cryolithozone SB RAS, 41, Lenin Ave., Yakutsk, pre2003@mail.ru*

GRIGORYEV Marat Robertovich — *Institute of Biological Problems of the Cryolithozone of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 41, Lenin Ave., Yakutsk, eidosmarat@mail.ru*

MORDOVSKOY Petr Grigorevich — *PhD, Yakutsk Scientific Center of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 2, Petrovskogo St., Yakutsk, mordovskoipg@yandex.ru*

MAXIMOV Trofim Hristoforovich — *D.Sc., Institute of Biological Problems of Cryolithozone of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 41, Lenin Ave., Yakutsk, tcmax@mail.ru*

Key words:
atmosphere
methane
Siberia
Yakutia
permafrost
permafrost ecosystems
aircraft observations

Summary: The importance of methane monitoring in the atmosphere is due to its high climatic significance, especially in regions of cryolithic zone, which contain vast carbon reserves. The degradation of permafrost and the expansion of thermokarst lakes can lead to additional methane emissions, enhancing the greenhouse effect. This article examines seasonal variations, vertical distribution, and temporal changes in methane concentrations over Central Yakutia. A characteristic feature of the studied region allows us to consider annual dynamics within the framework of two main periods: a warm period with active vegetation and a cold period with suppressed biological processes. Ground-based and aircraft measurements of methane concentrations were carried out ranging from 34 m to 3,000 m from 2017 and 2021 above the Spasskaya Pad research station. It was found that during the study period, the average methane concentration during the cold season (October – March) was 1996 ppb, which is 22 ppb higher than in the warm season (April – September) - 1974 ppb. During the summer period, a pronounced maximum is observed in the surface layer at a height of 34–100 m, whereas in winter the distribution by altitude is more uniform. During the study period, an increase in the concentrations of methane in the atmosphere was observed. Local concentrations over Central Yakutia consistently exceed global background values by an average of 6%, which indicates a significant contribution from regional natural and anthropogenic sources. The data obtained from aircraft observations of methane concentrations at various altitudes are important for assessing the contribution of permafrost ecosystems to the global methane budget.

Received on: 26 March 2026 **Published on:** 29 September 2026

References

Andreev D. V. Forest fires in Yakutia, Nauchno-obrazovatel'nyy zhurnal dlya studentov i prepodavateley «StudNet». 2021. No. 10/20.

Andreeva D. O., Lebedeva L. S. River runoff duration changes in Central Yakutia under the climate warming, Hydrosphere. Hazard processes and phenomena. 2025. Vol. 7, No. 1. P. 35–47.

Antohina O. Yu. Antohin P. N. Arshinova V. G. Arshinov M. Yu. A study of the dynamics of greenhouse gas concentration in Western Siberia, Optika atmosfery i okeana. 2019. T. 32, No. 9. P. 777–785.

Antonovich V. V. Antohina O. Yu. Antohin P. N. Arshinova V. G. Arshinov M. Yu. Carbon test sites of the

Institute of Oceanology of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences for studying the dynamics of greenhouse gases in the atmosphere. Part 2, Sistemy kontrolya okruzhayuschey sredy. 2022. No. 4 (50). P. 61–69.

Arshinov M. Yu. Belan B. D. Davydov D. K. Features of the vertical distribution of carbon dioxide over the south of Western Siberia during the summer period, Optika atmosfery i okeana. 2018. T. 31, No. 8. P. 670–681.

Arshinov M. Yu. Belan B. D. Davydov D. K. Spatial and temporal variability of CO_2 and CH_4 concentrations in the surface layer of air in Western Siberia, Optika atmosfery i okeana. 2009. T. 22, No. 2. P. 183–192.

Belikov D., Arshinov M., Belan B., Sasakawa M., Machida T., Davydov D., & Fofonov A. Analysis of the diurnal, weekly, and seasonal cycles and annual trends in atmospheric CO_2 and CH_4 at tower network in Siberia from 2005 to 2016, Atmosphere. 2019. No. 10 (11). P. 1–18.

Biskaborn B. K., Smith S. L., Noetzli J., Matthes H., Vieira G. et al. Permafrost is warming at a global scale, Nature Communications. 2019. No. 10:264. P. 1–12.

Blok D., Heijmans M. M. P. D., Schaepman-Strub G., Kononov A. V., Maximov T. C., Berendse F. Shrub expansion may reduce summer permafrost thaw in Siberian tundra, Global Change Biology. 2010. Vol. 16, No. 4. P. 1296–1305.

Chevychelov A. P. Gorohov A. N. Nikolaeva O. A. Korobkova T. S. Sabaraykina S. M. The soil and vegetation cover of the Yakutsk Botanical Garden.Novosibirsk: SO RAN, 2022. 164 p.

Climate Change 2021: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC). Cambridge: Cambridge University Press, 2021. 2391 p. URL: https://www.ipcc.ch/report/ar6/wg1/downloads/report/IPCC_AR6_WGI_Full_Report.pdf (data obrascheniya: 12.03.2026).

Climate Change 2023: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC). Geneva, 2023. 184 p. URL: https://www.ipcc.ch/report/ar6/syr/downloads/report/IPCC_AR6_SYR_FullVolume.pdf (data obrascheniya: 16.03.2026).

Delwiche K. B., Knox S. H., Malhotra A., Fluet-Chouinard E., McNicol G., Feron S., ... Jackson, R. B. FLUXNET-CH4: a global, multi-ecosystem dataset and analysis of methane seasonality from freshwater wetlands, Earth System Science Data. 2021. Vol. 13, No. 7. P. 3607–3689.

Desyatkin R. V., Desyatkin A. R. Ecosystems of Alas Landscapes – The Basis for the Development of Cattle Breeding in the Harsh Natural and Climatic Conditions of the Permafrost Zone, Land. 2023. Vol. 12:288. P. 1–13.

Desyatkin R. V., Filippov N. V., Fedorov P. P., & Desyatkin A. R. Changes in the Temperature Regime of Soils under Larch and Pine Forests in Central Yakutia, Eurasian Soil Science. 2025. Vol. 58:148. P. 1–8.

Dolman A. J., Shvidenko A., Schepaschenko D., Clais P., Tchebakova N., Chen T., van der Molen M. K., Belelli Marchesini L., Maximov T. C., Maksyutov S., Schulze E, D. Anestimate of the terrestrial carbon budget of Russia using inventory-based, eddy covariance and inversion methods, Biogeosciences. 2012. No. 9. P. 5323–5340.

Dowd E., Wilson C., Chipperfield M. P., Gloor E., Manning A., Doherty R. Decreasing seasonal cycle amplitude of methane in the northern high latitudes being driven by lower-latitude changes in emissions and transport, Atmospheric Chemistry and Physics. 2023. Vol. 23, No. 13. P. 7363–7382.

East J. D., Jacob D. J., Balasus N., Bloom A. A., Bruhwiler L., Chen Z., Kaplan J. O., Mickley L. J., Mooring T. A., Penn E., Poulter B., Sulprizio M. P., Worden J. R., Yantosca R. M., Zhang Z. Interpreting the seasonality of atmospheric methane, Geophysical Research Letters. 2024. Vol. 51. P. 1–11.

Efimova A. P. Forests of the Middle Lena Valley (Central Yakutia): syntaxonomic and dynamic analysisNovosibirsk: Nauka, 2011. 160 p.

Karsanaev S. V. Petrov R. E. Maksimov T. H. Methane emission in plant communities of tundra ecosystems in the north of Yakutia, Ekologiya urbanizirovannyh territoriy. 2022. No. 1. P. 59–64.

Maksimov T. H. The carbon cycle in larch forests of the Yakut sector of the cryolithozone: Avtoref. dip. ... d-ra biol. nauk. Krasnoyarsk, 2007. 46 p.

Mu C. C., Abbott B. W., Norris A. J. et al. The status and stability of permafrost carbon on the Tibetan Plateau, Earth-Science Reviews. 2020. No. 211 (10):103433.

NOAA Global Monitoring Laboratory. Methane (CH_4) Daily Mean Data. Global Average. URL: https://gml.noaa.gov/ccgg/trends_ch4/ (data obrascheniya: 12.03.2026).

Natali S. M., Schuur E. A. G., Mauritz M., Schade J. D., Celis G., Crummer K. G., Johnston C., Krapek J., Pegoraro E., Salmon V. G., & Webb E. E. Permafrost thaw and soil moisture driving CO2 and CH4 release from upland tundra, Geophysical Research: Biogeosciences. 2015. No. 120 (3). P. 525–537.

Nesterova N. V. Makar'eva O. M. Fedorov A. N. Shihov A. N. Geocryological factors influencing the intensification of thermokarst processes in Central Yakutia, Kriosfera Zemli. 2021. T. 25, No. 3. P. 739–749.

Ohta T., Hiyama T., Tanaka H., Kuwada T., Maximov T. C., Ohata T., Fukushima Y. Seasonal variation in energy

and water exchanges in an eastern Siberian larch forest (Larix cajanderi), Hydrological Processes. 2001. Vol. 15, No. 8. P. 1459–1476.

Okoneshnikova M. V. Lesovaya S. N. Desyatkin R. V. Soils of larch forests at the “Spasskaya Pad” and “Elgeeyi” research stations (Central Yakutia), Prirodnye resursy Arktiki i Subarktiki. 2018. T. 25, No. 3. P. 71–79.

Panov A. V. Prokushkin A. S. Kyubler K. Precise monitoring of carbon dioxide and methane concentrations in the surface atmosphere of the polar zone in the Yenisei region of Siberia., Meteorologiya i gidrologiya. 2022. No. 11. P. 19–31.

Salehnia N., Park C, H., Park H., Fedorov N., Ahn J., Fedorov A., Son S, W. Positive surface air temperature trends in a subarctic region: Analyzing the changes in dominant periodic components and energy budget, Atmospheric Research. 2025. Vol. 318. P. 107981.

Sasakawa M., Shimoyama K., Machida T., Tsuda N., Suto H., Arshinov M., Davydov D., Fofonov A., Krasnov O., Saeki T., Koyama Y., Maksyutov S. Continuous measurements of methane from a tower network over Siberia, Tellus B. 2010. Vol. 62. Issue 5. P. 403–416.

Sasakawa M., Tsuda N., Machida T., Arshinov M., Davydov D., Fofonov A., Belan B. Revised methodology for CO2 and CH4 measurements at remote sites using a working standard-gas-saving system, Atmospheric Measurement Techniques. 2025. Vol. 18, No. 8. P. 1717–1730.

Schuur E. A. G., Abbott B. W., Commane R., Ernakovich J., Euskirchen E., Hugelius G., Grosse G., Jones M., Koven C., Leshyk V., Lawrence D., Loranty M. M., Mauritz M., Olefeldt D., Natali S., Rodenhizer H., Salmon V., Schädel C., Strauss J., Treat C. and Turetsky M. Permafrost and Climate Change: Carbon Cycle Feedbacks From the Warming Arctic, Annual Review of Environment and Resources. 2022. No. 47. P. 343–371.

Semiletov I. P. Shahova N. E. Greenhouse gas balance and climate change: the role of permafrost degradation in the Arctic, Vestnik Dal’nevostochnogo otdeleniya Rossiyskoy akademii nauk. 2024. No. 4. P. 5–43.

Shepelev A. G. Grigor’ev M. R. Cherepanova A. M. Maksimov T. H. Fedorov A. N. Analysis of carbon stocks in the litter and soil of the Prilensky Plateau, Prirodnye resursy Arktiki i Subarktiki. 2024. T. 29, No. 3. P. 397–407.

Tei S., Sugimoto A., Yonenobu H., Hoshino Y. & Maximov T. C. Reconstruction of summer Palmer Drought Severity Index from δ13C of larch tree rings in East Siberia, Quaternary International. 2013. No. 290–291. P. 275–281.

Wang G., Peng Y., Chen L., Abbott B. W., Ciais P., Kang L., Liu Y., Li Q., Peñuelas J., Qin S., Smith P., Song Y., Strauss J., Wang J., Wei B., Yu J., Zhang D., Yang Y. Enhanced response of soil respiration to experimental warming upon thermokarst formation, Nature Geoscience. 2024. Vol. 17, No. 6. P. 532–539.

Zhang Z. Q., Li M., Wen Z., Yin Z., Tang Y., Gao S., Wu Q. Degraded frozen soil and reduced frost heave in China due to climate warming, Science of the Total Environment. 2023. No. 893. P. 1–11.

van Huissteden J., Berrittella C., Parmentier F. J. W., Mi Y., Maximov T.C., Dolman A. J. Methane emissions from permafrost thaw lakes limited by lake drainage, Nature Climate Change. 2011. Vol. 1, No. 2. P. 119–123.

van Huissteden J., Maximov T. C., Kononov A. V., Dolman A. J. Summer soil CH_4 emission and uptake in taiga forest near Yakutsk, Eastern Siberia, Agricultural and Forest Meteorology. 2008. Vol. 148, No. 12. P. 2006–2012.

научный электронный журнал
ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ
http://ecopri.ru

ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
http://petrsu.ru

УДК 574.583

СТРУКТУРНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ СООБЩЕСТВ ЗООПЛАНКТОНА ШУВАЛОВСКОГО КАНАЛА НИЖНЕГО НОВГОРОДА В ЗОНЕ ВЛИЯНИЯ РЕКУЛЬТИВИРОВАННОГО ПОЛИГОНА ТКО

БУБНОВ Виктор Андреевич — *ФГАОУ ВО Национальный исследовательский Нижегородский государственный университет им. Н. И. Лобачевского, 603022, Нижний Новгород, проспект Гагарина, 23, viktor.bubnov03@mail.ru*

ГАВРИЛКО Дмитрий Евгеньевич — *кандидат биологических наук, ФГАОУ ВО Национальный исследовательский Нижегородский государственный университет им. Н. И. Лобачевского, 603022, Нижний Новгород, проспект Гагарина, 23, dima_gavrilko@mail.ru*

СТАРЦЕВА Наталья Александровна — *кандидат биологических наук, ФГАОУ ВО Национальный исследовательский Нижегородский государственный университет им. Н. И. Лобачевского, 603022, Нижний Новгород, проспект Гагарина, 23, startseva@bio.unn.ru*

Ключевые слова:
коловратки
ракообразные
сезонная сукцессия
видовое разнообразие
функциональное разнообразие
анализ избыточности

Аннотация: В условиях городской среды водные объекты подвергаются комплексному антропогенному загрязнению. Полигоны твердых коммунальных отходов (ТКО) обладают широким спектром воздействия на водные экосистемы, поскольку содержат большое количество органических и неорганических загрязняющих веществ. Однако отклик гидробиоценозов на данное влияние изучен крайне слабо. В работе дана характеристика видовой и функциональной структуры сообществ зоопланктона участка Шуваловского канала, находящегося под воздействием рекультивированного полигона ТКО. Отбор проб проводили с июня по сентябрь 2023 г. на двух участках канала, выше и ниже полигона. Установлено, что на участке ниже полигона повышены значения хлорофилла а, общей минерализации, концентрации общего железа и марганца и снижена прозрачность воды. Показаны различия в сезонной сукцессии сообществ зоопланктона между двумя участками канала. Под влиянием полигона в сообществе зоопланктона снижалось видовое богатство и разнообразие, наблюдалось угнетение кладоцер и сдвиг функциональной структуры в сторону хищников при снижении общего функционального разнообразия. Высокие значения индекса отношения биомассы Cyclopoida к Calanoida на участке ниже полигона в течение сезона свидетельствуют о сильном эвтрофировании. Продолжающееся воздействие рекультивированного полигона демонстрирует необходимость проведения мониторинговых исследований за состоянием экосистемы водотока.

© Петрозаводский государственный университет
©Бубнов В. А., Гаврилко Д. Е., Старцева Н. А.

Получена: 02 июля 2026 года
Подписана к печати: 27 сентября 2026 года

Введение

Загрязнение водных экосистем вызывает глубокие структурные и функциональные нарушения гидробиоценозов. Накопление токсичных веществ, включая тяжелые металлы и ксенобиотики, приводит к деградации трофических цепей, снижению биоразнообразия, нарушению биохимических процессов и отклонениям в работе репродуктивных функций у гидробионтов (Андроникова, 1996; Деревенская, Мингазова, 1998; Stamenković et al., 2021). Опасность представляют также антропогенное эвтрофирование, вызванное избытком азота и фосфора (Smith, Schindler, 2009), и накопление стойких органических загрязнителей, способных к биоаккумуляции в трофических цепях (Морозов и др., 2022). Эти процессы могут сопровождаться образованием токсичных донных отложений и развитием гипоксии (Тищенко и др., 2020; Павленко и др., 2022).

Полигоны твердых коммунальных отходов служат постоянными источниками комплексного загрязнения водных объектов. Одним из главных факторов негативного влияния свалок отходов на окружающую среду является выделение жидкой фракции и вымывание растворимых веществ атмосферными осадками в поверхностные и подземные водные объекты (Василискова и др., 2023; Гудкова и др., 2024). Свалочный фильтрат содержит широкий спектр опасных соединений: от тяжелых металлов и органических веществ до микропластика и фармацевтических препаратов (Kjeldsen et al., 2002; Przydatek et al., 2025). Даже после рекультивации сохраняется риск длительного загрязнения грунтовых вод, особенно в условиях влажного климата, поскольку фильтрат полигонов ТКО может сохранять высокую токсичность десятилетиями, вызывая хроническое загрязнение прилегающих водоемов (Karlsson et al., 2021).

Организмы зоопланктона демонстрируют высокую чувствительность к загрязнению, что делает их ценными биоиндикаторами (Вандыш, 2004; Cabral et al., 2020; Li et al., 2025). Тяжелые металлы и токсичные органические соединения угнетают репродуктивную функцию коловраток и кладоцер, снижая их численность и видовое богатство (Брагинский, 2003; Черкашин, 2005). Кислотные стоки (pH < 5) вызывают гибель чувствительных видов и нарушение трофических связей. Хроническое воздействие приводит к доминированию толерантных видов, упрощению структуры сообществ и снижению их устойчивости (Алимов, 1994; Андроникова, 2011). При этом данные о влиянии рекультивированных полигонов ТКО на сообщества зоопланктона в научной литературе практически отсутствуют.

Шуваловский канал, расположенный в Ленинском районе г. Нижнего Новгорода, является искусственным водотоком – притоком второго порядка р. Оки, созданным на месте бывшей озерной системы путем соединения озер между собой. В прилегающей к верхнему течению канала промзоне с 1970-х по 2016 год функционировал полигон твердых коммунальных отходов площадью 17.9 га с накопленным объемом отходов 916.5 тыс. м^3, который в 2022 г. был рекультивирован посредством сепарации свалочных масс, химической обработки рекультивационного грунта с доведением до 5-го класса опасности и укладки 20-сантиметрового растительного слоя (Рекультивация…, 2021). Исследования зоопланктона Шуваловского канала начались в рамках создания экологических паспортов водных объектов в 2000 г. (Гелашвили и др., 2005). Однако участок рядом с полигоном ТКО паспортизацией затронут не был. Поэтому отсутствуют сведения о том, как рекультивация полигона повлияла на сообщества зоопланктона.

Целью работы была характеристика видовой и функциональной структуры сообществ зоопланктона Шуваловского канала в зоне влияния рекультивированного полигона ТКО.

Материалы

Исследования зоопланктона проводили на двух участках Шуваловского канала, расположенных выше (станции 1–4) и ниже (станции 5–7) по течению относительно рекультивированного полигона ТКО. Отбор проб проводили при единовременных съемках в июне, июле, августе и сентябре 2023 г. (рис. 1).

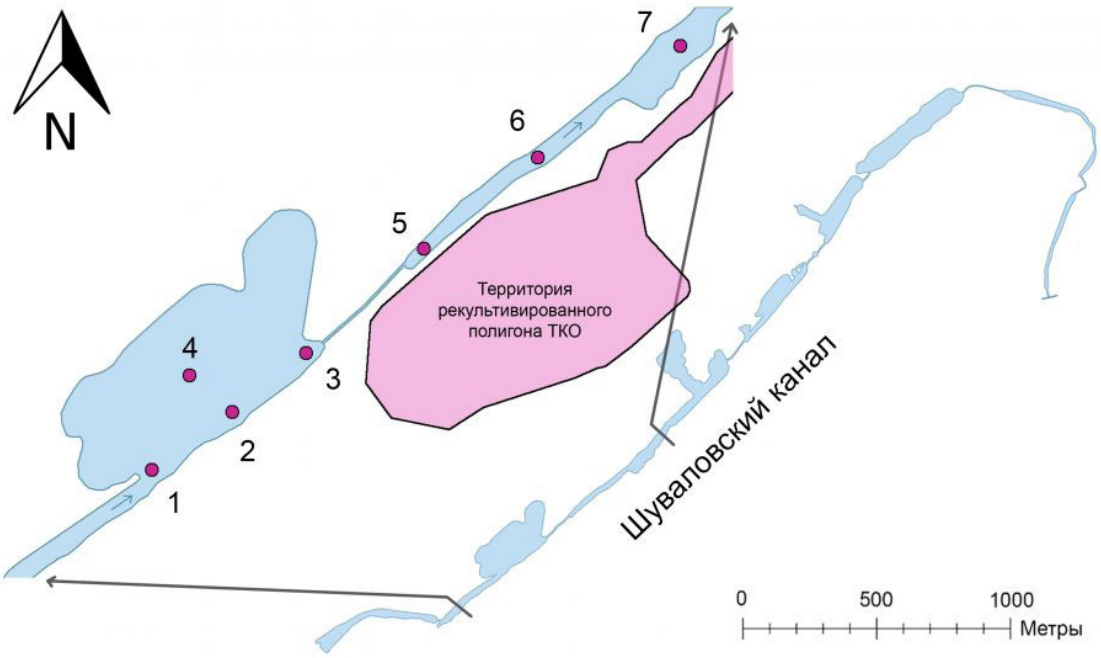


Рис. 1. Схема расположения станций отбора проб зоопланктона на исследованном участке Шуваловского канала

Fig. 1.Layout of zooplankton sampling stations on the studied section of the Shuvalovsky Canal

Методы

Отбор проб проводили стандартной сетью Джеди (размер ячеи 70 мкм) путем вертикального траления в водной толще от дна до поверхности. Пробы фиксировали 40 % раствором формалина с доведением до 4 % концентрации в пробе. Обработку проб зоопланктона проводили в соответствии с общепринятым в практике гидробиологических исследований счетно-весовым методом (Методы..., 2024). Идентификацию видов зоопланктона осуществляли с использованием определителей (Определитель…, 2010; Коровчинский и др., 2021). Всего было собрано и обработано 28 пелагических проб.

В период отбора проб зоопланктона проводили измерения ряда параметров среды. Прозрачность воды определяли по белому диску Секки, температуру, pH, содержание растворенного кислорода, общую минерализацию и содержание хлорофилла *a* в воде измеряли с использованием мультипараметрического зонда Aquaread AP-2000. Также батометром отбирали интегральные пробы воды для проведения гидрохимического анализа. Определение содержания карбонат-ионов, сульфат-ионов, ионов кремния и тяжелых металлов ($Fe^{2+/3+}$, Mn^{2+}, Zn^{2+}, Cu^{2+}, Pb^{2+}, Hg^{2+}) было проведено в аккредитованной лаборатории НИИ Химии ННГУ им. Н. И. Лобачевского.

Доминирующие виды зоопланктона выделяли согласно индексу Палия – Ковнацки (Шитиков и др., 2003). В качестве структурного показателя, отражающего степень эвтрофирования, рассчитывали соотношение биомасс веслоногих ракообразных Cyclopoida к Calanoida (Weglenska et al., 1983). Сравнение видовой структуры сообществ с учетом сезонных изменений проводили с помощью многомерного дисперсионного анализа методом перестановок (PERMANOVA) (Anderson, 2001). Разнообразие сообществ оценивали с помощью индексов Шеннона (Margalef, 1957) и Пиелу (Pielou, 1966). Влияние факторов среды на видовую структуру сообществ определяли посредством анализа избыточности (RDA) (Legendre, Legendre, 2012; Шитиков, Розенберг, 2013). Для выделения функциональных групп зоопланктона использовали базу функциональных признаков (Гаврилко и др., 2020). Функциональное разнообразие оценивали с помощью индексов функционального богатства (FRic), выравненности (FEve) и дивергенции (FDiv) (Cornwell et al., 2006; Villeger et al., 2008).

Для определения отклонений от нормального распределения использовали тесты Шапиро – Уилка, Андерсона – Дарлинга и Лиллиефорса. Однородность дисперсий оценивали с помощью теста Левена. Для определения значимости различий анализируемых параметров применяли тест Вилкок-

сона, t-тест Уэлча и тест Тьюки с поправкой Вестфолла – Янга (Legendre, Legendre, 2012). Общая численность, биомасса и численности таксономических групп зоопланктона перед анализом были логарифмированы для соответствия нормальному распределению. Статистическую обработку материала проводили в среде R (пакеты «car», «multcomp», «mvtnorm», «nortest», «readxl», «vegan») (R Core Team, 2026).

Результаты

Сравнительный анализ гидрофизических и гидрохимических показателей на исследуемых участках, расположенных выше и ниже полигона по течению, продемонстрировал наличие статистически значимых различий между ними. Верхний участок канала характеризовался более высокими значениями прозрачности воды и водородного показателя (pH). В то же время вниз по течению от полигона зарегистрированы повышенные значения общей минерализации и концентрации хлорофилла *a* (рис. 2).

Гидрохимический анализ воды показал, что основную часть растворенных солей составляли гидрокарбонаты, при этом зафиксированы значительные превышения ПДК для водных объектов культурно-бытового назначения по марганцу (до 2 ПДК выше полигона и до 22 ПДК ниже полигона в августе – сентябре) и железу (до 35 ПДК ниже полигона в тот же период). Концентрации прочих тяжелых металлов были ниже порога их обнаружения.

В ходе исследования в зоопланктоне Шуваловского канала было зарегистрировано 111 видов, из них 62 вида коловраток (Rotifera), 33 – ветвистоусых (Cladocera) и 16 – веслоногих (Copepoda) ракообразных. Среди идентифицированных видов присутствовали и чужеродные: североамериканская коловратка *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) и солоноватоводный рачок *Eurytemora velox* (Lilljeborg, 1853). Кроме того, впервые для водных объектов Нижегородской области был зафиксирован веслоногий рачок *Cyclops bohater* Kozminski, 1933.

Для выделения сообществ зоопланктона и оценки воздействия факторов среды применяли анализ избыточности (RDA) с учетом следующих параметров: глубина, прозрач-

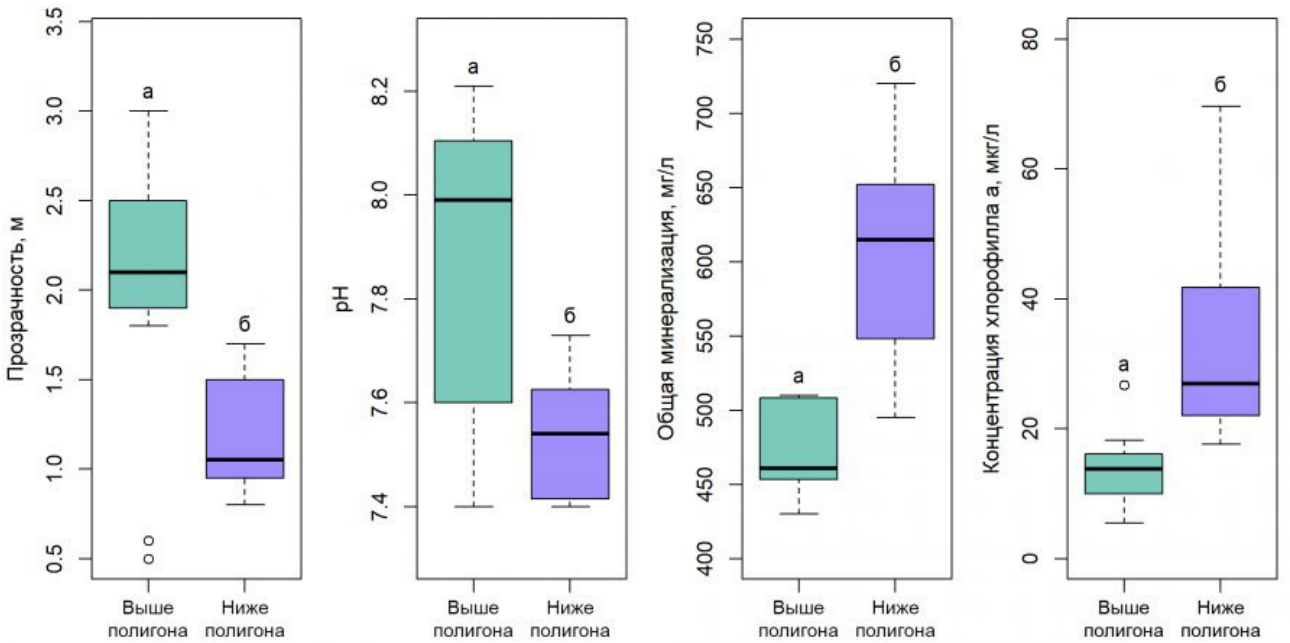


Рис. 2. Диаграммы размаха гидрофизических и гидрохимических параметров на исследованных участках Шуваловского канала. Для обозначения статистически значимых различий добавлены компактные буквенные обозначения

Fig. 2. Diagrams showing the range of hydrophysical and hydrochemical parameters in the studied sections of the Shuvalovsky Canal. Compact letter designations was added to indicate statistically significant differences.

ность воды, температура, pH, концентрация растворенного кислорода, общая минерализация, содержание карбонат-ионов, сульфат-ионов, ионов кремния и тяжелых металлов. Статистический анализ частных моделей показал значимое влияние на структуру зоопланктонных сообществ восьми факторов (табл. 1). Полная модель RDA объясняла 56.4 % ($p < 0.001$) от общей дисперсии видовой структуры сообществ зоопланктона. Статистически значимыми в модели были первые 3 оси.

Таблица 1. Статистический анализ значимости объяснения изменчивости видовой структуры для каждого отдельного фактора Шуваловского канала

Фактор	Скорректированная доля объясняемой дисперсии, %	Значение критерия Фишера, *F*	*p*-значение
Прозрачность	15.6	5.99	0.001
Концентрация HCO_3^-	15.4	5.91	0.001
Концентрация кислорода	15.1	5.83	0.001
Концентрация $Fe^{2+/3+}$	13.8	5.32	0.002
Концентрация Mn^{2+}	13.8	5.35	0.002
Концентрация SO_4^{2-}	13.4	5.18	0.002
Температура	12.9	5.02	0.001
pH	11.4	4.49	0.002
Общая минерализация	8.4	3.50	0.012

Результаты ординации показали пространственно-временную дифференциацию сообществ зоопланктона. Станции 5–7, расположенные ниже полигона, и станции 1–4, расположенные выше полигона, сгруппировались соответственно месту и месяцу отбора (рис. 3). Исключение составила станция 4 в июне, которая существенно отличалась от других станций того же участка (выше полигона) по видовой структуре сообщества зоопланктона. Остальные июньские станции демонстрировали сходную видовую структуру и на ординационной диаграмме расположились в сторону увеличения температуры воды. При этом станции, находящиеся ниже полигона, дополнительно смещались вдоль вектора возрастающей минерализации.

В июле наблюдалась выраженная дифференциация зоопланктонных сообществ по градиенту минерализации. Станции, расположенные ниже полигона, на ординационной диаграмме сместились в сторону увеличения значений минерализации, в то же время станции участка выше полигона демонстрировали противоположную динамику, смещаясь в зону пониженной минерализации. В августе станции нижнего течения сгруппировались в зоне повышенной минерализации и высоких концентраций растворенных ионов (Mn^{2+}, $Fe^{2+/3+}$), тогда как станции верхнего участка ассоциировались с повышенными температурными значениями. В сентябре станции участка ниже полигона расположились по направлению векторов увеличения содержания растворенного кислорода, причем значительно дальше от центра, чем в других месяцах. Станции участка выше полигона сместились в сторону уменьшения минерализации.

Многомерный дисперсионный анализ методом перестановок (PERMANOVA) подтвердил статистически значимые различия ($p < 0.001$) в структуре зоопланктонных сообществ между участками, расположенными выше и ниже полигона, что согласуется с результатами анализа избыточности и свидетельствует об устойчивом пространственном разделении сообществ.

Сезонная динамика (месяц отбора проб) оказалась наиболее значимым фактором, объясняющим 28.6 % ($p < 0.001$) общей дисперсии видовой структуры зоопланктонных сообществ. Локализация сообщества относительно полигона (выше или ниже по течению) определяла 12 % ($p < 0.001$) дисперсии видовой структуры. При этом взаимодействие пространственного и временного факторов (расположения и месяца отбора проб) вносило существенный дополнительный вклад – 18.5 % ($p < 0.001$) объясняемой дисперсии, что указывает на различия в сезонной динамике сообществ выше и ниже полигона.

Выделенные зоопланктонные сообщества во все месяца различались между собой по видовой структуре (табл. 2). На верхнем участке в июне обособилось сообщество станции 4 с доминированием ветвисто-

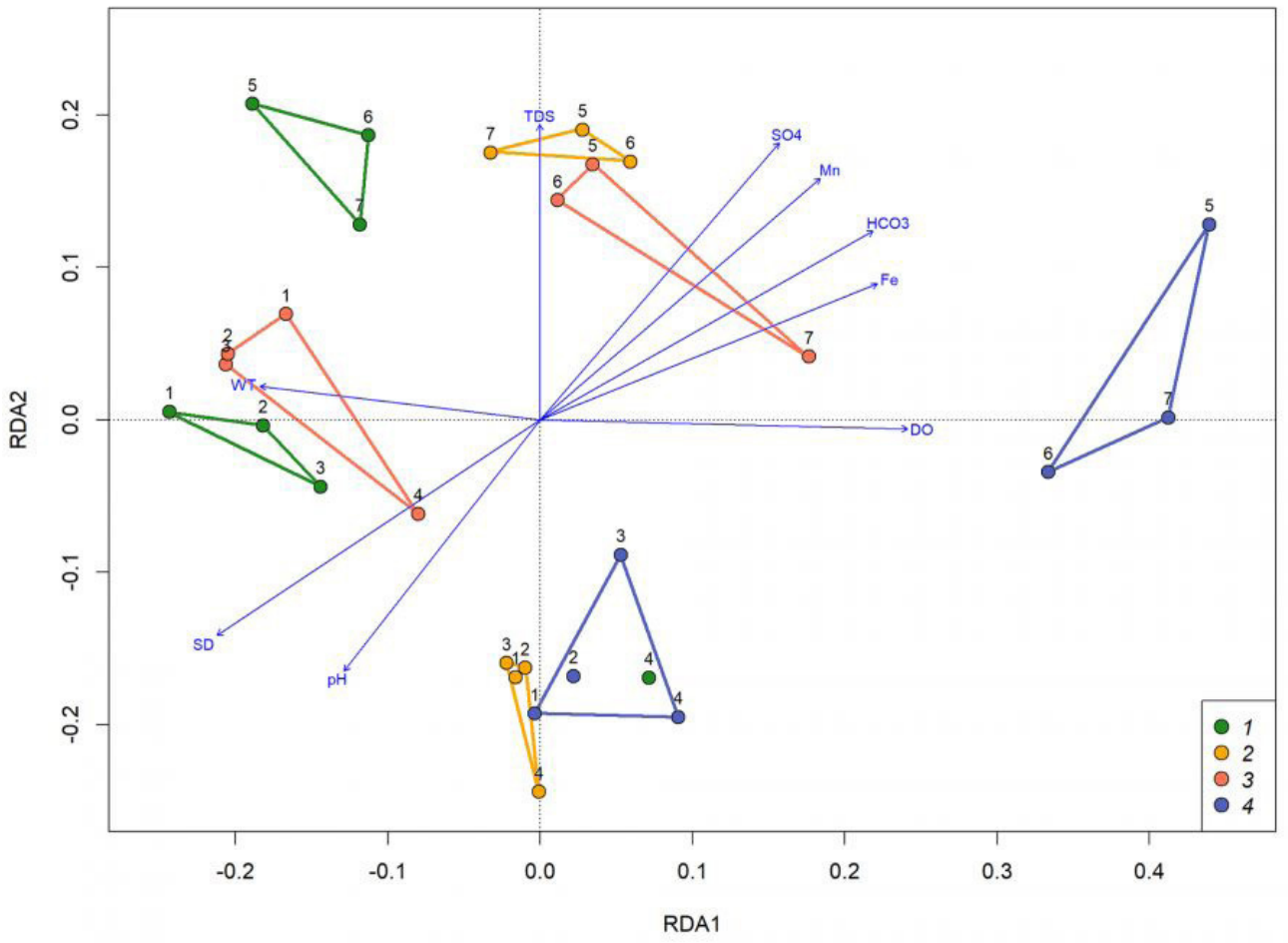


Рис. 3. Ординационная диаграмма, построенная по результатам анализа избыточности для станций отбора проб зоопланктона Шуваловского канала. WT – температура, SD – прозрачность, pH – водородный показатель, DO – концентрация кислорода, TDS – общая минерализация, Mn – концентрация ионов Mn^{2+}, SO4 – концентрация ионов SO_4^{2-}, HCO3 – концентрация ионов HCO_3^-, Fe – концентрация ионов $Fe^{2+/3+}$; 1 – июнь, 2 – июль, 3 – август, 4 – сентябрь

Fig. 3. Ordination diagram constructed based on the results of an analysis of redundancy (RDA) for the zooplankton sampling stations in the Shuvalovsky Canal. WT – temperature, SD – transparency, pH – hydrogen index, DO – dissolved oxygen concentration, TDS – total dissolved solids, Mn – Mn^{2+} concentration, SO4 – SO_4^{2-} concentration, HCO3 – HCO_3^- concentration, Fe – $Fe^{2+}/^{3+}$ concentration; 1 – June, 2 – July, 3 – August, 4 – September

усых ракообразных *Bosmina longirostris* (O. F. Müller, 1785), *Daphnia cucullata* (Sars, 1862) *u Keratella quadrata* (O. F. Muller, 1786), в отличие от сообщества станций 1–3, где первенство доминирования имели науплиальные стадии веслоногих ракообразных. В июле и августе науплии сохраняли доминирующие позиции в видовой структуре. Однако в июле высокую долю в сообществе имела *D. cucullata*, а в августе в состав доминантов вошли копеподитные стадии веслоногих ракообразных. В сентябре в зоопланктоне лидировали коловратки *Asplanchna priodonta* Gosse, 1850 и *Filinia longiseta* (Ehrenberg, 1834).

Зоопланктоценоз нижнего участка характеризовался преобладанием веслоногого рачка *Thermocyclops oithonoides* (Sars, 1863), который входил в состав доминантов в течение всех месяцев с наибольшей долей в июле (см. табл. 2). Также в летние месяцы доминировали науплиальные стадии веслоногих рачков. В августе на первое место вышла коловратка *Keratella cochlearis* (Gosse, 1851), которая была заменена в сентябре на *Keratella testudo* (Ehrenberg, 1832).

Зоопланктоценозы разных участков канала различались между собой по видовому богатству, разнообразию и количественному развитию. Общее видовое богатство, богатство отдельных таксономических групп и индекс Шеннона были статистически значимо больше на участке выше полигона в июне, июле и сентябре (рис. 4). В июне и

Таблица 2. Значения индекса доминирования Палия – Ковнацки для наиболее многочисленных видов зоопланктона Шуваловского канала

Месяц отбора проб	Выше полигона		Ниже полигона	
	Вид	D	Вид	D
Июнь	Nauplii Copepoda	37.19	Nauplii Copepoda	66.25
	Keratella quadrata	15.90	*Thermocyclops oithonoides*	13.73
	Bosmina longirostris	6.16	*Bosmina longirostris*	5.21
Июль	Nauplii Copepoda	22.42	*Thermocyclops oithonoides*	31.81
	Daphnia cucullata	18.47	Nauplii Copepoda	19.57
	Keratella quadrata	13.36	*Bosmina longirostris*	17.18
Август	Nauplii Copepoda	64.56	*Keratella cochlearis*	36.52
	Copepodit Cyclopoida	11.10	Nauplii Copepoda	21.45
	Keratella cochlearis	9.92	*Thermocyclops oithonoides*	11.59
Сентябрь	*Asplanchna priodonta*	16.52	*Keratella testudo*	46.31
	Nauplii Copepoda	14.04	*Thermocyclops oithonoides*	24.70
	Filinia longiseta	13.92	*Keratella cochlearis*	17.35

июле наблюдалось снижение биомассы кладоцер, численности и биомассы коловраток на участке ниже полигона. Однако с августа численность кладоцер на участке ниже полигона стала больше, чем на участке выше полигона. В сентябре также возросла численность коловраток на участке ниже полигона по сравнению с соседним участком.

Анализ соотношения биомасс Cyclopoida к Calanoida выявил статистически значимые различия: участок ниже полигона характеризовался более высокими показателями этого индекса (повышенным уровнем эвтрофирования) в июне и июле по сравнению с участком выше полигона (рис. 5). При этом наблюдался естественный рост значений индекса на участке выше полигона в течение лета, а затем снижение в сентябре.

В функциональной структуре зоопланктона выявлено 10 функциональных групп, различающихся типом питания, при этом максимальное видовое богатство отмечено среди вертикаторов (33 вида коловраток). Группы первичных и вторичных фильтраторов, представленные ветвистоусыми и веслоногими ракообразными, демонстрировали близкие показатели видового богатства (15 и 16 видов соответственно). Всасыватели включали 15 видов коловраток, тогда как облигатные хищники насчитывали 11 видов (2 вида Cladocera и 9 видов Copepoda). Смешанные трофические группы характеризовались меньшим видовым богатством: вертикаторы-всасыватели (9 видов), хищники-собиратели (6 видов), хищники-всасыватели (5 видов) и хищники-первичные фильтраторы (3 вида). Наименьшая представленность отмечена у собирателей – 1 вид.

Сравнительный анализ функциональной структуры зоопланктонных сообществ выявил различия между двумя участками. На участке ниже полигона на протяжении всего периода исследований отмечено снижение доли первичных фильтраторов как по численности, так и по биомассе при одновременном статистически значимом увеличении биомассы хищников (рис. 6).

Динамика функциональной структуры зоопланктонных сообществ демонстрировала сходные тенденции на обоих исследуемых участках: в период с июня по сентябрь наблюдалось снижение доли фильтраторов при одновременном увеличении доли хищников. Однако на участке ниже полигона хищники доминировали в течение всего сезона, достигая к сентябрю 80 % от общей биомассы, тогда как выше полигона на протяжении лета преобладали первичные фильтраторы.

Анализ функционального разнообразия выявил статистически значимые различия между зоопланктонными сообществами: участок выше полигона характеризовался более высоким функциональным богатством (рис. 7). Значения функциональной выравненности изменялись в диапазоне 0.10–0.48 выше полигона, 0.08–0.33 ниже полигона, а функциональной дивергенции в диапазоне 0.57–0.93 выше полигона, 0.71–0.90 ниже полигона, однако различия не были статистически значимыми.

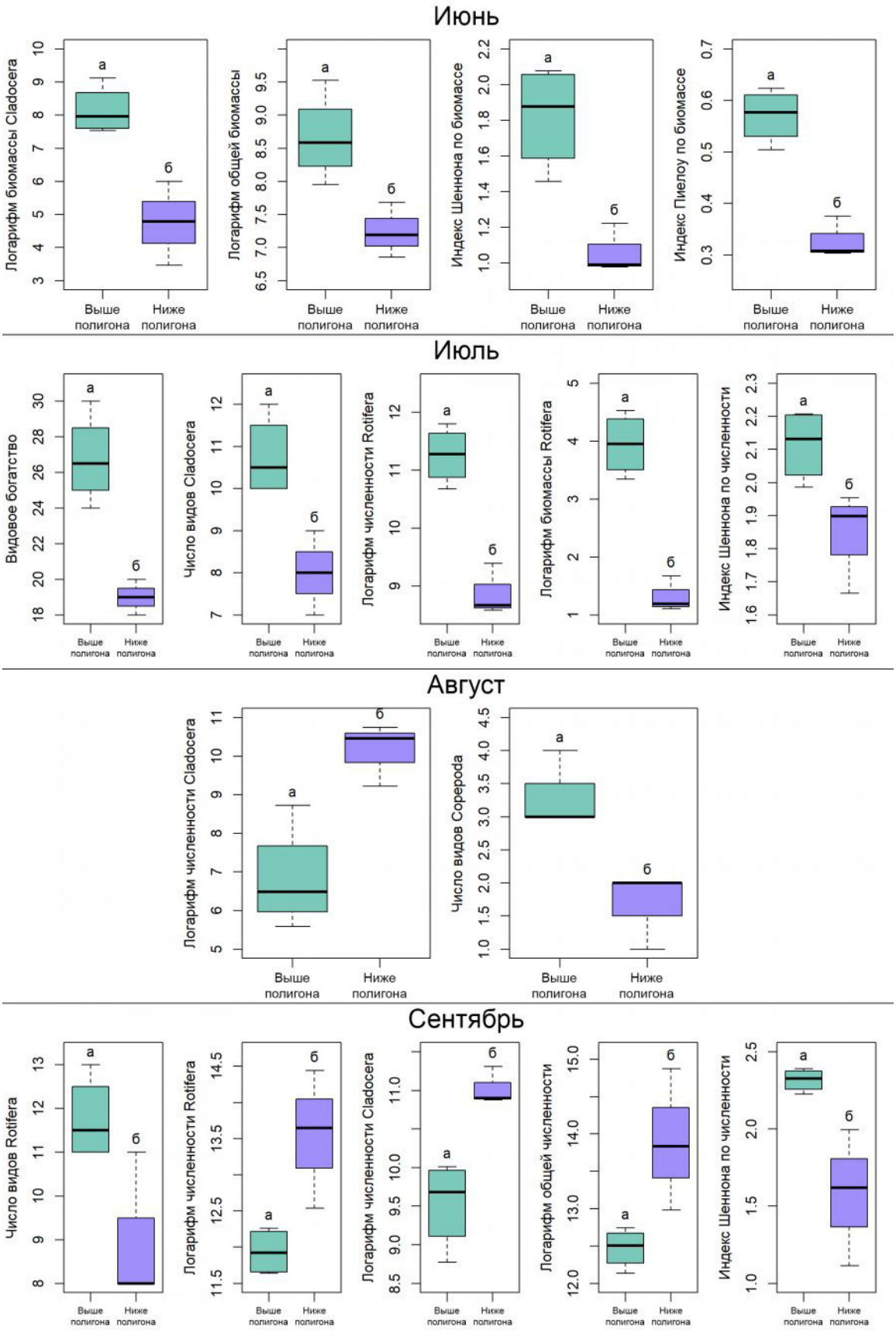


Рис. 4. Диаграммы размаха ценотических параметров сообществ зоопланктона на исследованных участках Шуваловского канала

Fig. 4. Diagrams showing the range of coenotic parameters of zooplankton communities in the studied sections of the Shuvalovsky Canal

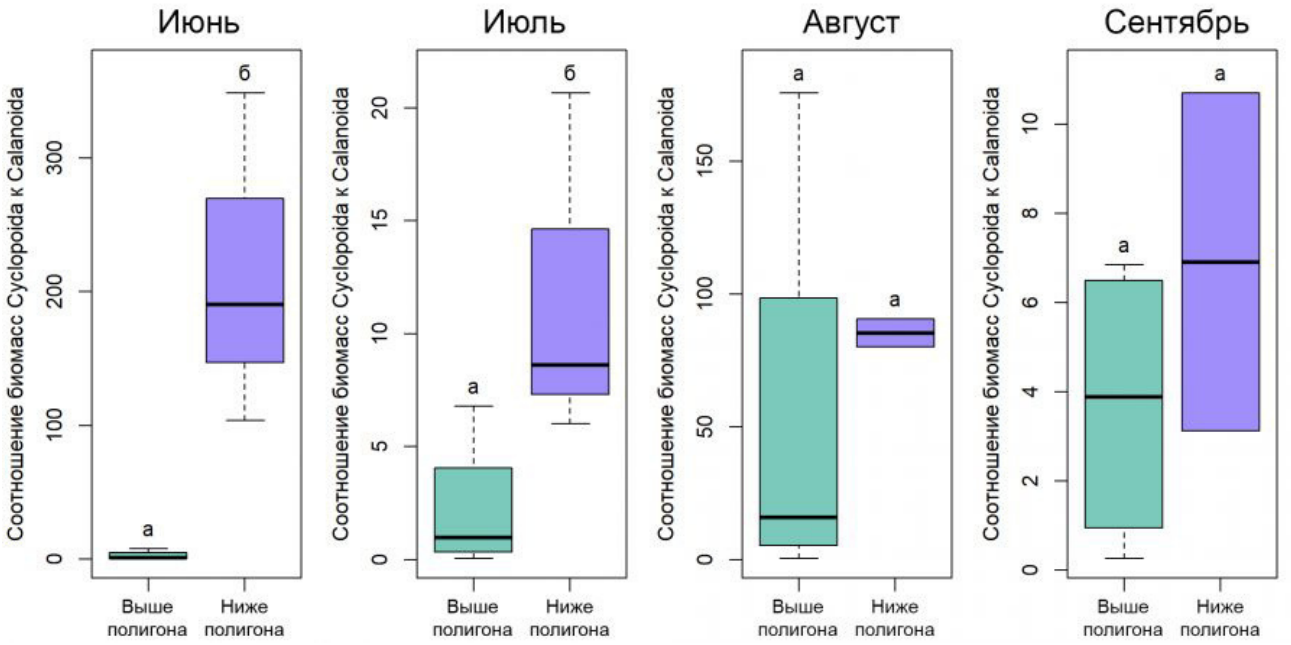


Рис. 5. Диаграммы размаха соотношения биомасс Cyclopoida к Calanoida на исследованных участках Шуваловского канала

Fig. 5. Diagram showing the range of the ratio of Cyclopoida to Calanoida biomass in the studied sections of the Shuvalovsky Canal

Обсуждение

Выявленные статистически значимые различия в гидрохимическом режиме между участками, расположенными выше и ниже полигона, а именно, повышенные значения общей минерализации, концентраций хлорофилла *a*, марганца и железа ниже по течению, указывают на сохраняющееся воздействие полигона посредством фильтрационного стока, несмотря на проведенные рекультивационные мероприятия. Существенное превышение ПДК по марганцу (до 22 ПДК) и железу (до 35 ПДК) ниже полигона в августе – сентябре свидетельствует о выраженном негативном воздействии на качество воды, которое усиливается к концу вегетационного сезона. Это согласуется с данными других исследований, подтверждающими, что фильтрат полигонов ТКО может сохранять высокий потенциал загрязнения в течение длительного времени после их закрытия (Slack et al., 2005; Karlsson et al., 2021; Przydatek et al., 2025). Увеличение концентрации железа в воде приводит к его накоплению на дне и угнетению донных беспозвоночных (Теканова и др., 2020). В период весеннего перемешивания воды железо со дна поднимается в толщу воды и воздействует на планктонные сообщества. Поэтому его нахождение в водотоке может иметь долгосрочные последствия. Подтверждением эвтрофирующего влияния полигона служат пониженные значения прозрачности, повышенное содержание хлорофилла *a* и рост доли циклопов относительно каляноид на участке ниже по течению. Последний показатель сохранял устойчиво повышенные значения в течение всего вегетационного сезона, что свидетельствует о продолжающемся поступлении биогенов.

Полученные результаты демонстрируют выраженное пространственно-временное разграничение структуры зоопланктонных сообществ Шуваловского канала, находящихся под влиянием рекультивированного полигона ТКО. Статистический анализ однозначно подтвердил формирование двух экологически обособленных зоопланктонных сообществ на участках выше и ниже полигона. Пространственная дифференциация, хотя и уступала по силе влияния сезонной динамике, оказалась устойчивым и статистически значимым фактором. Ординация проб выявила четкое смещение сообществ нижнего течения вдоль градиента возрастающей минерализации и концентраций тяжелых металлов (Mn^{2+}, $Fe^{2+}/^{3+}$). Это позволяет рассматривать минерализацию в качестве ключевого лимитирующего фактора, структурирующего сообщества ниже полигона. Важно отметить, что взаимодействие факторов «расположение : месяц» внесло существенный вклад, что указывает на неодинаковый характер сезонной сукцессии в сообществах

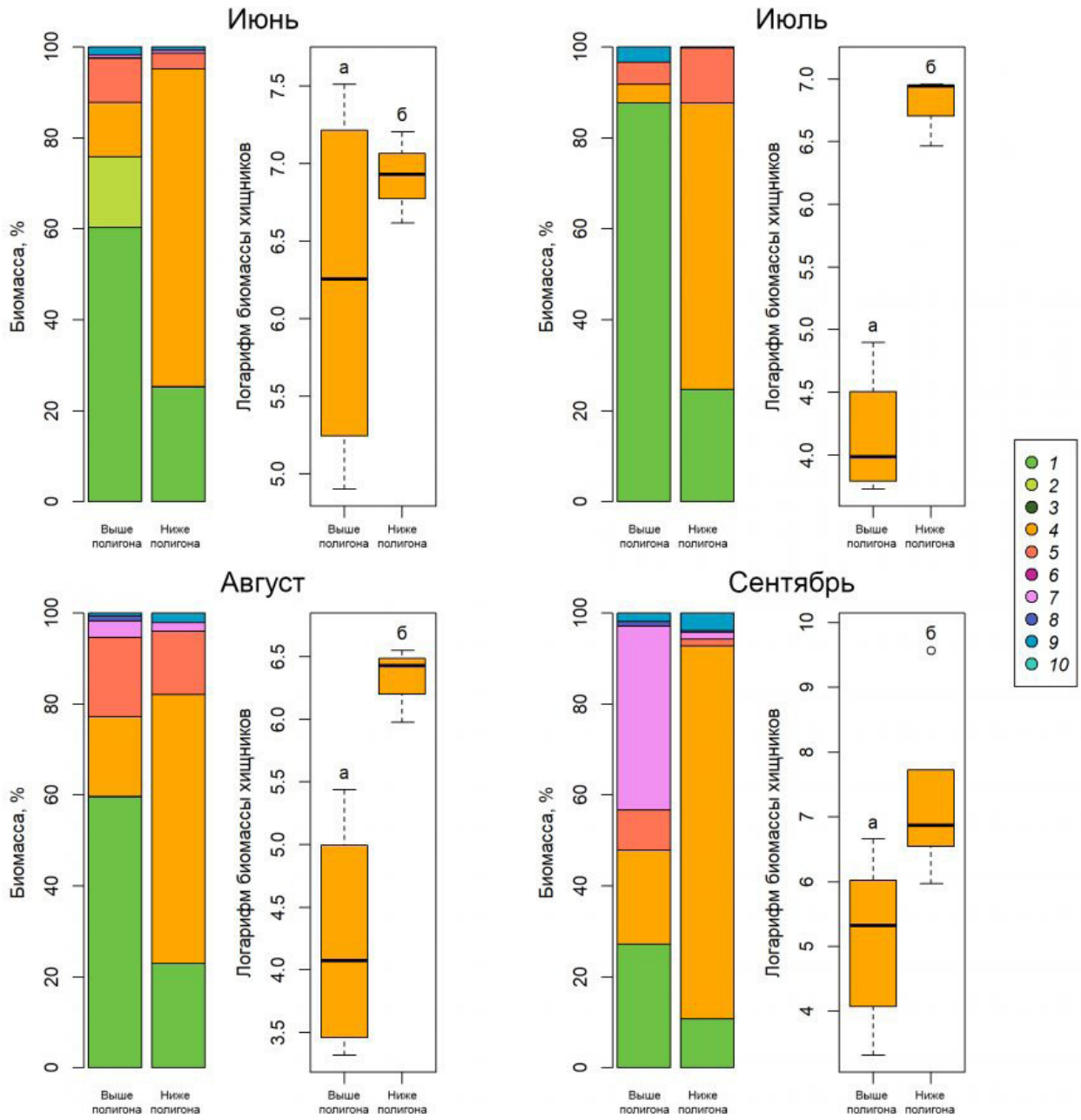


Рис. 6. Распределение биомассы между функциональными группами и диаграммы размаха биомассы хищников на разных участках по месяцам. 1 – первичные фильтраторы, 2 – вторичные фильтраторы, 3 – собиратели, 4 – хищники, 5 – хищники + первичные фильтраторы, 6 – хищники + собиратели, 7 – хищники + всасыватели, 8 – всасыватели, 9 – вертикаторы, 10 – вертикаторы + всасыватели

Fig. 6. Biomass distribution among functional groups and predator biomass range charts for different areas by month. 1 – primary filters, 2 – secondary filters, 3 – grazers, 4 – predators, 5 – predators + primary filters , 6 – predators + grazers, 7 – predators + suspension feeders, 8 – suction feeders, 9 – vertical feeders, 10 – verticators + suction feeders

выше и ниже полигона. На участке выше канала сезонная сукцессия зоопланктоценоза шла по классическому сценарию: переход от весеннего доминирования коловраток к босминам в июне, затем преобладание дафний в июле и переход к осеннему доминированию коловраток (Sommer et al., 1986; Gliwicz, Pijanowska, 1989). На участке ниже канала на протяжении всего сезона доминировал веслоногий рачок *T. oithonoides*, что говорит о нарушении естественного хода сезонной сукцессии под воздействием полигона ТКО.

В Шуваловском канале на обоих участках в состав доминантов входили обычные толерантные виды, характерные для водотоков и прудов Нижнего Новгорода (Шурганова и др., 2015; Гаврилко и др., 2017). При этом полученные данные показывают, что ответ зо-

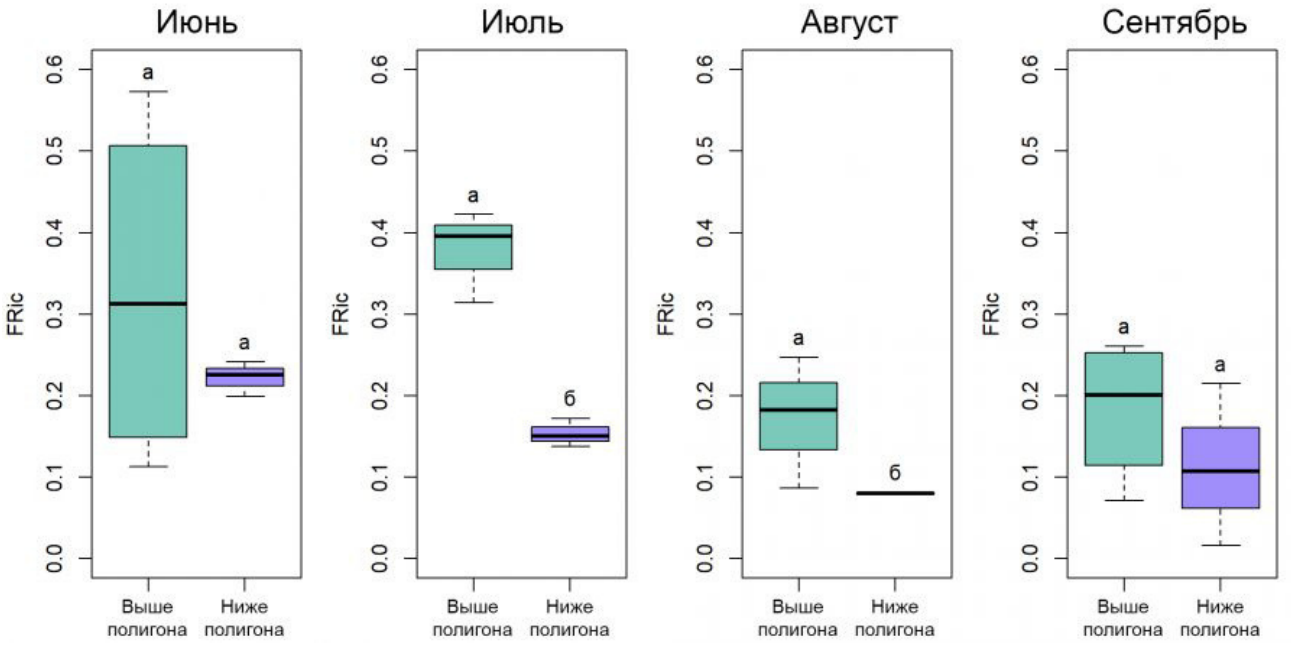


Рис. 7. Диаграммы размаха индекса функционального богатства (FRic) сообществ зоопланктона на исследованных участках Шуваловского канала

Fig. 7. Diagrams showing the range of the functional richness index (FRic) of zooplankton communities in the studied sections of the Shuvalovsky Canal

опланктонных сообществ на антропогенное воздействие проявляется как в обеднении видового состава, так и в перестройке видовой структуры и изменении количественных показателей развития зоопланктоценозов, что согласуется с представлениями о зоопланктоне как чувствительном индикаторе. Наиболее четко под воздействием полигона ТКО снижалось общее видовое богатство и разнообразие, а также видовое богатство и биомасса кладоцер в период их естественного массового развития.

Одним из наиболее значимых последствий антропогенного воздействия явилась трансформация функциональной структуры сообществ зоопланктона. Выявленная сезонная тенденция (снижение доли фильтраторов и рост хищников к сентябрю) наблюдалась на обоих участках, что отражает типичную сукцессию зоопланктона в эвтрофных водоемах, где к концу вегетации усиливается роль хищных циклопов и коловраток. Однако на участке ниже полигона эта тенденция была выражена значительно сильнее: здесь хищники доминировали на протяжении всего сезона, а их относительная биомасса к сентябрю достигала 80 %, тогда как первичные фильтраторы (ветвистоусые и веслоногие) были устойчиво угнетены. Подобный сдвиг свидетельствует о постоянном стрессовом воздействии, связанном с влиянием полигона ТКО, и является типичной реакцией на химический стресс: фильтраторы более уязвимы к токсикантам (Gama-Flores et al., 2007; Литвинчук, 2019), тогда как хищники, особенно Cyclopoida, обладают большей толерантностью и получают преимущество после подавления чувствительных групп (Gerhardt et al., 2005). Таким образом, функциональная перестройка сообщества в сторону хищников может служить дополнительным индикатором антропогенной нагрузки, наряду со структурными сдвигами.

Другой аспект той же трансформации – снижение функционального богатства на участке ниже полигона, особенно выраженное в июле и августе (в периоде максимального развития сообществ), что свидетельствует о функциональном обеднении экосистемы. Это означает, что под влиянием стресса сообщество теряет часть экологических стратегий, представленных в ненарушенных условиях, что снижает его устойчивость и способность к компенсации возмущений.

Заключение

Проведенное исследование подтверждает, что рекультивированный полигон ТКО продолжает оказывать значимое воздействие на экосистему Шуваловского канала, вызывая устойчивые изменения гидрохи-

мического режима и структуры зоопланктоценоза. Под действием полигона отмечаются обеднение видового богатства и разнообразия сообщества зоопланктона, угнетение кладоцер и сдвиг функциональной структуры в сторону хищников при снижении общего функционального разнообразия. Наблюдается нетипичный характер сезонной сукцессии зоопланктоценоза. Снижение доли фильтраторов в зоопланктоне приводит к уменьшению общей самоочистительной способности экосистемы. Таким образом, зоопланктон выступает чувствительным индикатором долгосрочных пострекультивационных эффектов. Полученные результаты обосновывают необходимость гидробиологического мониторинга водных объектов в зонах влияния закрытых полигонов ТКО для своевременной оценки эффективности восстановительных мероприятий.

Библиография

Алимов А. Ф. Разнообразие в сообществах животных и его сохранение // Успехи современной биологии. 1994. Т. 113, вып. 6. С. 652–658.

Андроникова И. Н. Структурно-функциональная организация зоопланктона озерных экосистем разных трофических типов . СПб.: Наука, 1996. 189 с.

Андроникова И. Н. Использование показателей зоопланктона в оценке экологического состояния прибрежной зоны Ладожского озера // Биоиндикация в мониторинге пресноводных экосистем II: Сборник материалов международной конференции. СПб.: Любавич, 2011. С. 168–174.

Брагинский Л. П. К методике токсикологического эксперимента с тяжелыми металлами на гидробионтах // Гидробиологический журнал. 2003. Т. 39, № 1. С. 92–104. DOI:10.1615/HydrobJ.v39.i3.80

Вандыш О. И. Зоопланктон как индикатор состояния озерных экосистем Кольского полуострова при действии стоков горно-промышленных предприятий // Экология. 2004. № 2. С. 134–140.

Василискова А. В., Кондратенко С. В., Меньшенин А. С. Геоэкологическая характеристика водного объекта без названия, расположенного вблизи рекультивированного полигона твердых коммунальных отходов Калининградской области // Известия Иркутского государственного университета. Серия: Науки о Земле. 2023. Т. 46. С. 16–34. DOI:10.26516/2073-3402.2023.46.16

Гаврилко Д. Е., Шурганова Г. В., Зазнобина Н. И. Характеристика сезонных изменений видовой структуры зоопланктонных сообществ зарослей высшей водной растительности (на примере малых водотоков г. Нижний Новгород) // Вода: химия и экология. 2017. № 8. С. 19–26.

Гаврилко Д. Е., Шурганова Г. В., Кудрин И. А., Якимов В. Н. Выявление функциональных групп пресноводного зоопланктона на основе функциональных признаков видов // Поволжский экологический журнал. № 3. С. 290–306. DOI: 10.35885/1684-7318-2020-3-290-306

Гелашвили Д. Б., Охапкин А. Г., Доронина А. И., Колкутин В. И., Иванов Е. Ф. Экологическое состояние водных объектов Нижнего Новгорода . Н. Новгород: Изд-во ННГУ, 2005. 414 с.

Гудкова Н. К., Горбунова Т. Л., Матова Н. И. Влияние полигонов ТКО на деградацию биогеоценозов прибрежных зон водотоков и Черного моря // Природообустройство. 2021. № 5. С. 117–124. DOI: 10.26897/1997-6011-2021-5-117-124

Деревенская О. Ю., Мингазова Н. М. Сообщества зоопланктона озер при их загрязнении и восстановлении // Гидробиологический журнал. 1998. Т. 34, № 4. С. 50–55.

Коровчинский Н. М., Котов А. А., Синёв А. Ю., Неретина А. Н., Гарибян П. Г. Ветвистоусые ракообразные (Crustacea: Cladocera) Северной Евразии. Т. II . М.: Товарищество научных изданий КМК, 2021. 544 с.

Литвинчук Л. Ф. Особенности зоопланктонного сообщества верхнего течения реки Ижора (бассейн Балтийского моря) в условиях длительного антропогенного воздействия // Принципы экологии. 2019. № 1. С. 47–62. DOI: 10.15393/j1.art.2019.8522

Методы гидробиологических исследований внутренних вод / А. В. Крылов, И. А. Барышев, Д. М. Безматерных ; Под ред. А. В. Крылова. Борок: ИБВВ РАН; Ярославль: Филигрань, 2024. 592 с. DOI: 10.47021/monography-670cd0a47a4437.24064368

Морозов С. В., Ширапова Г. С., Ермолаева О. А., Черняк Е. И., Ткачева Н. И., Батоев В. Б., Могнонов Д. М. Изучение поведения стойких органических загрязнителей в Байкал-Селенгинской экосистеме как элемент выполнения Стокгольмской конвенции // Химия в интересах устойчивого развития. 2022. № 6. С. 620–631. DOI: 10.15372/KhUR2022423

Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. Т. 1. Зоопланктон / Под ред. В. Р. Алексеева, С. Я. Цалолихина. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2010. 495 с.

Павленко Л. Ф., Кораблина И. В., Барабашин Т. О., Экилик В. С. Приоритетные токсиканты в элементах экосистемы Нижнего Дона // Водные ресурсы. Т. 49, № 3. С. 298–304. DOI: 10.31857/S0321059622030117

Рекультивация земельного участка, занятого свалкой промышленных бытовых отходов, располо-

женных за кладбищем «Красная Этна» на территории Шуваловской промзоны в Ленинском районе города Нижнего Новгорода // Государственное бюджетное учреждение Нижегородской области «Экология региона»: Сайт. 2021. URL: https://ecolog-region.nobl.ru/activity/5903/ (дата обращения: 06.06.2026).

Теканова Е. В., Коросов А. В., Калинкина Н. М., Исакова К. В., Рыжаков А. В. Модель перераспределения веществ в водах Петрозаводской губы Онежского озера // Принципы экологии. 2020. № 2. С. 97–110. DOI: 10.15393/j1.art.2020.10762

Тищенко П. П., Звалинский В. И., Михайлик Т. А., Тищенко П. Я. Гипоксия залива Петра Великого // Известия ТИНРО. 2021. Т. 201, № 3. С. 600–639. DOI: 10.26428/1606-9919-2021-201-600-639

Черкашин С. А. Отдельные аспекты влияния углеводородов нефти на рыб и ракообразных // Вестник ДВО РАН. 2005. № 3. С. 35–37.

Шитиков В. К., Розенберг Г. С. Рандомизация и бутстреп: статистический анализ в биологии и экологии с использованием R . Тольятти: Кассандра, 2013. 314 с.

Шитиков В. К., Розенберг Г. С., Зинченко Т. Д. Количественная гидроэкология . Тольятти: ИЭВБ РАН, 2003. 463 с.

Шурганова Г. В., Кудрин И. А., Гаврилко Д. Е., Макеев И. С., Ильин М. Ю., Горьков А. С. Зоопланктон малых водотоков урбанизированных территорий (на примере г. Нижний Новгород) // Вода: химия и экология. 2015. № 12. С. 48–55.

Anderson M. J. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance // Austral Ecology. 2001. Vol. 26. No. 1. P. 32–46. DOI: 10.1111/j.1442-9993.2001.01070.pp.x

Cabral C. R., Diniz L. P., da Silva A. J., Fonseca G., Carneiro L. S., de Melo Junior M., Caliman A. Zooplankton species distribution, richness and composition across tropical shallow lakes: A large scale assessment by biome, lake origin, and lake habitat // Ann. Limnol. - Int. J. Lim. 2020. Vol. 56. P. 25. DOI: 10.1051/limn/2020023

Cornwell W. K., Schwilk D. W., Ackerly D. D. A trait-based test for habitat filtering: convex hull volume // Ecology. 2006. Vol. 87. P. 1465-1471. DOI: 1465–1471.1890/0012-9658(2006)872.0.co;2

Gama-Flores J. L., Sarma S. S. S., Nandini S. Effect of cadmium and chromium toxicity on the demography of *Brachionus calyciflorus* and *Brachionus patulus* (Rotifera) // Journal of Environmental Science and Health, Part A. 2007. Vol. 42. No. 6. P. 727–735. DOI: 10.1080/10934520600564311

Gerhardt A., Janssens de Bisthoven L., Soares A. M. V. Evidence for the stepwise stress model: *Gambusia holbrooki* and *Daphnia magna* under acid mine drainage and acidified reference water stress // Environmental Science & Technology. 2005. Vol. 39. No. 11. P. 4150–4158. DOI: 10.1021/es048589f

Gliwicz Z. M., Pijanowska J. The role of predation in zooplankton succession // Plankton ecology: Succession in Plankton Communities / Ed. U. Sommer. Berlin: Springer-Verlag, 1989. P. 253–296. DOI: 10.1007/978-3-642-74890-5_7

Karlsson A., Medovar Y. A., Podsechin V. P., Yushmanov I. O., Yushmanova S. I. Prolonged impact of closed municipal solid waste landfills on groundwater // Vatten. 2021. Vol. 77. No. 4. P. 239–248.

Kjeldsen P., Barlaz M. A., Rooker A. P., Baun A., Ledin A., Christensen T. H. Present and long-term composition of MSW landfill leachate: A review // Critical Reviews in Environmental Science and Technology. 2002. Vol. 32. No. 4. P. 297–336. DOI: 10.1080/10643380290813462

Legendre P., Legendre L. Numerical Ecology. Oxford: Elsevier, 2012. 990 p.

Li X., Deng Y., Yang Z., Liu X., Chang J. A case study supporting the plankton communities as bio-indicators of water quality after lake restoration // Journal of Environmental Chemical Engineering. 2025. Vol. 13, No. 6. P. 119772. DOI: 10.1016/j.jece.2025.119772

Margalef R. La teoria de la informacion en ecologia // Mem. Real. Acad. Cienc. Artes Barcelona. 1957. Vol. 32. P. 373–449.

Pielou E. The measurement of diversity in different types of biological collections // Journal of Theoretical Biology. 1966. Vol. 13. P. 131–144. DOI: 10.1016/0022-5193(66)90013-0

Przydatek G., Ciuła J., Barsan N., Mirila D., Mosnegutu E. Groundwater Quality Analysis: Assessing the Impact of a Closed Landfill – A Case Study on Physico-Chemical and Microplastic Contaminants // Applied Sciences. 2025. Vol. 15. No. 15. P. 8223. DOI: 10.3390/app15158223

R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. 2026. URL: https://www.r-project.org (дата обращения: 06.06.2026).

Slack R. J., Gronow J. R., Voulvoulis N. Household hazardous waste in municipal landfills: contaminants in leachate // Science of the Total Environment. 2005. Vol. 337. No. 1–3. P. 119–137. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2004.07.002

Smith V. H., Schindler D. W. Eutrophication science: where do we go from here? // Trends in Ecology & Evolution. 2009. Vol. 24. No. 4. P. 201–207. DOI: 10.1016/j.tree.2008.11.009

Sommer U., Gliwicz Z. M., Lampert W., Duncan A. The PEG model of a seasonal succession of planktonic events in fresh waters // Arch. Hydrobiol. 1986. Vol. 106. No. 4. P. 433–471. DOI: 10.1127/archiv-hydrobiol/106/1986/433

Stamenković O., Simić V., Stojković Piperac M. et al. Direct, water-chemistry mediated, and cascading

effects of human-impact intensification on multitrophic biodiversity in ponds // Aquatic Ecology. 2021. Vol. 55. P. 187–214. DOI: 10.1007/s10452-020-09822-5

Villeger S., Mason N. W., Mouillot D. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology // Ecology. 2008. Vol. 89. P. 2290–2301. DOI: 10.1890/07-1206.1

Weglenska T., Bownik-Dylinska L., Ejsmont-Karabin J. Structure and dynamics of zooplankton // Ekol. pol. 1983. Vol. 31. № 3. P. 679–717.

Благодарности

Выражаем благодарность А. В. Митину за помощь в проведении гидрохимического анализа воды, выполненного с использованием оборудования ЦКП «Новые материалы и ресурсосберегающие технологии» НИИ Химии ННГУ им. Н. И. Лобачевского.

Bubnov, V., Gavrilko, D., Startseva, N. Structural organization of zooplankton communities in the Shuvalovsky Canal of Nizhny Novgorod in the area affected by the reclaimed MSW landfill. // Principy èkologii. 2026 № 3. P. 46–62. DOI: 10.15393/j1.art.2026.17584

STRUCTURAL ORGANIZATION OF ZOOPLANKTON COMMUNITIES IN THE SHUVALOVSKY CANAL OF NIZHNY NOVGOROD IN THE AREA AFFECTED BY THE RECLAIMED MSW LANDFILL

BUBNOV Viktor Andreevich — *Lobachevsky State University of Nizhni Novgorod, 603022, Nizhni Novgorod, Gagarin avenue, 23, viktor.bubnov03@mail.ru*

GAVRILKO Dmitriy Evgenievich — *PhD, Lobachevsky State University of Nizhni Novgorod, 603022, Nizhni Novgorod, Gagarin avenue, 23, dima_gavrilko@mail.ru*

STARTSEVA Natalya Aleksandrovna — *PhD, Lobachevsky State University of Nizhni Novgorod, 603022, Nizhni Novgorod, Gagarin avenue, 23, startseva@bio.unn.ru*

Key words:
rotifera
crustaceans
seasonal succession
species diversity
functional diversity
redundancy analysis

Summary: In urban environments, water bodies are subject to complex anthropogenic pollution. Municipal solid waste (MSW) landfills have a wide range of impacts on aquatic ecosystems, as they contain large quantities of organic and inorganic pollutants. However, the response of aquatic biocenoses to this impact is extremely poorly studied. This paper describes the specific and functional structure of zooplankton communities in the Shuvalovsky Canal section, which is under the influence of a reclaimed MSW landfill. Sampling was conducted from June to September 2023 at two sections of the canal: upstream and downstream of the landfill. It was found that in the area downstream of the landfill the level of chlorophyll, total mineralization, and the concentrations of total iron and manganese were elevated, while the water transparency was reduced. Differences in the seasonal succession of zooplankton communities between the two sections of the canal are demonstrated. Under the influence of the landfill, the species richness and diversity of the zooplankton community decreased; cladocerans were suppressed, and the functional structure shifted towards predators, with a reduction in overall functional diversity. High values of the Cyclopoida to Calanoida biomass ratio index in the area downstream of the landfill during the season indicate severe eutrophication. The ongoing impact of the reclaimed landfill demonstrates the need for monitoring studies to assess the state of the watercourse ecosystem.

Received on: 02 Jule 2026 **Published on:** 27 September 2026

References

Alimov A. F. Diversity in animal communities and its conservation, Uspehi sovremennoy biologii. 1994. T. 113, vyp. 6. P. 652–658.

Anderson M. J. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance, Austral Ecology. 2001. Vol. 26. No. 1. P. 32–46. DOI: 10.1111/j.1442-9993.2001.01070.pp.x

Andronikova I. N. Structural and functional organization of zooplankton in lake ecosystems of different trophic types. SPb.: Nauka, 1996. 189 p.

Andronikova I. N. The use of zooplankton indicators in assessing the ecological state of the coastal zone of Ladoga Lake, Bioindikaciya v monitoringe presnovodnyh ekosistem II: Sbornik materialov mezhdunarodnoy konferencii. SPb.: Lyubavich, 2011. P. 168–174.

Braginskiy L. P. On the method of toxicological experiments with hydrobionts using heavy metals, Gidrobiologicheskiy zhurnal. 2003. T. 39, No. 1. P. 92–104. DOI:10.1615/HydrobJ.v39.i3.80

Cabral C. R., Diniz L. P., da Silva A. J., Fonseca G., Carneiro L. S., de Melo Junior M., Caliman A. Zooplankton species distribution, richness and composition across tropical shallow lakes: A large scale assessment by biome, lake origin, and lake habitat, Ann. Limnol, Int. J. Lim. 2020. Vol. 56. P. 25.

DOI: 10.1051/limn/2020023
Cherkashin S. A. Some aspects of the influence of petroleum hydrocarbons on fish and crustaceans, Vestnik DVO RAN. 2005. No. 3. P. 35–37.
Cornwell W. K. Schwilk D. W. Ackerly D. D. 1465:attfhf2.0.co;2
Derevenskaya O. Yu. Mingazova N. M. Zooplankton communities of lakes under pollution and restoration, Gidrobiologicheskiy zhurnal. 1998. T. 34, No. 4. P. 50–55.
Gama-Flores J. L., Sarma S. S. S., Nandini S. Effect of cadmium and chromium toxicity on the demography of Brachionus calyciflorus and Brachionus patulus (Rotifera), Journal of Environmental Science and Health, Part A. 2007. Vol. 42. No. 6. P. 727–735. DOI: 10.1080/10934520600564311
Gavrilko D. E. Shurganova G. V. Kudrin I. A. Yakimov V. N. Identification of freshwater zooplankton functional groups based on functional traits of species, Povolzhskiy ekologicheskiy zhurnal. No. 3. P. 290–306. DOI: 10.35885/1684-7318-2020-3-290-306
Gavrilko D. E. Shurganova G. V. Zaznobina N. I. Characteristics of seasonal changes in the species structure of zooplankton communities in thickets of higher aquatic vegetation (as an example of small streams in Nizhny Novgorod), Voda: himiya i ekologiya. 2017. No. 8. P. 19–26.
Gelashvili D. B. Ohapkin A. G. Doronina A. I. Kolkutin V. I. Ivanov E. F. Ecological state of water bodies of Nizhny Novgorod. N. Novgorod: Izd-vo NNGU, 2005. 414 p.
Gerhardt A., Janssens de Bisthoven L., Soares A. M. V. Evidence for the stepwise stress model: Gambusia holbrooki and Daphnia magna under acid mine drainage and acidified reference water stress, Environmental Science & Technology. 2005. Vol. 39. No. 11. P. 4150–4158. DOI: 10.1021/es048589f
Gliwicz Z. M., Pijanowska J. The role of predation in zooplankton succession, Plankton ecology: Succession in Plankton Communities, Ed. U. Sommer. Berlin: Springer-Verlag, 1989. P. 253–296. DOI: 10.1007/978-3-642-74890-5_7
Gudkova N. K. Gorbunova T. L. Matova N. I. Influense of MSW landfils on degradation of biogeocenoses of coastal zones of water courses and the Black Sea, Prirodoobustroystvo. 2021. No. 5. P. 117–124. DOI: 10.26897/1997-6011-2021-5-117-124
Identification guide to zooplankton and zoobenthos of fresh waters of European Russia. Vol. 1. Zooplankton, Pod red. V. R. Alekseeva, P. Ya. Calolihina. M.: Tovarischestvo nauchnyh izdaniy KMK, 2010. 495 p.
Karlsson A., Medovar Y. A., Podsechin V. P., Yushmanov I. O., Yushmanova S. I. Prolonged impact of closed municipal solid waste landfills on groundwater, Vatten. 2021. Vol. 77. No. 4. P. 239–248.
Kjeldsen P., Barlaz M. A., Rooker A. P., Baun A., Ledin A., Christensen T. H. Present and long-term composition of MSW landfill leachate: A review, Critical Reviews in Environmental Science and Technology. 2002. Vol. 32. No. 4. P. 297–336. DOI: 10.1080/10643380290813462
Korovchinskiy N. M. Kotov A. A. Neretina A. N. Garibyan P. G. Cladocerans (Crustacea: Cladocera) of Northern Eurasia. Vol. II. M.: Tovarischestvo nauchnyh izdaniy KMK, 2021. 544 p.
Legendre P., Legendre L. Numerical Ecology. Oxford: Elsevier, 2012. 990 p.
Li X., Deng Y., Yang Z., Liu X., Chang J. A case study supporting the plankton communities as bio-indicators of water quality after lake restoration, Journal of Environmental Chemical Engineering. 2025. Vol. 13, No. 6. R. 119772. DOI: 10.1016/j.jece.2025.119772
Litvinchuk L. F. Zooplankton community of the upper riches of the Izhora River (the Baltic Sea basin) under the long-term anthropogenic impact, Principy ekologii. 2019. No. 1. P. 47–62. DOI: 10.15393/j1.art.2019.8522
Margalef R. La teoria de la informacion en ecologia, Mem. Real. Acad. Cienc. Artes Barcelona. 1957. Vol. 32. P. 373–449.
Methods of hydrobiological studies of inland waters, A. V. Krylov, I. A. Baryshev, D. M. Bezmaternyh ; Pod red. A. V. Krylova. Borok: IBVV RAN; Yaroslavl': Filigran', 2024. 592 p. DOI: 10.47021/monography-670cd0a47a4437.24064368
Morozov S. V. Shirapova G. S. Ermolaeva O. A. Chernyak E. I. Tkacheva N. I. Batoev V. B. Mognonov D. M. Studies of the behaviour of persistent organic pollutants in the Baikal-Selenga ecosystem as an element of the implementation of the Stockholm Convention, Himiya v interesah ustoychivogo razvitiya. 2022. No. 6. P. 620–631. DOI: 10.15372/KhUR2022423
Pavlenko L. F. Korablina I. V. Barabashin T. O. Ekilik V. S. Priority toxicants in elements of Lower Don ecosystem, Vodnye resursy. T. 49, No. 3. P. 298–304. DOI: 10.31857/S0321059622030117
Pielou E. The measurement of diversity in different types of biological collections, Journal of Theoretical Biology. 1966. Vol. 13. P. 131–144. DOI: 10.1016/0022-5193(66)90013-0
Przydatek G., Ciuła J., Barsan N., Mirila D., Mosnegutu E. Groundwater Quality Analysis: Assessing the Impact of a Closed Landfill – A Case Study on Physico-Chemical and Microplastic Contaminants, Applied Sciences. 2025. Vol. 15. No. 15. R. 8223. DOI: 10.3390/app15158223
R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. 2026. URL: https://www.r-project.org (data obrascheniya: 06.06.2026).
Reclamation of a land plot occupied by an industrial and domestic waste dump located behind the Krasnaya Etna cemetery on the territory of the Shuvalovskaya industrial zone in the Leninsky

district of Nizhny Novgorod, Gosudarstvennoe byudzhetnoe uchrezhdenie Nizhegorodskoy oblasti «Ekologiya regiona»: Sayt. 2021. URL: https://ecolog-region.nobl.ru/activity/5903/ (data obrascheniya: 06.06.2026).

Shitikov V. K. Rozenberg G. S. Zinchenko T. D. Quantitative hydroecology. Tol'yatti: IEVB RAN, 2003. 463 p.

Shitikov V. K. Rozenberg G. S. Randomization and bootstrap: statistical analysis in biology and ecology using R. Tol'yatti: Kassandra, 2013. 314 p.

Shurganova G. V. Kudrin I. A. Gavrilko D. E. Makeev I. S. Il'in M. Yu. Gor'kov A. S. Zooplankton of small watercourses in urbanized areas (as an example of Nizhny Novgorod), Voda: himiya i ekologiya. 2015. No. 12. P. 48–55.

Slack R. J., Gronow J. R., Voulvoulis N. Household hazardous waste in municipal landfills: contaminants in leachate, Science of the Total Environment. 2005. Vol. 337. No. 1–3. P. 119–137. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2004.07.002

Smith V. H., Schindler D. W. Eutrophication science: where do we go from here?, Trends in Ecology & Evolution. 2009. Vol. 24. No. 4. P. 201–207. DOI: 10.1016/j.tree.2008.11.009

Sommer U., Gliwicz Z. M., Lampert W., Duncan A. The PEG model of a seasonal succession of planktonic events in fresh waters, Arch. Hydrobiol. 1986. Vol. 106. No. 4. P. 433–471. DOI: 10.1127/archiv-hydrobiol/106/1986/433

Stamenković O., Simić V., Stojković Piperac M. et al. Direct, water-chemistry mediated, and cascading effects of human-impact intensification on multitrophic biodiversity in ponds, Aquatic Ecology. 2021. Vol. 55. P. 187–214. DOI: 10.1007/s10452-020-09822-5

Tekanova E. V. Korosov A. V. Kalinkina N. M. Isakova K. V. Ryzhakov A. V. The model of substances redistribution in the waters of Petrozavodsk Bay of Onega Lake, Principy ekologii. 2020. No. 2. P. 97–110. DOI: 10.15393/j1.art.2020.10762

Tischenko P. P. Zvalinskiy V. I. Mihaylik T. A. Tischenko P. Ya. Hypoxia of Peter the Great Bay, Izvestiya TINRO. 2021. T. 201, No. 3. P. 600–639. DOI: 10.26428/1606-9919-2021-201-600-639

Vandysh O. I. Zooplankton as an indicator of the state of lake ecosystems polluted with mining wastewater in the Kola Peninsula, Ekologiya. 2004. No. 2. P. 134–140.

Vasiliskova A. V. Kondratenko S. V. Men'shenin A. S. Geoecological characteristics of an unnamed water body located in the near vicinity of the recultivated municipal solid waste landfill of the Kaliningrad region, Izvestiya Irkutskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya: Nauki o Zemle. 2023. T. 46. P. 16–34. DOI:10.26516/2073-3402.2023.46.16

Villeger S., Mason N. W., Mouillot D. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology, Ecology. 2008. Vol. 89. P. 2290–2301. DOI: 10.1890/07-1206.1

Weglenska T., Bownik-Dylinska L., Ejsmont-Karabin J. Structure and dynamics of zooplankton, Ekol. pol. 1983. Vol. 31. No. 3. R. 679–717.

Баишева Э. З., Габбасова Д. Т., Жигунова С. Н., Широких П. С., Мартыненко В. Б., Бикбаев И. Г., Туктамышев И. Р., Гимазетдинов В. Д., Гулов Д. М., Белан Л. Н. Оценка надземной фитомассы и запасов углерода в луговых степях Башкирского Предуралья при различных режимах сельскохозяйственного использования // Принципы экологии. 2026. № 3. С. 63–78. DOI: 10.15393/j1.art.2026.17462

научный электронный журнал
ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ
http://ecopri.ru

ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
http://petrsu.ru

УДК 574.24

ОЦЕНКА НАДЗЕМНОЙ ФИТОМАССЫ И ЗАПАСОВ УГЛЕРОДА В ЛУГОВЫХ СТЕПЯХ БАШКИРСКОГО ПРЕДУРАЛЬЯ ПРИ РАЗЛИЧНЫХ РЕЖИМАХ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННОГО ИСПОЛЬЗОВАНИЯ

БАИШЕВА Эльвира Закирьяновна	*доктор биологических наук, Уфимский Институт биологии УФИЦ РАН, проспект Октября, 69, г. Уфа, 450054, Россия, elvbai@mail.ru*
ГАББАСОВА Дилара Тагировна	*кандидат биологических наук, Уфимский государственный нефтяной технический университет; Уфимский Институт биологии УФИЦ РАН, ул. Космонавтов, 1, г. Уфа, 450064, Россия; проспект Октября, 69, г. Уфа, 450054, Россия, dilara.gt@yandex.ru*
ЖИГУНОВА Светлана Николаевна	*доктор биологических наук, Уфимский государственный нефтяной технический университет; Уфимский Институт биологии УФИЦ РАН, ул. Космонавтов, 1, г. Уфа, 450064, Россия; проспект Октября, 69, г. Уфа, 450054, Россия, zigusvet@yandex.ru*
ШИРОКИХ Павел Сергеевич	*доктор биологических наук, Уфимский государственный нефтяной технический университет; Уфимский Институт биологии УФИЦ РАН, ул. Космонавтов, 1, г. Уфа, 450064, Россия; проспект Октября, 69, г. Уфа, 450054, Россия, shirpa@mail.ru*
МАРТЫНЕНКО Василий Борисович	*доктор биологических наук, Уфимский Институт биологии УФИЦ РАН, проспект Октября, 69, г. Уфа, 450054, Россия, vb-mart@mail.ru*
БИКБАЕВ Ильнур Гатиатович	*кандидат биологических наук, Уфимский государственный нефтяной технический университет; Уфимский Институт биологии УФИЦ РАН, ул. Космонавтов, 1, г. Уфа, 450064, Россия; проспект Октября, 69, г. Уфа, 450054, Россия, ilnur.bikbaev.90@mail.ru*
ТУКТАМЫШЕВ Ильшат Ринатович	*кандидат биологических наук, Уфимский государственный нефтяной технический университет; Уфимский Институт биологии УФИЦ РАН, ул. Космонавтов, 1, г. Уфа, 450064, Россия; проспект Октября, 69, г. Уфа, 450054, Россия, ishatik@yandex.ru*
ГИМАЗЕТДИНОВ Вазир Дамирович	*Уфимский государственный нефтяной технический университет; Уфимский Институт биологии УФИЦ РАН, ул. Космонавтов, 1, г. Уфа, 450064, Россия; проспект Октября, 69, г. Уфа, 450054, Россия, vazir.gimazetdinov@mail.ru*

Баишева Э. З., Габбасова Д. Т., Жигунова С. Н., Широких П. С., Мартыненко В. Б., Бикбаев И. Г., Туктамышев И. Р., Гимазетдинов В. Д., Гулов Д. М., Белан Л. Н. Оценка надземной фитомассы и запасов углерода в луговых степях Башкирского Предуралья при различных режимах сельскохозяйственного использования // Принципы экологии. 2026. № 3. С. 63–78. DOI: 10.15393/j1.art.2026.17462

ГУЛОВ
Давут Меретгельдиевич

кандидат биологических наук, Уфимский государственный нефтяной технический университет; Уфимский Институт биологии УФИЦ РАН, ул. Космонавтов, 1, г. Уфа, 450064, Россия; проспект Октября, 69, г. Уфа, 450054, Россия, davut.gulov.96@mail.ru

БЕЛАН
Лариса Николаевна

доктор геолого-минералогических наук, Уфимский университет науки и технологий, ул. Заки Валиди, 32, г. Уфа, 450076, Россия, belan77767@mail.ru.

Ключевые слова:
степь
пастбищная нагрузка
сенокошение
фитомасса
NDVI
запасы углерода
залежь
восстановление растительности
Башкирское Предуралье

Аннотация: Представлены результаты изучения межгодичной изменчивости надземной фитомассы и содержащихся в ней запасов углерода во вторичных луговых степях Башкирского Предуралья при различных режимах сельскохозяйственного использования (сенокошение, слабый эпизодический выпас, двухлетнее восстановление после прекращения выпаса, интенсивный выпас). Исследования проводились в 2023 и 2025 гг., существенно различающихся по метеорологическим условиям вегетационных сезонов. Показано, что по сравнению с засушливым летом 2023 г. благоприятное увлажнение весенне-раннелетнего периода 2025 г. способствовало росту фитомассы на участках с сенокосом и эпизодическим выпасом на 33–35 %, а на восстанавливающемся пастбище – на 153 %. На участке с интенсивным выпасом надземная фитомасса оставалась минимальной (56–58 г/м²), а запасы углерода (23.4–24.6 гС/м²) были в 2.6–4.6 раза ниже, чем на участках с умеренной антропогенной нагрузкой. Установлено, что сенокошение снижает аккумуляцию углерода сильнее, чем эпизодический выпас: в оба года наблюдений запасы углерода в надземной фитомассе на участке с эпизодическим выпасом (80.5 и 107.8 гС/м²) были на 30 % выше, чем на сенокосном участке (61.6 и 83.4 гС/м). Анализ NDVI за 2023–2025 гг. подтвердил устойчивую зависимость состояния растительности от режима использования угодий. На участках с сенокошением, эпизодическим выпасом и на восстанавливающемся пастбище значения NDVI составляли 0.4–0.5, тогда как при интенсивном выпасе в оба года наблюдений NDVI оставался стабильно низким (0.3), отражая деградацию растительного покрова. Результаты свидетельствуют о высоком регенеративном потенциале восстанавливающихся на залежах степей при умеренной антропогенной нагрузке и обосновывают необходимость оптимизации режимов природопользования для поддержания углерод-депонирующей функции степных экосистем.

© Петрозаводский государственный университет
© Баишева Э. З., Габбасова Д. Т., Жигунова С. Н., Широких П. С., Мартыненко В. Б., Бикбаев И. Г., Туктамышев И. Р., Гимазетдинов В. Д., Гулов Д. М., Белан Л. Н.

Получена: 08 июня 2026 года **Подписана к печати**: 27 сентября 2026 года

Введение

Неточности в расчетах глобального углеродного цикла во многом обусловлены неравномерным уровнем исследования интенсивности перемещения углерода между атмосферой и биосферой в различных географических зонах и типах природных сообществ. В частности, российские степи, занимающие обширную территорию в 1.7 миллиона квадратных километров (примерно 10 % территории), представляют собой одну из наименее изученных наземных экосистем с точки зрения их вклада в биогенный круговорот углерода (Голубятников и др., 2023б).

Степи Северной Евразии выделяются своей высокой продуктивностью, что делает степную зону ключевым сельскохозяйственным регионом планеты. Однако интенсивное земледелие, включая распашку и экстенсивное животноводство, привело к значительной деградации естественных экосистем (Чибилёв, 2016). В результате антропогенного воздействия степные почвы могут терять от 10 до 40 % своего первоначального запаса органического углерода (Голубятников и др., 2023а).

До начала масштабного сельскохозяйственного освоения степи занимали значительную часть равнин Республики Башкортостан (РБ) – не менее трети территории, где сегодня расположены черноземы. В настоящее время залежные земли, где идет про-

цесс самовосстановления степных экосистем, представляют собой ключевой ресурс для реставрации степной растительности. Процессы естественного зарастания этих территорий и последующее формирование вторичных степных сообществ способны существенно повлиять на углеродный баланс региона (Белоновская и др., 2015; Курганова и др., 2019; Голубятников и др., 2023а, 2023б; Fedorov et al., 2025).

Региональные исследования восстановления растительности после антропогенных нарушений предоставляют научную базу для рационального использования земель в различных природно-климатических зонах. Тем не менее информация о составе, продуктивности и углеродном балансе степей Южно-Уральского региона в научной литературе представлена недостаточно. В связи с этим целью данной работы стала оценка влияния пастбищной нагрузки, сенокошения, метеорологических условий вегетационного периода на состояние растительности, показатели надземной фитомассы и содержащихся в ней запасов углерода в восстанавливающихся на залежах луговых степях Башкирского Предуралья.

Материалы

Исследуемая территория представляет собой юго-восточную часть Камско-Бельского понижения, примыкающую к Бугульминско-Белебеевской возвышенности с преобладанием дубовых лесов, обыкновенноковыльных и узколистноковыльных степей лесостепной зоны. Преобладающие типы почв – карбонатные и выщелоченные черноземы (Физико-географическое районирование…, 1964; Жудова, 1966).

Климат района исследования континентальный, с недостаточным увлажнением. Средняя годовая температура + 3.3 °С; средняя температура января –14.2 °С; июля +20 °С; средняя глубина промерзания почвы к концу зимы – до 90–130 см. Среднее годовое количество осадков – 450 мм/год, продолжительность безморозного периода 125 дней, вегетационного периода – 170 дней (Атлас…, 2005).

Естественная степная растительность района исследования относится к луговым богаторазнотравно-злаковым степям союза *Cirsio-Brachypodion pinnati* Hadac & Klika in Klika & Hadac 1944 (класс *Festuco-Brometea* Br.-Bl. et Tx. ex Soo 1947), объединяющего мезофитные сообщества богаторазнотравных луговых степей лесостепной зоны, приуроченные к северным склонам, вершинам небольших гор и выровненным элементам рельефа. Эти сообщества чаще встречаются в Месягутовской лесостепи, реже – в Предбельском лесостепном районе РБ (Ямалов и др., 2013; Mucina et al., 2016; Willner et al., 2019).

Исследование проводилось на территории Давлекановского района РБ в окрестностях с. Курятмасово (рис. 1) в 2023 и 2025 гг. Всего было изучено четыре участка с разной степенью антропогенной нагрузки.

По данным, предоставленным администрацией сельского поселения, на участках 1 и 2 в течение последних десятилетий проводились сенокошение и эпизодический выпас. На участке 1 сенокошение прекратилось только в 2024 г. Прилегающие к с. Курятмасово участки 3 и 4 были подвержены интенсивному выпасу, выпас на участке 3 прекратился с конца 2023 г., а на участке 4 – продолжается по настоящее время. Оба участка огорожены электроизгородями, что четко дифференцирует способы их хозяйственного использования.

Все участки имеют ровную поверхность, 1 и 2 расположены на плоской вершине увала, 3 и 4 – у его подножья. Почвенный покров всех участков представлен типичными среднемощными черноземами с супесчаным гранулометрическим составом верхнего горизонта (Fedorov et al., 2025).

По положению в системе единиц эколого-флористической классификации сообщества участков 1 и 2 относятся к ассоциации *Poo angustifoliae-Stipetum pennatae* Yamalov et al., 2013, которая объединяет сообщества луговых степей, широко распространенные в разнообразных местообитаниях лесостепной зоны РБ. Данные сообщества имеют высокую хозяйственную ценность и часто используются в качестве сенокосов и пастбищ (Ямалов и др., 2013). Сообщества участков 3 и 4, на которых из-за интенсивного многолетнего выпаса снижена доля лугово-степных видов и сформировались сбитые полынно-дерновиннозлаковые сообщества, отнесены к безранговому сообществу *Festuca pseudovina-Artemisia austriaca* класса *Polygono-Artemisietea austriacae* Mirkin et al. in Ishbirdin et al. 1988, объединяющего устойчивые к вытаптыванию и выпасу сообщества низкорослых ксерофитных растений степной зоны (Ямалов и др., 2012).

В связи с высокой степенью сельскохозяйственной освоенности территории участки с эталонной естественной степной растител-

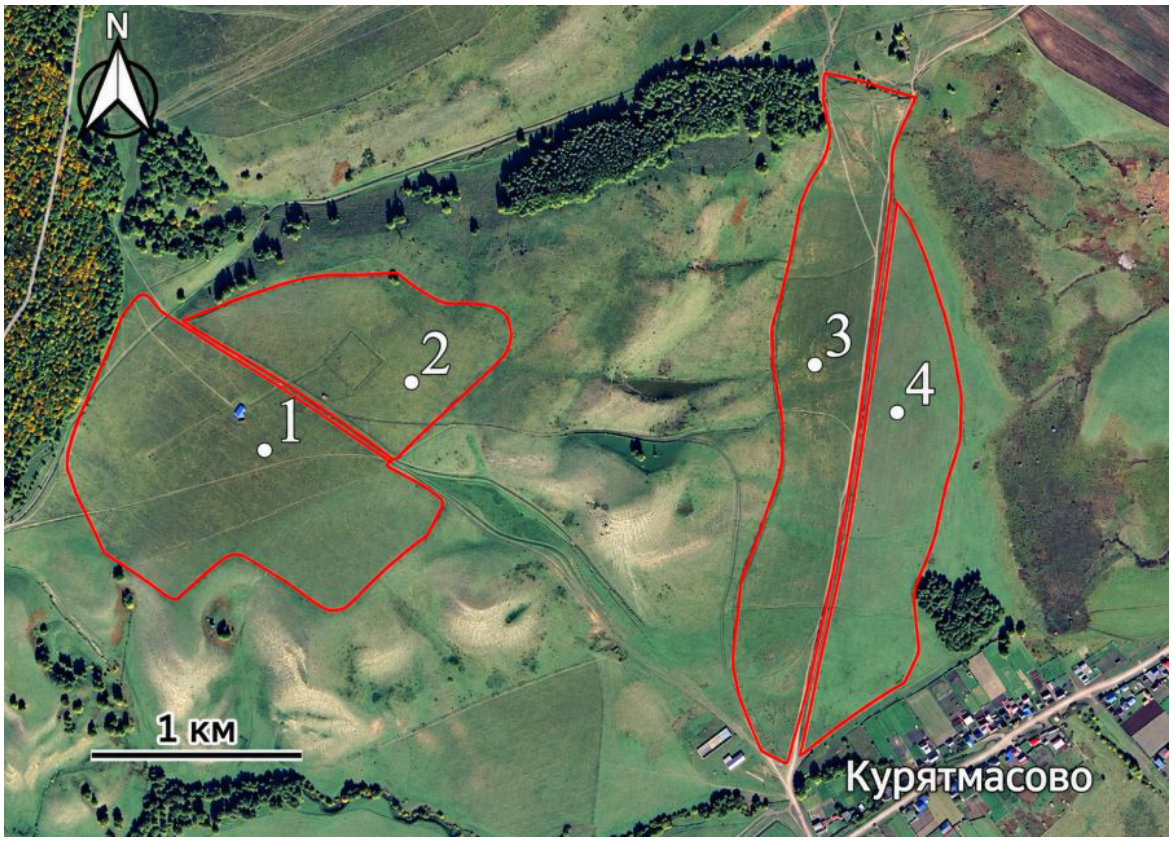


Рис. 1. Расположение исследованных участков в 2025 г. (по данным Google Maps)*:* 1 – участок с сенокошением; 2 – участок с эпизодическим выпасом; 3 – заброшенное пастбище в стадии естественного восстановления; 4 – пастбище с интенсивным выпасом

Fig. 1. Location of studied plots in 2025 (according to Google Maps): 1 – plot with haymaking; 2 – ploy with occasional grazing; 3 – abandoned pasture in the stage of natural restoration; 4 – pasture with intensive grazing

ностью в районе исследования найти очень сложно. В 2023 г. на склоне к озеру Аслыкуль удалось выявить небольшой фрагмент ненарушенной степи, которая никогда ранее не распахивалась. Это сообщество характеризуется большим блоком (более 80 % флористического состава) типичных для луговых степей региона видов (*Stipa capillata* L.*, S. sareptana* A. K. Becker*, S. pulcherrima* K. Koch, *S. pennata* L.*, S. lessingiana* Trin. & Rupr.*, Poa angustifolia* L.*, Salvia stepposa* Des.-Shost.*, Galium verum* L.*, Filipendula vulgaris* Moench, *Thymus marschallianus* Willd. и др.) (Fedorov et al., 2025). Данные по этому сообществу были использованы для сравнения при изучении процессов восстановления степной растительности на залежах.

Методы

Анализ продуктивности надземной фитомассы проводился методом укосов на пробных площадях размером 50*50 см. Проанализированы данные по 160 пробным площадям (по 20 площадей на каждом из четырех участков в 2023 и 2025 гг.). Укосы надземной фитомассы проводили во время ее максимального развития (в соответствии с погодными условиями 2023 и 2025 гг. этот период наступил в конце второй декады июня, когда началось массовое колошение доминирующих злаков). Для каждой пробной площади проводилась оценка средней и максимальной высоты, а также проективного покрытия травяного яруса.

В пределах каждой пробной площади скашивали надземную часть травянистых растений, после чего отбирали опад (отмершие разлагающиеся части растений). Надземную часть разделяли на живую (зеленую) надземную фитомассу и ветошь (отмершие части, еще не утратившие связи с живыми растениями). Все пробы высушивали до воздушно-сухого состояния и взвешивали с точностью до 0.01 г. В работе приведены результаты анализа показателей только живой надземной фитомассы, данные по мортмассе (опаду и ветоши) не обсуждаются.

Перед срезанием надземной фитомассы для каждой пробной площади проводилось

трехкратное измерение индекса NDVI с помощью портативного оптического датчика GreenSeeker, после чего для площади рассчитывалось среднее значение вегетативного индекса. В литературе отмечается, что для небольших участков использование GreenSeeker более предпочтительно, т. к. обеспечивает более надежные и точные данные по сравнению с установленной на БПЛА мультиспектральной камерой (Zsebò et al., 2024). Значения NDVI являются интегральной характеристикой состояния растительного покрова, которая зависит не только от величины живой надземной фитомассы, но также от видового состава, структуры травостоя, проективного покрытия и количества мортмассы. Для степной растительности живая надземная фитомасса более четко коррелирует с NDVI в июне и июле, а сам индекс очень чувствителен к массе и доле разнотравья, а также соотношению живой и мертвой фитомасс (Хорошев и др., 2023). На обследованных пробных площадях увеличение проективного покрытия обычно сопровождалось повышением NDVI, пробные площади с высокой долей ветоши или преобладанием злаков могли иметь меньшие значения индекса по сравнению с сообществами с доминированием разнотравья. Эти различия отражают естественную вариабельность спектральных характеристик степной растительности. Приведенные в работе значения NDVI являются усредненным показателем, рассчитанным на основании данных по 20 пробным площадям для каждого участка, что обеспечивает репрезентативность полученных данных.

Для оценки межгодовой изменчивости показателей продуктивности и запасов углерода надземной фитомассы проводили сравнение данных за 2025 г. с материалами опубликованных исследований, выполненных в 2023 г. (Fedorov et al., 2025).

Расчет запасов углерода проводился по коэффициентам, полученным в 2023 г. для фракций фитомассы обследованных участков (42.6 % для живой надземной фитомассы и 38.6 % для мортмассы) (Fedorov et al., 2025). Содержание углерода в образцах определяли с помощью элементного анализатора CHNS EA-3100 (Eurovector, Павия, Италия) в лаборатории физико-химических методов анализа (ФХМА) Уфимского института химии УФИЦ РАН. Для определения запасов углерода средняя фитомасса умножалась на долю углерода.

Для анализа и сравнения погодных условий вегетационных сезонов 2023 и 2025 гг. были использованы открытые данные, полученные с сайта https://open-meteo.com. Расчет гидротермического коэффициента Селянинова для вегетационных сезонов 2023 и 2025 гг. был выполнен на основании данных архива погоды сайта https://rp5.ru для метеостанции Раевский, расположенной в 30 км от района исследований.

Результаты

По результатам ретроспективного анализа космоснимков Landsat 5, 8 было установлено, что после прекращения распашки участки 1 и 2 зарастают в течение 30 лет, участки 3 и 4 – около 25 лет. Таким образом, все обследованные участки являются залежами средних стадий восстановления (демутации) на месте ранее распаханных богато-разнотравных луговых степей.

На участках 1 и 2 с сообществами ассоциации *Poo angustifoliae-Stipetum pennatae* Yamalov et al. 2013 с высоким обилием встречаются злаки *Poa angustifolia, Stipa pennata*, *Stipa capillata*. Среди разнотравья с относительно большим обилием отмечаются *Fragaria viridis* Weston, *Agrimonia asiatica* Juz., *Euphorbia virgata* Waldst. & Kit., *Salvia verticillata* L. и др. Устойчивые к выпасу виды *Artemisia austriaca* Jacq. и *Festuca pseudovina* Hack. ex Wiesb. доминируют на участках 3 и 4.

По сравнению с ненарушенным участком естественной степи сообщества залежей отличаются более низкими показателями биоразнообразия и видовой насыщенности на единицу площади (на пробной площади размером 100 м² на участке естественной степи было выявлено 78 видов, а на залежных участках – 35–47 видов), низким обилием ковылей и других типичных для луговых степей видов, доля которых составляет 50–60 % флористического состава сообществ на участках 1 и 2 и около 40 % – на участках 3 и 4.

Для развития степной растительности критически важен весенне-раннелетний период (апрель – июнь), определяющий накопление биомассы. Средние температуры в некоторые периоды апреля, мая и июня 2025 г. были немного выше, чем в 2023 г. (рис. 2). Кроме того, весенне-раннелетний период 2025 г. был более влажным по сравнению с 2023 г.: количество осадков в апреле и июне было выше в 2–3 раза, а в мае – в 1.4 раза (рис. 3).

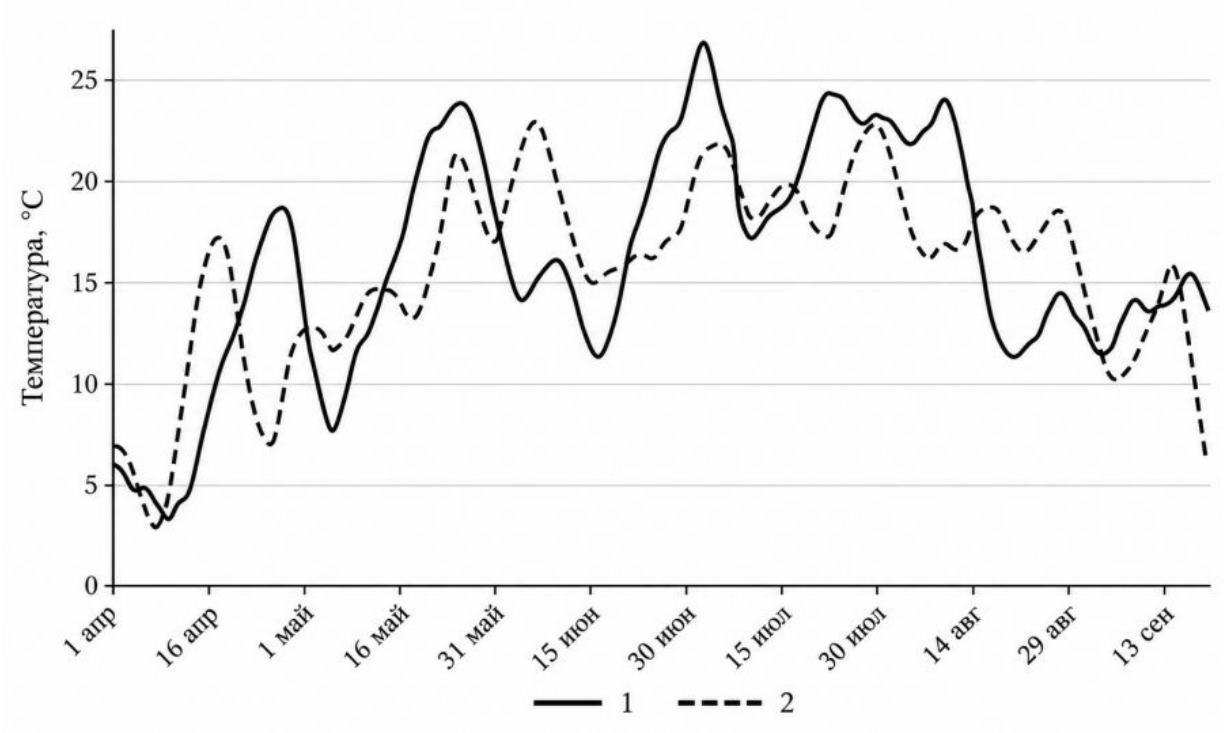


Рис. 2. Средняя температура с апреля по сентябрь 2023 г. (1) и 2025 г. (2) в районе исследования (по данным сайта https://open-meteo.com)

Fig. 2. Average temperature from April to September 2023 (1) and 2025 (2) in the study area (according to the website https://open-meteo.com)

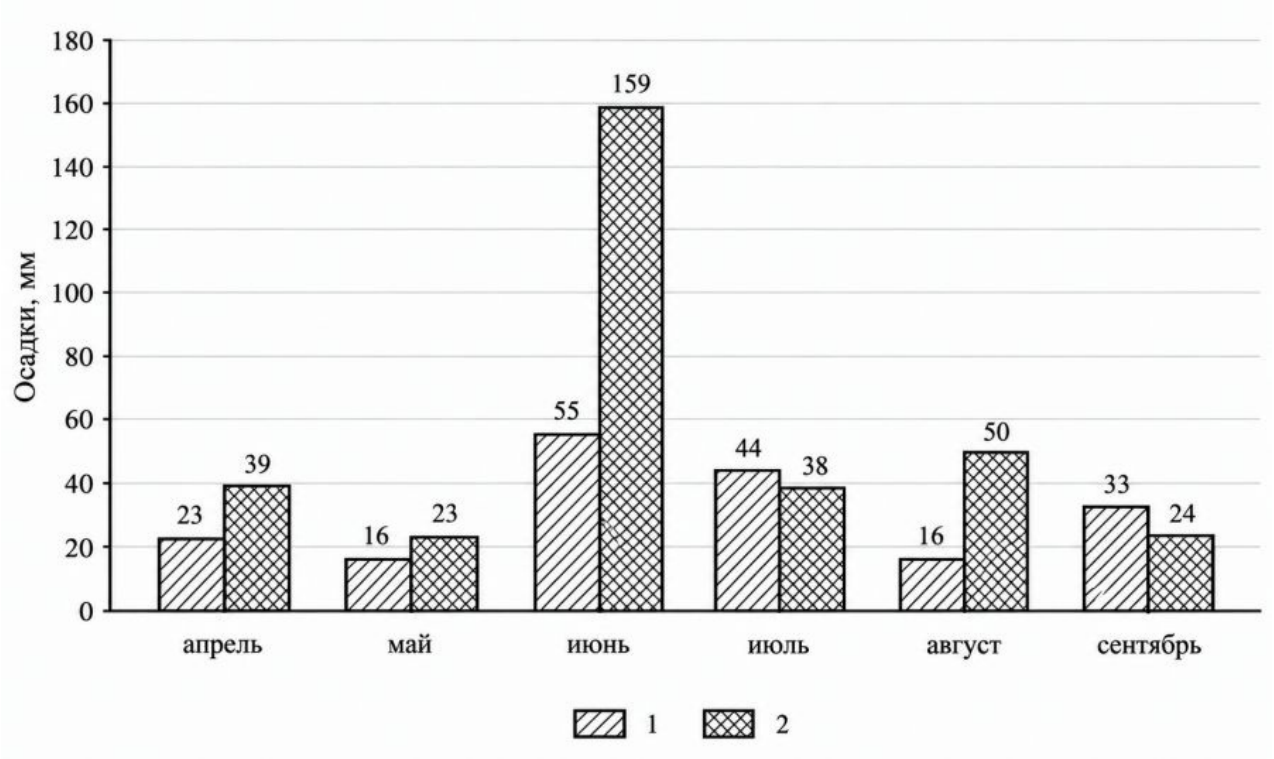


Рис. 3. Суммарное количество осадков с апреля по сентябрь 2023 г. (1) и 2025 г. (2) в районе исследования (по данным сайта https://open-meteo.com)

Fig. 3. The total amount of precipitation from April to September 2023 (1) and 2025 (2) in the study area (according to the website https://open-meteo.com)

Рассчитанные при выполнении работы значения интегрального показателя степени увлажненности территории – гидротермического коэффициента Г. Т. Селянинова для вегетационных сезонов 2023 г. (0.49) и 2025 г. (0.95) различались в два раза. Вегетационный сезон 2023 г. характеризовался засушливыми условиями, а в 2025 г. – приближался к условиям благоприятного увлажнения и соответствовал среднемноголетнему (за 1981–2021 гг.) значению для района исследования (Гареев и др., 2022).

Выявленные различия в погодных условиях отразились на показателях растительного покрова. В 2025 г. средняя высота травяного яруса на участках 1 и 2 была выше, чем в 2023 г., в 1.2–1.5 раза (в основном за счет *Poa angustifolia*, *Stipa pennata, S. capillata, Salvia verticillata, Agrimonia asiatica*), а на участке 3 – в 4 раза (за счет *Artemisia austriaca, Poa angustifolia* и ковылей) (рис. 4). На участке 4 средняя высота растений была неизменной (5 см в 2023 и 2025 гг.), что связано с интенсивной пастбищной нагрузкой.

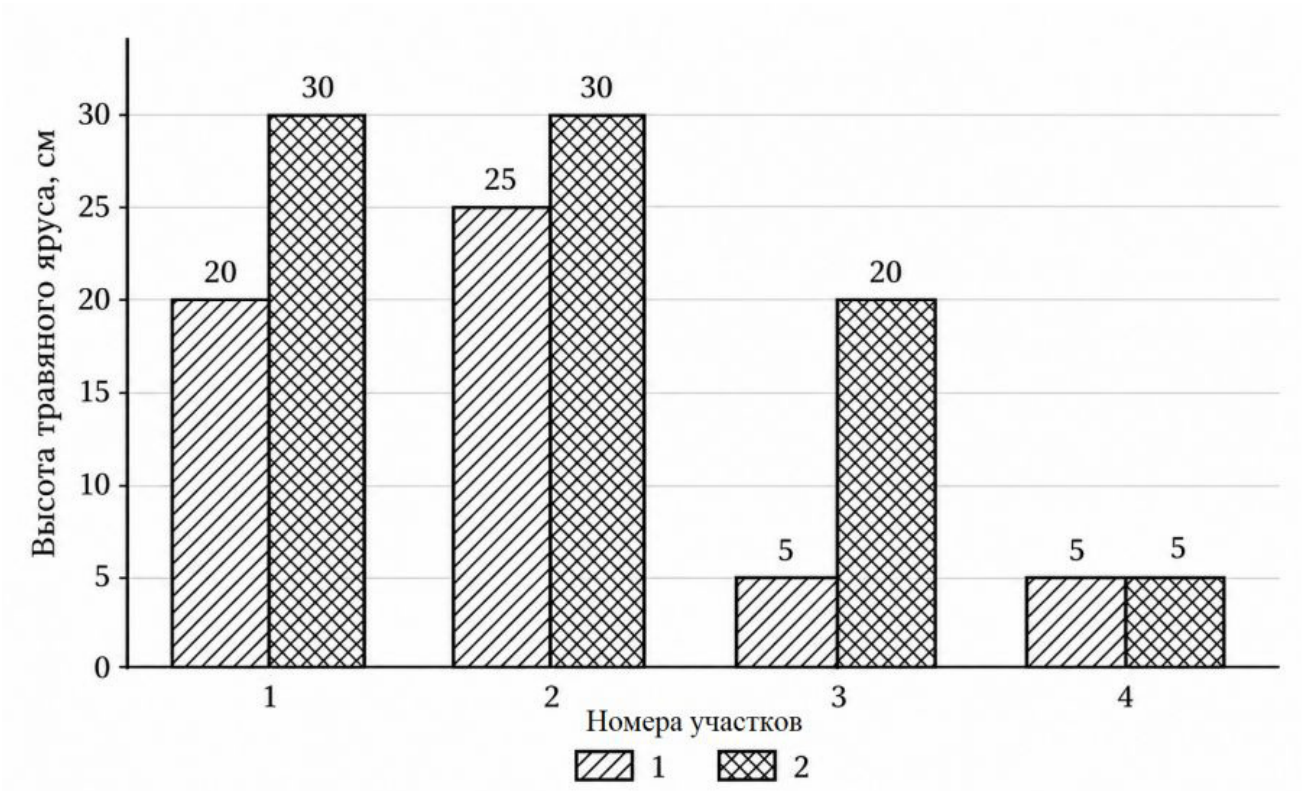


Рис. 4. Сравнение показателей средней высоты травяного яруса за 2023 г. (1) и 2025 г. (2) на пробных площадях. Номера участков: 1 – участок с сенокошением; 2 – участок со слабым эпизодическим выпасом; 3 – заброшенное пастбище в стадии естественного восстановления; 4 – пастбище с интенсивным выпасом

Fig. 4. Comparison of the average height of the grass layer for 2023 (1) and 2025 (2) on sample plots. Plot numbers: 1 – plot with haymaking; 2 – plot with weak sporadic grazing; 3 – abandoned pasture in the stage of natural restoration; 4 – pasture with intensive grazing

Также были выявлены различия в показателях живой (зеленой) надземной фитомассы сообществ за 2023 и 2025 гг. (рис. 5). По сравнению с 2023 г. в 2025 г. живая фитомасса заметно увеличилась на участках 1 (+35 %), 2 (+33 %) и особенно на участке 3 (+153 %), тогда как на интенсивно выпасаемом участке 4 изменений практически не было. За оба года наблюдений показатели живой надземной фитомассы на участке с сенокошением были ниже, чем на участке с эпизодическим выпасом, даже несмотря на то, что в 2024 г. сенокошение не проводилось. Это указывает на то, что умеренный выпас благоприятен для степной растительности, а прекращение сильного выпаса уже на второй год приводит к быстрому росту показателей фитомассы, как это наблюдалось на участке 3.

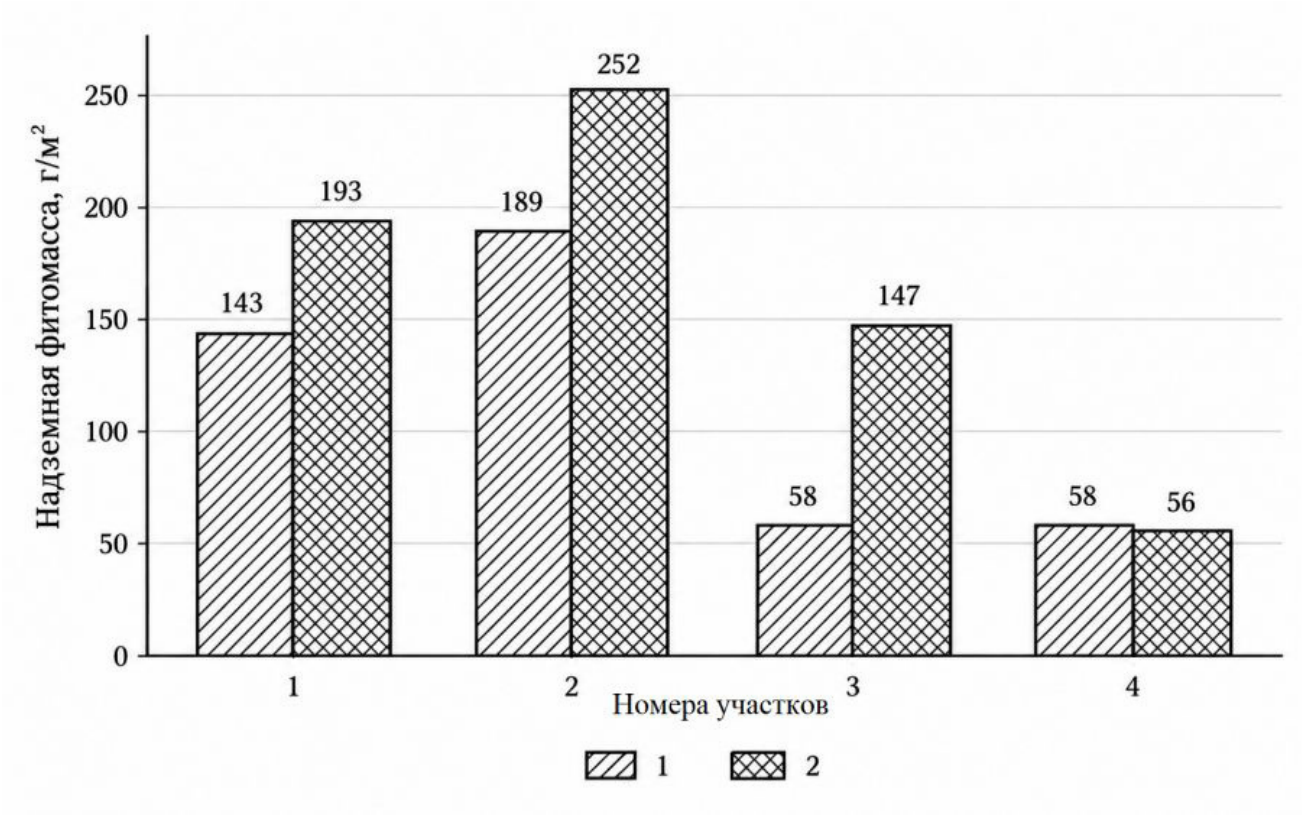


Рис. 5. Сравнение средних показателей запасов зеленой надземной фитомассы за 2023 г. (1) и 2025 г. (2) на пробных площадях. Номера участков: 1 – участок с сенокошением; 2 – участок со слабым эпизодическим выпасом; 3 – заброшенное пастбище в стадии естественного восстановления; 4 – пастбище с интенсивным выпасом

Fig. 5. Comparison of average indicators of green above-ground phytomass reserves for 2023 (1) and 2025 (2) on sample plots. Plot numbers: 1 – plot with haymaking; 2 – plot with weak, sporadic grazing; 3 – abandoned pasture in the stage of natural recovery; 4 – pasture with intensive grazing.

Увеличение показателей надземной фитомассы соответственно отразилось на запасах углерода. В 2025 г. запасы углерода в живой надземной фитомассе были наибольшими (107.8 г/м²) на участке 2 с эпизодическим выпасом и наименьшими (23.4 г/м²) – на интенсивно выпасаемом участке 4 (таблица), что в 2.6–4.6 раза ниже, чем на остальных участках.

Содержание и запасы углерода в надземной фитомассе на обследованных участках

Номера участков	1	2	3	4
Процентное содержание углерода в надземной фитомассе, %	43.1 ± 0.1	42.7 ± 0.1	42.0 ± 0.1	42.0 ± 0.1
Запасы углерода в зеленой надземной фитомассе, гС/м²				
2023 г.	61.6 ± 0.7	80.5 ± 4.7	24.6 ± 2.6	24.6 ± 2.6
2025 г.	83.4 ± 1.4	107.8 ± 1.3	61.8 ± 1.1	23.4 ± 0.4

Примечание. 1 – участок с сенокошением; 2 – участок со слабым эпизодическим выпасом; 3 – заброшенное пастбище в стадии естественного восстановления; 4 – пастбище с интенсивным выпасом.

Для мониторинга изменений физиологического состояния растений, включая их биомассу и площадь листовой поверхности, применяется индекс NDVI (Hassan et al., 2019; Zsebò et al., 2024; Павлейчик, 2025). В 2023 г. наименьшее значение NDVI (0.33) было отмечено на участках 3 и 4, которые были сильно сбиты в результате интенсивного выпаса, а наибольшее (0.49) – на участке 2 с эпизодическим выпасом (рис. 6). В 2025 г. на фоне благоприятного увлажнения в весенне-раннелетний период значения NDVI по сравнению с 2023 г. стали выше на 26 % на участке 1 и на 24 % на участке 3. Повышение NDVI на участке 3 произошло на фоне отсутствия выпаса в 2024–2025 гг., что привело к увеличению проективного покрытия травостоя на 60 % (с 25 % в 2023 г. до 40 % в 2025 г.), в первую очередь из-за разрастания злаков (*Poa angustifolia, Stipa pennata, S. capillata, Festuca pseudovina* и др.). В результате к 2025 г. на участках 1–3 были зафиксированы умеренные значения NDVI (0.4–0.6), тогда как на участке 4 сохранилась разреженная растительность с низким показателем индекса (0.3).

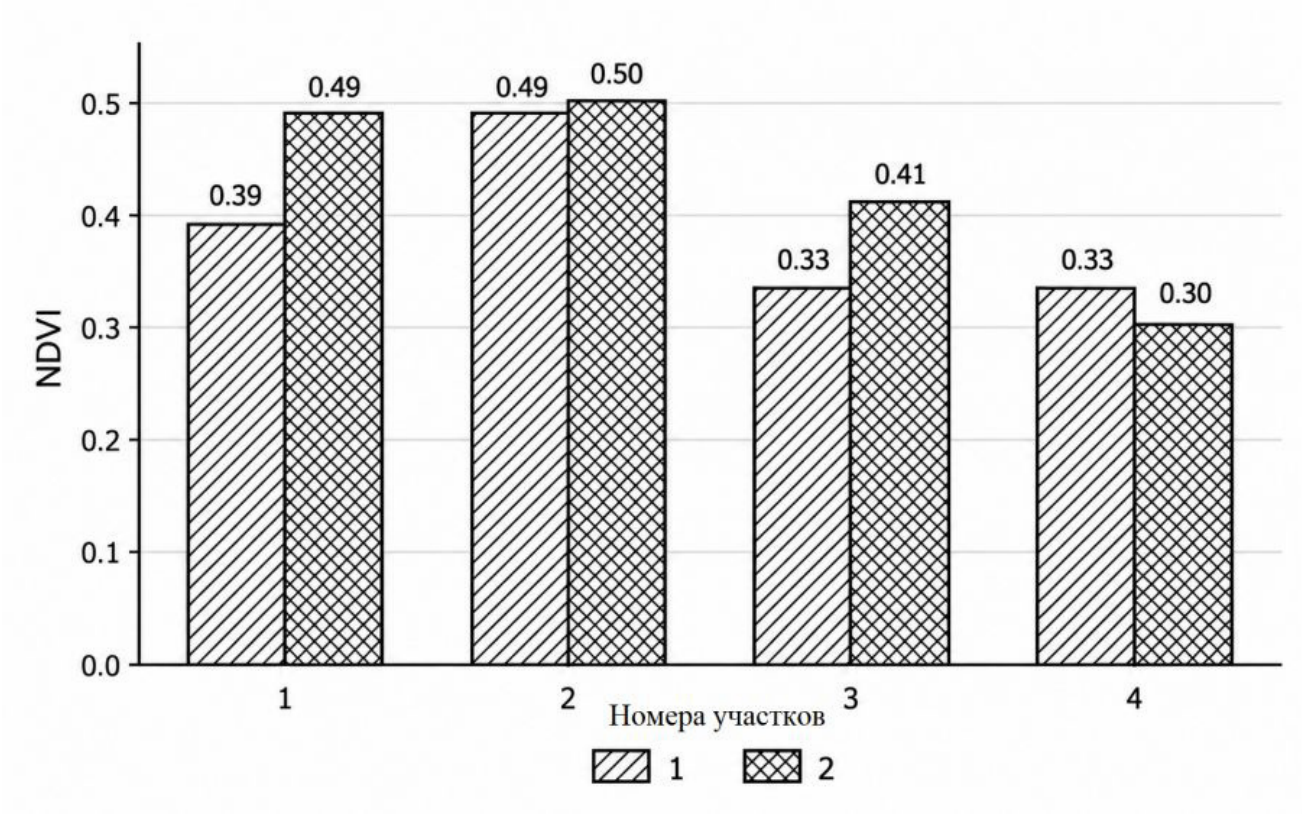


Рис. 6. Сравнение средних показателей вегетационного индекса NDVI за 2023 г. (1) и 2025 г. (2) на пробных площадях. Номера участков: 1 – участок с сенокошением; 2 – участок со слабым эпизодическим выпасом; 3 – заброшенное пастбище в стадии естественного восстановления; 4 – пастбище с интенсивным выпасом

Fig. 6. Comparison of average NDVI vegetation index values for 2023 (1) and 2025 (2) on sample plots. Plot numbers: 1 – plot with haymaking; 2 – plot with weak, sporadic grazing; 3 – abandoned pasture in the stage of natural restoration; 4 – pasture with intensive grazing.

Обсуждение

Полученные результаты показывают, что режим сельскохозяйственного использования луговых степей Башкирского Предуралья является одним из ключевых факторов, определяющих состояние растительного покрова, продуктивность надземной фитомассы и связанные с ней запасы углерода. Это соответствует современным представлениям о высокой чувствительности степных экосистем к характеру антропогенной нагрузки и изменениям климатических условий (Курганова и др., 2019; Калов, Гакаев, 2022; Голубятников и др., 2023а). В отличие от интенсивно используемых угодий, участки с умеренной нагрузкой и сообщества, находящиеся в стадии восстановления, в большей степени сохраняют способность к наращиванию надземной фитомассы и поддержанию углерод-депонирующей функции, что согла-

суется с данными о высокой продуктивности и значении вторичных степей в региональном углеродном балансе (Голубятников и др., 2023б; Fedorov et al., 2025).

Межгодовые колебания показателей растительных сообществ чаще всего определяются различиями в метеорологических условиях разных лет и выражаются в изменении продуктивности и структуры травостоя, количественном соотношении между видами растений и их жизненными состояниями (Работнов, 1984; Piao et al., 2019). Показательной является реакция исследованных нами сообществ на различия метеорологических условий вегетационных сезонов 2023 и 2025 гг. Увеличение количества осадков в весенне-раннелетний период 2025 г. сопровождалось возрастанием живой надземной фитомассы на участках с умеренной нагрузкой на 33–35 %, тогда как на восстанавливающемся пастбище этот прирост достигал 153 % по сравнению с 2023 г. Такая динамика свидетельствует о высоком регенеративном потенциале вторичных луговых степей при снижении пастбищной нагрузки, особенно в благоприятные по условиям увлажнения годы. Сходные закономерности ранее отмечались для степных и луговых экосистем других регионов, где продуктивность тесно связана с увлажнением, фенологией и степенью нарушенности травостоя (Базилевич, 1993; Биологическая продуктивность…, 2018; Piao et al., 2019).

В противоположность этому участок с интенсивным выпасом в оба года наблюдений сохранял минимальные значения живой надземной фитомассы (56–58 г/м²) и содержащихся в ней запасов углерода (23.4–24.6 гС/м²), которые были в несколько раз ниже, чем на участках с менее интенсивным хозяйственным использованием. Это указывает на то, что при постоянном интенсивном выпасе продуктивность травостоя остается низкой даже при благоприятных погодных условиях. Подобные эффекты пастбищной дигрессии хорошо известны для степных экосистем и связаны с упрощением структуры сообщества, уменьшением доли высокопродуктивных злаков и разнотравья, сокращением проективного покрытия и общей фотосинтезирующей поверхности растений (Работнов, 1984; Родионова, Тебердиев, 2022; Wang et al., 2022). В более широком контексте это подтверждает то, что интенсивное хозяйственное использование может существенно ослаблять вклад травяных экосистем в углеродный баланс региона: если умеренный выпас способствует накоплению биомассы и, соответственно, углерода, то интенсивный выпас приводит к его потере (Gilmanov et al., 2017; Virkkala et al., 2021; Калов, Гакаев, 2022; Wang et al., 2022).

Отдельного внимания заслуживает сопоставление сенокосного участка и участка с эпизодическим выпасом. Несмотря на относительную умеренность обоих режимов использования, запасы углерода в живой надземной фитомассе на сенокосном участке оказались примерно на 30 % ниже, чем на участке со слабым выпасом как в 2023 г., так и в 2025 г. (несмотря на то, что в 2024 г. сенокошение уже не проводилось). Таким образом, режим многолетнего сенокошения оказался менее благоприятным для аккумуляции углерода в надземной массе, чем эпизодический выпас. Это связано с более полным и одномоментным изъятием фитомассы при сенокошении, которое нарушает почвенно-растительные взаимодействия, приводит к редукции надземной фитомассы, модифицирует объем и качественный состав корневых остатков, что потенциально может снижать объем углерода, депонируемого в почве. В то же время при слабом выпасе часть органического вещества сохраняется в экосистеме и частично возвращается в нее, а структура травостоя остается более мозаичной и функционально устойчивой (Venter et al., 2016; Dinerstein et al., 2017; Virkkala et al., 2021). Сходные различия между режимами использования травяных экосистем обсуждаются в работах по биологической продуктивности лугов и степей, где подчеркивается, что не только интенсивность, но и форма изъятия биомассы определяет дальнейшую динамику сообщества (Работнов, 1984; Weindl et al., 2015; Биологическая продуктивность…, 2018).

Выявленные различия закономерно связаны с особенностями флористического состава и структуры исследованных сообществ. Участки 1 и 2 представлены типичными сообществами вторичных луговых степей с участием ковылей, тогда как участки 3 и 4 в результате длительной пастбищной нагрузки трансформировались в сильно сбитые полынно-плотнодерновинно-злаковые сообщества с доминированием *Festuca pseudovina* и *Artemisia austriaca*. Эти структурные различия между сложными, высокопродуктивными лугово-степными сообществами и устойчивым к выпасу и вытаптыванию низкорослыми ксерофитными ценозами соответствуют ранее разработан-

ным схемам классификации степной растительности Южного Урала и Восточной Европы (Ямалов и др., 2012, 2013; Mucina et al., 2016; Willner et al., 2019). В функциональном отношении усиление пастбищной нагрузки сопровождается уменьшением высоты травостоя, проективного покрытия и массы фотосинтезирующей поверхности, что ведет к снижению живой надземной фитомассы и ее углеродных запасов.

Анализ показателей NDVI за 2023 и 2025 гг. в целом подтвердил зависимость состояния растительности как от метеорологических условий вегетационных сезонов, так и от режима использования угодий. В благоприятном по условиям увлажнения вегетационном сезоне 2025 г. на участках с умеренной нагрузкой и на восстанавливающейся залежи индекс увеличился на 24–26 %, достигнув значений 0.4–0.5, тогда как при интенсивном выпасе он оставался стабильно низким (0.3) в оба года наблюдений. Это показывает, что NDVI в данном исследовании отражал не только отклик на различия условий вегетационных сезонов, но и структурные особенности травяного яруса, обусловленные характером хозяйственного использования. Полученные результаты согласуются с данными о том, что NDVI чувствителен к плотности, высоте и продуктивности растительного покрова и может эффективно использоваться для оценки состояния травяных экосистем на разных стадиях развития и нарушенности (Hassan et al., 2019; Zsebő et al., 2024; Павлейчик, 2025). В этом отношении сочетание полевых измерений NDVI портативным прибором GreenSeeker с данными по надземной фитомассе и содержащихся в ней запасах углерода представляет собой перспективный подход для оперативного мониторинга состояния степных пастбищ и залежей.

Сопоставление полученных данных с ранее опубликованными материалами (Белоновская и др., 2015; Голубятников и др., 2023а, б; Fedorov et al., 2025 и др.) показывает, что выявленные закономерности в целом соответствуют общим представлениям о роли степных экосистем в углеродном цикле России, а также о том, что сообщества вторичных степей на залежах могут играть важную роль в восстановлении запасов углерода после распашки и деградации степных почв. Результаты настоящего исследования дополняют эти представления данными по луговым степям Башкирского Предуралья, в частности, о влиянии метеорологических условий вегетационного периода на живую надземную фитомассу сообществ восстанавливающихся луговых степей при разных режимах хозяйственного использования. Показано, что сенокошение, умеренная пастбищная нагрузка и прекращение выпаса способствуют увеличению надземной фитомассы и запасов углерода в благоприятные по условиям увлажнения годы, тогда как интенсивный выпас поддерживает сообщества в деградированном состоянии. Тем самым подтверждается, что даже на средних стадиях восстановления залежные луговые степи могут вносить существенный вклад в поддержание углерод-депонирующей функции региональных экосистем (Курганова и др., 2019; Голубятников и др., 2023а).

Вместе с тем интерпретация полученных результатов имеет ряд ограничений. Прежде всего, в настоящей работе анализировались только запасы углерода в надземной живой фитомассе, тогда как основная часть углерода степных экосистем сосредоточена в почве и подземной биомассе. Поэтому сделанные выводы характеризуют главным образом быстро реагирующий на изменение режима использования компонент углеродного пула, но не дают исчерпывающей оценки полного углеродного баланса экосистемы, о чем неоднократно указывалось в исследованиях по степным и другим наземным биомам (Курганова и др., 2019; Virkkala et al., 2021; Голубятников и др., 2023а).

Заключение

Проведенные исследования показали, что режим сельскохозяйственного использования и климатические условия вегетационных сезонов существенно влияют на состав и структуру сообществ, показатели надземной живой фитомассы и содержащихся в ней запасов углерода в восстанавливающихся на залежах луговых степях Башкирского Предуралья. Установлено, что на участках с умеренной пастбищной нагрузкой формируются более высокие запасы углерода в живой надземной фитомассе по сравнению с сенокосными угодьями и особенно с пастбищами при интенсивном выпасе.

Благоприятные условия увлажнения вегетационного сезона 2025 г. способствовали увеличению надземной зеленой фитомассы во всех типах сообществ с умеренной антропогенной нагрузкой, однако наиболее существенно этот эффект проявился на участке восстанавливающегося пастбища, где надземная фитомасса увеличилась в два

с половиной раза по сравнению с 2023 г. Это свидетельствует о высоком регенеративном потенциале вторичных степей при снижении хозяйственной нагрузки и подтверждает важную роль залежных земель как резерва для восстановления степных экосистем и усиления их углерод-депонирующей функции.

Сравнение участков с сенокошением и слабым эпизодическим выпасом показало, что в рассматриваемых условиях сенокошение приводит к более низким запасам углерода в живой надземной фитомассе по сравнению с эпизодическим слабым выпасом. Это указывает на то, что поддержание умеренной пастбищной нагрузки может быть предпочтительным режимом использования для сохранения продуктивности луговых степей и повышения их вклада в региональный углеродный баланс по сравнению с сохранением площадей сенокосных угодий.

Совокупность полученных результатов имеет практическое значение, т. к. показывает, что регулирование пастбищной нагрузки и выделение участков под естественное восстановление могут рассматриваться как реальные меры поддержания продуктивности травостоя и сохранения углерод-депонирующей функции степных экосистем. С учетом возрастающей роли природных экосистем в климатическом регулировании и задач сохранения уязвимых биомов такие подходы приобретают значение не только для локального землепользования, но и для более широких природоохранных и климатических стратегий (Venter et al., 2016; Dinerstein et al., 2017; Virkkala et al., 2021). В дальнейшем данное исследование будет дополнено оценкой мортмассы, подземной фитомассы, запасов почвенного органического углерода и прямыми измерениями потоков CO_2, что позволит более полно охарактеризовать вклад восстанавливающихся луговых степей в региональный углеродный баланс (Голубятников и др., 2023а; Fedorov et al., 2025). Также планируется продолжить многолетний мониторинг показателей NDVI и фитомассы для более точной оценки вклада восстановительных степей в региональный углеродный баланс.

Библиография

Атлас Республики Башкортостан / Ред. И. М. Япаров. Уфа: Китап, 2005. 420 с.

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

Белоновская Е. А., Тишков А. А., Царевская Н. Г. Продуктивность степных экосистем: выявляемые тренды и перспективы новой оценки // Степи Северной Евразии: Материалы седьмого международного симпозиума. Оренбург, 2015. С. 160–163.

Биологическая продуктивность травяных экосистем. Географические закономерности и экологические особенности / А. А. Титлянова, Н. И. Базилевич, В. А. Снытко и др. Новосибирск: ИПА СО РАН, 2018. 110 с.

Гареев А. М., Галеева Э. М., Баринов В. В. Основные тенденции изменения показателей теплообеспеченности и увлажнения за вегетационный период в пределах Республики Башкортостан // Вестник Удмуртского университета. Серия: Биология. Науки о Земле. 2022. Т. 32, № 2. С. 158–165. DOI: 10.35634/2412-9518-2022-32-2-158-165

Голубятников Л. Л., Курганова И. Н., Лопес де Гереню В. О. Оценка баланса углерода степных экосистем России // Известия РАН. Физика атмосферы и океана. 2023а. Т. 59, № 1. С. 71–87.

Голубятников Л. Л., Курганова И. Н., Лопес де Гереню В. О. Оценки потоков углерода в степных залежах России // Экология. Экономика. Информатика. Серия: Системный анализ и моделирование экономических и экологических систем. 2023б. Т. 1, № 8. С. 10–16. DOI: 10.23885/2500-395X-2023-1-8-10-16

Жудова П. П. Геоботаническое районирование Башкирской АССР . Уфа: Башкирское книжное издательство, 1966. 120 с.

Калов Р. О., Гакаев Р. А. Место природных травяных экосистем в глобальном углеродном балансе // Проблемы региональной экологии. 2022. № 6. С. 50–54. DOI: 10.24412/1728-323X-2022-6-50-54

Курганова И. Н., Жиенгалиев А. Т., Кудеяров В. Н. Углеродный бюджет степных экосистем России // Доклады Академии наук. 2019. Т. 485, № 6. С. 732–735.

Павлейчик В. М. Вегетационные цветные индексы БПЛА и NDVI при выявлении особенностей и динамики растительности степных сенокосов // Известия Иркутского государственного университета. Серия: Науки о Земле. 2025. Т. 51. С. 47–59. DOI: 10.26516/2073-3402.2025.51.47

Работнов Т. А. Луговедение . М.: Издательство МГУ, 1984. 320 с.

Родионова А. В., Тебердиев Д. М. Изменение общего проективного покрытия фитоценоза долголетнего // Адаптивное кормопроизводство. 2022. № 1. С. 42–48. DOI: 10.33814/AFP-2222-5366-2022-1-42-48

Физико-географическое районирование Башкирской АССР / . Уфа, 1964. 210 с. (Ученые записки /

Башкир. гос. ун-т им. 40-летия Октября. Серия географическая / Кафедра физ. географии; Т. 16; № 1).

Хорошев А. В., Калмыкова О. Г., Дусаева Г. Х. Оценка индекса NDVI как источника информации о надземной фитомассе в степях // Исследование Земли из космоса. 2023. № 3. С. 27–43. DOI: 10.31857/S020596142303003X

Чибилёв А. А. Степная Евразия: региональный обзор природного разнообразия . М.; Оренбург: Институт степи РАН/РГО, 2016. 324 с.

Ямалов С. М., Мартыненко В. Б., Абрамова Л. М., Голуб В. Б., Баишева Э. З., Баянов А. В. Продромус растительных сообществ Республики Башкортостан . Уфа: Гилем, 2012. 100 с.

Ямалов С. М., Баянов А. В., Мулдашев А. А., Аверинова Е. А. Ассоциации луговых степей Южного Урала // Растительность России. 2013. № 22. С. 106–125.

Dinerstein E., Olson D., Joshi A., Vynne C., Burgess N. D., Wikramanayake E., Saleem M. An ecoregion-based approach to protecting half the terrestrial realm // BioScience. 2017. Vol. 67, № 6. P. 534–545. DOI: 10.1093/biosci/bix014

Fedorov N., Shirokikh P., Zhigunova S., Baisheva E., Komissarov M., Muldashev A., Gabbasova D., Akhmetova M., Tuktamyshev I., Bikbaev I., Shendel G., Gulov D., Aivazyan M., Gimasetdinov V., Martynenko V. Productivity, carbon sequestration and species diversity in virgin and secondary meadow steppes of the Bashkir Cis-Urals // Scientific Reports. 2025. Vol. 15, № 1. Article 17268. DOI: 10.1038/s41598-025-02493-y

Gilmanov T. G., Morgan J. F., Hanan N. P., Wylie B., Rajan N., Smith D. P., Howard D. M. Productivity and CO_2 exchange of Great Plains Ecoregions. I. Shortgrass steppe: flux tower estimates // Rangeland Ecology and Management. 2017. Vol. 70. P. 700–717. DOI: 10.1016/j.rama.2017.06.007

Hassan M. A., Yang M., Rasheed A., Yang G., Reynolds M., Xia X., Xiao Y., He Z. A rapid monitoring of NDVI across the wheat growth cycle for grain yield prediction using a multi-spectral UAV platform // Plant Sci. 2019. Vol. 282. P. 95–103. DOI: 10.1016/j.plantsci.2018.10.022

Mucina L., Bültmann H., Dierssen K., Theurillat J.-P., Raus T., Carni A., Sumberova K., Willner W. et al. Vegetation of Europe: hierarchical floristic classification system of vascular plant, bryophyte, lichen, and algal communities // Applied Vegetation Science. 2016. Vol. 19, № 1. P. 3–264. DOI: 10.1111/avsc.12257

Piao S., Liu Q., Chen A. et al. Plant phenology and global climate change: current progresses and challenges // Global Change Biology. 2019. Vol. 25, № 6. P. 1922–1940. DOI: 10.1111/gcb.14619

Venter O., Sanderson E. W., Magrach A., Allan J. R., Beher J., Jones K. R., Watson J. E. Sixteen years of change in the global terrestrial human footprint and implications for biodiversity conservation // Nature Communications. 2016. Vol. 7, № 1. Article 12558. DOI: 10.1038/ncomms12558

Virkkala A.-M., Aalto J., Rogers B. M., Tagesson N., Treat C. C., Natali S. M., Watts J. D., Potter S., Lehtonen A., Mauritz M., Schuur E. A. G., Kochendorfer J., Zona D., Oechel W., Kobayashi H., Humphreys E., Goeckede M., Iwata H., Lafleur P. M., Euskirchen E. S., Bokhorst S., Marushchak M., Martikainen P. J., Elberling B., Voigt C., Biasi C., Sonnentag O., Parmentier F.-J. W., Ueyama M., Celis G., St. Louis V. L., Emmerton C. A., Peichl M., Chi J., Järveoja J., Nilsson M. B., Oberbauer S. F., Torn M. S., Park S.-J., Dolman H., Mammarella I., Chae N., Poyatos R., López-Blanco E., Christensen T. R., Kwon M. J., Sachs N., Holl D., Luoto M. Statistical upscaling of ecosystem CO_2 fluxes across the terrestrial tundra and boreal domain: regional patterns and uncertainties // Global Change Biology. 2021. Vol. 27. P. 4040–4059. DOI: 10.1111/gcb.15659

Wang M., Zhang C., Chen S., Zhang Y., Li Y., Xin X., Wang X., Yan R. Effects of grazing intensity on the carbon, nitrogen and phosphorus content, stoichiometry and storage of plant functional groups in a meadow steppe // Agronomy. 2022. Vol. 12, № 12. Article 3057. DOI: 10.3390/agronomy12123057

Weindl I., Lotze-Campen H., Popp A. et al. Livestock in a changing climate: production system transitions as an adaptation strategy for agriculture // Environmental Research Letters. 2015. Vol. 10, № 9. Article 094021. DOI: 10.1088/1748-9326/10/9/094021

Willner W., Korolyuk A. Yu., Rolecek J., Dengler J. Formalized classification of the semi-dry grasslands of central and eastern Europe // Preslia. 2019. Vol. 91, № 1. P. 25–49. DOI: 10.23855/preslia.2019.025

Zsebő S., Bede L., Kukorelli G., Kulmány I. M., Milics G., Stencinger D., Teschner G., Varga Z., Vona V., Kovács A. J. Yield prediction using NDVI values from GreenSeeker and MicaSense cameras at different stages of winter wheat phenology // Drones. 2024. Vol. 8, № 3. Article 88. DOI: 10.3390/drones8030088

Благодарности

Исследование выполнено в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации на тему «Оценка объема эмиссии и поглощения парниковых газов репрезентативными типами экосистем на участках Евразийского карбонового полигона и поиск оптимальных технологических решений для декарбонизации Республики Башкортостан» (Номер для публикаций: FEUR-2024-0007).

Baisheva, E., Gabbasova, D., Zhigunova, S., Shirokikh, P., Martynenko, V., Bikbaev, I., Tuktamyshev, I., Gimazetdinov, V., Gulov, D., Belan, L. Estimation of above-ground phytomass and carbon stocks in meadow steppes of the Bashkir Cis-Urals under various agricultural use regimes. // Principy èkologii. 2026 № 3. P. 63–78. DOI: 10.15393/j1.art.2026.17462

ESTIMATION OF ABOVE-GROUND PHYTOMASS AND CARBON STOCKS IN MEADOW STEPPES OF THE BASHKIR CIS-URALS UNDER VARIOUS AGRICULTURAL USE REGIMES

BAISHEVA Elvira Zakiryanovna — *DSc, Ufa Institute of Biology, Ufa Federal Research Center of the Russian Academy of Sciences, 69, Oktyabrya Ave., Ufa, 450054, Russia, elvbai@mail.ru*

GABBASOVA Dilara Tagirovna — *PhD, Ufa State Petroleum Technological University; Ufa Institute of Biology, UFRC RAS, 1, Kosmonavtov St., Ufa, 450064, Russia; 69, Oktyabrya Ave., Ufa, 450054, Russia, dilara.gt@yandex.ru*

ZHIGUNOVA Svetlana Nikolaevna — *DSc, Ufa State Petroleum Technological University; Ufa Institute of Biology, UFRC RAS, 1, Kosmonavtov St., Ufa, 450064, Russia; 69, Oktyabrya Ave., Ufa, 450054, Russia, zigusvet@yandex.ru*

SHIROKIKH Pavel Sergeevich — *DSc, Ufa State Petroleum Technological University; Ufa Institute of Biology, UFRC RAS, 1, Kosmonavtov St., Ufa, 450064, Russia; 69 Oktyabrya Ave., Ufa, 450054, Russia, shirpa@mail.ru*

MARTYNENKO Vasily Borisovich — *DSc, Ufa Institute of Biology, Ufa Federal Research Center of the Russian Academy of Sciences, 69, Oktyabrya Ave., Ufa, 450054, Russia, vb-mart@mail.ru*

BIKBAEV Ilnur Gatiatovich — *PhD, Ufa State Petroleum Technological University; Ufa Institute of Biology, UFRC RAS, 1, K1, Kosmonavtov St., Ufa, 450064, Russia; 69 Oktyabrya Ave., Ufa, 450054, Russia, ilnur.bikbaev.90@mail.ru*

TUKTAMYSHEV Ilshtat Rinatovich — *PhD, Ufa State Petroleum Technological University; Ufa Institute of Biology, UFRC RAS, 1, Kosmonavtov St., Ufa, 450064, Russia; 69 Oktyabrya Ave., Ufa, 450054, Russia, ishatik@yandex.ru*

GIMAZETDINOV Vazir Damirovich — *Ufa State Petroleum Technological University; Ufa Institute of Biology, UFRC RAS, 1, Kosmonavtov St., Ufa, 450064, Russia; 69, Oktyabrya Ave., Ufa, 450054, Russia, vazir.gimazetdinov@mail.ru*

GULOV Davut Meretgeldievich — *PhD, Ufa State Petroleum Technological University; Ufa Institute of Biology, UFRC RAS, 1 Kosmonavtov St., Ufa, 450064, Russia; 69 October av., Ufa, 450054, Russia, davut.gulov.96@mail.ru*

BELAN Larisa Nikolaevna — *DSc, Ufa University of Science and Technology, 32, Zaki Validi St., Ufa, 450076, Russia, belan77767@mail.ru.*

Key words:
steppe
grazing pressure
hay harvesting
phytomass
NDVI
carbon stocks
fallow land
vegetation recovery
Bashkir Cis-Urals

Summary: The article presents the results of the study of the inter-annual variability of above-ground phytomass and the carbon reserves contained in it in secondary meadow steppes of the Bashkir Cis-Urals region under various agricultural use regimes (hay harvesting, occasional grazing, a two-year recovery period following the cessation of grazing, and intensive grazing). The studies were conducted in 2023 and 2025, which differed significantly in terms of meteorological conditions during the growing seasons. It was shown that, compared to the dry summer of 2023, the favorable moisture conditions during the spring and early summer of 2025 contributed to an increase in phytomass by 33–35% in areas with haymaking and occasion-

al grazing, and by 153% in a recovering pasture. In the area with intensive grazing, the above ground phytomass remained minimal (56–58 g/m²), and carbon stocks (22.4–24.6 gC/m²) were 2.6–4.6 times lower than in areas with moderate anthropogenic pressure. It was established that haymaking reduced carbon accumulation more significantly than occasional grazing: in both years of observation, the carbon stocks in the above-ground phytomass at the site with occasional grazing (80.5 and 107.8 g C/m²) were 30% higher than at the meadow plot (61.6 and 83.4 g C/m²). The NDVI analysis for 2023 and 2025 confirmed a stable relationship between the state of vegetation and land use regime. In areas with haymaking, occasional grazing, and on recovering pasture, NDVI values ranged from 0.4 to 0.5, whereas under intensive grazing, NDVI remained consistently low (0.3) in both years of observation, reflecting the degradation of the vegetation cover. The results demonstrate a high regenerative potential of steppe ecosystems recovering on fallow lands under moderate anthropogenic pressure and substantiate the need to optimize natural resource management regimes to maintain the carbon-sequestering function of steppe ecosystem.

Received on: 08 June 2026 **Published on:** 27 September 2026

References

Atlas of the Republic of Bashkortostan, Red. I. M. Yaparov. Ufa: Kitap, 2005. 420 p.

Bazilevich N. I. Biological productivity of ecosystems in Northern Eurasia. M.: Nauka, 1993. 293 p.

Belonovskaya E. A. Tishkov A. A. Carevskaya N. G. Productivity of steppe ecosystems: identified trends and prospects for a new assessment, Stepi Severnoy Evrazii: Materialy sed'mogo mezhdunarodnogo simpoziuma. Orenburg, 2015. P. 160–163.

Biological productivity of grassland ecosystems. Geographical patterns and ecological features, A. A. Titlyanova, N. I. Bazilevich, V. A. Snytko i dr. Novosibirsk: IPA SO RAN, 2018. 110 p.

Dinerstein E., Olson D., Joshi A., Vynne C., Burgess N. D., Wikramanayake E., Saleem M. An ecoregion-based approach to protecting half the terrestrial realm, BioScience. 2017. Vol. 67, No. 6. P. 534–545. DOI: 10.1093/biosci/bix014

Fedorov N., Shirokikh P., Zhigunova S., Baisheva E., Komissarov M., Muldashev A., Gabbasova D., Akhmetova M., Tuktamyshev I., Bikbaev I., Shendel G., Gulov D., Aivazyan M., Gimasetdinov V., Martynenko V. Productivity, carbon sequestration and species diversity in virgin and secondary meadow steppes of the Bashkir Cis-Urals, Scientific Reports. 2025. Vol. 15, No. 1. Article 17268. DOI: 10.1038/s41598-025-02493-y

Gareev A. M. Galeeva E. M. Barinov V. V. The main trends in changes in heat availability and moisture levels during the growing season within the Republic of Bashkortostan, Vestnik Udmurtskogo universiteta. Seriya: Biologiya. Nauki o Zemle. 2022. T. 32, No. 2. P. 158–165. DOI: 10.35634/2412-9518-2022-32-2-158-165

Gilmanov T. G., Morgan J. F., Hanan N. P., Wylie B., Rajan N., Smith D. P., Howard D. M. Productivity and CO2 exchange of Great Plains Ecoregions. I. Shortgrass steppe: flux tower estimates, Rangeland Ecology and Management. 2017. Vol. 70. P. 700–717. DOI: 10.1016/j.rama.2017.06.007

Golubyatnikov L. L. Kurganova I. N. Gerenyu V. O. Assessment of the carbon balance steppe ecosystems of Russia, Izvestiya RAN. Fizika atmosfery i okeana. 2023a. T. 59, No. 1. P. 71–87.

Golubyatnikov L. L. Kurganova I. N. Gerenyu V. O. Estimates of carbon fluxes in the steppe lands of Russia, Ekologiya. Ekonomika. Informatika. Seriya: Sistemnyy analiz i modelirovanie ekonomicheskih i ekologicheskih sistem. 2023b. T. 1, No. 8. P. 10–16. DOI: 10.23885/2500-395X-2023-1-8-10-16

Hassan M. A., Yang M., Rasheed A., Yang G., Reynolds M., Xia X., Xiao Y., He Z. A rapid monitoring of NDVI across the wheat growth cycle for grain yield prediction using a multi-spectral UAV platform, Plant Sci. 2019. Vol. 282. P. 95–103. DOI: 10.1016/j.plantsci.2018.10.022

Horoshev A. V. Kalmykova O. G. Dusaeva G. H. Assessment of the NDVI index as a source of information about above-ground phytomass in steppes, Issledovanie Zemli iz kosmosa. 2023. No. 3. P. 27–43. DOI: 10.31857/S020596142303003X

Kalov R. O. Gakaev R. A. The role of natural grassland ecosystems in the global carbon balance, Problemy regional'noy ekologii. 2022. No. 6. P. 50–54. DOI: 10.24412/1728-323X-2022-6-50-54

Kurganova I. N. Zhiengaliev A. T. Kudeyarov V. N. The carbon budget of steppe ecosystems of Russia, Doklady Akademii nauk. 2019. T. 485, No. 6. P. 732–735.

Mucina L., Bültmann H., Dierssen K., Theurillat J, P., Raus T., Carni A., Sumberova K., Willner W. et al. Vegetation of Europe: hierarchical floristic classification system of vascular plant, bryophyte, lichen, and algal communities, Applied Vegetation Science. 2016. Vol. 19, No. 1. P. 3–264. DOI: 10.1111/avsc.12257

Pavleychik V. M. Vegetation color indices of UAVs and NDVI in identifying the characteristics and dynamics of vegetation in steppe hayfields, Izvestiya Irkutskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya: Nauki o Zemle. 2025. T. 51. P. 47–59. DOI: 10.26516/2073-3402.2025.51.47

Piao S., Liu Q., Chen A. et al. Plant phenology and global climate change: current progresses and challenges, Global Change Biology. 2019. Vol. 25, No. 6. P. 1922–1940. DOI: 10.1111/gcb.14619

Rabotnov T. A. Meadow science. M.: Izdatel'stvo MGU, 1984. 320 p.

Rodionova A. V. Teberdiev D. M. Changes in the overall projective cover of a long-lived phytocenosis, Adaptivnoe kormoproizvodstvo. 2022. No. 1. P. 42–48. DOI: 10.33814/AFP-2222-5366-2022-1-42-48

Steppe Eurasia: a regional overview of natural diversity. M.; Orenburg: Institut stepi RAN/RGO, 2016. 324 p.

Venter O., Sanderson E. W., Magrach A., Allan J. R., Beher J., Jones K. R., Watson J. E. Sixteen years of change in the global terrestrial human footprint and implications for biodiversity conservation, Nature Communications. 2016. Vol. 7, No. 1. Article 12558. DOI: 10.1038/ncomms12558

Virkkala A, M., Aalto J., Rogers B. M., Tagesson N., Treat C. C., Natali S. M., Watts J. D., Potter S., Lehtonen A., Mauritz M., Schuur E. A. G., Kochendorfer J., Zona D., Oechel W., Kobayashi H., Humphreys E., Goeckede M., Iwata H., Lafleur P. M., Euskirchen E. S., Bokhorst S., Marushchak M., Martikainen P. J., Elberling B., Voigt C., Biasi C., Sonnentag O., Parmentier F, J. W., Ueyama M., Celis G., St. Louis V. L., Emmerton C. A., Peichl M., Chi J., Järveoja J., Nilsson M. B., Oberbauer S. F., Torn M. S., Park S, J., Dolman H., Mammarella I., Chae N., Poyatos R., López-Blanco E., Christensen T. R., Kwon M. J., Sachs N., Holl D., Luoto M. Statistical upscaling of ecosystem CO2 fluxes across the terrestrial tundra and boreal domain: regional patterns and uncertainties, Global Change Biology. 2021. Vol. 27. P. 4040–4059. DOI: 10.1111/gcb.15659

Wang M., Zhang C., Chen S., Zhang Y., Li Y., Xin X., Wang X., Yan R. Effects of grazing intensity on the carbon, nitrogen and phosphorus content, stoichiometry and storage of plant functional groups in a meadow steppe, Agronomy. 2022. Vol. 12, No. 12. Article 3057. DOI: 10.3390/agronomy12123057

Weindl I., Lotze-Campen H., Popp A. et al. Livestock in a changing climate: production system transitions as an adaptation strategy for agriculture, Environmental Research Letters. 2015. Vol. 10, No. 9. Article 094021. DOI: 10.1088/1748-9326/10/9/094021

Willner W., Korolyuk A. Yu., Rolecek J., Dengler J. Formalized classification of the semi-dry grasslands of central and eastern Europe, Preslia. 2019. Vol. 91, No. 1. P. 25–49. DOI: 10.23855/preslia.2019.025

Yamalov S. M. Bayanov A. V. Muldashev A. A. Averinova E. A. Meadow steppe associations of the South Urals, Rastitel'nost' Rossii. 2013. No. 22. P. 106–125.

Yamalov S. M. Martynenko V. B. Abramova L. M. Golub V. B. Baisheva E. Z. Bayanov A. V. The prodrums of plant communities of the Republic of Bashkortostan. Ufa: Gilem, 2012. 100 p.

Zhudova P. P. Geobotanical zoning of the Bashkir ASSR. Ufa: Bashkirskoe knizhnoe izdatel'stvo, 1966. 120 p.

Zsebȍ S., Bede L., Kukorelli G., Kulmány I. M., Milics G., Stencinger D., Teschner G., Varga Z., Vona V., Kovács A. J. Yield prediction using NDVI values from GreenSeeker and MicaSense cameras at different stages of winter wheat phenology, Drones. 2024. Vol. 8, No. 3. Article 88. DOI: 10.3390/drones8030088

Ред. коллегия: И. П. Кадильников и др.. Ufa, 1964. 210 p. (Uchenye zapiski, Bashkir. gop. un-t im. 40-letiya Oktyabrya. Seriya geograficheskaya, Kafedra fiz. geografii; T. 16; No. 1).

научный электронный журнал
ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ
http://ecopri.ru

ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
http://petrsu.ru

УДК 591.9(4-013); 597.6/.9

МАСШТАБНО-ЗАВИСИМАЯ РЕГУЛЯЦИЯ И МОЗАИЧНОСТЬ РЕЖИМОВ ФОРМИРОВАНИЯ МЕТАСООБЩЕСТВА ПТИЦ В ТУНДРЕ НА СЕВЕРО-ВОСТОКЕ ЯМАЛА

ПОПОВ
Сергей Владимирович

ООО Лаборатория экологических исследований, 623418, Свердловская область, г. Каменск-Уральский, ул. Прокопьева, 21, mail@ecology-lab.com

Ключевые слова:
метасообщество птиц
пространственная организация
EMS-анализ
градиент Глисона
экологические градиенты
сообщества птиц
тундра
Ямал

Аннотация: Масштабно-зависимая организация и механизмы формирования тундровых метасообществ птиц остаются слабо изученными. Цель работы — выявление основных паттернов формирования метасообщества птиц в тундре на северо-востоке Ямала с учетом пространственного масштаба, роли редких видов и нелинейности экологических откликов. На основе сети из 708 учетных точек была построена матрица присутствия-отсутствия для 54 видов птиц. Структура метасообщества изучалась с помощью метода EMS с применением многоуровневого подхода: анализ полного метасообщества и вдоль экологических градиентов, разбиение градиентов на интервалы и последующий EMS-анализ каждого интервала, пошаговое удаление редких видов и анализ для четырех пространственных разрешений (100 м, 1 км, 2 км и 5 км). Регуляция видового состава была детерминированной только для пространственного разрешения 2 км, где был выявлен градиент Глисона. Для остальных пространственных разрешений наблюдаемая случайность отражала фрагментацию видовых диапазонов из-за большого числа редких видов или их перекрытие и высокую заполненность матрицы. Изучаемое метасообщество организовано иерархически и представляет собой мозаику из детерминированных и случайных паттернов. Каждое пространственное разрешение имеет свой набор механизмов формирования метасообщества. Пространственное разрешение 2 км является критическим порогом, на котором происходит смена доминирующих процессов: регуляция видового богатства сменяется регуляцией видового состава. При увеличении пространственного разрешения число значимых корреляций с градиентами среды снижалось, а сила корреляции возрастала, т. е. внутренняя структура метасообщества с увеличением пространственного разрешения все больше определяется уменьшающимся числом сильных экологических факторов. Большая часть градиентов для пространственного разрешения 100 м содержит детерминированные EMS-паттерны, срытые нелинейностью на уровне полных градиентов. Видимая стохастичность может маскировать детерминированную структуру в сообществах с высокой долей редких видов. Для понимания сложной природы механизмов формирования реальных метасообществ необходимы иерархические мультимасштабные подходы.

© Петрозаводский государственный университет
© Попов С. В.

Получена: 17 сентября 2026 года **Подписана к печати**: 29 сентября 2026 года

Введение

Локальное многовидовое население птиц формируется вследствие колонизации и вымирания в пределах какого-либо региона. Ранее ключевая роль в формировании такого многовидового населения отводилась нишевым процессам (Grinnell, 1917). С появлением нейтральной теории (Hubbell, 2001) акцент был смещен на расселение видов, тогда как различиям в экологических нишах не придавалось значения (Ozkan et al., 2013). В теории метасообщества была предпринята попытка интегрировать экологическую сортировку видов вдоль градиентов и процессы расселения в единую систему, где нишевые процессы и нейтральное расселение заняли разные полюса, между которыми возможны промежуточные варианты (Leibold et al., 2004). В настоящей работе интегрируются ключевые концепции экологии сообществ, чтобы выявить базовые процессы, определяющие формирование тундровых сообществ птиц с учетом антропогенной трансформации местообитаний.

Цель работы – выявление механизмов формирования метасообщества птиц на северо-востоке Ямала под влиянием естественных и антропогенных экологических градиентов, а также оценка роли редких видов и нелинейности экологических откликов с учетом пространственного масштаба. В основе работы лежит пространственно явный подход, а также оценен вклад стохастических и детерминированных процессов в формировании сообществ птиц.

Материалы

Исследования проводились на Ямале в окрестностях пос. Сабетта (рис. 1) в переходной зоне между арктическими и типичными тундрами. Район – морская аккумулятивная равнина с многочисленными озерами и повсеместной вечной мерзлотой (Раковская, Давыдова, 2001а, б).

Исследования проводились в первой половине лета (вторая половина июня – первая половина июля) 2017 и 2023 гг. Основа исследований – сеть из 708 учетных точек с буфером 100 метров. В 2017 г. учетные точки располагались вдоль кольцевых маршрутов, в 2023 г. использовалась регулярная сеть точек с шагом 300 метров. На основе учетов составлена матрица присутствия-отсутствия, содержащая 54 вида птиц. Общее число присутствий – 2318. Каждый вид в точке учитывался только один раз (присутствие) независимо от числа регистраций особей в данной точке. В пределах одной точки встречается от 0 до 12 видов птиц. Медиана – 3 вида в одной точке.

Абсолютное большинство видов (63 %) имеют низкую распространенность и встречены в пределах менее чем 5 % учетных точек. Лишь три вида: чернозобик Calidris alpina, краснозобый конек Anthus cervinus и лапландский подорожник Calcarius lapponicus встречаются в более чем 30 % учетных точек.

Методы

В QGIS для каждой учетной точки (участка) рассчитывались: среднемноголетний NDVI, суммарный NDVI и NDVI без учета водоемов за первую половину июля, среднемноголетний индекс MNDWI, средняя высота местности на основе ArcticDEM (Porter et al., 2022), средняя многолетняя среднесуточная температура первой половины июля (Karger et al., 2023), площадь, занимаемая различными типами угодий, расстояния до природных и антропогенных объектов, мозаичность ландшафта (Patch Density), рассчитанная на основе классификации растров NDVI, MNDWI, NDSI, индекса пересеченности рельефа и ArcticDEM (всего 28 градиентов).

Для снижения размерности использован метод главных компонент с вращением Promax. Для учета нелинейного влияния градиентов на видовое богатство (число видов в пределах учетной точки или одного участка) использовалась полиномиальная регрессия с включением квадратичных и кубических членов. Для расчетов использовались программы JASP (JASP Team, 2024) и Jamovi (The jamovi project, 2025).

Основа исследований – это анализ элементов структуры метасообщества (Leibold, Mikkelson, 2002), позволяющий тестировать распределения видов для определения соответствия ряду идеализированных образцов (Presley et al., 2010; Попов, 2018).

Метасообщество – это сеть из нескольких экологических сообществ в пределах различных участков, потенциально, но не обязательно связанных между собой за счет расселения видов. Сообщество – это группа видов в данном месте (Leibold, Mikkelson, 2002) и в данное время, масштаб которых определяется задачами исследования. Этот подход фиксирует лишь сам факт присутствия видов в заданном месте и времени, т. к. любые попытки придать сообществу статус объективно существующей природной

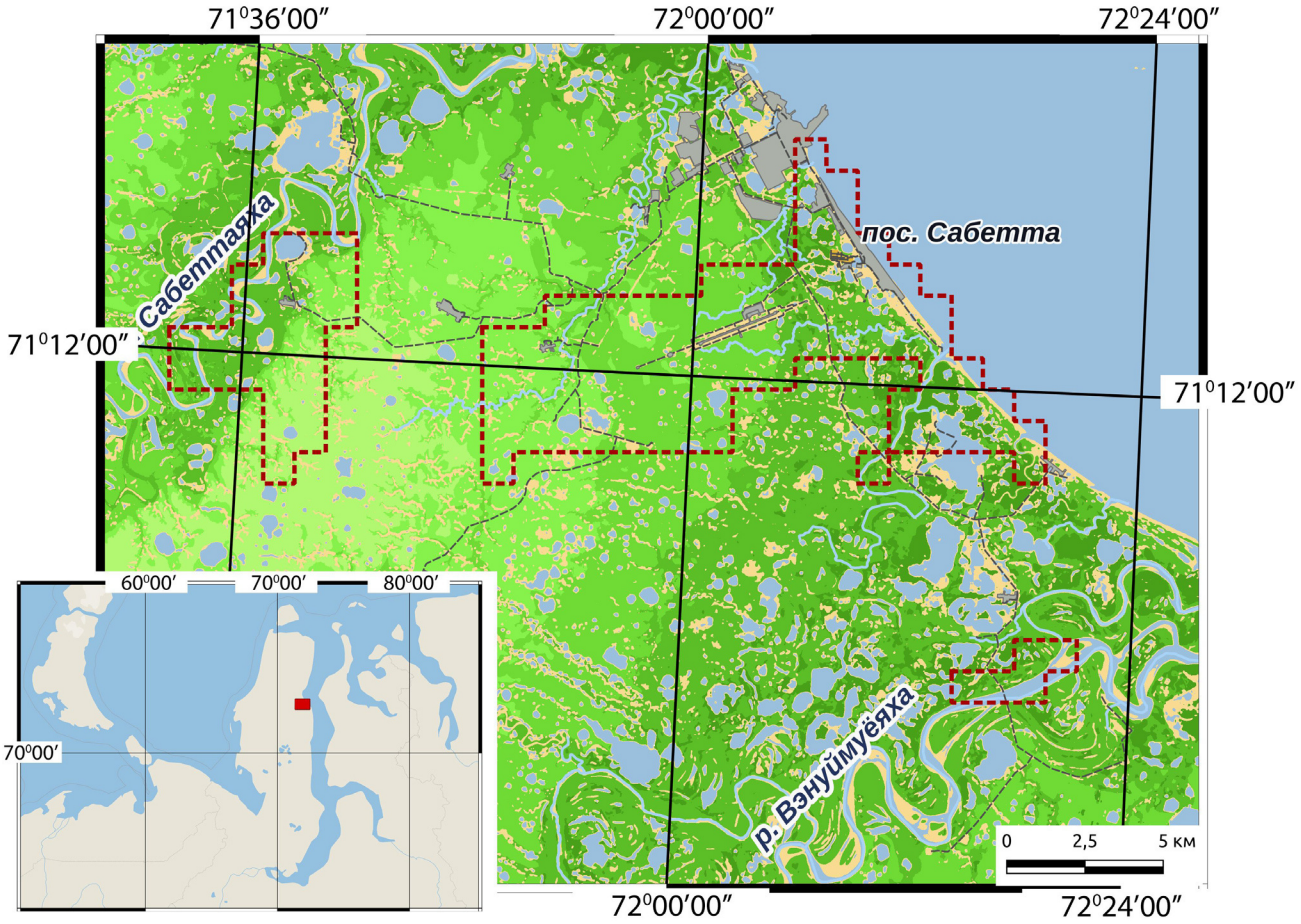


Рис. 1. Район исследований. Разными тонами зеленого цвета показаны сырые (темный) низинные и сухие возвышенные участки (светлый). Красный пунктир – граница областей точечных учетов. Бежевый цвет – участки с оголенным грунтом или с разреженной растительностью. Серый цвет – промышленные площадки. Черная штриховая линия – автомобильные дороги. Красный прямоугольник на врезке – район исследований

Fig. 1. Study area. Different shades of green indicate damp (dark) lowlands and dry elevated areas (light). The red dotted line indicates the boundary of the areas subject to point-based monitoring. Beige indicates areas with bare soil or sparse vegetation. Gray indicates industrial sites. The black dashed line indicates roads. The red rectangle in the inset indicates the study area

единицы сталкиваются с неразрешимыми проблемами границ, гетерогенности и неоднозначности (Looijen, Andel, 1999).

Для характеристики параметров метасообщества использовались традиционные для EMS-анализа индексы: NODF (Ulrich et al., 2009), C-Score, C-Turn, Morisita, EmbAbs (Embedded absences) и Together, расчет которых производился в программе Turnover (Ulrich, 2012). Для оценки значимости данных индексов применялись фиксированные нулевые модели Fixed–Fixed, FF null model, которые также рассчитывались в программе Turnover (Ulrich, 2012).

EMS-анализ выполнялся в трех вариантах:

1) ординация матрицы присутствия-отсутствия за счет взаимного усреднения (reciprocal averaging) (Leibold, Mikkelson, 2002);

2) ординация матрицы вдоль экологических градиентов (Presley et al., 2010);

3) для учета нелинейности каждый градиент разбивался на интервалы, границы которых принимались по точкам перегиба loess-кривой, а затем EMS-анализ выполнялся отдельно для каждого такого интервала внутри градиента.

Программа Turnover также вычисляет индекс Score для каждой учетной точки и для каждого вида, означающий координату данной точки по первой оси взаимного усреднения.

Для оценки роли видов с низкой распространенностью проводилось пошаговое удаление самых редких видов. Все 54 вида были ранжированы по числу занятых точек, а затем последовательно исключалось по 5 видов с наименьшей встречаемостью. Для

каждого полученного подмножества выполнялся полный EMS-анализ с ординацией матрицы методом взаимного усреднения.

В работе использован пространственно явный подход. Под «пространственным масштабом» понимается размер зерна (grain size). Экстент оставался постоянным на всех этапах анализа. Для сравнительного анализа экологического пространства в нескольких пространственных масштабах из 28 исходных переменных использовались только 15, вычисленных для зерна размером 100 м, 1 км, 2 км и 5 км. Сокращение числа переменных связано с невозможностью выделения некоторых градиентов на всех пространственных масштабах.

Латинские названия птиц приводятся в соответствии с IOC World Bird List Version 15.1 (2025).

Результаты

Основные экологические градиенты

Выделено 9 главных компонент, на долю которых приходится 79.4 % объясненной дисперсии. Наибольший вклад вносят: индекс увлажнения MNDWI, мозаичность (Patch Density), высота местности над уровнем моря, индекс NDVI, площадь промплощадок, длина дорог и длина побережья Обской губы в пределах буфера 100 м. Значимый вклад вносит также среднесуточная температура в первой половине июля. Переменная «расстояние до озер» не попала ни в одну из главных компонент и имеет очень высокую уникальность.

Организация экологического пространства в зависимости от пространственного разрешения

Кросс-масштабный анализ с помощью метода главных компонент выявил монотонное снижение размерности экологического пространства: от 5 главных компонент для зерна 100 м до 1 компоненты для зерна 5 км. При этом происходит также незначительное снижение кумулятивной объясненной дисперсии. Вместе с этим при переходе от зерна 100 м к зерну 5 км возрастает доля объясненной дисперсии, приходящейся на первую главную компоненту (табл. 1).

Таблица 1. Снижение размерности экологического пространства с увеличением пространственного масштаба. Для пространственного разрешения 100 м, 1 км и 2 км использованы 15 экологических переменных, но для пространственного разрешения 5 км использованы только 9 экологических переменных, т. к. добавление остальных градиентов в модель приводит к резкому снижению качества модели, что связано с потерей ковариации локальных градиентов, конфликтом градиентов и преобладанием статистического шума

Главные компоненты	Объясненная дисперсия			
	Сетка точек с буфером 100 м	Сетка со стороной ячейки 1 км	Сетка со стороной ячейки 2 км	Сетка со стороной ячейки 5 км
PC1	0.221	0.281	0.326	0.651
PC2	0.183	0.198	0.214	–
PC3	0.176	0.180	0.183	–
PC4	0.101	0.104	–	–
PC5	0.087	–	–	–
Кумулятивная объясненная дисперсия	0.767	0.763	0.724	0.651

На уровне зерна 5 км происходит разрушение ковариации между градиентами среды: природные градиенты объединяются в одну главную компоненту, связанную с осью «внутренняя часть полуострова Ямал – побережье Обской губы», а антропогенные градиенты выпадают из модели, т. к. представляют собой небольшие независимо распределенные точечные объекты. Также из модели выпадают «длина рек» и «площадь сырых тундр».

Связь видового богатства птиц и основных экологических градиентов с учетом пространственного масштаба

С увеличением пространственного разрешения наблюдается нелинейное уменьшение числа статистически значимых градиентов, определяющих видовое богатство: от 12 для зерна 100 м до 3 для зерна 5 км. При пространственном разрешении 2 км число значимых градиентов снижается до нуля. Сходным образом изменяется число значимых градиентов, имеющих нелинейные отклики для видового богатства. Средняя объясненная дисперсия для значимых градиентов возрастает от зерна 100 м к зерну 5 км, но с падением до нуля на уровне зерна 2 км (рис. 2).

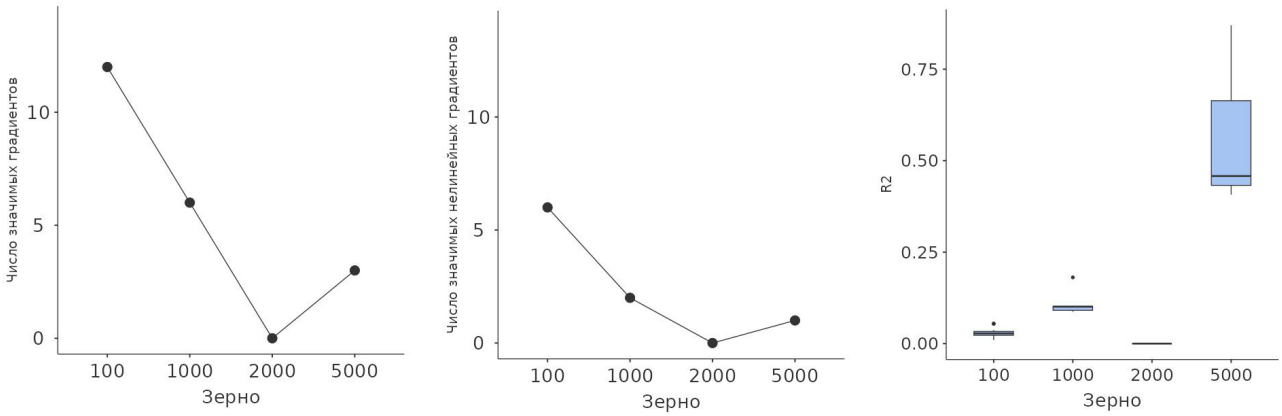


Рис. 2. Связь видового богатства и градиентов среды (всего 15 градиентов). Слева – число значимых градиентов, определяющих видовое богатство, по центру – число значимых нелинейных градиентов, справа – значения R^2 для значимых градиентов

Fig. 2. Relationship between species richness and environmental gradients (15 gradients in total). On the left is the number of significant gradients determining species richness; in the center is the number of significant nonlinear gradients; on theright is R^2 values for significant gradients

Стохастичность структуры метасообщества птиц на северо-востоке Ямала

EMS-анализ для зерна 100 м, 1 км и 5 км при ординации матрицы присутствия-отсутствия за счет взаимного усреднения показывает, что когерентность (индекс EmbAbs) отсутствует, а индекс C-Turn статистически не значим. Это соответствует случайному паттерну, но это не означает, что метасообщество собрано наугад.

Для зерна 2 км выявлена значимая положительная когерентность, индекс C-Turn статистически значим, но индекс Мориситы не значим, что соответствуют градиенту Глисона, при котором виды постепенно замещают друг друга вдоль экологических градиентов. Тенденция к отрицательной значимости индекса Мориситы указывает на то, что вдоль основной оси метасообщества виды хоть и распределены независимо друг от друга, но наблюдается тенденция к равномерному градиенту.

EMS-анализ, выполненный только для антропогенных объектов и 500-метровой буферной зоны вокруг них, показывает, что антропогенная нагрузка создает структуры, соответствующие квази-глисоновскому градиенту. Индекс C-Turn выше случайного и практически достигает значимости, что говорит о заметном вкладе оборота видов (turnover) в структуру метасообщества. Индекс Мориситы незначим, что указывает на отсутствие группировки видов в блоки, которые в пространстве замещают друг друга. EMS-анализ, выполненный только для точек, расположенных за пределами буферной зоны в 500 метров от антропогенных объектов, показал аналогичные результаты, что и для полного метасообщества, – случайный паттерн.

Роль редких видов в формировании метасообщества птиц

Анализ рассчитанных индексов для зерна 100 м показывает хорошо выраженный фазовый переход в структуре метасообщества (рис. 3):

Фаза 1. Стохастичность, управляемая редкими видами (0–5 удаленных видов). В составе полного метасообщества присутствует большое число редких видов, случайным образом выбирающих подходящие местообитания, что создает разрывы в видовых диапазонах. Это разрушает когерентность, маскируя детерминированную структуру, что генерирует паттерн, статистически не отличимый от случайного.

Фаза 2. Проявление детерминированного ядра метасообщества (10–30 удаленных видов). При удалении уже 10 редких видов остаются виды с более широкими и сплошными видовыми диапазонами, что приводит к появлению положительной когерентности и соответствует градиенту Глисона.

Фаза 3. Упорядоченная смена видов без когерентности (удаление 35 видов). Когда в составе метасообщества остается менее 20 видов, их видовые диапазоны перекрываются, а когерентность статистически исчезает. Формально, следуя логике EMS-анализа, такой паттерн можно отнести к случайному, но статистическая значимость индекса C-Turn свидетельствует о хорошо выраженном обороте видов без значимой группировки видо-

вых диапазонов в блоки, что соответствует градиенту Глисона. Отсутствие значимой когерентности еще не означает истинную случайность.

Фаза 4. Проявление градиента Клементса (удаление 40 видов). При удалении 40 самых редких видов остается ядро с широкими видовыми диапазонами, которые формируют выраженные блоки, сменяющие друг друга в пространстве.

Фаза 5. Возврат к градиенту Глисона (удаление 45 видов). При значительном сокращении числа редких видов метасообщество вновь соответствует градиенту Глисона. Это указывает на то, что оставшиеся виды имеют широкие, но упорядоченные диапазоны без блоковой структуры. Диапазоны этих видов хоть и широки, выстраиваются в четкую последовательность, восстанавливая статистически значимый градиент Глисона.

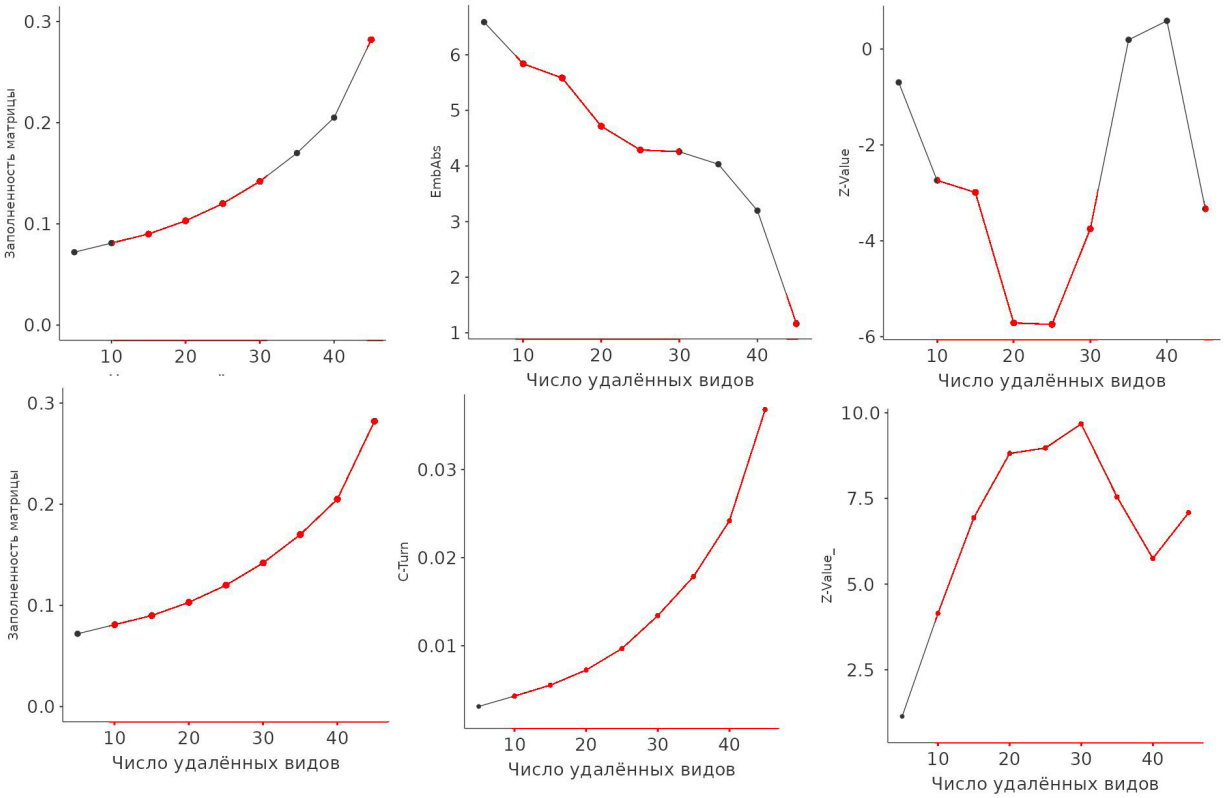


Рис. 3. Параметры метасообщества при пошаговом удалении редких видов на уровне точек с буфером 100 м. Красным цветом на графиках оказаны значимые значения индексов EmbAbs и C-Turn

Fig. 3. Metacommunity parameters with step-by-step removal of rare species at the point level with a 100 m buffer. Significant values of the EmbAbs and C-Turn indices are shown in red on the graphs

Для пространственного масштаба 1 км значимая когерентность, значимый оборот видов при незначимом индексе Мориситы (градиент Глисона) проявляется только при удалении 30 и 35 самых редких видов. Для индекса C-Turn характерна тенденция роста от полного метасообщества (0 удаленных видов) до метасообщества с 35 удаленными видами. По мере дальнейшего удаления видов значения индекса C-Turn снижаются.

Для пространственного масштабе 2 км также наблюдается рост значений индекса C-Turn от полного метасообщества до метасообщества с 30 удаленными видами, но, в отличие от зерна 1 км, для зерна 2 км значимая когерентность выявлена только для полного метасообщества. При удалении 30 самых редких видов наблюдается тенденция к значимой положительной когерентности, но индекс EmbAbs не достигает статистической значимости.

Связь заполненности матриц присутствия-отсутствия и когерентности

Заполненность матрицы присутствия-отсутствия – это функция от ширины видовых диапазонов отдельных видов и размера самой матрицы. Для зерна 100 м значимые значения индекса EmbAbs находятся в диапазоне заполненности от 8 до 14 %, а также на уровне 28 %. Для зерна 1 км значимые значения индекса EmbAbs находятся в диапазоне заполненности от 52.9 до 59.1 %,

для зерна 2 км значимые значения индекса EmbAbs выявлены только для значения заполненности 31 %.

Роль экологических градиентов в структуре метасообщества птиц на северо-востоке Ямала

Анализ структуры метасообщества, выполненный с помощью EMS при ординации матрицы присутствия-отсутствия вдоль основных экологических градиентов при разном пространственном разрешении, выявил сложную и неоднородную картину. Глобальный паттерн, доминирующий в большинстве случаев, соответствует случайному: для 7 из 15 выделенных экологических градиентов структура метасообщества соответствует случайному типу для всех размеров зерна. Только для двух градиентов из 15 неслучайные паттерны отмечены для трех пространственных разрешений: NDVI и высота местности над уровнем моря.

Для зерна 100 м детерминированные паттерны (градиент Глисона и квази-вложенность) характерны для 4 из 15 градиентов. Для зерна 1 км выделено 3 из 15 градиентов, для которых выявлены градиент Глисона, квази-глисоновский градиент и квази-вложенность. Для зерна 2 км выявлено 7 из 15 градиентов с детерминированными паттернами (квази-вложенность и квази-глисон). Для зерна 5 км ни один из паттернов не достигал значимости (случайный паттерн).

Для внутренней структуры метасообщества (ось Score) сила корреляции с основными экологическими градиентами зависит от пространственного разрешения (рис. 4). Так, для зерна 100 м выявлено 10 случаев корреляции из 15 градиентов, однако сила этих корреляций слаба и модули значений коэффициентов корреляции Спирмена находятся в диапазоне 0.080–0.243. Для зерна 1 км число значимых коэффициентов корреляции сохраняется (10 из 15), но сила корреляции значительно возрастает и модули коэффициентов корреляции находятся в диапазоне 0.290–0.743. Для зерна 2 км число статистически значимых коэффициентов корреляции снижается и составляет 8 из 15, но сила корреляции возрастает, а модули коэффициентов корреляции Спирмена находятся в диапазоне 0.421–0.769. Для зерна 5 км число значимых корреляций между внутренней осью Score метасообщества и градиентами среды снижается до 4 из 15, тогда как модули значений коэффициентов корреляции Спирмена достигают максимальных значений и находятся в диапазоне 0.709–0.806.

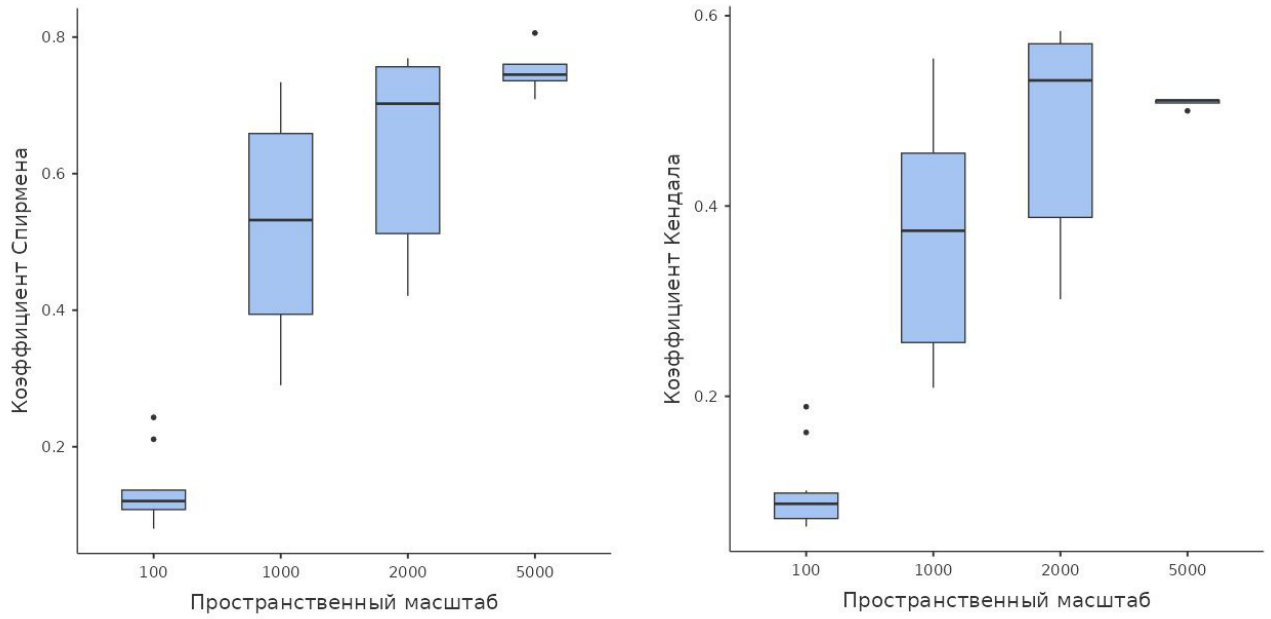


Рис. 4. Масштабная зависимость значимых коэффициентов корреляции между внутренней структурой метасообщества (ось Score) и градиентами среды. Значения коэффициентов корреляции Спирмена и Кендала показана в виде «ящиков с усами». По оси «x» цифрами 100, 1000, 2000 и 5000 показан размер зерна, соответственно 100 м, 1 км, 2 км и 5 км

Fig. 4. Large-scale relationship of significant correlation coefficients between the internal structure of the metacommunity (Score axis) and environmental gradients. The values of the Spearman and Kendall correlation coefficients are shown in the form of "boxes with whiskers". On the x-axis, the numbers 100, 1000, 2000, and 5000 indicate the grain size, corresponding to 100 m, 1 km, 2 km, and 5 km, respectively

Наиболее важные градиенты, влияние которых проявляется для всех пространственных разрешений, связаны с водным режимом местности: высота местности над уровнем моря, MNDWI и площадь водоемов. Также важными градиентами, сохраняющими свое влияние на 3 из 4 пространственных разрешений, являются: площадь промплощадок, площадь сухих тундр, расстояние до вахтового поселка, расстояние до побережья Обской губы, а также NDVI. Вместе с тем градиенты длина рек, площадь песчаных площадок и карьеров, расстояние до аэропорта не влияют на внутреннюю структуру метасообщества (ось Score) ни на одном из пространственных масштабов (корреляция не значима).

Для проверки гипотезы о том, что нелинейность откликов видового богатства на градиенты среды маскирует детерминированную структуру, некоторые градиенты были разбиты на интервалы, выделенные на основе точек перегиба loess-кривой. Затем выполнялся EMS-анализ отдельно для интервалов внутри этих экологических градиентов. Общая закономерность заключается в смене доминирующих паттернов при переходе от одного интервала градиента к другому, причем эта смена, как правило, соответствует направлению изменения видового богатства вдоль градиента. В целом для зерна 100 м детерминированные паттерны (градиент Глисона, квази-глисоновский градиент, квази-вложенность) в пределах отдельных интервалов были выявлены для 14 из 20 (70 %) проанализированных градиентов.

В абсолютном выражении стохастические паттерны (табл. 2) в пределах интервалов градиентов встречаются чаще, чем детерминированные, но детерминированные паттерны локализованы в конкретных типах трендов: в интервалах «роста» или «падения» видового богатства, что отражает процесс последовательного вселения или последовательного выпадения видов при изменении условий среды от экстремальных к оптимальным или от оптимальных к экстремальным. Так, для интервалов «роста видового богатства вдоль градиента» характерен градиент Глисона (7 случаев) или его квазиформа (1 случай). Для интервалов «падение видового богатства вдоль градиента» градиент Глисона встречается значительно реже (1 случай), а квази-глисоновский градиент чаще, чем для интервалов «роста» (4 случая). В пределах интервала «плато» квази-глисоновский градиент отмечен всего 1 раз. Квази-вложенность встречается редко и также может наблюдаться в пределах интервалов «роста» (2 случая) или в интервалах «падение» (1 случай). Случайность же может наблюдаться как для интервалов «роста» (18 случаев), так и для интервалов «падение» (13 случаев), а также для интервалов «плато» (4 случая).

Отдельно стоит отметить градиент «расстояние до промплощадок». Анализ полного градиента выявляет стохастический паттерн, что может быть интерпретировано как отсутствие структуры. Однако разбиение этого градиента на три интервала (плавный рост – плавное падение – плавный рост) раскрывает иную картину: в каждом из этих трех интервалов проявляется хорошо выраженный и статистически значимый градиент Глисона. Это служит подтверждением того, что кажущаяся стохастичность на уровне полного градиента является артефактом усреднения нескольких локальных детерминированных процессов, действующих в разных частях одного и того же экологического градиента.

Для зерна 1 км для градиентов «длина дорог», «расстояние до вахтового поселка», «расстояние до дорог» и «расстояние до побережья» на уровне полного градиента выявлена случайность, но для отдельных интервалов этих градиентов наблюдались детерминированные паттерны – градиент Глисона или его квази-форма. Вложенность и квази-вложенность в пределах интервалов градиентов для зерна 1 км не встречалась.

Обсуждение

Полученные результаты показывают, что метасообщество птиц на северо-востоке Ямала функционирует как иерархически организованный пространственный механизм, где на каждом пространственном масштабе реализуется специфичный набор процессов, определяющих наблюдаемую структуру.

Иерархическая организация экологического пространства и его связь с видовым богатством

Начальным функциональным модулем такого механизма является экологическое пространство, представляющее собой входной фильтр для местного пула видов. На уровне зерна 100 м этот экологический фильтр многомерен: выделено 5 главных компонент, отражающих конкурирующее влияние множества слабых градиентов, создающих многомерное поле для экологических ниш, которое сортирует виды. Вместе с

Таблица 2. Основные паттерны формирования структуры метасообщества в пределах интервалов отдельных градиентов среды. Интервалы выделены на основе точек перегиба loess-кривых. У разных градиентов может быть выделено от 2 до 4 интервалов. Интервалы выделялись только для зерна 100 и и 1 км. Для более крупных пространственных разрешений (2 км и 5 км) выделение интервалов не проводилось из-за уменьшения числа площадок для анализа. В таблице показаны только градиенты, для которых выявлены значимые детерминированные паттерны структуры метасообщества

Градиент	Число интервалов в пределах градиента	Полный градиент	Наличие детерминированных паттернов в пределах интервалов	Интервал 1, паттерн и тренд кривой LOESS для интервала градиента	Интервал 2, паттерн и тренд кривой LOESS для интервала градиента	Интервал 3, паттерн и тренд кривой LOESS для интервала градиента	Интервал 4, паттерн и тренд кривой LOESS для интервала градиента
Пространственное разрешение 100 м							
Площадь озер	2	Случайный	Да	Случайный, рост	Квази-глисон, падение	–	–
MNDWImean	2	Случайный	Да	Квази-вложенность, рост	Квази-глисон, падение	–	–
NDVI mean	2	Глисон	Да	Глисон, рост	Случайный, падение с последующим ростом, но коротким	–	–
NDVI summa	2	Глисон	Да	Глисон, длинный рост	Случайный, падение с выходом на плато и последующим слабым ростом	–	–
Patch Density (PD)	3	Случайный	Да	Случайный, рост	Глисон, рост	Случайный, рост	–
Площадь сырых участков тундр	3	Случайный	Да	Квази-глисон, плавное падение почти плато	Случайный, плавный рост	Случайный, плавное падение	–
Расстояние до аэропорта	4	Случайный	Да	Глисон, рост	Квази-глисон, падение	Случайный, плавный рост	Случайный, плавное падение
Расстояние до ИВПП и перрона	2	Квази-глисон	Да	Случайный, падение	Квази-вложенность, рост	–	–
Расстояние до озер	2	Случайный	Да	Случайный, падение	Квази-глисон, плато	–	–
Расстояние до песчаных площадок и карьеров	3	Случайный	Да	Случайный, падение	Квази-глисон, плавный рост	Квази-глисон, плавное падение	–
Расстояние до побережья	3	Случайный	Да	Случайный, рост	Квази-глисон, падение	Случайный, рост	–

Таблица 2. Продолжение

Градиент	Число интервалов в пределах градиента	Полный градиент	Наличие детерминированных паттернов в пределах интервалов	Интервал 1, паттерн и тренд кривой LOESS для интервала градиента	Интервал 2, паттерн и тренд кривой LOESS для интервала градиента	Интервал 3, паттерн и тренд кривой LOESS для интервала градиента	Интервал 4, паттерн и тренд кривой LOESS для интервала градиента
Расстояние до промплощадок	3	Случайный	Да	Глисон, плавный рост	Глисон, плавное падение	Глисон, плавный рост	–
Расстояние до реки	4	Случайный	Да	Случайный, падение	Случайный, рост	Глисон, падение	Случайный, рост
Высота местности над уровнем моря	3	Глисон	Да	Случайный, рост	Квази-вложенность, падение	Случайный, плато с плавным ограниченным ростом	–
Пространственное разрешение 1 км							
NDVI mean	2	Квази-вложенность	Нет	Случайный, рост	Случайный, падение	–	–
Длина дорог	2	Случайный	Да	Глисон, рост	Случайный	–	–
Расстояние до вахтового поселка	2	Случайный	Да	Случайный, падение	Квази-глисон, рост	–	–
Расстояние до дорог	2	Случайный	Да	Глисон, падение	Случайный, рост	–	–
Расстояние до побережья	3	Случайный	Да	Квази-глисон, рост	Случайный, падение	Случайный, рост	–
Высота местности над уровнем моря	2	Квази-глисон	Нет	Случайный, рост	Случайный, падение	–	–

тем влияние отдельных градиентов на распределение видов взаимно нивелируется.

При переходе к зерну 5 км происходит агрегация локальной гетерогенности и экологическое пространство сворачивается до 1 доминирующей компоненты, что отражает иерархическую организацию ландшафта (Wu, David, 2002), а вариации среды концентрируются в региональном градиенте «побережье – внутренняя часть полуострова Ямал». Одновременно с этим происходит распад ковариационной структуры, при котором антропогенные и локальные градиенты выпадают из единой модели и становятся статистически независимыми от этого доминирующего регионального градиента. Таким образом, увеличение пространственного разрешения от 100 м до 5 км сопровождается переключением с многомерной локальной фильтрации на одномерную региональ-

ную сортировку, где дискретные объекты выступают как фоновый шум относительно доминирующего природного градиента.

Такое пространственно-зависимое изменение экологического пространства определяет инверсионную динамику регуляции видового богатства: множество слабых влияний на уровне зерна 100 м >>> отбор интегральных градиентов на уровне 1 км >>> полное исчезновение связи видового богатства и градиентов на уровне 2 км >>> восстановление связи видового богатства с несколькими сильными градиентами на уровне 5 км.

Вместе с этим происходит консолидация внутренней структуры метасообщества и переход от множества слабых связей на уровне пространственного разрешения 100 м к немногим сильным связям на уровне пространственного разрешения 5 км. Кроме того, на уровне зерна 5 км нелинейные паттерны усредняются, а зависимости приближаются к линейным, что математически также усиливает силу корреляции.

Масштабно-зависимая роль редких видов

Вторым функциональным модулем выступают редкие виды птиц, выполняющие роль динамического регулятора заполнения матрицы присутствия-отсутствия. Причем функция редких видов меняется в зависимости от пространственного разрешения (зерна):

– на уровне зерна 100 м высокая доля редких видов генерирует разорванные видовые диапазоны, т. е. редкие виды из-за низкой численности не могут заселить все подходящие местообитания. Это создает эффект «фрагментационного шума», который маскирует детерминированную структуру и формирует кажущуюся стохастичность. Внешне это соответствует нейтральной теории: виды кажутся эквивалентными, а их распределение случайным. Однако более глубокий анализ показывает, что эта нейтральность может быть иллюзорной, т. к. каждый редкий вид сам по себе структурирован вдоль экологических градиентов в соответствии со своей нишей. Последовательное удаление редких видов срезает локальные пики видового богатства и обнажает хорошо выраженный градиент Глисона. Таким образом, редкие виды выступают как переключатели режимов формирования метасообщества и позволяют прояснить механизм, связывающий нишевую теорию и нейтральную модель Хаббела. Подобный же механизм реализуется и на уровне зерна 1 км.

– при пространственном разрешении 2 км агрегация данных выравнивает локальные пики видового богатства и обеспечивает плавную смену видового состава вдоль градиента, что и приводит к проявлению градиента Глисона уже на уровне полного метасообщества. Удаление редких видов в этом случае разрушает когерентность, и теряется последовательная смена видов вдоль градиента.

– при пространственном разрешении 5 км редкие виды практически отсутствуют, а широкие видовые диапазоны определяют переход метасообщества в режим «гомогенизации».

Таким образом, механизм формирования метасообщества переключается между режимами в зависимости от доли редких видов.

Нишевая теория и теория нейтральности – две стороны одного и того же процесса

Полученные данные также показывают, что нишевая и нейтральная (Hubbell, 2001) теории не являются альтернативными концепциями, а представляют собой два предельных случая одного и того же процесса, различающиеся соотношением между численностью особей в регионе и числом подходящих и доступных для них местообитаний. В обоих случаях виды распределены по местообитаниям в соответствии с их нишами, определяемыми телесно-поведенческой организацией видов. Различие заключается не в механизме выбора местообитаний, а в степени заполненности ландшафта особями.

Когда число особей сопоставимо с числом подходящих местообитаний, почти все пригодные участки оказываются заселенными. В этом случае видовые диапазоны становятся сплошными и наблюдается классический градиент Глисона – упорядоченная смена видов вдоль градиента. Когда число особей меньше, чем число подходящих для них местообитаний, особи выбирают одно подходящее место из множества равнопригодных. Внешне это выглядит как случайный выбор (стохастическое распределение), соответствующий нейтральной теории, но в любом случае виды выбирают местообитания в соответствии со своими нишами на основе своей телесно-поведенческой организации. Ниша вида при этом остается неизменной, но меняется лишь степень ее реализации в пространстве.

Таким образом, нейтральность – это не отсутствие нишевой сортировки, а статистический артефакт, возникающий при недозаселенности ландшафта особями. Редкие виды создают разрывы в видовых диапазонах, которые маскируют детерминированную структуру и порождают кажущуюся случайность. С этой точки зрения нишевая и нейтральная теории описывают одну и ту же реальность, но на разных участках континуума, а переход между ними определяется размерами и заполненностью матрицы присутствия-отсутствия.

Режимы стохастичности: фрагментация и гомогенизация

Третий функциональный модуль отвечает за генерацию наблюдаемых паттернов совместного распределения видов. Стандартная процедура EMS-анализа предполагает, что при незначимой когерентности анализ останавливается и метасообщество классифицируется как случайное. Полученные данные показывают, что такой подход может приводить к ошибочным выводам, особенно в сообществах с высокой долей редких видов с узкими видовыми диапазонами, т. к. эмпирические данные указывают на три качественно различных режима стохастичности:

– Фрагментационная стохастичность наблюдается при размере зерна 100 м и возникает при низкой заполненности матрицы присутствия-отсутствия (6.6 %) и узких видовых диаазонах. В этом случае виды детерминированы локальными градиентами, но демографические ограничения и мозаичное распределение подходящих микроместообитаний создают разрывы в видовых диапазонах. Однако индексы совместной встречаемости Together и C-Score являются значимыми, что указывает на неслучайное распределение видов: одни виды тяготеют друг к другу, другие избегают друг друга. Кроме того, анализ интервалов градиентов показывает, что внутри полных градиентов имеются участки с детерминированными паттернами. В таких случаях EMS-анализ может давать ложный вывод о случайном паттерне формирования метасообщества, тогда как на самом деле существует детерминированная структура, маскированная фрагментацией или узостью видовых диапазонов.

– Гомогенизационная стохастичность наблюдается при размере зерна 5 км и возникает при высокой заполненности матрицы присутствия-отсутствия (49.2 %), когда большинство видов присутствуют в большинстве ячеек, а видовые диапазоны становятся широкими и перекрывающимися. В этих условиях индексы EMS-анализа не могут выявить когерентность или оборот видов и метасообщество вновь классифицируется как случайное. При этом видовое богатство регулируется тремя сильными градиентами, а внутренняя структура метасообщества (ось Score) очень сильно коррелирует с этими градиентами. Случайными в таком случае являются только видовой состав и его смена вдоль градиента, но это следствие гомогенности, а не истинного отсутствия структуры.

– Истинная случайность для полного метасообщества не выявлена ни для одного из исследованных пространственных масштабов. Истинная стохастичность может быть диагностирована при одновременной незначимости всех индексов (EmbAbs, C-Turn, Together, C-Score, Morisita, NODF), при отсутствии корреляции внутренней оси метасообщества (Score) с градиентами среды, а также при отсутствии связи видового богатства с градиентами среды.

Проведенный анализ показывает, что метасообщество птиц на северо-востоке Ямала в условиях антропогенного воздействия всегда структурировано, но характер этой структуры может меняться с масштабом и зависит от заполненности матрицы присутствия-отсутствия, соотношения ширины и степени перекрытия видовых диапазонов.

Антропогенные объекты включают локальную сортировку видов

Четвертый функциональный модуль связан с техногенной инфраструктурой, которая функционирует как локальный усилитель детерминизма. В ненарушенной тундре градиенты плавные, а редкость видов способствует маскировке структуры метасообщества. Расположенные на песчаных отсыпках антропогенные объекты создают резкие экологические контрасты на коротких дистанциях, что приводит к нишевому разделению и экологической фильтрации. Это проявляется в динамике индексов совместной встречаемости. Значимые индексы Together и C-Score при зерне 100 м отражают формирование функциональных групп видов вокруг объектов инфраструктуры и связанного с ними изменения гидрологического режима. При зерне 5 км локальные контрасты усредняются, а антропогенные объекты становятся точечными элементами, распределенными по большим территориям. В результате этого

различия между такими крупными квадратами нивелируются и индексы агрегации и сегрегации становятся незначимыми.

Таким образом, антропогенные объекты не только нарушают естественную структуру метасообщества, но и выступают в качестве «детерминирующих островов» в стохастическом ландшафте, создавая мозаику из различных режимов формирования метасообщества. Кроме того, антропогенные объекты создают положительную когерентность и инициируют оборот видов, выявляющийся вблизи таких объектов, что может служить чувствительным индикатором начальных стадий трансформации метасообщества, опережающим изменения в видовом составе или богатстве.

Критический порог при пространственном разрешении 2 км: компенсаторная динамика и пик мозаичности

Пятым модулем выступает пространственное разрешение 2 км, функционирующее как иерархический порог переключения доминирующих процессов. На этом масштабе наблюдается несколько синхронизированных состояний:

– Ни один из 15 градиентов не предсказывает видовое богатство, что указывает на компенсаторную динамику. В этом случае при изменении условий среды вдоль градиента одни виды постепенно выпадают, тогда как другие появляются, что приводит к сохранению постоянства видового богатства.

– Значимый оборот и градиент Глисона. На уровне зерна 2 км видовые диапазоны становятся непрерывными, но еще не перекрываются в значительной степени, что обеспечивает статистически различимую последовательную смену видового состава.

– Максимальная структурная сложность метасообщества. Одновременная значимость индексов C-Turn, Together, C-Score свидетельствует о балансе разнонаправленных процессов: последовательной смены видов, функциональной агрегации, сегрегации и блоковой организации видов метасообщества.

В целом пространственное разрешение 2 км можно охарактеризовать как переходную зону между локальными и региональными процессами. На микроуровне (зерно 100 м) доминируют локальные процессы (микроградиенты, сортировка вдоль интервалов градиентов, случайное заселение подходящих микроместообитаний редкими видами), а на макроуровне (зерно 5 км) преобладают региональные процессы (например, климат). На уровне зерна 2 км проявляются оба типа таких процессов, что приводит к ситуации, когда видовое богатство не зависит от градиентов, тогда как видовой состав детерминированно меняется.

Предложения по расширению типологии EMS-анализа

На основе полученных данных предлагается расширить диагностическую схему для EMS-анализа, которая не останавливается при незначимости когерентности, а дополнительно анализирует индексы совместной встречаемости, корреляцию видового богатства и экологических градиентов, корреляцию внутренней оси метасообщества и градиентов, а также учитывает заполненность матрицы.

Предлагаемые паттерны формирования метасообщества имеют следующий вид:

1) Фрагментированный градиент Глисона – в этом случае детерминированная структура и оборот видов есть и значимы, но индекс когерентности не значим, т. е. видовые диапазоны независимо выстроены вдоль градиента, но сами эти диапазоны имеют разрывы или же они являются очень узкими, что связано с большой долей редких видов.

2) Фрагментационная стохастичность – для этого типа стохастичности характерны узкие и разорванные видовые диапазоны при низкой заполненности матрицы присутствия-отсутствия.

3) Гомогенная стохастичность – для этого типа стохастичности характерна высокая заполненность матрицы и перекрывающиеся видовые диапазоны, при которых когерентность не значима.

4) Истинная стохастичность (истинная случайность) – для этого типа случайного паттерна характерны незначимость всех индексов, незначимость коэффициентов корреляции видового богатства и внутренней оси метасообщества с градиентами среды.

Дополнительно необходимо анализировать отдельные интервалы градиентов с целью выявления детерминированных паттернов, которые при их объединении на уровне полного градиента могут давать случайный паттерн. В этом случае выявленная случайность может быть артефактом нелинейности, а не результатом отсутствия структуры.

Заключение

Полученные результаты показывают, что

метасообщество птиц на северо-востоке Ямала представляет собой вложенные пространственные иерархии, где каждый пространственный масштаб характеризуется специфическим сочетанием механизмов регуляции видового богатства и видового состава.

Функционирование метасообщества птиц на северо-востоке Ямала определяется взаимодействием нескольких ключевых элементов (иерархическая организация экологического фильтра, доля редких видов, различные режимы стохастичности и антропогенное усиление детерминированных процессов) с критическим порогом на уровне пространственного разрешения 2 км.

Видимая стохастичность может быть не результатом отсутствия структуры метасообщества, а следствием фрагментации или гомогенизации видовых диапазонов. Понимание этой сложной механики функционирования реального метасообщества требует отказа от поиска универсальных паттернов в пользу масштабно-зависимого подхода.

Библиография

Попов С. В. Структура метасообщества птиц на границе тайги и лесостепи Зауралья (Россия): связь с градиентами среды, пространственными процессами и биотическими взаимоотношениями // Принципы экологии. 2018. № 4. С. 97–119. DOI: 10.15393/j1.art.2018.7662

Раковская Э. М., Давыдова М. И. География России : В 2 ч. М.: Гуманит. изд. центр ВЛАДОС, 2001а. Ч. 1. 288 с.

Раковская Э. М., Давыдова М. И. География России : В 2 ч. М.: Гуманит. изд. центр ВЛАДОС, 2001б. Ч. 2. 288 с.

Grinnell J. The niche-relationships of the California thrasher // Auk. 1917. Vol. 34. P. 427–433.

Hubbell S. P. The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography. Princeton University Press, 2001. 375 p.

JASP Team. JASP. Version 0.19.3. 2024. URL: https://jasp-stats.org (дата обращения: 12.05.2026).

IOC World Bird List (v15.1). 2025. Gill F., Donsker D., Rasmussen P. (Eds.). DOI: 10.14344/IOC.ML.15.1 (дата обращения: 12.05.2026).

Karger D. N., Lange S., Hari C., Reyer C. P. O., Conrad O., Zimmermann N. E., Frieler K. CHELSA-W5E5: Daily 1 km meteorological forcing data for climate impact studies // Earth System Science Data. 2023. Vol. 15 (6). P. 2445–2464. DOI: 10.5194/essd-15-2445-2023

Leibold M. A., Holyoak M., Mouquet N., Amarasekare P., Chase J. M., Hoopes M. F., Holt R. D., Shurin J. B., Law R., Tilman D., Loreau M., Gonzalez A. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology // Ecology Letters. 2004. Vol. 7. P. 601–613.

Leibold M. A., Mikkelson G. M. Coherence, species turnover and boundary clumping: elements of metacommunity structure // Oikos. 2002. Vol. 97. P. 237–250.

Looijen R. C., Andel J. Ecological communities: conceptual problems and definitions // Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics. 1999. Vol. 2/2. P. 210–222.

Ozkan K., Svenning J.-C., Jeppesen E. Environmental species sorting dominates forest-bird community assembly across scales // Journal of Animal Ecology. 2013. Vol. 82 (1). P. 266–274. DOI: 10.1111/j.1365-2656.2012.02019.x

Porter C., Howat I., Noh M. J., Husby E., Khuvis S., Danish E., Tomko K., Gardiner J., Negrete A., Yadav B., Klassen J., Kelleher C., Cloutier M., Bakker J., Enos J., Arnold G., Bauer G., Morin P. ArcticDEM – Strips, Version 4.1. 2022. Harvard Dataverse. V1. DOI: 10.7910/DVN/C98DVS

Presley S. J., Higgins C. L., Willig M. R. A comprehensive framework for the evaluation of metacommunity structure // Oikos. 2010. Vol. 119. P. 908–917.

The jamovi project. jamovi. Version 2.6. 2025. URL: https://www.jamovi.org (дата обращения: 12.05.2026).

Ulrich W. Turnover – a FORTRAN program for analysis of species associations. Version 1.1. 2012. URL: www.umk.pl/~ulrichw. Turnover (дата обращения: 12.05.2026).

Ulrich W., Almeida-Neto M., Gotelli N. G. A consumer's guide to nestedness analysis // Oikos. 2009. Vol. 118. P. 3–17.

Wu J., David J. L. A spatially explicit hierarchical approach to modeling complex ecological systems: theory and applications // Ecological Modelling. 2002. Vol. 153. P. 7–26.

SCALE-DEPENDENT REGULATION AND THE MOSAIC NATURE OF THE MODES OF BIRD METACOMMUNITY FORMATION IN THE TUNDRA OF NORTHEASTERN YAMAL.

POPOV Sergey Vladimirivich

Laboratory of Environmental Studies, 623418, Sverdlovsk Oblast, Kamensk-Uralsky, Prokopjev St., 21, mail@ecology-lab.com

Key words:
bird metacommunity
spatial organization
EMS analysis
Gleason gradient
ecological gradients
bird communities
tundra
Yamal

Summary: The scale-dependent organization and mechanisms of formation of tundra bird meta-communities remain poorly studied. The aim of this study is to identify the main patterns of meta-community formation among birds in the tundra in the northeast of Yamal, taking into account the spatial scale, the role of rare species, and the nonlinearity of ecological responses. Based on a network of 708 survey points, a presence-absence matrix was constructed for 54 bird species. The structure of meta-community was studied using the EMS method with a multilevel approach. It included an analysis of the complete meta-community and along ecological gradients, division of gradients into intervals and subsequent EMS analysis of each interval, step-by-step removal of rare species, and analysis for four spatial resolutions (100 m, 1 km, 2 km, and 5 km). Regulation of species composition was determined only at a spatial resolution of 2 km, where the Gleason gradient was detected. For other spatial resolutions, the observed randomness reflected the fragmentation of species ranges due to a large number of rare species or their overlap and high density of the matrix. The studied meta-community is organized hierarchically and represents a mosaic of deterministic and random patterns. Each spatial resolution has its own set of mechanisms for meta-community formation. A spatial resolution of 2 km is a critical threshold at which the dominant processes change: the regulation of species richness is replaced by the regulation of species composition. As spatial resolution increased, the number of significant correlations with environmental gradients decreased, while the strength of the correlations increased. It means that, with increasing spatial resolution, the internal structure of the meta-community is increasingly determined by a decreasing number of strong environmental factors. Most of the gradients for a spatial resolution of 100 m contain deterministic EMS patterns hidden by nonlinearity at the level of full gradients. Apparent stochasticity can mask the deterministic structure in communities with a high proportion of rare species. To understand the complex nature of the mechanisms underlying the formation of real meta-communities, hierarchical multiscale approaches are required.

Received on: 17 September 2026 **Published on:** 29 September 2026

References

Grinnell J. The niche-relationships of the California thrasher, Auk. 1917. Vol. 34. P. 427–433.

Hubbell S. P. The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography. Princeton University Press, 2001. 375 p.

IOC World Bird List (v15.1). 2025. Gill F., Donsker D., Rasmussen P. (Eds.). DOI: 10.14344/IOC.ML.15.1 (data obrascheniya: 12.05.2026).

JASP Team. JASP. Version 0.19.3. 2024. URL: https://jasp-stats.org (data obrascheniya: 12.05.2026).

Karger D. N., Lange S., Hari C., Reyer C. P. O., Conrad O., Zimmermann N. E., Frieler K. CHELSA-W5E5: Daily 1 km meteorological forcing data for climate impact studies, Earth System Science Data. 2023. Vol. 15 (6). P. 2445–2464. DOI: 10.5194/essd-15-2445-2023

Leibold M. A., Holyoak M., Mouquet N., Amarasekare P., Chase J. M., Hoopes M. F., Holt R. D., Shurin J. B., Law R., Tilman D., Loreau M., Gonzalez A. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology, Ecology Letters. 2004. Vol. 7. P. 601–613.

Leibold M. A., Mikkelson G. M. Coherence, species turnover and boundary clumping: elements of meta-community structure, Oikos. 2002. Vol. 97. P. 237–250.

Looijen R. C., Andel J. Ecological communities: conceptual problems and definitions, Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics. 1999. Vol. 2/2. P. 210–222.

Ozkan K., Svenning J, C., Jeppesen E. Environmental species sorting dominates forest-bird community assembly across scales, Journal of Animal Ecology. 2013. Vol. 82 (1). P. 266–274. DOI: 10.1111/j.1365-2656.2012.02019.x

Popov S. V. The structure of bird metacommunities at the boundary of the taiga and forest-steppe in the Trans-Urals (Russia): its relationship with environmental gradients, spatial processes, and biotic interactions, Principy ekologii. 2018. No. 4. P. 97–119. DOI: 10.15393/j1.art.2018.7662

Porter C., Howat I., Noh M. J., Husby E., Khuvis S., Danish E., Tomko K., Gardiner J., Negrete A., Yadav B., Klassen J., Kelleher C., Cloutier M., Bakker J., Enos J., Arnold G., Bauer G., Morin P. ArcticDEM – Strips, Version 4.1. 2022. Harvard Dataverse. V1. DOI: 10.7910/DVN/C98DVS

Presley S. J., Higgins C. L., Willig M. R. A comprehensive framework for the evaluation of metacommunity structure, Oikos. 2010. Vol. 119. P. 908–917.

Rakovskaya E. M. Davydova M. I. Geography of Russia: V 2 ch. M.: Gumanit. izd. centr VLADOS, 2001a. Ch. 1. 288 p.

Rakovskaya E. M. Davydova M. I. Geography of Russia: V 2 ch. M.: Gumanit. izd. centr VLADOS, 2001b. Ch. 2. 288 p.

The jamovi project. jamovi. Version 2.6. 2025. URL: https://www.jamovi.org (data obrascheniya: 12.05.2026).

Ulrich W. Turnover – a FORTRAN program for analysis of species associations. Version 1.1. 2012. URL: www.umk.pl/~ulrichw. Turnover (data obrascheniya: 12.05.2026).

Ulrich W., Almeida-Neto M., Gotelli N. G. A consumer's guide to nestedness analysis, Oikos. 2009. Vol. 118. P. 3–17.

Wu J., David J. L. A spatially explicit hierarchical approach to modeling complex ecological systems: theory and applications, Ecological Modelling. 2002. Vol. 153. P. 7–26.

научный электронный журнал
ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ
http://ecopri.ru

ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
http://petrsu.ru

УДК 57.033+574.24+577.34

ОЦЕНКА ЗАЩИТНЫХ СВОЙСТВ ЛИГНИНОВ ПРИ ХРОНИЧЕСКОМ ПОСТУПЛЕНИИ УРАНА В ОРГАНИЗМ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

РАСКОША Оксана Вениаминовна — *кандидат биологических наук, Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук (ИБ ФИЦ Коми НЦ УрО РАН), 167982, Республика Коми, Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28, raskosha@ib.komisc.ru*

РАЧКОВА Наталия Гелиевна — *кандидат биологических наук, Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук (ИБ ФИЦ Коми НЦ УрО РАН), 167982, Республика Коми, Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28, rachkova@ib.komisc.ru*

КАРМАНОВ Анатолий Петрович — *доктор химических наук, Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук (ИБ ФИЦ Коми НЦ УрО РАН), 167982, Республика Коми, Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28, apk0948@ib.komisc.ru*

КОЧЕВА Людмила Сергеевна — *доктор химических наук, Институт геологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук (ИБ ФИЦ Коми НЦ УрО РАН), 167982, г. Сыктывкар, ул. Первомайская, 54, lskocheva@geo.komisc.ru*

Ключевые слова:
уран
Avena sativa
Rhodíola rósea
мелкие млекопитающие
бионакопление
выживаемость
защитный эффект

Аннотация: Проведена оценка защитных свойств лигнинов, полученных из стеблей овса *Avena sativa* и родиолы розовой *Rhodíola rósea*, при хроническом пероральном поступлении урана-238 в организм мышей линии СВА. Животные в течение 30 суток получали растворы нитрата уранила с концентрациями урана 2.03, 6.1 и 12.2 мг/л. Установлено, что накопление урана в организме мышей возрастало непропорционально его концентрации, что может указывать на физиологические барьеры аккумуляции радионуклида. После профилактического приема растворов лигнинов в качестве антидотов к бионакоплению урана (12.2 мг/л) смертность мышей снижалась: у самок – на 20 % (лигнин родиолы) и на 30 % (лигнин овса), у самцов – на 10 % (оба лигнина). Защитный эффект (20-кратное снижение содержания урана) зафиксирован в организме самок старшей возрастной группы (7–12 месяцев), тогда как у самцов того же возраста и у более молодых (4–6 месяцев) особей обоего пола барьерные свойства лигнинов не проявлялись. Полученные результаты открывают перспективы для разработки специализированных антидотных пищевых добавок с учетом половозрастных характеристик животных, а также могут быть полезными для дальнейшего углубленного изучения механизмов детоксикации организмов от радионуклидов.

© Петрозаводский государственный университет
© Раскоша О. В., Рачкова Н. Г., Карманов А. П., Кочева Л. С.

Получена: 05 июня 2026 года **Подписана к печати**: 29 сентября 2026 года

Введение

Проблема загрязнения окружающей среды ураном, обусловленная деятельностью ядерного топливного цикла и добывающей промышленности, создает серьезную экологическую угрозу, поскольку этот радиоактивный элемент, накапливаясь в трофических цепях, способен вызывать интоксикацию млекопитающих, включая человека. Для некоторых групп организмов безопасность урана нельзя гарантировать даже при его концентрациях в среде обитания, значительно более низких, чем рекомендовано для питьевых вод Всемирной организацией здравоохранения (ВОЗ) (Sheppard, Sheppard, 2005; Guidelines…, 2022). Уран – поливалентный химический радиоактивный элемент, ионы которого характеризуются высокой плотностью заряда и склонны к разнообразным физико-химическим реакциям: гидратации, комплексообразования и гидролиза. Эти свойства в значительной мере определяют биологические эффекты воздействия его радионуклидов на животных. Важно отметить, что изотопы урана, в частности уран-238 и уран-235, которые являются родоначальниками двух природных рядов, обладают не только радиоактивностью, но и высокой токсичностью, которая проявляется в оксидативном стрессе и дисбалансе в редокс-системах живых клеток, нарушая регуляторные механизмы в органах-мишенях (Domingo, 2001; Sheppard, Sheppard, 2005; Garmash et al., 2014; Kudyasheva et al., 2021; Tan et al., 2024; Li et al., 2026). В организм млекопитающих уран может поступать разными путями (через кожу, раны или ротовую полость) и тем самым определять особенности депонирования и скорости всасывания радионуклидов в различные органы (Tracy et al., 1992). Пероральный путь (через желудочно-кишечный тракт) является основным маршрутом поступления урана в организм при потреблении загрязненной питьевой воды (Frelon et al., 2005). Известно, что абсорбция урана в желудочно-кишечном тракте не превышает 0.2–6 % от поступившей дозы (Konietzka, 2015; Bolt et al., 2018). Из системного кровотока основная масса урана быстро выводится с мочой, однако, будучи депонированным в костной ткани и почках, он медленно покидает организм, что может вызывать острую почечную недостаточность (Tracy et al., 1992; Domingo, 2001; Li et al., 2026; Wang et al., 2026). Острая токсичность урана для некоторых млекопитающих проявляется при употреблении ацетата уранила в диапазоне доз от 20 до 1280 мг/кг массы тела (Domingo et al., 1987). При этом суммарная доза после 14-дневного употребления урана, при которой достигается 50 % гибель лабораторных мышей, составляет 242 мг/кг. Выявлено, что ионы уранила даже в микромолярных концентрациях усиливают радиационно-индуцированный окислительный стресс и значительно увеличивают смертность мышей, подвергшихся сублетальным дозам рентгеновских лучей (Garmash et al., 2014).

В настоящее время поиск эффективных средств защиты при урановой интоксикации остается актуальной задачей (Cao et al., 2024; Li et al., 2026), решение которой требует использования стандартизированных животных в строго контролируемых токсикологических условиях, моделирующих хроническое поступление урана в организм животных разного возраста и пола (Bolt et al., 2018; Kudyasheva et al., 2021). Среди препаратов на основе известных классов протекторов (ферментативные антиоксиданты, фенольные соединения, миметики ферментов, содержащие амино- или гидроксильные функциональные группы соединения и др.) для защиты живых организмов от токсического воздействия урана рассматривают в качестве перспективных некоторые хелатирующие препараты (деферипрон (L1), 1-(2-гидрокси-этокси)-метил-2-метил-3-гидрокси-4-пиридинон (HEML1), углеводные полимеры (β- (1, 3)- D-глюкан), ионы цинка, галловая кислота, фосфорилированные пептиды и другие соединения (Гудков и др., 2014; Du et al., 2024; Tan et al., 2024; Li et al., 2026).

Существует гипотеза, что защитную роль при урановой интоксикации млекопитающих могут сыграть препараты на основе лигнинов, обладающие широким биомедицинским потенциалом (Karmanov et al., 2024). Прежде всего уникальные свойства лигнинов обусловлены комплексом их физико-химических (сложная структура, реактивность) и биологических (биоразложение, биосовместимость) характеристик наряду с низкой токсичностью. Биомедицинские эффекты этих природных биополимеров многие авторы (Houpert et al., 2005; Кочева и др., 2007; Barapatre et al., 2016; Hasegawa et al., 2015; Vinardell et al., 2017; Karmanov et al., 2024; Raskosha et al., 2024) связывают с тем, что они служат источником природных полифенолов, которые обладают доказанным

благоприятным воздействием на здоровье животных и человека: защищают от окислительного стресса, сердечно-сосудистых заболеваний, диабета, астмы, нейродегенеративных болезней и замедляют старение. Наряду с различными аспектами биологической активности преимуществами препаратов лигнинов перед другими антиоксидантами являются растворимость в водных средах, длительный срок годности, природное происхождение, а также способность к взаимодействию с ураном по нескольким механизмам (Karmanov et al., 2024).

Целью данного исследования была оценка защитных свойств лигнинов овса *Avena sativa* и родиолы розовой *Rhodíola rósea* при хроническом пероральном поступлении урана-238 в организм мелких млекопитающих.

Материалы

Исследования проводили на половозрелых самцах и самках мышей линии *CBA* из УНУ «Научная коллекция экспериментальных животных» Института биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН (http://www.ckp-rf.ru/usu/471933/) в весенний период (апрель – май 2025 г.). Все манипуляции с мышами осуществляли в соответствии с требованиями директивы 2010/63/EU Европейского парламента о защите животных, используемых в научных целях (Directive 2010/63/EU, 2022). Протокол исследования рассмотрен и одобрен Комитетом по биоэтике Института биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН (Протокол № 4 от 11 апреля 2024 г.).

Для проведения экспериментов выбраны лигнины, выделенные из стеблей овса (*Avena sativa*) и родиолы розовой (*Rhodiola rosea*), поскольку для этих биополимеров ранее нами были установлены высокая антиоксидантная активность и биомедицинский потенциал (Karmanov et al., 2023, 2024; Raskosha et al., 2024). Химическая характеристика образцов приведена в (Кочева и др., 2007). Растительный материал заготовлен в Ботаническом саду Института биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН (г. Сыктывкар, Республика Коми). В работе применяли водорастворимую (гидратированную) форму лигнинов (Карманов и др., 2006), поскольку их растворимость в воде критически важна для биодоступности и усвояемости животными. Для этого лигнинсодержащее сырье обрабатывали водным диоксаном в присутствии соляной кислоты при температуре кипения с последующей обработкой диоксанлигнина раствором щелочи до полного растворения, настаиванием щелочного раствора с катионитом до pH = 7. Вследствие таких химических манипуляций существенно повышалась растворимость лигнина, были получены лигнинные препараты, наиболее близкие по химической структуре и свойствам к нативному биополимеру. Растворы лигнинов животные получали перорально в концентрации 0.01 % в профилактическом режиме в течение 14 суток до употребления токсиканта.

Методы

Для оценки защитных свойств лигнинов в отношении урана было проведено три эксперимента на 230 половозрелых мышах линии *CBA* (масса тела на начало экспериментов 22–29 г). *В первом эксперименте* для предварительной оценки уровня бионакопления урана использовали самцов (45 особей, возраст 7–12 мес, *n* = 9 на каждую группу) с применением в качестве питья в течение 30 суток растворов нитрата уранила ($UO_2(NO_3)_2 \cdot 6H_2O$) с концентрациями – 4.29 мг/л (2.03 мг урана/л), 12.85 мг/л (6.1 мг урана/л) и 25.74 мг/л (12.2 мг урана/л) (опытные группы I, II и III соответственно) (табл. 1). Эти концентрации могут характеризоваться как высокие, поскольку они превышают на несколько порядков не только рекомендованные ВОЗ содержания урана в питьевых водах (0.015 мг/л), но и типичный диапазон его варьирования в природных поверхностных резервуарах мира (Guidelines…, 2022). Для приготовления растворов использовали гексагидрат нитрата уранила квалификации ХЧ. Контролем служили группы животных, употреблявших водопроводную воду (СанПиН 1.2.3685-21) (группа «Контроль») или раствор лигнина (группа «Контроль 1»). *Во втором эксперименте* оценивали выживаемость животных обоего пола (120 животных, возраст 7–12 мес, *n* = 10 на каждую группу) в течение 30 суток при раздельном и сочетанном пероральном употреблении растворов лигнинов (0.01 %) в профилактическом режиме и нитрата уранила с концентрацией 25.74 мг/л (12.2 мг урана/л) (табл. 2). Согласно расчетам, суточное поступление урана-238 с питьем на особь составило 0.061 мг (2.4 мг/кг/сут), суммарное поступление за весь эксперимент составило 1.8 мг на особь (73 мг/кг массы тела). *В третьем эксперименте* оценивали различия показателей бионакопления урана в организме самцов и самок двух возрастных групп (65 особей, возраст 4–6 и 7–12 месяцев, *n* = 6–9 на каж-

дую группу), принимавших в течение 30 суток раствор с содержанием нитрата уранила 25.74 мг/л после предварительного 14-дневного приема лигнинов (табл. 3). Выбор возрастных групп основывался на различиях в метаболизме у животных разного возраста, что может влиять на процессы бионакопления тяжелых металлов и эффективность действия антидотов (Domingo et al., 1987).

Животных опытных и контрольных групп содержали в одинаковых условиях вивария в поликарбонатных клетках (размер 35 × 22 × 90 cm; Tecniplast, Италия) при температуре 20–22 °C и влажности воздуха 40–55 %, при естественном освещении. Рацион питания мышей состоял из сбалансированных брикетированных кормов («Чара» ООО Фаворит, Россия), доступ к пище и воде, а также к исследуемым веществам был *ad libitum*.

Концентрацию урана в животных образцах определяли высокочувствительным люминесцентным методом на фотометре ЛЮФ-57 (Россия), в котором содержание урана оценивается путем сравнения интенсивности свечения счетного образца и внутренних, встроенных в конструкцию прибора, стандартных образцов, содержащих известное количество радиоактивного элемента. Измерение их люминесценции позволяет определить 10–11 г урана при ошибке не выше 15 %.

Статистический анализ данных по выживаемости животных проводили с применением программной среды R. Кривые выживаемости строили по методу Каплана – Майера с использованием пакета survival (Therneau, 2026). Показатели бионакопления урана представлены в таблицах как среднее значение и его ошибка (X ± SD), а также указан диапазон значений (min – max). Данные проверяли на нормальность распределения с применением критерия Шапиро – Уилка. Для выявления статистически значимых различий между опытными и контрольными группами животных использовали непараметрический критерий Манна – Уитни. Статистически значимыми считались разичия при $p \leq 0.05$.

Результаты

Оценка интенсивности бионакопления урана при потреблении животными растворов нитрата уранила с концентрациями 4.29, 12.87 и 25.74 мг/л (I, II и III опытные группы соответственно) показала (см. табл. 1), что после 30 суток воздействия раствора с концентрацией 25.74 мг/л среднее содержание токсиканта в организме достигало 0.13 мг/кг массы тела. Это на 42 % больше, чем при употреблении животными раствора соли урана с концентрацией 12.87 мг/л. Также было установлено, что животные групп «Контроль» и «Контроль I», не получавшие с питьем уран, и особи опытной группы I, употреблявшей его из раствора с концентрацией 4.29 мг/л, по уровню среднего содержания радиоактивного элемента в организме не отличались друг от друга. В целом это подтвердило чистоту исходного сырья для получения лигнинов в отношении содержания урана, а также продемонстрировало, что интенсивность его аккумуляции животными из питьевых растворов имеет сложный характер. При увеличении концентрации радиоактивного элемента в питье поступательно возрастал абсолютный уровень его накопления в организме животных. При этом степень абсорбции урана была не прямо пропорциональна исходной концентрации раствора нитрата уранила. Так, при двукратном возрастании исходной концентрации нитрата уранила в питье от 12.87 до 25.74 мг/л его содержание в организме животных увеличивалось гораздо менее интенсивно.

Во втором эксперименте защитное профилактическое действие лигнинов, выделенных из овса и родиолы розовой, оценивали по показателям выживаемости (рис. 1) и общей смертности (см. табл. 2) самцов и самок мышей, употреблявших уран из растворов с концентрацией нитрата уранила 25.74 мг/л. Полученные данные продемонстрировали 100 % выживаемость животных разного пола, получавших в качестве питья растворы лигнинов. Употребление раствора нитрата уранила (III опытная группа) вызывало 50 % смертность самок, что было статистически значимо выше по сравнению с интактным контролем (p = 0.005), и 20 % смертность самцов. Предварительный прием растворов лигнинов на фоне урановой интоксикации повышал выживаемость животных, причем наиболее выраженный эффект наблюдали у самок; лигнин родиолы розовой снижал их смертность на 20 %, лигнин овса – на 30 %. У самцов оба лигнинных препарата были менее эффективны в отношении урана, снижая смертность на 10 %.

Таблица 1. Бионакопление урана половозрелыми самцами при пероральном хроническом поступлении растворов лигнина и нитрата уранила

Опытная группа	Условия эксперимента	Среднее содержание урана в сырой биомассе, мг/кг (X ± SD)
Контроль	Водопроводная вода	0.0086 ± 0.0008
Контроль I	Лигнина родиолы розовой, 14 суток	0.0086 ± 0.0005
I	Раствор нитрата уранила 4.29 мг/л (2.03 мг урана/л), 30 суток	0.0095 ± 0.0008
II	Раствор нитрата уранила 12.87 мг/л (6.1 мг урана/л), 30 суток	0.092 ± 0.002
III	Раствор нитрата уранила 25.74 мг/л (12.2 мг урана/л), 30 суток	0.130 ± 0.002*

Примечание. В каждой группе по 9 особей. * – различия статистически значимы от контрольной группы при $p \leq 0.05$.

Таблица 2. Общая смертность мышей после употребления растворов лигнинов в профилактическом режиме (14 суток) и нитрата уранила с концентрацией 25.74 мг/л (30 суток)

Опытная группа	Условия эксперимента*	Пол животного	
		самки, %	самцы, %
III	Нитрат уранила	50	20
IV	Лигнин родиолы розовой + нитрат уранила	30	10
V	Лигнин овса + нитрат уранила	20	10

Примечание. В каждой группе по 10 особей. * – группы, в которых выживаемость особей составила 100 %, не приведены.

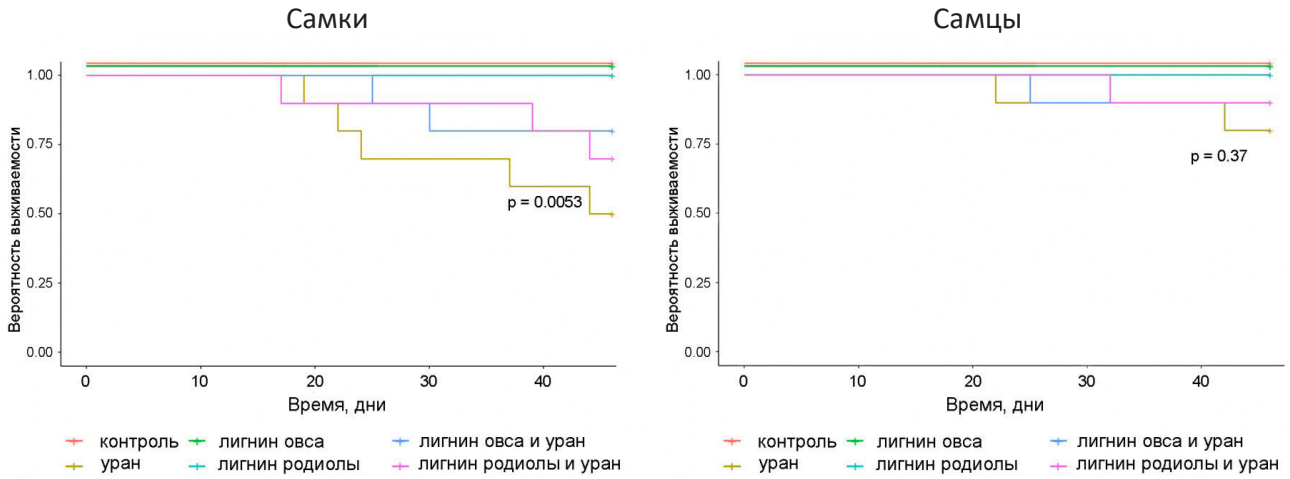


Рис. 1. Выживаемость самок (А) и самцов (Б) при раздельном и сочетанном употреблении растворов лигнинов и нитрата уранила с концентрацией 25.74 мг/л. В каждой группе по 10 особей

Fig. 1. Survival of females (A) and males (B) with separate and combined use of lignin and uranyl nitrate solutions with a concentration of 25.74 mg/l. There are 10 individuals in each group

Изучение защитного действия лигнинов на показатели бионакопления урана самками и самцами мышей разных возрастных групп (табл. 3) позволило установить, что после применения лигнина родиолы розовой содержание токсиканта в организме самок старшей возрастной группы, употреблявших раствор нитрата уранила, существенно (более чем в 20 раз) уменьшалось. У самцов того же возраста лигнины проявляли защитные функции в меньшей степени. Так, среднее накопление урана вследствие профилактического приема лигнина овса снижалось на 10 % от максимально возможного уровня. Лигнин родиолы розовой не оказывал протекторное действие

на самцов старшей возрастной группы, т. к. средние концентрации радионуклида в их организме после употребления лигнинного препарата даже увеличивались (примерно на 30 %). У более молодых самок и самцов защитное действие лигнина в отношении аккумуляции урана также выявить не удалось. Важно отметить, что абсолютная величина содержания урана в организме молодых самок как при профилактическом употреблении лигнинов, так и без них была значительно больше, чем у самок возраста свыше 7 месяцев. Так, для молодых самок она составляет в среднем 0.76 мг/кг в отсутствие профилактического приема лигнинов и 0.81 мг/кг – при употреблении лигнина родиолы розовой. В то же время для самок старшей возрастной группы средние значения этих показателей составляли около 0.19 мг/кг и 0.008 мг/кг соответственно.

Таблица 3. Содержание урана в организме мышей разного пола и возраста после употребления растворов лигнинов в профилактическом режиме (14 суток) и нитрата уранила с концентрацией 25.74 мг/л (30 суток)

Опытная группа	Пол животного	Условия эксперимента	Среднее содержание урана в сырой биомассе, мг/кг (X ± SD)	Диапазон значений содержания урана в сырой биомассе, мг/кг (min – max)
Возраст животного – 7–12 месяцев				
III	Самки	Нитрат уранила	0.19 ± 0.01	0.17–0.21
IV		Лигнин родиолы розовой + нитрат уранила	0.008 ± 0.002*	0.006–0.010
III	Самцы	Нитрат уранила	0.130 ± 0.002	0.120–0.140
IV		Лигнин родиолы розовой + нитрат уранила	0.171 ± 0.008*	0.160–0.180
V		Лигнина овса + нитрат уранила	0.112 ± 0.020	0.10–0.140
Возраст животного – 4–6 месяцев				
III	Самки	Нитрат уранила	0.76 ± 0.03	0.70–0.82
IV		Лигнин родиолы розовой + нитрат уранила	0.81 ± 0.03	0.75–0.87
III	Самцы	Нитрат уранила	0.104 ± 0.003	0.094–0.112
IV		Лигнин родиолы розовой + нитрат уранила	0.12 ± 0.08	0.11–0.14
V		Лигнин овса + нитрат уранила	0.11 ± 0.01	0.10–0.13

Примечание. В каждой группе по 6–9 особей. * – различия статистически значимы от группы III при $p \leq 0.05$.

Предварительный прием лигнина овса самцами старшей возрастной группы снижал среднее накопление радиоактивного элемента с 0.130 мг/кг до 0.112 мг/кг биомассы, что составляло 14 % от исходного уровня (см. табл. 3). Однако полная защита организма животных от накопления урана при употреблении раствора биополимера все же не достигалась, и среднее содержание урана в биомассе половозрелых самцов возрастом до одного года оставалось статистически значимо более высоким ($p < 0.001$) по сравнению с вариантом «Контроль» на 31 % (см. табл. 1).

Обсуждение

На сегодняшний день долгосрочные последствия загрязнения природным ураном для животных остаются до конца не изученными. Имеющиеся в литературе данные по этому вопросу немногочисленны (Grison et al., 2013), что затрудняет разработку эффективных стратегий защиты при хронической урановой интоксикации. В проведенном нами исследовании оценка интенсивности накопления урана в организме животных позволила выявить, что этот показатель значительно возрастает при употреблении более концентрированного раствора (25.74 мг/л). При этом увеличение накопления токсиканта в организме самцов не было прямо пропорциональным его концентрации в питьевом растворе, что может указывать на существование физиологических барьеров, ограничивающих поступление урана в организм особей. Однако даже небольшие

количества урана, преодолевшие эти барьеры, могут проявлять токсичность. Так, в работах (Garmash et al., 2014; Kudyasheva et al., 2021) показано, что ионы уранила увеличивают образование активных форм кислорода (перекиси водорода и гидроксильного радикала), и авторы связывают это преимущественно с их химической структурой, а не с радиоактивностью.

В нашем исследовании важным было установить, каким образом применяемые концентрации урана, а также пол и возраст мышей влияют на выживаемость животных на фоне профилактического приема лигнинов. Исходя из химических свойств лигнинов, можно предполагать механизм их защитного действия на организм мышей, связанный с хелатирующими свойствами метаболитов лигнина, о чем свидетельствуют успешные экспериментальные исследования с применением хелаторов урана (Du et al., 2024; Tan et al., 2024; Li et al., 2026). Из литературы известно, что применение некоторых из них смягчало токсическое воздействие урана на организм животных, в частности позволило полностью исключить смертность беременных самок в условиях экспериментального отравления ураном (Domingo, 2001). Наряду с этим протекторный эффект лигнинов при интоксикации мышей ураном может корреспондировать с комплексообразующим потенциалом самого уранил-иона, участие которого в биологических процессах способно сдерживаться взаимодействием уранила с фосфат-ионами, боковыми функциональными группами белков и аминокислот (Гудков и др., 2014). Также возможно участие полифенолов, являющихся метаболитами природных лигнинов, в восстановлении урана со степенью окисления 6+, что обычно сопровождается снижением его подвижности и уменьшением возможности их биоаккумуляции в организмах животных.

Различия в протекторных свойствах исследованных биополимеров могут быть обусловлены не только их химическим взаимодействием с ураном, но и отличиями в физиологической чувствительности животных. Так, в работе (Bolt et al., 2018) на мышах было показано, что хотя основные места накопления урана (кости и почки) были одинаковыми для обоих полов, но наблюдались различия в доле урана, накапливающегося в этих органах: у самок большая часть урана обнаружена в почках, а у самцов – в костной ткани. В нашем исследовании, несмотря на одинаковое количество урана, поступившее в организм особей обоего пола, более выраженный протекторный эффект лигнинов в отношении токсиканта наблюдался у самок: профилактическое употребление лигнинов овса и родиолы розовой снижало их смертность соответственно на 20 и 30 %, а смертность самцов – на 10 %. Однако и уровень накопления урана в организме самок был выше, чем у самцов. При уточнении закономерностей защитного действия лигнинов при накоплении урана в организме животных разного возраста выявлено, что наиболее эффективно эти свойства проявляются у самок старшей возрастной группы: профилактический прием раствора лигнина обеспечил примерно 20-кратное уменьшение содержания радионуклида в их организме. В этих же условиях накопление урана в организмах самцов обеих возрастных групп и более молодых самок статистически значимо не отличается от показателей животных, не принимавших лигнин. То, что протекторный эффект лигнинов проявился только у самок старшей возрастной группы, заслуживает внимания в свете ранее опубликованных данных о высокой сорбционной способности лигнинов в отношении стероидных гормонов – прогестерона и эстрадиола (Borisenkov et al., 2016), а также выдвинутой гипотезы о ключевой роли природных лигнинов в поддержании баланса половых гормонов у млекопитающих. Полученные результаты позволяют предположить, что выраженный защитный эффект лигнинов у самок старшей возрастной группы может быть связан не только с их прямым антидотным действием в отношении урана, но и с гормонально-опосредованными механизмами, что требует дальнейшего изучения.

Заключение

Таким образом, при хронической урановой интоксикации (12.2 мг урана/л) животных защитные свойства лигнинов установлены для самок старшей возрастной группы, что проявлялось в 20-кратном уменьшении содержания радионуклида в их организме и в снижении смертности после приема лигнинов родиолы розовой *Rhodíola rósea* на 20 %, овса *Avena sativa* – на 30 %. Полученные результаты открывают перспективы для разработки специализированных антидотных пищевых добавок с учетом половозрастных характеристик животных, а также могут быть полезными для дальнейшего углубленного изучения механизмов их детоксикации от радионуклидов.

Библиография

Гудков С. В., Черников А. В., Брусков В. И. Химическая и радиационная токсичность урана // Российский химический журнал. 2014. Т. LVIII. № 3–4.

Карманов А. П., Кочева Л. С., Борисенков М. Ф., Загирова С. В. Способ получения водорастворимого лигнина. Патент № 227099. 2006 .

Кочева Л. С., Борисенков М. Ф., Карманов А. П., Загирова С. В. Средство на основе лигнина, обладающее антиоксидантной активностью. Патент № 2292896. 2007 .

Barapatre A., Meena A. S., Mekala S., Das A., Jha H. In vitro evaluation of antioxidant and cytotoxic activities of lignin fractions extracted from Acacia nilotica // Int J Biol Macromol. 2016. Vol. 86. P. 443–453.

Bolt A. M., Medina S., Lauer F. T., Xu H., Ali A.-M., Liu K. J., et al. Minimal uranium accumulation in lymphoid tissues following an oral 60-day uranyl acetate exposure in male and female C57BL/6J mice // PLoS ONE. 2018. Vol. 13. No 10. P. e0205211. DOI: 10.1371/journal.pone.0205211

Borisenkov M. F., Karmanov A. P., Kocheva L. S., Markov P. A., Istomina E. I., Bakutova L. A., Litvinets S. G., Martinson E. A., Durnev E. A., Vityazev F. A., Popov S. V. Adsorption of β-glucuronidase and estrogens on pectin/lignin hydrogel particles on pectin/lignin hydrogel particles // Int J Polym Mater Polym Biomater. 2016. Vol. 65. No 9. P. 433–441. DOI: 10.1080/00914037.2015.1129955

Cao Y., Wang Z., Song W., Liu Y., Zhao Q., Li W., Zheng C., Li W., Chen Z., Zhu L., Duan T., Li X. Perilla frutescens: a new strategy for uranium decorporation // Chemosphere. 2024. Vol. 350. P. 141066. DOI: 10.1016/j.chemosphere.2023.141066

Domingo J. L. Reproductive and developmental toxicity of natural and depleted uranium: A review // Reprod Toxicol. 2001. Vol. 15. P. 603–609.

Domingo J. L., Llobet J. M., Tomas J. M., Corbella J. Acute toxicity of uranium in rats and mice // Bull Environ Contam Toxicol. 1987. Vol. 39. P. 168–74.

Du Z., Huang X., Wu Z., Gao M., Li R., Luo S. A Mitochondria-Targeted Heptamethine Indocyanine Small Molecular Chelator for Attenuating Uranium Nephrotoxicity // Pharmaceuticals (Basel). 2024. Vol. 17. No 8. P. 995. DOI: 10.3390/ph17080995

Frelon S., Houpert P., Lepetit D., Paquet F. The Chemical Speciation of Uranium in Water Does Not Influence Its Absorption from the Gastrointestinal Tract of Rats // Chem Res Toxicol. 2005. Vol. 18. P. 1150–1154.

Garmash S. A., Smirnova V. S., Karp O. E. et al. Pro-oxidative, genotoxic and cytotoxic properties of uranyl ions // J Environ Radioact. 2014. Vol. 127. P. 163–170. DOI: 10.1016/j.jenvrad.2012.12.009

Grison S., Favé G., Maillot M. et al. Metabolomics identifies a biological response to chronic low-dose natural uranium contamination in urine samples // Metabolomics. 2013. Vol. 9. P. 1168–1180. DOI: 10.1007/s11306-013-0544-7

Guidelines for drinking-water quality: fourth edition incorporating the first and second addenda / World Health Organization (WHO). Geneva (Switzerland): WHO, 2022. 614 p.

Hasegawa Y., Kadota Y., Hasegawa C., Kawiminami S. Lignosulfonic acid-induced inhibition of intestinal glucose absorption // J Nutr Sci Vitaminol. 2015. Vol. 61. P. 449–454.

Houpert P., Lestaevel P., Bussy C., Paquet F., Gourmelon P. Enriched but not depleted uranium affects central nervous system in long-term exposed rat // Neurotoxicology. 2005. Vol. 26. P. 1015–1020.

Karmanov A. P., Ermakova A. V., Raskosha O. V. et al. Structure and Biomedical Properties of Lignins (A Review) // Russ J Bioorg Chem. 2024. Vol. 50. No 7. P. 2657–2674.

Karmanov A. П., Kocheva L. S., Raskosha O. V., Moskalev A. A. Investigation of the structure and properties of lignins of some agricultural plants // Biocatal Agric Biotechnol. 2023. Vol. 53. P. 102848. DOI: 10.1016/j.bcab.2023.102848

Konietzka R. Gastrointestinal absorption of uranium compounds (A review) // Regul Toxicol Pharmacol. 2015. Vol. 71. No 1. P. 125–133. DOI: 10.1016/j.yrtph.2014.08.012

Kudyasheva A. G., Zagorskaya N. G., Raskosha O. V., Shishkina L. N. Regulation of the Oxidative Processes in the Organs of Mice under the Effects of Chemical and Physical Factors at Low Doses // Biophysics. 2021. Vol. 66. No. 4. P. 629–636. DOI: 10.1134/S0006350921040102

Li J., Li W., Huang F., Wang Q., Liu H., Chen L., Wang Qi., Li Y., Fu S., Zhao Y., Ran Y., Hao Y. Recent advances in therapeutic agents for uranium poisoning: a comprehensive review // Biometals. 2026. Vol. 39. P. 1399–1420. DOI: 10.1007/s10534-026-00848-0

Raskosha O., Karmanov A., Ermakova A., Bashlykova L., Pylina Y., Starobor N., Bodnar I., Rasova E., Kocheva L. Evaluation of safety and biomedical potential of water-soluble oat lignin Avena sativa L. // Int J Biol Macromol. 2024. Vol. 283. P. 137609. DOI: 10.1016/j.ijbiomac.2024.137609

Sheppard S. C., Sheppard M. I. Derivation of ecotoxicity thresholds for uranium // J Environ Radioact. 2005. Vol. 79. P. 55–83.

Tan X., Yu L., Liao X., Chen C., Chu J., Xiong Z., Xia B., Tang W., Li X., Liu Y. A low-toxicity uranyl-selective-binding linear pentapeptide sequence as a potential uranium decorporation agent // RSC Adv. 2024. Vol. 14. No 53. P. 39094–39101. DOI: 10.1039/d4ra06173j

Therneau T. A Package for Survival Analysis in R. R package version 3.8-12. 2026. URL: https://CRAN.R-project.org/package=survival (дата обращения: 12.05.2026).

Tracy B. L., Quinn J. M., Lahey J., Gilman A. P., Mancuso K., Yagminas A. P., Villeneuve D. C. Absorption and retention of uranium from drinking water by rats and rabbits // Health Physics. 1992. Vol. 62. No 1. P. 65–73.

Vinardell M. P., Mitjans M. Lignins and Their Derivatives with Beneficial Effects on Human Health // Int J Mol Sci. 2017. Vol. 18. No 6. P. 1–15.

Wang Z., Jiang Y., Li X., Wu L., Chen G., Liu Y., Tang K., Chen Z., Luo C., Chen Z., Li X., Zhu L., Duan T. Polyphenolic polymers for uranium decorporation with radiation protection effect // J Hazard Mater. 2026. Vol. 1. P. 142442. DOI: 10.1016/j.jhazmat.2026.142442

Благодарности

Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 22-13-00196-П, https://rscf.ru/project/22-13-00196/ (https://rscf.ru/project/22-13-00196/). Авторы благодарят сотрудников вивария Института биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН за качественный уход за животными и помощь при наблюдении за ними во время экспериментов.

Raskosha, O., Rachkova, N., Karmanov, A., Kocheva, L. Assessment of the protective properties of lignins during chronic intake o furanium into the body of small mammals. // Principy èkologii. 2026 № 3. P. 95–105. DOI: 10.15393/j1.art.2026.17403

ASSESSMENT OF THE PROTECTIVE PROPERTIES OF LIGNINS DURING CHRONIC INTAKE O FURANIUM INTO THE BODY OF SMALL MAMMALS

RASKOSHA Oksana Veniaminovna — *PhD, Institute of Biology of Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences (IB FRC Komi SC UB RAS), 28, Kommunisticheskaya St., Syktyvkar, Komi Republic, 167982, Russia, raskosha@ib.komisc.ru*

RACHKOVA Natalia Gelievna — *PhD, Institute of Biology of Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences (IB FRC Komi SC UB RAS), 28, Kommunisticheskaya St., Syktyvkar, Komi Republic, 167982, Russia, rachkova@ib.komisc.ru*

KARMANOV Anatoliy Petrovich — *DSc, Institute of Biology of Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences (IB FRC Komi SC UB RAS), 28, Kommunisticheskaya St., Syktyvkar, Komi Republic, 167982, Russia, apk0948@ib.komisc.ru*

KOCHEVA Lyudmila Sergeevna — *DSc, Institute of Biology of Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences (IB FRC Komi SC UB RAS), 54, Pervomayskaya St., Syktyvkar, Komi Republic, 167982,Russia, lskocheva@geo.komisc.ru*

Key words:
uranium
Avena sativa
Rhodíola rósea
small mammals
bioaccumulation
survival
protective effect

Summary: The article evaluates the protective properties of lignins obtained from the culms of oat (*Avena sativa*) and roseroot (*Rhodiola rosea*) during chronic oral intake of uranium-238 in mice weighing 22-27 grams at the beginning of the experiment. The animals received solutions of uranyl nitrate with uranium concentrations of 2.03, 6.1, and 12.2 mg/L for 30 days. It was shown that uranium accumulation in the body of mice increased disproportionally to its concentration, which may indicate the existence of physiological barriers to the accumulation of radionuclide. After prophylactic administration of lignin solutions as antidotes to uranium bioaccumulation (12.2 mg/L), the mortality of mice decreased: in females – by 20 % (roseroot lignin) and 30 % (oat lignin); in males – by 10 % (both lignins). The protective effect (a 20-fold decrease in uranium content) was recorded in the body of females of the old age group (7–12 months), whereas in males of the same age and in younger (4-6 months) individuals of both sexes, the barrier properties of lignins were not manifested. The obtained results open up prospects for development of specialized antidotal food additives taking into account the age and sex characteristics of animals, and may also be useful for further in-depth study of the mechanisms of detoxification of organisms from radionuclides.

Received on: 05 June 2026 **Published on:** 29 September 2026

References

Barapatre A., Meena A. S., Mekala S., Das A., Jha H. In vitro evaluation of antioxidant and cytotoxic activities of lignin fractions extracted from Acacia nilotica, Int J Biol Macromol. 2016. Vol. 86. P. 443–453.

Bolt A. M., Medina S., Lauer F. T., Xu H., Ali A, M., Liu K. J., et al. Minimal uranium accumulation in lymphoid tissues following an oral 60-day uranyl acetate exposure in male and female C57BL/6J mice, PLoS ONE. 2018. Vol. 13. No 10. P. e0205211. DOI: 10.1371/journal.pone.0205211

Borisenkov M. F., Karmanov A. P., Kocheva L. S., Markov P. A., Istomina E. I., Bakutova L. A., Litvinets S. G., Martinson E. A., Durnev E. A., Vityazev F. A., Popov S. V. Adsorption of β-glucuronidase and estrogens on pectin/lignin hydrogel particles on pectin/lignin hydrogel particles, Int J Polym Mater Polym Biomater. 2016. Vol. 65. No 9. P. 433–441. DOI: 10.1080/00914037.2015.1129955

Cao Y., Wang Z., Song W., Liu Y., Zhao Q., Li W., Zheng C., Li W., Chen Z., Zhu L., Duan T., Li X. Perilla frutescens: a new strategy for uranium decorporation, Chemosphere. 2024. Vol. 350. P. 141066. DOI: 10.1016/j.chemosphere.2023.141066

Domingo J. L. Reproductive and developmental toxicity of natural and depleted uranium: A review, Reprod

Toxicol. 2001. Vol. 15. P. 603–609.
Domingo J. L., Llobet J. M., Tomas J. M., Corbella J. Acute toxicity of uranium in rats and mice, Bull Environ Contam Toxicol. 1987. Vol. 39. P. 168–74.
Du Z., Huang X., Wu Z., Gao M., Li R., Luo S. A Mitochondria-Targeted Heptamethine Indocyanine Small Molecular Chelator for Attenuating Uranium Nephrotoxicity, Pharmaceuticals (Basel). 2024. Vol. 17. No 8. P. 995. DOI: 10.3390/ph17080995
Frelon S., Houpert P., Lepetit D., Paquet F. The Chemical Speciation of Uranium in Water Does Not Influence Its Absorption from the Gastrointestinal Tract of Rats, Chem Res Toxicol. 2005. Vol. 18. P. 1150–1154.
Garmash S. A., Smirnova V. S., Karp O. E. et al. Pro-oxidative, genotoxic and cytotoxic properties of uranyl ions, J Environ Radioact. 2014. Vol. 127. P. 163–170. DOI: 10.1016/j.jenvrad.2012.12.009
Grison S., Favé G., Maillot M. et al. Metabolomics identifies a biological response to chronic low-dose natural uranium contamination in urine samples, Metabolomics. 2013. Vol. 9. P. 1168–1180. DOI: 10.1007/s11306-013-0544-7
Gudkov S. V. Chernikov A. V. Bruskov V. I. Chemical and radiation toxicity of uranium, Rossiyskiy himicheskiy zhurnal. 2014. T. LVIII. No. 3–4.
Guidelines for drinking-water quality: fourth edition incorporating the first and second addenda, World Health Organization (WHO). Geneva (Switzerland): WHO, 2022. 614 p.
Hasegawa Y., Kadota Y., Hasegawa C., Kawiminami S. Lignosulfonic acid-induced inhibition of intestinal glucose absorption, J Nutr Sci Vitaminol. 2015. Vol. 61. P. 449–454.
Houpert P., Lestaevel P., Bussy C., Paquet F., Gourmelon P. Enriched but not depleted uranium affects central nervous system in long-term exposed rat, Neurotoxicology. 2005. Vol. 26. P. 1015–1020.
Karmanov A. P. Kocheva L. S. Borisenkov M. F. Zagirova S. V. Method for producing water-soluble lignin. Patent No 2270992006. 2006.
Karmanov A. P., Ermakova A. V., Raskosha O. V. et al. Structure and Biomedical Properties of Lignins (A Review), Russ J Bioorg Chem. 2024. Vol. 50. No 7. P. 2657–2674.
Karmanov A. P., Kocheva L. S., Raskosha O. V., Moskalev A. A. Investigation of the structure and properties of lignins of some agricultural plants, Biocatal Agric Biotechnol. 2023. Vol. 53. P. 102848. DOI: 10.1016/j.bcab.2023.102848
Kocheva L. S. Borisenkov M. F. Karmanov A. P. Zagirova S. V. A lignin-based product with antioxidant activity. Patent No 2292896. 2007.
Konietzka R. Gastrointestinal absorption of uranium compounds (A review), Regul Toxicol Pharmacol. 2015. Vol. 71. No 1. P. 125–133. DOI: 10.1016/j.yrtph.2014.08.012
Kudyasheva A. G., Zagorskaya N. G., Raskosha O. V., Shishkina L. N. Regulation of the Oxidative Processes in the Organs of Mice under the Effects of Chemical and Physical Factors at Low Doses, Biophysics. 2021. Vol. 66. No. 4. P. 629–636. DOI: 10.1134/S0006350921040102
Li J., Li W., Huang F., Wang Q., Liu H., Chen L., Wang Qi., Li Y., Fu S., Zhao Y., Ran Y., Hao Y. Recent advances in therapeutic agents for uranium poisoning: a comprehensive review, Biometals. 2026. Vol. 39. P. 1399–1420. DOI: 10.1007/s10534-026-00848-0
Raskosha O., Karmanov A., Ermakova A., Bashlykova L., Pylina Y., Starobor N., Bodnar I., Rasova E., Kocheva L. Evaluation of safety and biomedical potential of water-soluble oat lignin Avena sativa L., Int J Biol Macromol. 2024. Vol. 283. P. 137609. DOI: 10.1016/j.ijbiomac.2024.137609
Sheppard S. C., Sheppard M. I. Derivation of ecotoxicity thresholds for uranium, J Environ Radioact. 2005. Vol. 79. P. 55–83.
Tan X., Yu L., Liao X., Chen C., Chu J., Xiong Z., Xia B., Tang W., Li X., Liu Y. A low-toxicity uranyl-selective-binding linear pentapeptide sequence as a potential uranium decorporation agent, RSC Adv. 2024. Vol. 14. No 53. P. 39094–39101. DOI: 10.1039/d4ra06173j
Therneau T. A Package for Survival Analysis in R. R package version 3.8-12. 2026. URL: https://CRAN.R-project.org/package=survival (data obrascheniya: 12.05.2026).
Tracy B. L., Quinn J. M., Lahey J., Gilman A. P., Mancuso K., Yagminas A. P., Villeneuve D. C. Absorption and retention of uranium from drinking water by rats and rabbits, Health Physics. 1992. Vol. 62. No 1. P. 65–73.
Vinardell M. P., Mitjans M. Lignins and Their Derivatives with Beneficial Effects on Human Health, Int J Mol Sci. 2017. Vol. 18. No 6. P. 1–15.
Wang Z., Jiang Y., Li X., Wu L., Chen G., Liu Y., Tang K., Chen Z., Luo C., Chen Z., Li X., Zhu L., Duan T. Polyphenolic polymers for uranium decorporation with radiation protection effect, J Hazard Mater. 2026. Vol. 1. P. 142442. DOI: 10.1016/j.jhazmat.2026.142442

научный электронный журнал
ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ
http://ecopri.ru

ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
http://petrsu.ru

УДК 574.64:595.324:632.95

МЕЖПОКОЛЕННАЯ ДИНАМИКА РЕПРОДУКТИВНЫХ НАРУШЕНИЙ У *DAPHNIA MAGNA* ПРИ ХРОНИЧЕСКОМ ВОЗДЕЙСТВИИ ГЕРБИЦИДОВ: ВЫДЕЛЕНИЕ ТРЕХ ТИПОВ ОТВЕТА

КАЛЮЖНАЯ Ольга Дмитриевна

РУДН им. Патриса Лумумбы, 117198, г. Москва, ул. Миклухо-Маклая, 6, kalyuzhnaya.olya@list.ru

Ключевые слова:
Daphnia magna
гербициды
хроническая токсичность
репродукция
межпоколенная динамика
LOEC
NOEC
зоопланктон

Аннотация: Хроническое воздействие гербицидов может нарушать размножение дафний при концентрациях ниже острых летальных уровней. Цель работы – выявить закономерности изменения репродуктивного ответа *Daphnia magna* в ряду поколений P–F3. Исследовали пять препаратов: Зино (метрибузин), Анонс (трифлуралин), Реглон (дикват), Базис (смесь сульфонилмочевин) и Лонтрел (клопиралид). Хронические опыты продолжительностью 21–30 суток проводили в контролируемых лабораторных условиях по ГОСТ 32367-2020. Основным показателем служила фактическая плодовитость; дополнительно учитывали выживаемость, сроки половозрелости, первый помет и число пометов. Для сравнения поколений определяли LOEC и NOEC по репродуктивной продукции. Установлено, что фактическая плодовитость была наиболее чувствительным показателем хронического воздействия. Сопоставление P, F1, F2 и F3 позволило выделить три типа ответа. Первый тип – прогрессирующее усиление эффекта, выявленное для метрибузина, сульфонилмочевин и клопиралида. Второй – нелинейная двухфазная динамика с временной стимуляцией репродукции, установленная для диквата. Третий – отсутствие межпоколенного усиления с ослаблением эффекта в F3, характерное для трифлуралина. Полученные результаты показывают, что однопоколенная оценка может недооценивать хронический риск веществ с усилением или отсроченными эффектами. Межпоколенный подход позволяет дифференцировать вещества по направленности динамики и обосновывать продолжительность хронического тестирования. Практическое значение классификации состоит в возможности выявлять отсроченное усиление риска и отделять его от временного восстановления репродукции. Это важно для выбора продолжительности испытаний и корректной интерпретации экологической опасности гербицидов при оценке природных популяций.

© Петрозаводский государственный университет
©Калюжная О. Д.

Получена: 14 августа 2026 года **Подписана к печати**: 28 сентября 2026 года

Введение

Гербициды являются значимым источником антропогенной нагрузки на поверхностные воды, они поступают в водоемы с поверхностным стоком, при инфильтрации и атмосферном переносе, а их воздействие определяется концентрацией, продолжительностью экспозиции и гидрохимическими условиями (Волгина и др., 2010; Кирейчева, Лентяева, 2020; Stevanovic, Gašić, 2020). Для водных экосистем важны не только летальные, но и сублетальные эффекты, поскольку снижение репродуктивной продукции может изменять численность по-

пуляций быстрее, чем возникает заметная смертность.

Зоопланктон особенно информативен для оценки хронического воздействия. Дафнии занимают ключевое положение в трофических цепях пресных водоемов, а их короткий жизненный цикл позволяет регистрировать изменения репродукции в нескольких поколениях (Ebert, 2022). Исследования показывают, что агрохимикаты способны изменять биомассу и структуру сообществ зоопланктона, а хронические эффекты могут существенно различаться между таксонами (Горбатов и др., 2019; Hébert et al., 2021; Ghosh et al., 2023; Klátyik et al., 2024).

Метрибузин (действующее вещество гербицида Зино) активно применяется в сельском хозяйстве на территории РФ, гербицид в основном используется для защиты томата и пшеницы (Байрамбеков и др., 2011; Голубев, Долженко, 2020). Трифлуралин (действующее вещество гербицида Анонс) является достаточно популярным, используемым во всем мире динитроанилиновым гербицидом, благодаря низкой цене применяется для хлопчатника, пшеницы и масличных культур (Zhang et al., 2023; Ni et al., 2025). Реглон (действующее вещество дикват) эффективен против однолетних двудольных и злаковых сорняков, препарат действует контактно и приводит к усыханию и гибели сорных растений. Препарат также активно применяется как десикант для искуственного подсушивания растений перед уборкой (Москвичев, Агапова, 2022). Базис (римсульфурон + тифенсульфуронметил), как правило, достаточно активно используется в посевах кукурузы на территории РФ (Накаева, 2024; Накаева и др., 2023). Лонтрел (клопиралид) применяется в основном для зерновых культур, сахарной свеклы, льна-долгунца и рапса, как правило, против осота и бодяка (Голубев, Берестецкий, 2021).

Стандартный хронический тест *Daphnia magna* обычно оценивает один репродуктивный цикл. Такой подход позволяет определить LOEC и NOEC, но не показывает, изменяется ли чувствительность потомков при продолжительном воздействии. Межпоколенный анализ особенно важен для веществ, способных вызывать отсроченные или нелинейные эффекты.

Цель исследования – установить закономерности межпоколенной динамики репродуктивных нарушений и выделить типы ответа, различающиеся по направленности изменения эффекта от P к F3.

Материалы

Объектом исследования служила *Daphnia magna* Straus. Для хронических испытаний отбирали одновозрастных самок в возрасте не более 24 ч. Исследовали пять препаратов различных химических классов: Зино с.п. (метрибузин), Анонс к.э. (трифлуралин), Реглон Форте ВР (дикват), Базис СТС (римсульфурон + тифенсульфуронметил) и Лонтрел-300 ВР (клопиралид) (Государственный каталог…, 2025).

Хронические опыты проводили в лабораторных условиях при температуре 18–22 °C и фотопериоде 16 ч света и 8 ч темноты. Использовали отстоянную дехлорированную водопроводную воду и природную фильтрованную воду олиготрофного водоема. Концентрации в хронических опытах составляли: для Зино 0.00001–2.5 мг/л, Анонса 0.0005–1.0 мг/л, Реглона 0.0013–6.5 мг/л, Базиса 0.1–500 мг/л и Лонтрела 10–250 мг/л. Большой разброс используемых концентраций обусловлен разными типами межпоколенной динамики и несовпадением порогов хронического воздействия. Все гербициды различаются по токсичности, т. к. относятся к разным классам. Каждый вариант, включая контроль, испытывали в трех повторностях по 10 одновозрастных самок в каждой (всего 30 особей на концентрацию).

Специальный учет самцов и половой структуры популяции в протокол не входил, все репродуктивные показатели регистрировали для партеногенетических самок. В каждом эксперименте использовали два варианта контроля: чистый контроль (культивационная среда без гербицида и растворителя) и контроль растворителя (среда с растворителем в концентрации, соответствующей максимальной в опытных вариантах). При отсутствии статистически значимых различий между ними данные объединяли и сравнивали с общим контролем; при наличии различий все расчеты LOEC/NOEC проводили относительно контроля растворителя. Это позволяет отделить действие гербицида от влияния носителя, что особенно важно для плохо растворимых соединений, таких как трифлуралин.

Наблюдение проводили в исходном поколении P и трех последовательных поколениях F1, F2 и F3. Продолжительность отдельных хронических экспериментов составляла 21–30 суток. Дафний ежедневно кормили суспензией *Chlorella sp.* и гидролизных дрожжей.

Методы

Хронические опыты проводили в соответствии с ГОСТ 32367-2020. В хронических опытах растворы обновляли в полустатическом режиме с учетом стабильности каждого препарата. Достоверность испытаний контролировали по требованиям к контрольной смертности, репродуктивной продукции и коэффициенту вариации. ГОСТ 32367-2020 ограничен оценкой токсичности за один цикл родительского поколения, что недостаточно для веществ с кумулятивными или эпигенетическими эффектами. Поэтому разработана схема с наблюдением в поколениях P–F3, позволяющая выявить отдаленные последствия, не проявляющиеся в стандартном 21-дневном тесте. Наибольшую информативность экспериментов показывает не только наличие четырех поколений, но и разнообразие классов гербицидных препаратов.

Регистрировали выживаемость родительских особей, день наступления половозрелости, день первого помета, число пометов и реальную плодовитость. Реальную плодовитость определяли как количество выжившей молоди, произведенной одной родительской особью за период наблюдения. LOEC определяли как минимальную концентрацию со статистически значимым отличием от контроля, NOEC – как максимальную концентрацию без такого отличия. NOEC – No Observed Effect Concentration – наибольшая испытанная концентрация, при которой не наблюдается статистически значимого эффекта по сравнению с контролем. LOEC – Lowest Observed Effect Concentration – наименьшая испытанная концентрация, при которой наблюдается статистически значимый эффект по сравнению с контролем.

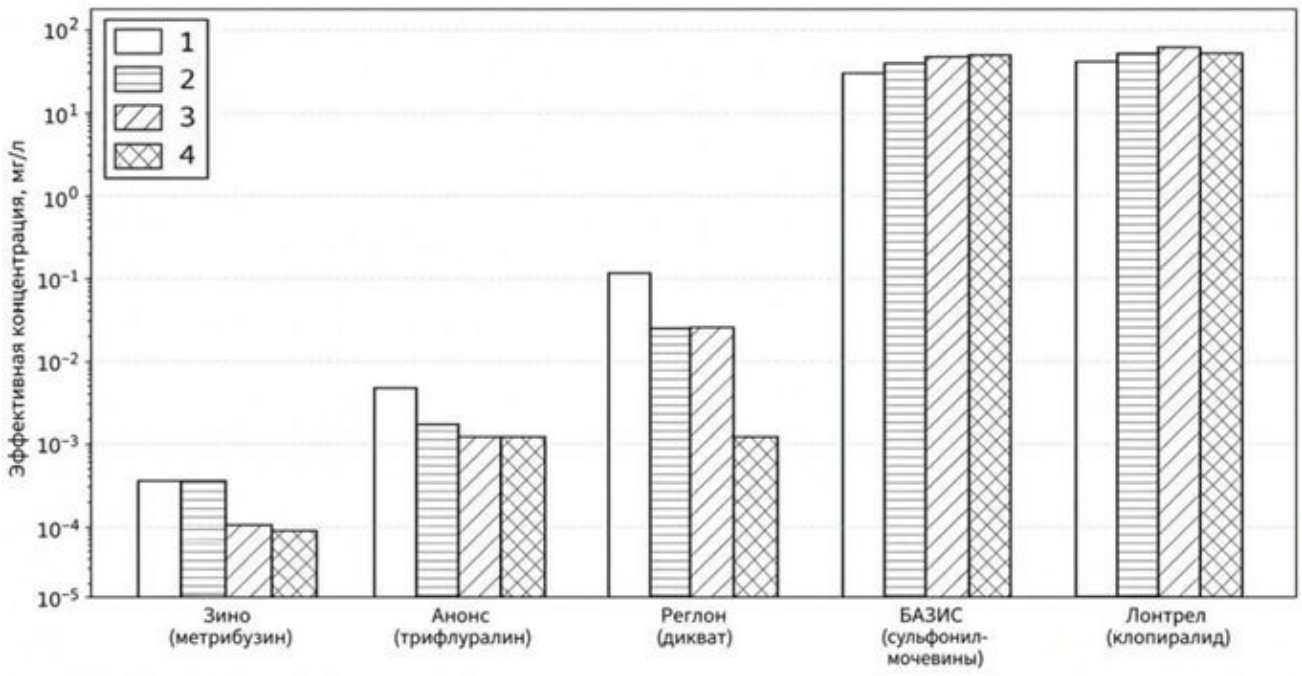
Для выявления статистически значимых отличий между опытными и контрольными группами в пределах одного поколения применяли t-критерий Стьюдента для независимых выборок. При множественных сравнениях (по концентрациям) использовали однофакторный дисперсионный анализ (ANOVA) с последующим критерием Даннетта, а для межпоколенных попарных сравнений одной и той же концентрации – t-критерий с поправкой Бонферрони. Перед параметрическими тестами проверяли нормальность распределения (критерий Шапиро – Уилка) и однородность дисперсий (критерий Левене). В случаях нарушения этих условий применяли непараметрический U-критерий Манна – Уитни. Различия считали достоверными при $p < 0.05$.

Результаты

Одним из важнейших результатов исследования является то, что во всех пяти сериях экспериментов фактическая плодовитость оказалась наиболее чувствительным показателем. Например, для метрибузина пороговая концентрация по плодовитости в F2–F3 составляла 0.00005 мг/л, тогда как достоверное снижение выживаемости наблюдалось лишь при 0.001 мг/л (т. е. в 20 раз выше). Для диквата в F1 при 0.013 мг/л плодовитость снижалась на 10.8 %, а выживаемость оставалась на уровне контроля (100 %). Аналогичное соотношение зафиксировано для всех исследованных веществ. Межпоколенная динамика реальной плодовитости представлена на рисунке. Данные даны как средние; стандартные ошибки не превышали 5 % от среднего ($n = 3$).

Анализ четырех поколений *D. magna* (P–F3) показал, что хроническое действие гербицидов не ограничивается дозозависимым снижением плодовитости, а характеризуется тремя устойчивыми типами межпоколенной динамики.

Первый тип – прогрессирующее усиление токсичности (Зино, Базис, Лонтрел): уменьшение пороговой концентрации (LOEC) и нарастание угнетения плодовитости к F3, что, в свою очередь, сопровождается задержкой развития и сокращением числа пометов. Эти данные явно указывают на накопление повреждений или эпигенетические изменения, поэтому четыре поколения для тестирования обязательны. Для метрибузина при концентрации 0.00005 мг/л в исходном поколении (P) реальная плодовитость составила 92.5 ± 2.75 (94.8 % от контроля, $p > 0.05$), в F1 – 90.9 ± 2.34 (94.2 %, $p > 0.05$), однако в F2 она снизилась до 76.8 ± 2.63 (81.9 %, $p < 0.05$), а в F3 – до 71.6 ± 2.30 (81.1 %, $p < 0.05$). Таким образом, LOEC по этому показателю уменьшилась с 0.00025 мг/л (в P и F1) до 0.00005 мг/л (в F2 и F3). Для смеси сульфонилмочевин (Базис) при концентрации 100 мг/л плодовитость в P составляла 81.2 ± 2.8 (81.2 %), в F1 – 78.0 ± 3.0 (78.0 %), в F2 – 73.0 ± 2.9 (73.0 %), в F3 – 68.2 ± 2.7 (68.2 %). Для клопиралида (Лонтрел) при 150 мг/л: P – 80.4±2.5 (67.0 %), F1 – 74.4 ± 2.3 (63.1 %), F2 – 68.4 ± 2.1 (59.0 %), F3 – 61.2 ± 2.0 (53.7 %). Во всех случаях различия достоверны при $p < 0.05$. Сопутствующие эффекты: задержка развития на 1–2 дня, уменьшение числа пометов.



Эффективные концентрации гербицидов в ряде поколений *Daphnia magna:* 1 – исходное (родительское) поколение; 2 – первое дочернее поколение;3 – второе дочернее поколение; 4 – третье дочернее поколение

Effective herbicide concentrations in successive generations of *Daphnia magna:* 1 – parental generation; 2 – first filial generation; 3 – second filial generation; 4 – third filial generation

Второй тип – двухфазная реакция с временной стимуляцией (Реглон): в F1 – угнетение, в F2 – стимуляция плодовитости (на 8–11 %), в F3 – повторное снижение. Эффект маскирует хроническую опасность, создавая ложное впечатление безопасности в F2, поэтому эксперимент необходимо продлевать до F3. При концентрации 0.013 мг/л реальная плодовитость в F1 составила 123.1 ± 3.5 (89.2 % от контроля, $p < 0.05$), в F2 – 149.7 ± 4.1 (110.9 %, $p < 0.05$), а в F3 – 117.5 ± 3.3 (89.0 %, $p < 0.05$). При 0.0013 мг/л в F1 – 138.0 ± 3.4 (100 %, $p > 0.05$), в F2 – 145.8 ± 3.9 (108.0 %, $p < 0.05$), в F3 – 110.9 ± 2.7 (84.0 %, $p < 0.05$). Эти результаты показывают, что временное восстановление неустойчиво и при завершении теста на F2 можно ошибочно подумать о безопасности.

Третий тип – адаптивная стабилизация или ослабление (Анонс): эффект снижается в поколениях, порог повышается к F3, что говорит о включении защитных механизмов. Для этих веществ достаточно стандартного 21-суточного теста. При концентрации 0.001 мг/л реальная плодовитость составляла в P – 129.0 ± 2.8 (87.2 % от контроля, $p > 0.05$), в F1 – 117.0 ± 2.7 (81.8 %, $p < 0.05$), в F2 – 112.0 ± 2.9 (80.6 %, $p < 0.05$), в F3 – 107.0 ± 3.1 (79 3 %, $p > 0.05$). При этом LOEC в P составляла 0.005 мг/л, в F1 и F2 – 0.001 мг/л, а в F3 – снова 0.005 мг/л, т. е. порог в третьем поколении повысился, что указывает на ослабление эффекта, а это, в свою очередь, свидетельствует о включении защитных механизмов и возможном отсутствии кумуляции.

Все значения в тексте представлены как среднее ± стандартная ошибка ($n = 3$). Различия считали достоверными при $p < 0.05$.

При более ранних исследованиях острая токсичность гербицидов ($ЛК_{50}$ за 48 ч) составила: для метрибузина – 0.10 мг/л, трифлуралина – 2.50 мг/л, диквата – 13.0 мг/л, клопиралида – 220.5 мг/л, сульфонилмочевин – 1245.0 мг/л. Разрыв между острой и хронической токсичностью достигает 3–4 порядков, что подтверждает необходимость многопоколенного тестирования.

Обсуждение

Сопоставление четырех поколений показывает, что хронический ответ *D. magna* имеет временную структуру. Одна и та же концентрация может быть недействующей в P, угнетающей в F1, стимулирующей в F2 и снова угнетающей в F3. Поэтому однопоколенная не всегда может быть применима, т. к. недостаточно отражает хроническое воздействие. Тем не менее опыты на трех поколениях дафний описаны в Приказе Росрыбо-

ловства № 695. При коротких опытах (1–3-е поколения) не всегда видны скрытые нарушения. Например, во втором поколении дафнии могут начать размножаться лучше, чем в контроле, что создаст ложное впечатление, т. к. в третьем поколении размножение снова упало. В итоге методика позволяет предсказывать долгосрочный риск для популяций и определять, для каких веществ обязательны четырехпоколенные испытания, тогда как Приказ № 695 дает только формальный порог ПДК без учета сложной динамики. ГОСТ 32367-2020 предписывает использование только одного поколения и не дает углубленной экологической оценки, а также ранжирования веществ по типу хронического воздействия.

При длительном воздействии даже малые концентрации гербицида могут нарушать размножение *D. magna* и передавать эти нарушения потомкам, даже если родительские особи внешне здоровы. В поколении P уже регистрируются достоверные изменения: снижение общей плодовитости, размера кладок, числа пометов за жизнь, а также возможная задержка достижения половой зрелости (Папченкова, 2024; Папченкова и др., 2009).

В первый тип попали метрибузин, сульфонилмочевины и клопиралид. У метрибузина в поздних поколениях снижалась LOEC. У Базиса и Лонтрела при той же концентрации эффект становился глубже. Такая динамика похожа на накопление действия, но в данной работе не изучались механизмы, например, возможные герминативные или эпигенетические эффекты.

Второй тип, установленный для диквата, показывает, насколько важно исследовать четыре поколения. Стимуляция в F2 могла бы быть ошибочно принята за восстановление репродукции, если наблюдение завершалось до F3. Подобные нелинейные реакции требуют осторожной интерпретации и продолженного наблюдения.

Третий тип, характерный для трифлуралина, связан с ослаблением эффекта в F3, что означает отсутствие межпоколенного усиления при исследованных условиях.

Следует отметить, что в контрольных группах наблюдалось закономерное снижение реальной плодовитости от поколения P к F3 (например, для Анонса – с 148.0 ± 2.6 до 135.0 ± 2.0, для реглона – с 140.0 ± 3.5 до 132.0 ± 2.8). Это явление, вероятно, связано с материнским эффектом, накоплением возрастных изменений в культуре или незначительным инбридингом. Однако все сравнения проводились относительно контроля соответствующего поколения, поэтому данное снижение не влияет на оценку токсического эффекта, а лишь подчеркивает необходимость строгого учета поколенческого фона при межпоколенных тестах.

Сопоставление пороговых концентраций по плодовитости с действующими рыбохозяйственными ПДК показывает, что для метрибузина LOEC (0.00005 мг/л) на два-три порядка ниже установленного норматива (0.1 мг/л), тогда как для трифлуралина, диквата, сульфонилмочевин и клопиралида LOEC превышает ПДК в 3–2500 раз. Это означает, что для метрибузина многопоколенный тест выявляет эффекты при концентрациях, которые формально считаются безопасными, а для остальных гербицидов при концентрациях, превышающих нормативные. Такое расхождение подчеркивает необходимость пересмотра подходов к нормированию с учетом межпоколенных эффектов.

Полученные результаты согласуются с общим представлением о том, что хроническая токсичность агрохимикатов для водных организмов может проявляться на сублетальном уровне и различаться между компонентами сообществ (Горбатов и др., 2019; Халиков, 2019; Hébert et al., 2021; Klátyik et al., 2024).

Заключение

При сравнении динамики плодовитости в четырех поколениях сразу было замечено, что вещества ведут себя принципиально по-разному, соответственно выделено три устойчивых типа межпоколенной динамики репродуктивных нарушений у *D. magna* при хроническом воздействии гербицидов. Первый тип (прогрессирующее усиление эффекта) выявлен для метрибузина, сульфонилмочевин и клопиралида. Второй тип (нелинейная двухфазная реакция с промежуточной стимуляцией) характерен для диквата. Третий тип (ослабление эффекта без межпоколенного усиления) установлен для трифлуралина. Самым информативным показателем оказалась фактическая плодовитость. Исследование только реакции одного поколения для веществ первого и второго типов может приводить к недостаточной токсикологической оценке или искажению хронического риска. Благодаря межпоколенному тесту возможно прогнозирование хронических эффектов на популяции, что, в свою очередь, может определять воздействие на экосистемы.

Библиография

Байрамбеков Ш. Б., Валеева З. Б., Корнева О. Г. Метрибузин – универсальный гербицид для защиты томата // Защита и карантин растений. 2011. № 4. С. 39–40.

Волгина Т. Н., Новиков В. Т., Регузова Д. В. Пути распространения пестицидов в объектах окружающей среды // Региональные проблемы. 2010. Т. 13, № 1. С. 76–81.

Голубев А. С., Берестецкий А. О. Перспективные направления использования биологических и биорациональных гербицидов в растениеводстве России (обзор) // Сельскохозяйственная биология. 2021. Т. 56, № 5. С. 868–884.

Голубев А. С., Долженко В. И. Осеннее внесение метрибузина для защиты озимой пшеницы от двудольных и злаковых сорных растений // Земледелие. 2020. № 6. С. 38–40.

Горбатов В. С., Астайкина А. А., Аптикаев Р. С., Тихонов В. В. Сравнительная оценка опасности и риска пестицидов для водных организмов // Агрохимия. 2019. № 11. С. 17–26. DOI: 10.1134/S0002188119110061

ГОСТ 32367-2020. Методы испытаний химической продукции, представляющей опасность для окружающей среды. Определение хронической токсичности для дафний . 2020. URL: https://internet-law.ru/gosts/gost/74005/?ysclid=mu3wctq2ie497367725(дата обращения: 09.07.2026).

Государственный каталог пестицидов и агрохимикатов, разрешенных к применению на территории Российской Федерации / Министерство сельского хозяйства России. 2025. URL: https://base.garant.ru/411841732/ (дата обращения: 09.07.2026).

Кирейчева Л. В., Лентяева Е. А. Влияние сельскохозяйственного производства на загрязнение водных объектов // Природообустройство. 2020. № 5. С. 18–27. DOI: 10.26897/1997-6011/2020-5-18-27

Москвичев А. Ю., Агапова С. А. Десикация зернобобовых культур как прием совершенствования технологии их возделывания в Волгоградской области // Известия НВ АУК. 2022. № 4 (68). С. 38–45. DOI: 10.32786/2071-9485-2022-04-04

Накаева А. А. Эффективность гербицида Базис в посевах гибридов кукурузы российской селекции // Научный журнал КубГАУ. 2024. № 202 (08). С. 199–209. DOI: 10.21515/1990-4665-202-017

Накаева А. А., Оказова З. П., Амаева А. Г. Оценка эффективности Базиса в борьбе с сорной растительностью агроценоза кукурузы // International Agricultural Journal. 2023. Т. 66, № 5. DOI: 10.55186/25876740_2023_7_5_12

Папченкова Г. А. Влияние на репродукцию и жизнедеятельность *Daphnia magna* Straus фунгицида пенконазол // Cifra. Биологические науки. 2024. № 4 (4). С. 4–9. DOI: 10.60797/BIO.2024.4.3

Папченкова Г. А., Голованова И. Л., Ушакова Н. В. Репродуктивные показатели, размеры и активность гидролаз у *Daphnia magna* Straus в ряду поколений при действии гербицида «Раундап» // Биология внутренних вод. 2009. № 3. С. 105–110.

Федеральное агентство по рыболовству. Приказ от 4 августа 2009 г. № 695 «Об утверждении Методических указаний по разработке нормативов качества воды водных объектов рыбохозяйственного значения, в том числе нормативов предельно допустимых концентраций вредных веществ в водах водных объектов рыбохозяйственного значения» // ГАРАНТ. URL: https://base.garant.ru/2169452/ (дата обращения: 13.08.2026).

Халиков И. С. Определение и трансформация сульфонилмочевинных гербицидов в водной среде // Экологическая химия. 2019. Т. 28, № 2. С. 79–87. DOI: 10.25996/3935.2024.16.45.001

Ebert D. *Daphnia* as a versatile model system in ecology and evolution // EvoDevo. 2022. Vol. 13. No. 1. P. 16. DOI: 10.1186/s13227-022-00199-0

Ghosh T. S., Rana S., Pal P., Mallick B. Herbicidal impacts on freshwater zooplankton // International Journal of Advanced Research Trends in Science. 2023. Vol. 2. No 1. P. 36–41. DOI: 10.70035/ijarts.2023.2136-41

Hébert M. P., Fugère V., Beisner B. E. et al. Widespread agrochemicals differentially affect zooplankton biomass and community structure // Ecological Applications. 2021. Vol. 31. Art. e02423. DOI: 10.1002/eap.2423

Klátyik S., Simon G., Oláh M. et al. Aquatic ecotoxicity of glyphosate, its formulations, and co-formulants: evidence from 2010 to 2023 // Environmental Sciences Europe. 2024. Vol. 36. Art. 22. DOI: 10.1186/s12302-024-00849-1

Ni H., Ye Y., He W. Role of *Bacillus* sp. TF-1 in the degradation and detoxification of Trifluralin // Microorganisms. 2025. Vol. 13. No. 3. Art. 520. DOI: 10.3390/microorganisms13030520

Stevanovic M., Gašić S. Herbicides in surface water bodies – behaviour, effects on aquatic organisms and risk assessment // Pesticides and Phytomedicine. 2020. Vol. 34. No 3-4. P. 157–172.

Zhang Q., He Z., Wang J. Acute toxicity, oxidative stress, toxicity mechanism, and degradation dynamics of trifluralin in *Eisenia foetida* (Annelida: Lumbricidae) // Journal of Entomological Science. 2023. Vol. 58. DOI: 10.18474/JES22-06

Kalyuzhnaya, O. Intergenerational dynamics of reproductive impairment in *Daphnia magna* under chronic herbicide exposure: identification of three types of response. // Principy èkologii. 2026 № 3. P. 106–113. DOI: 10.15393/j1.art.2026.17723

INTERGENERATIONAL DYNAMICS OF REPRODUCTIVE IMPAIRMENT IN *DAPHNIA MAGNA* UNDER CHRONIC HERBICIDE EXPOSURE: IDENTIFICATION OF THREE TYPES OF RESPONSE

KALYUZHNAYA Olga Dmitrievna *RUDN University named after Patrice Lumumba, 6, Miklukho-Maklaya St., Moscow, 117198 Russia, kalyuzhnaya.olya@list.ru*

Key words:
Daphnia magna
herbicides
chronic toxicity
reproduction
intergenerational dynamics
LOEC
NOEC
zooplankton

Summary: Chronic exposure to herbicide can disrupt the reproduction of daphnids at concentrations below acute lethal levels. The aim of this study is to identify patterns of changes in the reproductive response of *Daphnia magna* across generations P-F3. Five commercial herbicides were investigated: Zino (metribuzin), Anons (trifluralin), Reglon (diquat), Basis (a mixture of sulfonylureas), and Lontrel (clopyralid). Chronic tests lasting 21–30 days were conducted under controlled laboratory conditions according to GOST 32367-2020. The main indicator was actual fecundity; in addition, survival rate, age at sexual maturity, the first litter, and the number of litters were taken into account. To compare generations, OEC and NOEC values were determined based on reproductive output. It was found that actual fertility was the most sensitive indicator of chronic exposure. Comparison of P, F1, F2, and F3 made it possible to identify types of response. The first type is a progressive enhancement of the effect, which was identified for metribuzin, sulfonylureas, and clopyralid. The second type is a nonlinear two-phase dynamics with temporal stimulation of reproduction, established for diquat. The third type is the absence of inter-generational enhancement with weakening of the effect in F3, which is characteristic of trifluralin. The obtained results indicate that a single-generation assessment may underestimate the chronic risk of substances with enhanced or delayed effects. The intergenerational approach makes it possible to differentiate substances on the direction of their dynamics and to justify the duration of chronic testing. The practical significance of the classification lies in the ability to identify delayed risk amplification and distinguish it from temporary restoration of reproduction. This is important for choosing the duration of the tests and for correctly interpreting the environmental hazard posed by herbicides when assessing natural populations.

Received on: 14 August 2026 **Published on:** 29 September 2026

References

Bayrambekov Sh. B. Valeeva Z. B. Korneva O. G. Metribuzin – a universal herbicide for tomato protection, Zaschita i karantin rasteniy. 2011. No. 4. P. 39–40.

Ebert D. Daphnia as a versatile model system in ecology and evolution, EvoDevo. 2022. Vol. 13. No. 1. P. 16. DOI: 10.1186/s13227-022-00199-0

Federal Agency for Fisheries. Order No. 695 of August 4, 2009 “On approval of Methodological guidelines for the development of water quality standards for water bodies of fishery importance, including standards for maximum permissible concentrations of harmful substances in waters of water bodies of fishery importance”, GARANT. URL: https://base.garant.ru/2169452/ (data obrascheniya: 13.08.2026).

Ghosh T. S., Rana S., Pal P., Mallick B. Herbicidal impacts on freshwater zooplankton, International Journal of Advanced Research Trends in Science. 2023. Vol. 2. No 1. P. 36–41. DOI: 10.70035/ijarts.2023.2136-41

Golubev A. S. Beresteckiy A. O. Promising directions for the use of biological and biorational herbicides in crop production in Russia (review), Sel’skohozyaystvennaya biologiya. 2021. T. 56, No. 5. P. 868–884.

Golubev A. S. Dolzhenko V. I. Autumn application of metribuzin for protection of winter wheat from dicotyledonous and grass weeds, Zemledelie. 2020. No. 6. P. 38–40.

Gorbatov V. S. Astaykina A. A. Aptikaev R. S. Tihonov V. V. Comparative assessment of pesticide hazard and risk for aquatic organisms, Agrohimiya. 2019. No. 11. P. 17–26. DOI: 10.1134/S0002188119110061

Hébert M. P., Fugère V., Beisner B. E. et al. Widespread agrochemicals differentially affect zooplankton biomass and community structure, Ecological Applications. 2021. Vol. 31. Art. e02423. DOI: 10.1002/eap.2423

Halikov I. S. Determination and transformation of sulfonylurea herbicides in the water environment, Ekologicheskaya himiya. 2019. T. 28, No. 2. P. 79–87. DOI: 10.25996/3935.2024.16.45.001

Kireycheva L. V. Lentyaeva E. A. The influence of agricultural production on pollution of water bodies, Prirodoobustroystvo. 2020. No. 5. P. 18–27. DOI: 10.26897/1997-6011/2020-5-18-27

Klátyik S., Simon G., Oláh M. et al. Aquatic ecotoxicity of glyphosate, its formulations, and co-formulants: evidence from 2010 to 2023, Environmental Sciences Europe. 2024. Vol. 36. Art. 22. DOI: 10.1186/s12302-024-00849-1

Methods of testing chemical products hazardous to the environment. Determination of chronic toxicity to daphnids. 2020. URL: https://internet-law.ru/gosts/gost/74005/?ysclid=mu3wctq2ie497367725(data obrascheniya: 09.07.2026).

Moskvichev A. Yu. Agapova S. A. Desiccation of leguminous crops as a technique for improving their cultivation technology in the Volgograd region, Izvestiya NV AUK. 2022. No. 4 (68). P. 38–45. DOI: 10.32786/2071-9485-2022-04-04

Nakaeva A. A. Okazova Z. P. Amaeva A. G. Evaluation of the effectiveness of Basis in controlling weeds in maize agrocenosis, International Agricultural Journal. 2023. T. 66, No. 5. DOI: 10.55186/25876740_2023_7_5_12

Nakaeva A. A. Efficiency of herbicide Basis in crops of maize hybrids of Russian breeding, Nauchnyy zhurnal KubGAU. 2024. No. 202 (08). P. 199–209. DOI: 10.21515/1990-4665-202-017

Ni H., Ye Y., He W. Role of Bacillus sp. TF-1 in the degradation and detoxification of Trifluralin, Microorganisms. 2025. Vol. 13. No. 3. Art. 520. DOI: 10.3390/microorganisms13030520

Papchenkova G. A. Golovanova I. L. Ushakova N. V. Reproductive parameters, body size and hydrolase activity in Daphnia magna across generations under the action of the herbicide Roundup, Biologiya vnutrennih vod. 2009. No. 3. P. 105–110.

Papchenkova G. A. Effect of the fungicide penconazole on reproduction and vital activity of Daphnia magna Straus, Cifra. Biologicheskie nauki. 2024. No. 4 (4). P. 4–9. DOI: 10.60797/BIO.2024.4.3

State Catalogue of Pesticides and Agrochemicals Approved for Use in the Russian Federation, Ministerstvo sel'skogo hozyaystva Rossii. 2025. URL: https://base.garant.ru/411841732/ (data obrascheniya: 09.07.2026).

Stevanovic M., Gašić S. Herbicides in surface water bodies – behaviour, effects on aquatic organisms and risk assessment, Pesticides and Phytomedicine. 2020. Vol. 34. No 3-4. P. 157–172.

Volgina T. N. Novikov V. T. Reguzova D. V. Ways of distribution of pesticides in environmental objects, Regional'nye problemy. 2010. T. 13, No. 1. P. 76–81.

Zhang Q., He Z., Wang J. Acute toxicity, oxidative stress, toxicity mechanism, and degradation dynamics of trifluralin in Eisenia foetida (Annelida: Lumbricidae), Journal of Entomological Science. 2023. Vol. 58. DOI: 10.18474/JES22-06

научный электронный журнал
ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ
http://ecopri.ru

ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
http://petrsu.ru

УДК 595.771.08

ЛОВУШКА-БИОЦЕНОМЕТР ДЛЯ СБОРА ИМАГО САМЦОВ КРОВОСОСУЩИХ КОМАРОВ (DIPTERA: CULICIDAE)

ПАНЮКОВА Елена Викторовна — *кандидат биологических наук, Институт биологии Коми Федерального научного центра РАН, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28, panykova_lena@mail.ru*

МИРЗАЕВА Агния Григорьевна — *кандидат биологических наук, Институт систематики и экологии животных СО РАН, 630091, Россия, Новосибирск, ул. Фрунзе, 11, agny01@mail.ru*

Ключевые слова:
методы сбора
методы борьбы
ловушка-биоценометр
имаго самцов
Culicidae

Аннотация: Целью данного исследования была разработка метода массового сбора живых взрослых самцов комаров (семейство Culicidae) как перспективного подхода к контролю численности популяций. В статье описаны конструкция и принцип действия поверхностной ловушки-биоценометра, предназначенного для качественного и количественного отбора проб насекомых, связанных с водной средой. Ловушка состоит из деревянной рамы размером 52 × 52 см (из реек шириной 2 см) и тканевого покрытия, закрепленного на раме для удержания имаго. Ловушка охватывает участок водной поверхности площадью 0.25 м². В зависимости от размера водоема возможно одновременное использование нескольких ловушек. Эксперименты по сбору имаго самцов проводили в последней декаде мая и начале июня в период с 2024 по 2026 г. на двух временных весенних водоемах: защищенном лесном водоеме и открытом луговом водоеме. На каждом участке отлов осуществляли в течение трех дней, а сбор проб насекомых проводился в утренние часы. Живых взрослых особей обездвиживали с помощью емкости со снегом (в 2025 г.) и химических хладагентов (в 2024 и 2026 гг.). Всего было проведено 18 отборов проб, в ходе которых собрано 726 взрослых самцов, 504 из них были получены из лесного водоема. Средний показатель отлова взрослых самцов с помощью ловушки-биоценометра в закрытом лесном водоеме составил 37 ± 3 особи (2024 г.), 32 ± 1 особь (2025 г.) и 12 ± 1 особь (2026 г.) на 1 м² водной поверхности. На открытом водоеме, расположенном на лугу, средний показатель отлова был в три раза ниже: 7 ± 2 (2024 г.), 5 ± 1 (2025 г.) и 2 ± 1 (2026 г.) взрослых самцов на 1 м² водной поверхности. Применение данной ловушки привело к снижению численности комаров в исследуемых водоемах; следовательно, ее можно рассматривать как средство механического контроля популяции комаров.

© Петрозаводский государственный университет
© Панюкова Е. В., Мирзаева А. Г.

Получена: 29 июня 2026 года **Подписана к печати**: 29 сентября 2026 года

Введение

Целью работы была разработка прибора и метода получения качественного и достаточного в количественном отношении живого материала для морфологических и экологических исследований имаго самцов кровососущих комаров (Diptera: Culicidae). Проблема сбора репрезентативного материала имаго самцов кровососущих комаров существует в связи с тем, что большинство методов сбора разработаны для имаго кро-

вососущих самок и не привлекают самцов, как показал обзор (Мирзаева, Панюкова, 2025). Существуют виды комаров, самцы которых до сих пор не известны науке, например *Aedes albescens* Edwards, 1921 и другие (Полторацкая, Мирзаева, 2024). В борьбе с эпидемиологически опасными видами Culicidae применяют генномодифицированных или зараженных живых имаго самцов (Flores, O'Neil, 2018; Nakata et al., 2022). В связи с этим существует необходимость в разработке специальных методов и приборов для сбора имаго самцов разных видов для решения научных и практических задач.

Материалы

Сборы имаго самцов ловушкой-биоценометром проведены нами из двух водоемов в течение трех лет: 20–22 мая 2024 г.; 21–23 мая 2025 г.; 18–20 мая 2026 г., в указанные дни была переменная облачность, но без дождя. Всего было изготовлено 4 ловушки, устанавливали по 2 ловушки на каждый водоем одновременно: лесной и луговой. Водоемы расположены недалеко друг от друга в окрестностях г. Сыктывкара (с. Выльгорт) и имели сопоставимые размеры и глубину в период проведения исследований. Координаты расположения лесного водоема: 61°38′ с. ш., 50°43′ в. д., координаты лугового водоема: 61°37′ с. ш., 50°45′ в. д. Лесной водоем образуется ежегодно в понижении рельефа ельника чернично-зеленомошного с примесью березы в результате таяния снега и пополняется дождевой водой, к середине лета он пересыхает. Луговой водоем располагается на суходольном лугу, в искусственной канаве и также заполняется талой снеговой водой в мае, пересыхает в июле. Оба водоема относятся к временным весенним. Наблюдения за развитием кровососущих комаров в данных водоемах ведутся стационарно с 2005 г., ежегодно в них наблюдается развитие кровососущих комаров. Ловушками-биоценометрами проведено 18 учетов (9 учетов для каждого водоема). В результате было отловлено 726 имаго самцов кровососущих комаров 4 видов, из них 504 особи собраны в лесном водоеме. Материал хранится в научных коллекциях Института биологии Коми научного центра УРО РАН. С живыми имаго разных видов проводили эксперименты на их выживаемость и выяснение пищевых предпочтений.

Традиционные методы исследований

Имаго самцов кровососущих комаров (рис. 1) следует искать на цветах (особенно белых цветах зонтичных, рябины, ревеня и т. п.), на листьях кустарников и деревьев или же ловить сачком во время их роения (Гуцевич и др., 1970).



Рис. 1. Самец кровососущего комара
Fig. 1. Male mosquito

Получение имаго самцов в хорошем качестве для их идентификации возможно традиционными методами, такими как доращивание личинок и выведение имаго из куколок, а также кошение сачком по растительности (Service, 1997). Самцы могут быть собраны ловушками с синтетическими аттрактантами (Becker et al., 2020). Перечисленые методы имеют свои недостатки: углекислотные ловушки очень тяжелые и дорогие, кошение по растительности повреждает хитиновый покров имаго комаров, что ухудшает качество собранного материала. Сбор с цветов дает лишь единичные сборы имаго, а доращивание личинок до куколок и выведение из них имаго трудоемко и требует определен-

ных оптимальных температур содержания. Существует стационарный метод получения имаго самцов и самок при помощи марлевого садка (рис. 2), который применяли для учета количества всех имаго комаров, вылетающих из водоема.

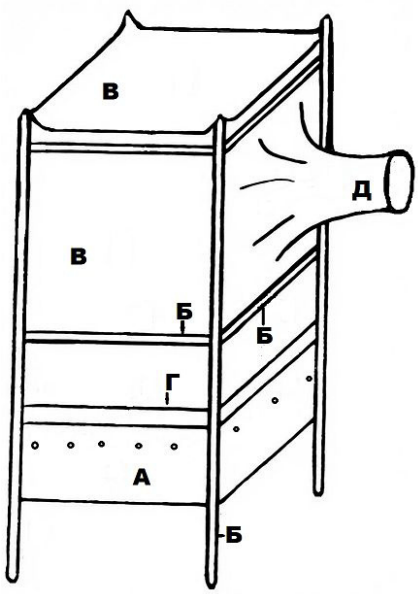


Рис. 2. Схема марлевого садка с рукавом-вершей, через который велся сбор имаго, вылетающих из водоема на разной его глубине (по: Сазонова, 1959). А – 4-угольная металлическая основа (каркас) с отверстиями для крепления садка; Б – деревянный каркас; В – марлевый колпак, его нижняя часть соприкасается с водой; Г – двойная полоса бязи для крепления к металлическому каркасу; Д – рукав для сбора имаго комаров

Fig. 2. Scheme of a holding cage with a funnel-shaped sleeve, through which adult mosquitoes that fly out of the water-body at different depths were collected (after: Sazonova, 1959). A – a 4-sided metal base (frame) with holes for attaching the cage; Б – a wooden frame; В – a gauze cover, its lower part comes into contact with water; Г – a double strip of cotton for attaching the cage to the metal frame; Д – a sleeve for collecting mosquito imagoes

Оригинальные методы исследований

Нами разработана конструкция ловушки-биоценометра для надводного сбора вылетающих из водоема имаго самцов. Конструкция состоит из деревянных реек, на которые была натянута и закреплена накрахмаленная белая ткань (марля, вуаль, сетка), мы использовали вуаль. Рейки были пропитаны водозащитным лаком и по краям скреплены мебельными стяжками для того, чтобы конструкция могла складываться при транспортировке (рис. 3). Сверху на рамки наклеена лента-контакт (липучки с крючками). По краю белой ткани пришита текстильная застежка от ленты-контакта. Длина реек составляла 52 х 52 см, ширина реек – 2 см, площадь покрытия поверхности ловушки – 0.25 квадратного метра. Размеры полотна тканевой части ловушки 55 х 55 см для создания куполообразного возвышения над водной поверхностью. Мы использовали такую ловушку-биоценометр для подсчета количества имаго самцов комаров, вылетающих с поверхности водоема. Метод сбора имаго самцов с помощью ловушки-биоценометра заключается в следующем: нужно разместить ловушки в водоеме при обнаружении личинок старшего возраста на 3 дня, проверять ловушки ежедневно, использовать несколько ловушек одновременно. Выборку живых самцов из ловушки проводить всасывателем-эксгаустером в утренние часы, при низких температурах воздуха, когда насекомые еще малоподвижны и не слетают с ткани при ее переворачивании, либо использовать снег, лед или хладогенты для обездвиживания имаго (рис. 4). Ловушки-биоценометры можно использовать многократно для разных типов водоемов. Ткань из ловушки легко стирается при загрязнении, т. к. благодаря контактной ленте она легко снимается с деревянных рамок. Преимуществами такой ловушки можно назвать простоту изготовления и доступность материалов. Недостатками ловушки являются ее плавучесть при сильном ветре, намокание ткани при дожде, а также кратковременность использования, которая зависит от климатических условий региона. В результа-

те апробации метода и ловушки нами были собраны в лесном водоеме самцы ранневесенних *Aedes communis* (De Geer, 1776) и *A. diantaeus* Howard, Dyar et Knab, 1913, а с поверхности лугового водоема были собраны и идентифицированы самцы также двух видов комаров: массового средневесеннего *Aedes punctor* (Kirby, 1837) и редкого поздневесенне-летнего *A. cinereus* Meigen, 1818. Вопрос об идентификации последнего и типе водоема его развития был уточнен, т. к. по имаго самок и личинкам *A. cinereus* надежно не отличается от близкого весенне-летнего *A. rossicus* Dolbeshkin, Goritzkaja et Mitrofanova, 1930. У этих двух видов достоверно идентифицируются только самцы.

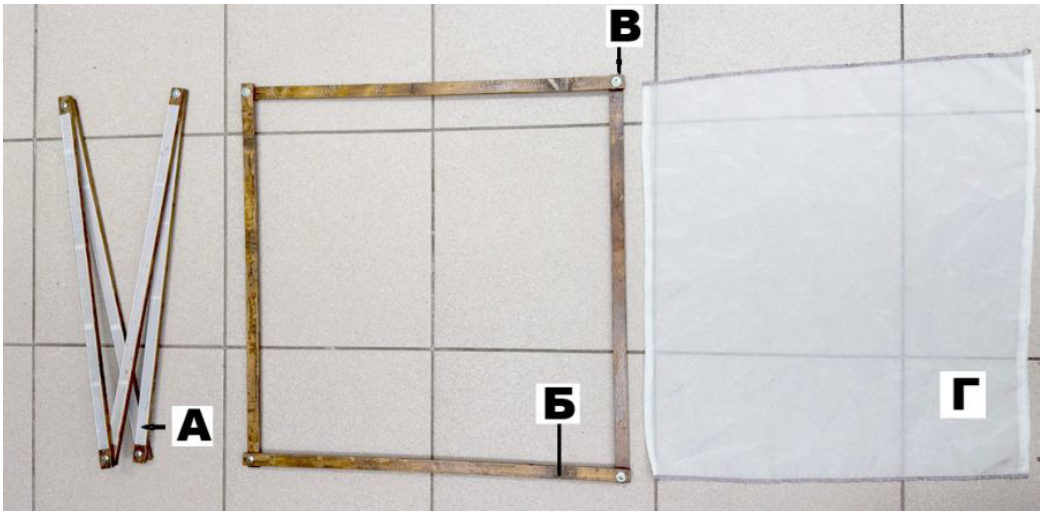


Рис. 3. Ловушка-биоценометр в разобранном виде. А – деревянная основа ловушки с наклеенной лентой-контакт (вид сверху); Б – деревянная основа (вид снизу); В – мебельные стяжки; Г – тканевая часть ловушки с текстильной застежкой (вид сверху)

Fig. 3. Dissembled biocenometer trap. A – wooden base of the trap with a glued contact tape (top view); Б – wooden base (bottom view); B – furniture fasteners; Г – fabric part of the trap with a textile fastener (top view)



Рис. 4. Оцепеневшие живые имаго комаров *Aedes communis* (De Geer, 1776) на ткани на снежнике в ельнике-черничнике, май 2025 г., окрестности с. Выльгорт (Республика Коми)

Fig. 4. Torpid but living imagos of *Aedes communis* mosquitoes (De Geer, 1776) on a fabric on the top of a snow patch in a blueberry spruce forest, May 2025, near the village of Vylgort (Komi Republic)

Ловушка-биоценометр позволила рассчитать среднюю уловистость имаго самцов для каждого водоема. Средняя уловистость имаго самцов ловушки-биоценометра в закрытом лесном водоеме составляла 37 ± 3 (2024 г.), 32 ± 1 (2025), 12 ± 1 (2026). В открытом луговом водоеме средняя уловистость ловушки-биоценометра была значительно ниже: 7 ± 2 (2024 г.), 5 ± 1 (2025), 2 ± 1 (2026) особей имаго самцов. Все расчеты вели на квадратный метр водной поверхности. Для расчета применяли среднее арифметическое, стандартное отклонение и стандартную ошибку для оценки надежности результата.

Обсуждение

Ловушка-биоценометр и метод ее использования разработаны на основе биологических особенностей развития имаго кровососущих комаров, с ее помощью можно собрать живых имаго самцов и посчитать их относительную численность на площадь всей поверхности водоема для предварительного прогноза численности кровососущих комаров. Известно, что первыми в водоемах развиваются мужские особи комаров, они на несколько суток опережают в развитии имаго самок. Имаго самцов комаров питаются нектаром растений и пьют воду в ожидании вылета из водоемов самок. Вода и углеводы принимаются комарами обоих полов на протяжении всей их жизни, а способность к кровососанию самки большинства видов приобретают только после спаривания (Балашов, 2009). Изъятие из популяции самцов перспективно для борьбы с кровососущими самками. Разработанные методы для сбора имаго самцов могут быть применены также для научных целей, если нужны для экспериментов живые комары, то их можно получить из оцепеневших, собранных из ловушки. При ежедневной проверке ловушек можно установить температурный оптимум для конкретных видов комаров и уточнить, при какой температуре воды идет массовый выплод определенного, практически значимого вида. Температурный оптимум развития кровососущих комаров мало изучен, предложенные нами методы можно использовать для уточнения этого вопроса. Сборы, выполненные ловушками-биоценометрами в различных типах водоемов, помогут разобраться с вопросами идентификации редких видов кровососущих комаров, т. к. дают массовый материал.

Заключение или выводы

Ловушка-биоценометр и разработанный метод способствуют получению живых имаго комаров из природных водоемов для научных и практических целей. Применение разработанного метода сбора имаго самцов кровососущих комаров позволит контролировать численность популяций этих насекомых в населенных пунктах. Метод перспективен для выяснения научных вопросов об оптимальных условиях и температуре развития имаго отдельных видов кровососущих комаров в натурных экспериментах.

Библиография

Балашов Ю. С. Паразитизм клещей и насекомых на наземных позвоночных . СПб.: Наука, 2009. 357 с.

Гуцевич А. В., Мончадский А. С., Штакельберг А. А. Комары (Семейство Culicidae) . Л.: Наука, Ленинградское отд-ние, 1970. 384 с. (Фауна СССР. Насекомые двукрылые. Т. 3. Вып. 4).

Мирзаева А. Г., Панюкова Е. В. Методы сбора и оценки численности имаго кровососущих комаров (Diptera: Culicidae) // Паразитология. 2025. Т. 59, № 1. С. 49–71. DOI: 10.31857/S0031184725010041

Полторацкая Н. В., Мирзаева А. Г. Кровососущие комары (Diptera: Culicidae) Западной Сибири . Томск: Изд-во Томского гос. ун-та, 2024. 506 с.

Сазонова О. Н. Комары рода *Aedes* в лесной зоне Европейской части РСФСР и биологические основы борьбы с ними : Дис. ... д-ра биол. наук. Л., 1959. 530 с.

Becker N., Petrić D., Zgomba M., Boase C., Madon M. B., Dahl C., Kaiser A. Mosquitoes: identification, ecology and control. Third Edition. Cham: Springer Nature, 2020. XXXI, 570 p. DOI: 10.1007/978-3-030-11623-1

Flores H. A., O'Neill S. L. Controlling vector-borne diseases by releasing modified mosquitoes // Nature Reviews Microbiology. 2018. Vol. 16, № 8. P. 508–518. DOI: 10.1038/s41579-018-0025-0

Nakata T., Simões P., Walker S. M., Russell I. J., Bomphrey R. J. Auditory sensory range of male mosquitoes for the detection of female flight sound // Journal of the Royal Society Interface. 2022. Vol. 9 (193). Article 20220285. DOI: 10.1098/rsif.2022.0285

Service M. W. Mosquito Ecology: Field sampling methods. Secon Edition. Elsevier applied science. Barking, Essex, UK: Elsevier Science Publishers, 1993. 988 p.

Благодарности

Благодарим к. б. н. Н. М. Парамонова за помощь с получением информации о ловушках из диссертации О. Н. Сазоновой. Большое спасибо Н. Э. Панюкову за изготовление рабочего макета ловушек-биоценометров.

Panyukova, E., Mirzaeva, A. A trap-biocenometer for collecting imago of male blood-sucking mosquitoes (Diptera: Culicidae)A trap for collecting adult male mosquitoes (Diptera: Culicidae). // Principy èkologii. 2026 № 3. P. 114–121. DOI: 10.15393/j1.art.2026.17502

A TRAP-BIOCENOMETER FOR COLLECTING IMAGO OF MALE BLOOD-SUCKING MOSQUITOES (DIPTERA: CULICIDAE) A TRAP FOR COLLECTING ADULT MALE MOSQUITOES (DIPTERA: CULICIDAE)

PANYUKOVA Elena Viktorovna — *PhD, Institute of Biology, Komi Federal Scientific Center, RAS, 28, Kommunisticheskaya St., Syktyvkar, Komi Republic, 167982, Russia, panykova_lena@mail.ru*

MIRZAEVA Agnia Grigoryevna — *PhD, Institute of Systematics and Ecology of Animals, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 11, Frunze St., Novosibirsk, 630091, Russia, agny01@mail.ru*

Key words:
collection methods
control methods
trap-biocenometer
adult males
Culicidae

Summary: The aim of this study was to develop a method for mass collection of live adult male mosquitoes (family Culicidae) as a promising approach to population control. The article describes the design and principle of operation of a surface trap-biocenometer designed for qualitative and quantitative sampling of insects associated with the aquatic environment. The trap consists of a 52 × 52 cm wooden frame (made of 2 cm wide slats) and a fabric cover mounted on the frame to hold the imago. The trap covers an area of 0.25 m² of water surface. Depending on the size of the water body, it is possible to use several traps at the same time. Experiments on collecting imago males were conducted in the last decade of May and early June in the period from 2024 to 2026 in two temporary spring reservoirs: a protected forest reservoir and an open meadow reservoir. At each site, trapping was carried out for three days, and insect samples were collected in the morning. Live adults were immobilized using a container with snow (in 2025) and chemical refrigerants (in 2024 and 2026). A total of 18 samples were taken, during which 726 imago males were collected, 504 of them were obtained from a forest reservoir. The average rate of trapping imago males using a biocenometer trap in a closed forest reservoir was 37 ± 3 individuals (2024), 32 ± 1 individuals (2025) and 12 ± 1 individuals (2026) per 1 m2 of water surface. In an open pond located in a meadow, the average catch rate was three times lower: 7 ± 2 (2024), 5 ± 1 (2025) and 2 ± 1 (2026) imago males per 1 m2 of water surface. The use of the biocenometer trap resulted in a decrease in the number of mosquitoes in the studied water bodies; therefore, it can be considered as a means of mechanical control of the mosquito population. It should be mentioned that the trap was designed and made of available materials. The aim of this study was to develop a method for mass collection of live adult male mosquitoes (family Culicidae) as a promising approach to population control. The article describes the design and principle of operation of a surface trap-biocenometer designed for qualitative and quantitative sampling of insects associated with the aquatic environment. The trap consists of a 52 × 52 cm wooden frame (made of 2 cm wide slats) and a fabric cover mounted on the frame to hold the imago. The trap covers an area of 0.25 m² of water surface. Depending on the size of the water body, it is possible to use several traps at the same time. Experiments on collecting imago males were conducted in the last decade of May and early June in the period from 2024 to 2026 in two temporary spring reservoirs: a protected forest reservoir and an open meadow reservoir. At each site, trapping was carried out for three days, and insect samples were collected in the morning. Live adults were immobilized using a container with snow (in 2025) and chemical refrigerants (in 2024 and 2026). A total of 18 samples were taken, during which 726 imago males were collected, 504 of them were obtained from a forest reservoir. The average rate of trapping imago males using a biocenometer trap in a closed forest reservoir was 37 ± 3 individuals (2024), 32 ± 1 individuals (2025) and 12 ± 1 individuals (2026) per 1 m2 of water surface. In an open pond located in a meadow, the average catch rate was three times lower: 7 ± 2 (2024), 5 ± 1 (2025) and 2 ± 1 (2026) imago males per 1 m² of water surface. The use of the biocenometer trap resulted in a decrease in the number of mosquitoes in the stud-

ied water bodies; therefore, it can be considered as a means of mechanical control of the mosquito population. It should be mentioned that the trap was designed and made of available materials. The aim of this study was to develop a method for mass collection of live adult male mosquitoes (family Culicidae) as a promising approach to population control. The article describes the design and principle of operation of a surface trap - biocenometer designed for qualitative and quantitative sampling of insects associated with the aquatic environment. The trap consists of a 52 × 52 cm wooden frame (made of 2 cm wide slats) and a fabric cover mounted on the frame to hold the imago. The trap covers an area of 0.25 m² of water surface. Depending on the size of the water body, it is possible to use several traps at the same time. Experiments on collecting imago males were conducted in the last decade of May and early June in the period from 2024 to 2026 in two temporary spring reservoirs: a protected forest reservoir and an open meadow reservoir. At each site, trapping was carried out for three days, and insect samples were collected in the morning. Live adults were immobilized using a container with snow (in 2025) and chemical refrigerants (in 2024 and 2026). A total of 18 samples were taken, during which 726 imago males were collected, 504 of them were obtained from a forest reservoir. The average rate of trapping imago males using a biocenometer trap in a closed forest reservoir was 37 ± 3 individuals (2024), 32 ± 1 individuals (2025) and 12 ± 1 individuals (2026) per 1 m2 of water surface. In an open pond located in a meadow, the average catch rate was three times lower: 7 ± 2 (2024), 5 ± 1 (2025) and 2 ± 1 (2026) imago males per 1 m2 of water surface. The use of the biocenometer trap resulted in a decrease in the number of mosquitoes in the studied water bodies; therefore, it can be considered as a means of mechanical control of the mosquito population. It should be mentioned that the trap was designed and made of available materials.

Received on: 29 June 2026 **Published on:** 29 September 2026

References

Balashov Yu. S. Parasitism of ticks and insects on terrestrial vertebrates. SPb.: Nauka, 2009. 357 p.

Becker N., Petrić D., Zgomba M., Boase C., Madon M. B., Dahl C., Kaiser A. Mosquitoes: identification, ecology and control. Third Edition. Cham: Springer Nature, 2020. XXXI, 570 p. DOI: 10.1007/978-3-030-11623-1

Flores H. A., O'Neill S. L. Controlling vector-borne diseases by releasing modified mosquitoes, Nature Reviews Microbiology. 2018. Vol. 16, No. 8. P. 508–518. DOI: 10.1038/s41579-018-0025-0

Gucevich A. V. Monchadskiy A. S. Shtakel'berg A. A. Mosquitoes (Culicidae family). L.: Nauka, Leningradskoe otd-nie, 1970. 384 p. (Fauna SSSR. Nasekomye dvukrylye. T. 3. Vyp. 4).

Mirzaeva A. G. Panyukova E. V. Methods of collecting and estimating the number of adult blood-sucking mosquitoes (Diptera: Culicidae), Parazitologiya. 2025. T. 59, No. 1. P. 49–71. DOI: 10.31857/S0031184725010041

Nakata T., Simões P., Walker S. M., Russell I. J., Bomphrey R. J. Auditory sensory range of male mosquitoes for the detection of female flight sound, Journal of the Royal Society Interface. 2022. Vol. 9 (193). Article 20220285. DOI: 10.1098/rsif.2022.0285

Poltorackaya N. V. Mirzaeva A. G. Mosquitoes (Diptera: Culicidae) of Western Siberia. Tomsk: Izd-vo Tomskogo gop. un-ta, 2024. 506 p.

Sazonova O. N. Mosquitoes of the genus Aedes in the forest zone of the European part of the RSFSR and biological basis of their control: Dip. ... d-ra biol. nauk. L., 1959. 530 p.

Service M. W. Mosquito Ecology: Field sampling methods. Secon Edition. Elsevier applied science. Barking, Essex, UK: Elsevier Science Publishers, 1993. 988 p.