

Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр Российской академии наук»

ТРУДЫ

КАРЕЛЬСКОГО НАУЧНОГО ЦЕНТРА РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

№ 7, 2026

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

Петрозаводск
2026

Главный редактор
А. Ф. ТИТОВ, член-корр. РАН, д. б. н., проф.

Редакционный совет

О. Н. БАХМЕТ (зам. главного редактора), член-корр. РАН, д. б. н.; Н. А. БЕЛКИНА, д. г. н.; И. Н. БОЛОТОВ, член-корр. РАН, д. б. н.; А. В. ВОРОНИН, д. т. н., проф.; Х. ГАО, доктор математики, проф. (КНР); Н. В. ИЛЬМАСТ, д. б. н.; Ю. В. ЗАЙКА, д. ф.-м. н.; С. В. КРИВОВИЧЕВ, академик РАН, д. г.-м. н.; А. М. КРЫШЕНЬ, д. б. н.; О. Л. КУЗНЕЦОВ, д. б. н.; Ю. Н. ЛУКИНА, д. б. н.; В. В. МАЗАЛОВ, д. ф.-м. н., проф.; Н. Н. НЕМОВА, академик РАН, д. б. н., проф.; А. Н. РЕТТИЕВА, д. ф.-м. н.; С. А. СВЕТОВ, д. г.-м. н.; А. И. СЛАБУНОВ, д. г.-м. н.; Н. Ю. СУХОВИЛО, к. г. н. (Республика Беларусь); С. ЛИ, доктор геологии (КНР); Н. Н. ФИЛАТОВ, член-корр. РАН, д. г. н., проф.; Н. С. ЧЕРНЕЦОВ, член-корр. РАН, д. б. н.; В. В. ЩИПЦОВ, д. г.-м. н., проф.

Редакционная коллегия серии «Экологические исследования»

К. С. БОБКОВА, д. б. н., проф.; В. В. ВАПИРОВ, д. х. н.; А. Н. ГРОМЦЕВ, д. с.-х. н.; П. И. ДАНИЛОВ, д. б. н., проф.; Н. В. ИЛЬМАСТ (зам. отв. редактора), д. б. н., доцент; Н. М. КАЛИНКИНА, д. б. н.; А. М. КРЫШЕНЬ, д. б. н.; О. Л. КУЗНЕЦОВ (отв. редактор), д. б. н.; В. А. МАСЛОБОЕВ, д. т. н., проф.; Ф. В. ФЕДОРОВ (отв. секретарь), к. б. н.; С. А. СВЕТОВ, д. г.-м. н.; К. Ф. ТИРРОНЕН, к. б. н.; В. Т. ЯРМИШКО, д. б. н., проф.

Издается с января 2009 г.

Адрес редакции: 185910, Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11
Тел. (8142)762018; факс (8142)769600
E-mail: trudy@krc.karelia.ru

Электронная полнотекстовая версия: <http://transactions.krc.karelia.ru>; <http://journals.krc.karelia.ru>

© ФИЦ «Карельский научный центр РАН», 2026
© Институт биологии КарНЦ РАН, 2026
© Институт водных проблем Севера КарНЦ РАН, 2026
© Институт леса КарНЦ РАН, 2026

Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences

TRANSACTIONS

**of the KARELIAN RESEARCH CENTRE
of the RUSSIAN ACADEMY of SCIENCES**

No. 7, 2026

ECOLOGICAL STUDIES

Petrozavodsk
2026

Editor-in-Chief

A. F. TITOV, RAS Corr. Fellow, DSc (Biol.), Prof.

Editorial Committee

O. N. BAKHMET (Deputy Editor-in-Chief), RAS Corr. Fellow, DSc (Biol.); N. A. BELKINA, DSc (Geog.); I. N. BOLOTOV, RAS Corr. Fellow, DSc (Biol.); N. S. CHERNETSOV, RAS Corr. Fellow, DSc (Biol.); N. N. FILATOV, RAS Corr. Fellow, DSc (Geog.), Prof.; H. GAO, PhD (Phys.-Math.), Prof. (China); N. V. ILMAST, DSc (Biol.); Yu. V. ZAIKA, DSc (Phys.-Math.); S. V. KRIVOVICHEV, RAS Academician, DSc (Geol.-Miner.); A. M. KRYSHEN, DSc (Biol.); O. L. KUZNETSOV, DSc (Biol.); Yu. N. LUKINA, DSc (Biol.); V. V. MAZALOV, DSc (Phys.-Math.), Prof.; N. N. NEMOVA, RAS Academician, DSc (Biol.), Prof.; A. N. RETTIEVA, DSc (Phys.-Math.); V. V. SHCHIPTSOV, DSc (Geol.-Miner.), Prof.; S. A. SVETOV, DSc (Geol.-Miner.); A. I. SLABUNOV, DSc (Geol.-Miner.); N. Yu. SUKHOVILO, PhD (Geog.) (Republic of Belarus); X. LI, PhD (Geol.-Miner.) (China); A. V. VORONIN, DSc (Tech.), Prof.

Editorial Board of the Ecological Studies Series

K. S. BOBKOVA, DSc (Biol.), Prof.; P. I. DANILOV, DSc (Biol.), Prof.; A. N. GROMTSEV, DSc (Agr.); N. V. ILMAST (Deputy Editor-in-Charge), DSc (Biol.); N. M. KALINKINA, DSc (Biol.); A. M. KRYSHEN', DSc (Biol.); O. L. KUZNETSOV (Editor-in-Charge), DSc (Biol.); V. A. MASLOBOEV, DSc (Tech.), Prof.; F. V. FYODOROV (Executive Secretary), PhD (Biol.); S. A. SVETOV, DSc (Geol.-Miner.); K. F. TIRRONEN, PhD (Biol.); V. V. VAPIROV, DSc (Chem.); V. T. YARMISHKO, DSc (Biol.), Prof.

Published since January 2009

Monthly

Editorial Office address: 11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia

Tel. (8142)762018; fax (8142)769600

E-mail: trudy@krc.karelia.ru

Full-text electronic version: <http://transactions.krc.karelia.ru>; <http://journals.krc.karelia.ru>

© Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences, 2026
© Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences, 2026
© Forest Research Institute, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences, 2026
© Northern Water Problems Institute, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences, 2026

УДК 630*181.351:551.521.37:502.057

МОДЕЛИРОВАНИЕ РАДИАЦИОННОГО РЕЖИМА ПОД ПОЛОГОМ ДРЕВОСТОЯ НА ОСНОВЕ ДАННЫХ РЕАНАЛИЗА ERA5-LAND И ПОЛЕВЫХ ИЗМЕРЕНИЙ

П. С. Широких^{1, 2}, И. Р. Туктамышев^{1, 2*}, С. Н. Жигунова^{1, 2}, И. Г. Бикбаев^{1, 2},
В. Д. Гимазетдинов^{1, 2}, В. Б. Мартыненко¹, Д. М. Гулов^{1, 2},
Э. З. Баишева¹, Д. Т. Габбасова^{1, 2}, М. Р. Ахметова¹, Д. Р. Харисов^{1, 2}

¹ Уфимский институт биологии Уфимского федерального исследовательского центра РАН
(пр. Октября, 69, Уфа, Республика Башкортостан, Россия, 450054),
*ishatik@yandex.ru

² Уфимский государственный нефтяной технический университет
(ул. Космонавтов, 1, Уфа, Республика Башкортостан, Россия, 450064)

В работе предложен подход к оценке радиационного режима под пологом лесного древостоя, основанный на сочетании данных глобального реанализа ERA5-Land и полевых измерений индекса листовой поверхности (LAI). Ослабление проходящей солнечной радиации описывалось экспоненциальной зависимостью, вытекающей из закона Бугера–Ламберта–Бера, с использованием коэффициента экстинкции полога (k), рассчитанного по результатам наземных наблюдений. Коэффициент экстинкции определялся для каждого сочетания «пробная площадь – дата наблюдений» путем сопоставления измеренной радиации под пологом и репрезентативных дневных значений радиации над пологом, полученных по данным ERA5-Land и приведенных к уровню наземных измерений. Для каждого экспериментального варианта (фон и различные дозы минеральных удобрений) в расчетах использовалось медианное значение k , что позволило снизить влияние отдельных экстремальных значений и получить устойчивую характеристику светового режима. Валидация модели выполнена по данным автоматической метеостанции САМУ, установленной на фоновой пробной площади, для дневных часов. Получено удовлетворительное согласование временной динамики радиации под пологом ($r = 0,73$; $RMSE = 14,18$ Вт/м²). Низкие значения коэффициента детерминации связаны с высокой изменчивостью почасовой освещенности под пологом, обусловленной переменной облачностью и локальными колебаниями доли прямой радиации, и не свидетельствуют о несостоятельности модели при оценке интегральных характеристик радиационного режима. Сценарный анализ показал, что расчетные значения радиации под пологом существенно зависят от величины коэффициента экстинкции. Различия между вариантами в рамках сценарного анализа отражают чувствительность модели к изменению коэффициента экстинкции и не рассматриваются как независимая валидация пробных площадей (ПП) с различными концентрациями минеральных удобрений. Предложенный подход обеспечивает физически обоснованное и устойчивое описание радиационного режима под пологом леса и может применяться для оценки светового режима и продукционного потенциала лесных экосистем в условиях ограниченного объема полевых данных.

Ключевые слова: экспоненциальная модель ослабления излучения Бугера–Ламберта–Бера; индекс листовой поверхности (LAI); ERA5-Land; коэффициент экстинкции; солнечная радиация; моделирование; Башкирское Предуралье

Для цитирования: Широких П. С., Туктамышев И. Р., Жигунова С. Н., Бикбаев И. Г., Гимазетдинов В. Д., Мартыненко В. Б., Гулов Д. М., Баишева Э. З., Габбасова Д. Т., Ахметова М. Р., Харисов Д. Р. Моделирование радиационного режима под пологом древостоя на основе данных реанализа ERA5-Land и полевых измерений // Труды Карельского научного центра РАН. 2026. № 7. С. 5–23. doi: 10.17076/eco2325

Финансирование. 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).

P. S. Shirokikh^{1,2}, I. R. Tuktamyshev^{1,2*}, S. N. Zhigunova^{1,2}, I. G. Bikbaev^{1,2}, V. D. Gimazetdinov^{1,2}, V. B. Martynenko¹, D. M. Gulov^{1,2}, E. Z. Baisheva¹, D. T. Gabbasova¹, M. R. Akhmetova¹, D. R. Kharisov^{1,2}. MODELING THE RADIATION REGIME UNDER FOREST CANOPY BASED ON ERA5-LAND REANALYSIS DATA AND FIELD MEASUREMENTS

¹ Ufa Institute of Biology, Ufa Federal Research Centre, Russian Academy of Sciences (69 Oktyabrya Ave., 450054 Ufa, Republic of Bashkortostan, Russia), *ishatik@yandex.ru

² Ufa State Petroleum Technological University (1 Kosmonavtov St., 450064 Ufa, Republic of Bashkortostan, Russia)

An approach to assessing the radiation regime under forest canopy is proposed, based on the integration of ERA5-Land global reanalysis data and field measurements of the leaf area index (LAI). The attenuation of incoming solar radiation was described by an exponential relationship derived from the Beer-Lambert-Bouguer law, using the canopy extinction coefficient (k) calculated from ground-based observations. The extinction coefficient was determined for each “sample plot – observation date” combination by comparing measured under-canopy radiation with representative daily radiation values above the canopy obtained from ERA5-Land data and adjusted to the level of ground measurements. For each experimental treatment (control and different doses of mineral fertilizers), the median value of k was used in the calculations, which reduced the influence of extreme values and provided a robust characterization of the light regime. Model validation was performed using data from the SAMU automatic weather station installed in the control sample plot for daytime hours. A satisfactory agreement in the temporal dynamics of under-canopy radiation was found ($r = 0.73$; $RMSE = 14.18 \text{ W/m}^2$). The low values of the coefficient of determination are associated with the high variability of hourly illumination under the canopy caused by variable cloudiness and local fluctuations in the proportion of direct radiation and do not imply model inadequacy when assessing integral characteristics of the radiation regime. Scenario analysis showed that the calculated under-canopy radiation values strongly depended on the magnitude of the extinction coefficient. Differences between treatments within the scenario analysis reflect the sensitivity of the model to changes in the extinction coefficient and are not considered as independent validation of sample plots with different concentrations of mineral fertilizers. The proposed approach provides a physically grounded and robust description of the under-canopy radiation regime and can be applied to assess the light regime and productivity potential of forest ecosystems where field data availability is limited.

Keywords: exponential attenuation model based on the Beer-Lambert-Bouguer law; leaf area index (LAI); ERA5-Land; extinction coefficient; solar radiation; modeling; Bashkir Cis-Urals

For citation: Shirokikh P. S., Tuktamyshev I. R., Zhigunova S. N., Bikbaev I. G., Gimazetdinov V. D., Martynenko V. B., Gulov D. M., Baisheva E. Z., Gabbasova D. T., Akhmetova M. R., Kharisov D. R. Modeling the radiation regime under forest canopy based on ERA5-Land reanalysis data and field measurements. *Trudy Karelskogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2026. No. 7. P. 5–23. doi: 10.17076/eco2325

Введение

Солнечное излучение под пологом леса традиционно рассматривается как один из базовых факторов, определяющих функционирование лесных экосистем [Smith et al., 1992; Sipe, Bazzaz, 1995; Martens et al., 2000]. Количество солнечной радиации, достигающей поверхности почвы, оказывает прямое влияние на структуру растительности [Leuchner et al., 2012; Peng et al., 2014], развитие древостоя [Oliver et al., 1997], рост леса [Grant, 1997; Leuchner et al., 2012] и эффективность производства [Englund et al., 2000], на углеродный баланс лесных экосистем [Gutschick, 1991; Parker et al., 2001]. Интенсивность света в лесу в основном определяется структурой полога, характеристиками участка, атмосферными условиями и высотой Солнца над горизонтом [Jennings et al., 1999; Mücke et al., 2011; Bode et al., 2014]. Совокупность этих факторов формирует сложные световые режимы под пологом, характеризующиеся не только горизонтальной неоднородностью, но и вертикальной изменчивостью в каждый момент времени [Clark et al., 1996; Connell et al., 1997; Peng et al., 2014]. Характер пропускания света в пологе отражает распределение радиации и связан с энергетическим балансом и микроклиматом древостоя, однако высокая пространственно-временная изменчивость освещенности и методические ограничения прямых измерений существенно затрудняют ее количественную оценку [Monsi, Saeki, 1953; Campbell, Norman, 1998; Niinemets, 2015].

Классическим подходом к описанию ослабления солнечной радиации в растительном пологе является использование моделей, основанных на законе Бугера–Ламберта–Бера [Wigmosta et al., 1994; Nijssen, Lettenmaier, 1999; Hellstrom, 2000]. В рамках этого подхода ключевыми параметрами выступают индекс листовой поверхности (LAI) [Watson, 1947] и коэффициент экстинкции (k) [Nilson, 1971], который отражает интегральные свойства полога по поглощению и рассеянию излучения. Несмотря на очевидную упрощенность, такие модели широко применяются в лесной экологии, агрометеорологии и экосистемном моделировании, поскольку позволяют получить

интерпретируемые оценки при минимальном объеме входных данных [Campbell, Norman, 1998; Jonckheere et al., 2004; Yan et al., 2019].

В то же время накопленные за последние десятилетия данные указывают на то, что LAI как интегральная характеристика не всегда адекватно отражает реальные условия прохождения радиации под полог [Chen et al., 1997; Breda, 2003]. Древостои с близкими значениями LAI могут существенно различаться по архитектуре крон, угловому распределению листьев и доле прямой и рассеянной радиации, достигающей нижних ярусов [Campbell, Norman, 1998; Ross, 2012]. В результате коэффициент экстинкции демонстрирует значительную вариабельность даже в пределах одного типа леса и может существенно изменяться в зависимости от возраста насаждений, породного состава и лесохозяйственных мероприятий [Niinemets, 2015; Calders et al., 2018; Fang et al., 2019].

Оценка LAI в полевых условиях традиционно выполняется с использованием оптических методов, основанных на анализе полусферических фотографий, сделанных снизу вверх через сверхширокоугольный объектив [Rich, 1990; Chen et al., 1997; Jonckheere et al., 2004]. Как правило, угол обзора приближается к 180° или равен ему. Полученные фотографии служат полупостоянными записями о геометрии просветов в пологе леса и используются в исследованиях динамики лесного полога для определения таких параметров, как LAI , доля просветов и оценка световых индексов [Whitford et al., 1995; Lin, Chiang, 2002]. Приборы типа CI-110 Plant canopy imager (CID Bio-Science, Camas, WA, USA) позволяют получать локальные оценки LAI с достаточно высокой точностью и широко применяются в лесных экосистемах [Fang et al., 2019]. Однако такие измерения, как правило, выполняются эпизодически и не обеспечивают непрерывного описания сезонной динамики листовой поверхности [Jonckheere et al., 2004; Fang et al., 2019]. Спутниковые продукты LAI , напротив, обеспечивают регулярное временное покрытие и возможность масштабирования на ландшафтный уровень, однако при использовании в лесных экосистемах сталкиваются с эффектами насыщения сигнала и значительными неопределенностями [Fang et al., 2019; Yan et al., 2019].

Для получения непрерывных временных рядов радиации все чаще используются данные климатических реанализов, в частности ERA5 и ERA5-Land, которые предоставляют часовые значения суммарной солнечной радиации и сопутствующих метеорологических параметров [Hersbach et al., 2020]. Эти данные обладают высокой временной согласованностью и широко применяются в экосистемных и климатических исследованиях [Boilley, Wald, 2015; Beck et al., 2017]. Вместе с тем радиация в реанализах относится к идеализированной поверхности открытого пространства, что требует дополнительной корректировки при использовании в условиях лесного полога [Hersbach et al., 2020; Urraca et al., 2023; Wilczak et al., 2024]. По литературным данным без дополнительной локальной корректировки реанализы ERA5-Land могут содержать систематические смещения в оценке приходящей солнечной радиации относительно наземных измерений, что проявляется в обусловленной переоценке или недооценке радиационного потока [Urraca et al., 2018; Hersbach et al., 2020].

В последние годы возрастает интерес к гибридным подходам, сочетающим данные реанализов, локальные наземные наблюдения и простые физически обоснованные модели ослабления радиации растительным пологом [Ryu et al., 2011]. Подобные подходы позволяют сохранить баланс между физической интерпретируемостью модели и устойчивостью

результатов при ограниченном количестве входных данных, что особенно важно для исследований на уровне отдельных экспериментальных площадок [Gupta et al., 2009; Willmott et al., 2012; Bonan, 2019]. Такой подход оказывается особенно полезным при интеграции разнородных источников данных и может быть использован для оценки светового режима и продукционного потенциала лесных экосистем в условиях ограниченного объема полевых данных.

Таким образом, целью работы является количественная оценка параметров ослабления солнечной радиации под пологом древостоя на основе комбинации данных реанализа ERA5-Land и полевых измерений и создание на их основе модели радиационного режима, обеспечивающей возможность последующего моделирования баланса углерода и потоков парниковых газов в напочвенном покрове залежных земель с лесовозобновлением (на примере участка «Мишкино» Евразийского карбонового полигона).

Материалы и методы

Исследование выполнено на модельном участке «Мишкино» Евразийского карбонового полигона, расположенного в широколиственно-лесной зоне Башкирского Предуралья (Мишкинский район Республики Башкортостан) на 10 круговых ПП, заложенных на залежах, зарастающих *Betula pendula* Roth (рис. 1).

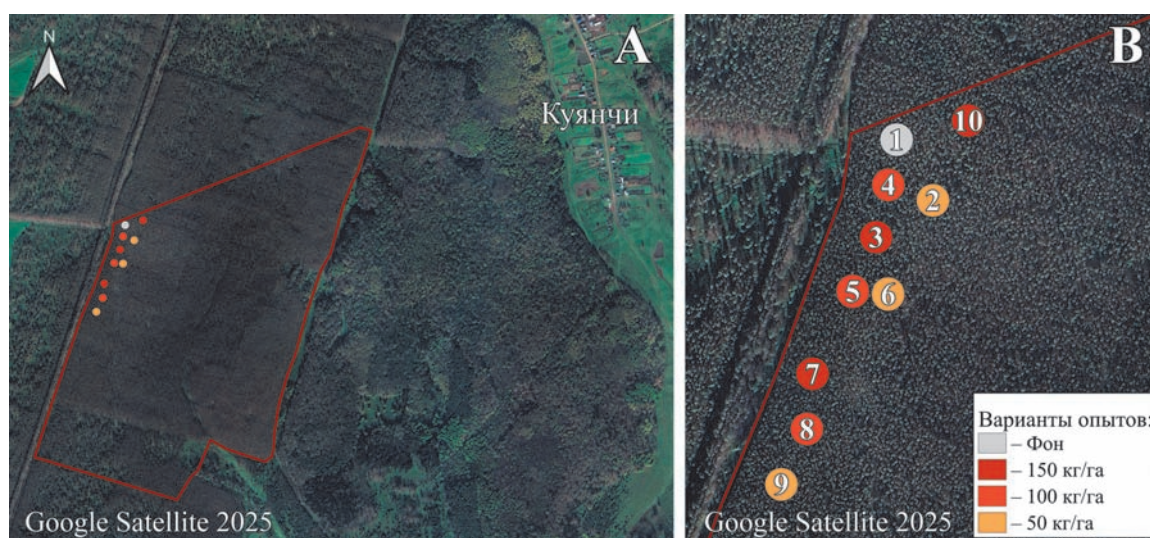


Рис. 1. Модельная карбоновая ферма:

А – местонахождение карбоновой фермы; В – размещение круговых площадок на территории модельной карбоновой фермы. Источник спутниковых данных: Google Satellite, 2025 (Google Maps, <https://www.google.com/maps>)

Fig. 1. Model carbon farm:

A – location of the carbon farm; B – arrangement of circular plots within the model carbon farm. Satellite imagery source: Google Satellite view, 2025 (Google Maps, <https://www.google.com/maps>)



Рис. 2. Пробные площади модельной карбоновой фермы в июне 2025 г.:

А – контрольная пробная площадь; Б – с нормой внесения удобрений 150 кг/га; В – с нормой внесения удобрений 100 кг/га; Г – с нормой внесения удобрений 50 кг/га

Fig. 2. Sample plots of the model carbon farm in June 2025:

А – control sample plot; Б – plot with a fertilizer application rate of 150 kg/ha; В – plot with a fertilizer application rate of 100 kg/ha; Г – plot with a fertilizer application rate of 50 kg/ha

Климат в районе исследований умеренно континентальный [Абдрахманов и др., 2005]. Среднегодовая температура воздуха изменяется от +0,1 °C на севере до +0,3 °C на юге. Средняя месячная температура самого холодного месяца (январь) за последние десятилетия составляет –20,9 °C, самого теплого (июль) +25 °C по данным реанализа ERA5 (Copernicus Climate Change Service). Рельеф участка выровненный, максимальный перепад высот составляет 16 м (от 235 до 251 м н. у. м.), что рассчитано на основе цифровой модели рельефа SRTM-2, полученной из архива USGS EarthExplorer. Угол наклона поверхности участка определен по данным ЦМР SRTM-2 с использованием инструмента расчета крутизны (slope) в программной обеспечении QGIS версии 3.44 (QGIS Development Team, 2026) и составляет в среднем 0,4°. Почвы участка представлены преимущественно темно-серыми лесными среднесуглинистыми среднесильными почвами. По содержанию подвижного фосфора почвы в основном относятся к категории «очень низкая» обеспеченность.

На ПП проводились мероприятия по повышению секвестрационного потенциала березняков и почвы на заброшенной пашне путем внесения различных концентраций минеральных удобрений по три повторности каждой концентрации. Диаметр каждой пробной площади составляет 30 м (площадь около 707 м²) с высокой плотностью древостоя 2500–3700 шт., высотой 14–16 м и средним диаметром стволов 8–12 см (рис. 2, табл. 1). Подобная структура древесного яруса характерна для большинства залежей региона.

Нормы внесения удобрений разработаны с учетом литературных данных [Frey et al., 2014]. Три варианта в трех концентрациях действующего вещества: N50 – P50 – K50; N100 – P100 – K100; N150 – P150 – K150 кг/га. Осенью 2023 г. были внесены аммофос (моноаммонийфосфат) (NH₄H₂PO₄) и хлористый калий – KCl, а мочевины (NH₂)₂CO вносилась весной 2024 г., так как осенью ее внесение могло спровоцировать распускание почек в оттепель в осенний период.

Таблица 1. Варианты опытов на круговых площадках по повышению секвестрационного потенциала березняков и почвы на залежах

Table 1. Experimental treatments on circular plots aimed at enhancing the sequestration potential of birch stands and soils on fallow lands

№ пробной площади Sample plot number	Количество деревьев, шт. Number of trees	Средняя высота деревьев, м Average height of trees, m	Проективное покрытие, % Projective coverage, %	
			древостоя of the stand	травянистого яруса of the grassy layer
1 Фон Control	2916	15,5	80	2–5
2	2645	16,4	85	40
3	2730	16,6	90	65
4	3663	15,2	80	55
5	3098	16,6	85	55
6	2419	17,0	80	40
7	3706	15,7	90	70
8	2914	16,2	85	50
9	2843	16,3	85	40
10	3607	15,5	90	65

Для всех ПП определены точные географические координаты, что обеспечило корректную пространственную привязку наземных измерений и метеорологических данных реанализа ERA5-Land.

Для получения непрерывных временных рядов метеорологических параметров использовались данные глобального климатического реанализа ERA5-Land, предоставляемого Европейским центром среднесрочных прогнозов погоды (ECMWF). Повторный анализ ERA5-Land сочетает в себе численное моделирование атмосферы и ассимиляцию наблюдательных данных, обеспечивая пространственно и временно согласованные оценки метеорологических параметров с часовым временным шагом и с более высоким пространственным разрешением ($0,1^\circ \times 0,1^\circ$, что соответствует приблизительно 9 км на средних широтах), по сравнению с другими глобальными реанализами. Из архива ERA5-Land для района исследования была получена суммарная приходящая солнечная радиация ($SSRD$) с часовым интервалом. Параметр $SSRD$ из ERA5-Land представляет собой накопленную сумму солнечной радиации, поступившей на горизонтальную поверхность за расчетный интервал времени, и выражается в Дж/м². Данная радиация соответствует условиям открытого пространства и не учитывает влияние растительного покрова, рельефа и затенения [Hersbach et al., 2020]. Изначально параметр $SSRD$ в ERA5-Land хранится в виде накопленной суммы энергии, для последующего использования в расчетах радиационного режима под пологом был преобразован в почасовые значения потока радиации следующим образом.

Для каждого временного шага t определялась разность накопленных значений $SSRD$ между соседними часовыми данными:

$$\Delta SSRD_t = SSRD_t - SSRD_{t-1},$$

где $SSRD_t$ – накопленная радиация на текущий момент времени, $SSRD_{t-1}$ – накопленная радиация на предыдущий час. Полученное значение $\Delta SSRD_t$ интерпретировалось как суммарная энергия солнечного излучения, поступившая за один час.

Для перехода от энергетических единиц (Дж/м²) к часовому потоку радиации Q_{above} (Вт/м²) использовалось стандартное соотношение:

$$Q_{above,t}(t) = \Delta SSRD(t) / \Delta_t,$$

где $Q_{above,t}$ – средняя приходящая солнечная радиация за час, Вт/м², $\Delta_t = 3600$ сек для почасового шага. Таким образом, для каждого часа формировалось значение приходящей солнечной радиации на уровне верхней границы полога, которое далее уже использовалось в моделировании.

В условиях низкого положения солнца над горизонтом и в ночные часы значения Q_{above} , полученные из данных реанализа ERA5-Land, могут содержать остаточные численные величины, не имеющие физического смысла для оценки радиационного режима под пологом древостоя. Следовательно, для исключения подобных артефактов вводился порог отсечения:

$$Q_{above} < 10 \text{ Вт/м}^2 \Rightarrow Q_{under} = 0,$$

где Q_{under} – средняя за час солнечная радиация под пологом древостоя, Вт/м².

Это позволило нам корректно разделить дневные и ночные периоды и избежать завышения расчетной подпологовой радиации в сумеречные часы.

Для калибровки и валидации модельных расчетов использовались данные наземных измерений солнечной радиации с автоматической метеорологической станции (АМС) CAMU (Россия, Томск), которая была установлена на фоновой площадке под пологом древостоя. Измерения проводились с часовым разрешением с использованием пиранометров, регистрирующих суммарную солнечную радиацию у поверхности. Следует отметить, что временные метки данных повторного анализа ERA5-Land и наземных измерений АМС CAMU радиации изначально заданы в различных временных системах. Все параметры ERA5-Land, включая SSRD, предоставляются во всемирном времени (UTC), тогда как данные АМС CAMU регистрируются в локальном времени (UTC+05:00). Поэтому к значениям ERA5-land прибавляли +5 часов, чтобы у обоих почасовые данные были идентичны по времени. После данного преобразования временные ряды реанализа ERA5-Land и наземных измерений с АМС CAMU имели идентичную часовую разметку, что исключило систематические ошибки, связанные с рассинхронизацией суточного хода солнечной радиации. Солнечная радиация с реанализа ERA5-Land относится к идеализированной горизонтальной поверхности открытого пространства и может переоценивать фактические значения радиационного потока на поверхности по сравнению с наземными измерениями. Поэтому перед расчетами радиации под пологом древостоя вводили эмпирический масштабный коэффициент α , который приводит радиацию реанализа ERA5-Land к уровню наземных измерений АМС CAMU:

$$Q_{\text{above, scaled}}(t) = \alpha \cdot Q_{\text{above}}(t).$$

Масштабный коэффициент α – это агрегированная поправка, учитывающая систематическое отличие между радиацией реанализа ERA5-Land и радиацией, регистрируемой датчиком с АМС CAMU в наших локальных условиях (включая особенности установки, частичное затенение растительностью и т.д.). Коэффициент α оценивался по совпадающим по времени парам значений радиации $Q_{\text{above}}(t)$ и $Q_{\text{obs}}(t)$ – радиация по наземному датчику (АМС CAMU). Для каждого часа t вычисляли индивидуальное отношение:

$$\alpha_{(t)} = Q_{\text{obs}}(t)/Q_{\text{above}}(t).$$

Распределение α_t характеризуется наличием выбросов, обусловленных переменной облачностью, краевыми эффектами в утренние и вечерние часы, а также кратковременными локальными затенениями датчика. В связи с этим в качестве итоговой оценки масштабного коэффициента использовалась робастная статистика – медиана распределения:

$$\alpha^* = \text{median}(\alpha_i),$$

а неопределенность оценивали межквартильным размахом:

$$IQR_{\alpha} = Q_{0,75}(\alpha_t) - Q_{0,25}(\alpha_t),$$

где $Q_{0,25}$ и $Q_{0,75}$ – соответственно 25-й и 75-й процентиля распределения. Использование медианы и IQR позволяет снизить влияние редких экстремальных значений и получить устойчивую оценку масштабного коэффициента, что соответствует общепринятой практике анализа радиационных и метеорологических данных [Yan et al., 2021].

LAI определялся в отдельные даты вегетационного периода (июнь и август 2024 г., август 2025 г.) с использованием оптического устройства CI-110 Plant Canopy Imager (CID Bio-Science, Camas, WA, USA), основанного на методе цифровой полусферической фотографии [Rich, 1990; Chen et al., 1997; Jonckheere et al., 2004]. Прибор CI-110 оснащен сверхширокоугольным полусферическим объективом (угол обзора 150°) с разрешением изображения 768×494 пикселя, время измерения составляет 0,5–1 сек, диапазон измерений равен 0–2500 мкмоль·м²·сек с точностью 5 мкмоль·м²·сек и спектральным откликом 400–700 нм, что позволяет регистрировать распределение световых проемов в пологе леса. Измерения LAI с использованием прибора CI-110 проводились синхронно на всех пробных площадях в пределах каждой даты наблюдений, что обеспечивало сопоставимость значений между вариантами. Оценку LAI выполняли по доле пропускания излучения через полог и геометрическим характеристикам крон с использованием встроенного программного обеспечения производителя (CID Bio-Science). На каждой пробной площадке выполняли серию из 9–12 снимков, что позволяло учитывать пространственную неоднородность структуры полога. Съемку проводили в центральной части площадки и равномерно распределяли по ее площади при одинаковой ориентации прибора на север и постоянной высоте

установки 20–30 см от поверхности почвы. Для каждого снимка регистрировались следующие параметры LAI ; $PAR\ LAI$ – эффективный индекс листовой поверхности, рассчитанный на основе фотосинтетически активной радиации; PAR transmission / gap fraction – доля пропускания излучения через полог и дополнительные служебные параметры (углы обзора, количество срабатываний, качество съемки). Использование как LAI , так и параметра $PAR\ LAI$ обусловлено тем, что последний отражает вклад листьев, эффективно участвующих в поглощении фотосинтетически активной радиации, и широко применяется при анализе светового режима и продукционных процессов [Fang et al., 2019]. После выполнения полевых измерений данные экспортировались в табличный формат и проходили предварительную фильтрацию для исключения некорректных значений, связанных с низкой освещенностью, попаданием прямого солнечного света в объектив, частичным перекрытием изображения посторонними объектами. Для каждой ПП и даты наблюдений рассчитывались средние значения LAI и $PAR\ LAI$:

$$\begin{aligned} LAI_{mean} &= (1/n) \cdot \sum (LAI_i), i = 1..n, \\ PAR\ LAI_{mean} &= (1/n) \cdot \sum (PAR\ LAI_i), i = 1..n, \end{aligned}$$

где n – число повторных измерений (9–12). Использование среднего значения на уровне площадки позволяет снизить влияние локальных просветов, отдельных крупных ветвей и других мелкомасштабных элементов структуры полога, обеспечивая репрезентативную характеристику листовой поверхности на уровне ПП [Fang et al., 2019]. В дальнейших расчетах радиационного режима в качестве входного параметра использовался усредненный LAI по каждой ПП.

Поскольку полевые измерения LAI выполнялись в отдельные даты вегетационного периода, мы не могли их использовать напрямую для непрерывных расчетов радиационного режима под пологом древостоя. В связи с этим для каждой ПП формировался непрерывный временной ряд LAI путем линейной интерполяции во времени между датами полевых наблюдений. Для произвольного дня t , расположенного между двумя датами измерений t_1 и t_2 , значение LAI оценивалось по выражению:

$$LAI(t) = LAI(t_1) + (LAI(t_2) - LAI(t_1)) / (t_2 - t_1) \cdot (t - t_1).$$

Полученные суточные значения LAI использовались в дальнейшем для расчета почасовой радиации под пологом древостоя в экспоненциальной модели ослабления излучения.

Коэффициент экстинкции полога k характеризует эффективность ослабления проходящей коротковолновой (или фотосинтетически

активной) радиации пологом древостоя при заданном индексе листовой поверхности LAI , который описывается экспоненциальной зависимостью, вытекающей из закона Бугера–Ламберта–Бера [Wigmosta et al., 1994; Nijssen, Lettenmaier, 1999; Hellstrom, 2000], где доля прошедшего через полог излучения экспоненциально убывает с ростом LAI :

$$\tau(t) = \exp(-k \cdot LAI),$$

где $\tau(t)$ – доля радиации, прошедшая через древесный полог в момент времени t (доля радиации, дошедшая до уровня датчика под пологом), LAI – индекс листовой поверхности, k – коэффициент экстинкции, отражающий суммарное влияние архитектуры крон, углового распределения листьев и пространственной неоднородности растительного покрова. Из данного выражения k для каждой площадки и даты определялся путем логарифмического преобразования:

$$k = -(1/LAI) \cdot \ln(Q_{under}/Q_{above, sel}),$$

где k – коэффициент экстинкции полога, безразмерная величина; LAI – средний индекс листовой поверхности соответствующей пробной площади; Q_{under} – средняя величина проходящей солнечной радиации под пологом древостоя, зарегистрированная наземным датчиком (AMC CAMU), Вт/м²; $Q_{above, sel}$ – репрезентативное дневное значение радиации над пологом древостоя, усредненное по интервалу 10:00–16:00, уже после масштабирования.

Число индивидуальных оценок коэффициента экстинкции (n) для каждого варианта определялось количеством независимых сочетаний «ПП – дата наблюдений», удовлетворяющих критериям отбора данных (наличие одновременных измерений LAI и радиации, корректность диапазона значений). Каждое такое сочетание формировало самостоятельную оценку коэффициента экстинкции, использованную при расчете медианного значения для соответствующего варианта. Для фоновой ПП число наблюдений составило $n = 3$, для ПП с нормой внесения удобрений 150 кг/га – $n = 8$, 100 кг/га – $n = 9$, 50 кг/га – $n = 7$.

Поскольку LAI имели интегральный характер и не были привязаны к конкретному часу суток, а только к дате замера, то для сопоставления с данными реанализа ERA5-Land использовался усредненный дневной показатель радиации над пологом древостоя, где для каждой даты значение $Q_{above, sel}$ рассчитывалось как среднее значение проходящей солнечной радиации в интервале с 10:00 до 16:00 по местному времени:

$$Q_{\text{above, sel}} = (1/N) \cdot \sum (Q_{\text{above, scaled}}(t)), t = 10..16,$$

где $Q_{\text{above, scaled}}(t)$ – почасовая приходящая солнечная радиация над пологом древостоя, полученная из ERA5-Land и приведенная к уровню наземных измерений с помощью масштабного коэффициента α , а N – число часов в выбранном интервале.

Выбор временного окна 10–16 часов обусловлен тем, что данный интервал соответствует периоду максимальной солнечной высоты и наиболее стабильным условиям освещенности, при которых минимизируется влияние сумеречных эффектов, резких изменений доли рассеянной радиации.

Для оценки возможного влияния геометрии падения солнечного излучения на величину коэффициента экстинкции дополнительно рассматривался вариант расчета с учетом солнечной высоты. В таком случае коэффициент экстинкции корректировался с использованием синуса средней солнечной высоты (h), соответствующей выбранному дневному окну:

$$k_{\text{corr}} = -(1/LAI) \cdot \ln(Q_{\text{under}}/Q_{\text{above, sel}}) \cdot \sin(h),$$

где h – средняя солнечная высота за интервал 10:00–16:00, рассчитанная по географическим координатам пробной площади.

В расчетах использовались значения коэффициента экстинкции, скорректированные с учетом солнечной высоты. Полученные индивидуальные значения коэффициента экстинкции демонстрировали существенную вариабельность, связанную со структурой освещенности под пологом древостоя, изменчивостью доли рассеянной радиации и пространственной неоднородностью крон. В связи с этим для получения репрезентативных параметров применялась робастная статистическая агрегация. Для каждого варианта (v) итоговый коэффициент определялся как медиана всех значений, относящихся к данному варианту:

$$k_v^* = \text{median}(k),$$

где k_v^* – медианное значение коэффициента экстинкции для экспериментального варианта v ; k – индивидуальные оценки коэффициента экстинкции, полученные для всех пробных площадей, относящихся к варианту v , и всех дат наблюдений, включенных в расчет.

В дальнейшем моделировании радиации под пологом древостоя использовались медианные значения k_v^* , что обеспечивало устойчивость параметризации модели. Для оценки внутривариантной неоднородности структуры полога и устойчивости полученных оценок

дополнительно рассчитывались следующие статистические показатели:

среднее значение коэффициента экстинкции

$$\bar{k} = (1/n) \sum(k_i), i = 1..n;$$

стандартное отклонение

$$\sigma_k;$$

коэффициент вариации

$$CV = \sigma_k / \bar{k};$$

межквартильный размах

$$IQR_k = Q_{0,75}(k) - Q_{0,25}(k).$$

После определения непрерывных временных рядов индекса листовой поверхности $LAI(t)$, масштабного коэффициента α и медианных значений коэффициента экстинкции полога k_v^* выполнялся расчет почасовой солнечной радиации под пологом древостоя $Q_{\text{under}}(t)$ для периода с июня по август. В основе расчета лежит экспоненциальная модель ослабления коротковолнового излучения растительным пологом, вытекающая из закона Бугера–Ламберта–Бера и широко применяемая в экосистемных исследованиях [Wigmosta et al., 1994; Nijssen, Lettenmaier, 1999; Hellstrom, 2000]. Данная модель радиации под пологом древостоя определялась по формуле:

$$Q_{\text{under}}(t) = \alpha^* \cdot Q_{\text{above}}(t) \cdot \exp(-k_v^* \cdot LAI(t)),$$

где $Q_{\text{above}}(t)$ – приходящая солнечная радиация на уровне верхней границы кроны деревьев, полученная из данных ERA5-Land и приведенная к локальному времени, Вт · м⁻²; α^* – медианный масштабный коэффициент, корректирующий радиацию реанализа ERA5-Land до уровня наземных измерений; k_v^* – медианный коэффициент экстинкции полога, агрегированный на уровне экспериментального варианта v ; $LAI(t)$ – суточное значение индекса листовой поверхности, полученное методом линейной интерполяции между датами полевых измерений.

Использование коэффициента экстинкции, агрегированного на уровне вариантов внесения различных концентраций минеральных удобрений, позволило сохранить различия в структуре древесного полога между вариантами и одновременно обеспечить устойчивость расчетов при ограниченном числе дат полевых измерений LAI .

Таким образом, для каждой пробной площади и каждого часа вегетационного периода формировался непрерывный временной ряд расчетной радиации под пологом древостоя, согласованный по времени, масштабам с наземными измерениями и параметрами структуры полога.

Для оценки корректности параметризации коэффициента экстинкции была выполнена валидация модельных значений радиации под пологом древостоя $Q_{\text{under}}(t)$, которые сопоставлялись с независимыми наземными измерениями солнечной радиации, выполненными с использованием AMC CAMU, установленными под пологом древостоя. Сопоставление выполнялось по совпадающим по времени почасовым значениям при условии дневной освещенности ($Q_{\text{above}} \geq 10 \text{ Вт/м}^2$). Для оценки точности модели рассчитывались смещение (Bias), средняя абсолютная ошибка (MAE), среднеквадратичная ошибка (RMSE) и коэффициент детерминации R^2 .

Дополнительно выполнен расчет радиации под пологом древостоя для различных концентраций внесения минеральных удобрений (50, 100 и 150 кг/га) с использованием медианных значений коэффициента экстинкции, полученных для соответствующих вариантов.

Поскольку наземные наблюдения радиации под пологом древостоя проводились только на фоновой ПП, сопоставление расчетных значений для вариантов внесения норм минеральных удобрений с данными AMC CAMU носит характер сценарного анализа и отражает чувствительность модели к изменению параметра k . Данный подход позволяет оценить влияние различий в коэффициенте экстинкции на величину смещения модели относительно фактически наблюдаемого радиационного режима.

Результаты и обсуждение

В результате обработки полевых измерений индекса листовой поверхности (LAI), данных реанализа ERA5-Land и наземных наблюдений радиации под пологом были получены оценки коэффициента экстинкции полога (k) для фоновой площадки и ПП с внесением норм минеральных удобрений (50, 100 и 150 кг/га). Для дальнейшего анализа использовались медианные значения коэффициента экстинкции, агрегированные на уровне вариантов, что обеспечивало устойчивость параметризации.

Распределение значений коэффициента экстинкции по вариантам представлено на рис. 3.

В табл. 2 представлены медианные значения коэффициента экстинкции и показатели разброса индивидуальных оценок для исследованных вариантов.

В силу ограниченного объема выборок, особенно для фоновых вариантов, а также выраженной вариативности индивидуальных оценок представленные описательные статистики не могут рассматриваться как достаточное основание для строгих выводов о статистически значимых различиях между вариантами внесения удобрений. Дополнительно для оценки различий коэффициента экстинкции k между вариантами был применен непараметрический критерий Крускала–Уоллиса, который также не выявил статистически значимых различий ($H = 2,90$; $p = 0,41$).

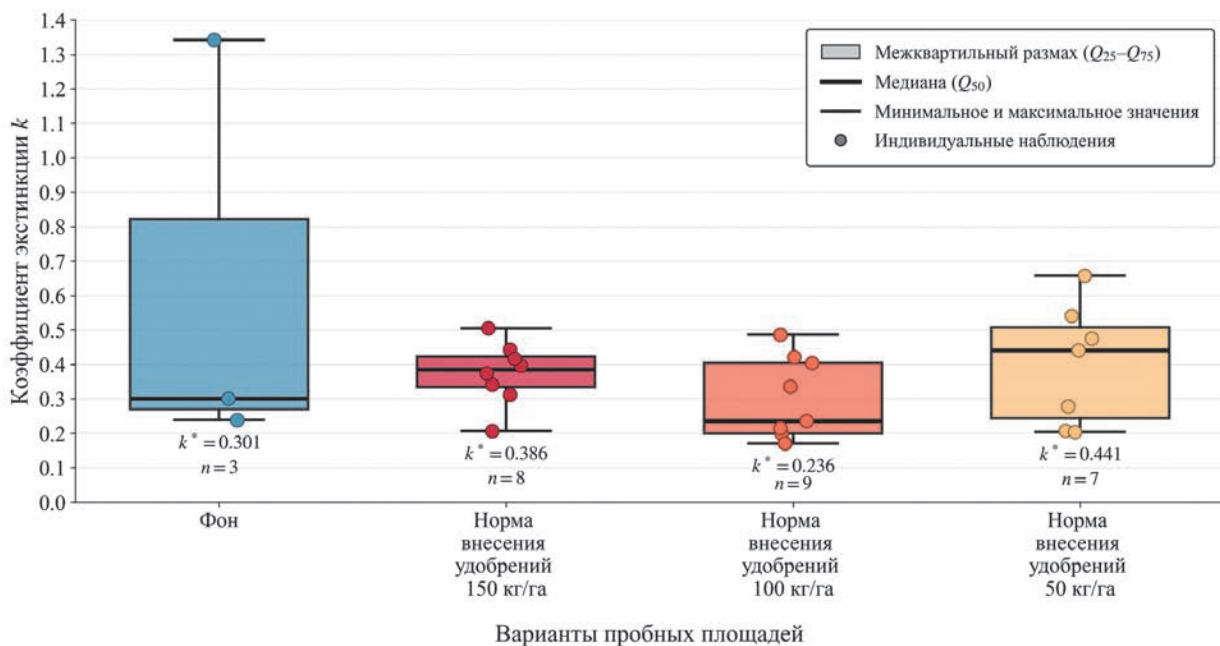


Рис. 3. Распределение коэффициента экстинкции света (k) по вариантам норм внесения минеральных удобрений

Fig. 3. Distribution of the light extinction coefficient (k) across mineral fertilizer application rate treatments

Таблица 2. Распределение коэффициента экстинкции света (k) по вариантам норм внесения минеральных удобрений

Table 2. Distribution of the light extinction coefficient (k) across mineral fertilizer application rate treatments

Вариант Option	n	k^* (медиана) k^* (median)	$\bar{k}$ (среднее) $\bar{k}$ (average)	σ (std)	Q25	Q75	IQR
Фон Control	3	0,301	0,627	0,620	0,270	0,821	0,552
150 кг/га 150 kg/ha	8	0,386	0,375	0,090	0,334	0,423	0,089
100 кг/га 100 kg/ha	9	0,236	0,293	0,121	0,199	0,405	0,205
50 кг/га 50 kg/ha	7	0,441	0,401	0,175	0,243	0,508	0,265

Для фонового варианта медианное значение коэффициента экстинкции составило $k^* = 0,301$ при $IQR = 0,552$ и $CV \approx 0,99$. Для варианта с дозой минеральных удобрений 50 кг/га медианное значение коэффициента экстинкции составило $k^* = 0,441$, $IQR = 0,265$, $CV \approx 0,44$. Для варианта с дозой 100 кг/га медианное значение коэффициента экстинкции составило $k^* = 0,236$, $IQR = 0,205$, $CV \approx 0,41$. Для варианта с дозой 150 кг/га медианное значение коэффициента экстинкции составило $k^* = 0,386$, $IQR = 0,089$, $CV \approx 0,24$.

Полученные диапазоны значений коэффициента экстинкции (0,236–0,441) хорошо согласуются с литературными данными для сомкнутых древостоев умеренной зоны и подтверждают применимость экспоненциальных моделей ослабления радиации для описания светового режима под пологом древостоя [Jarvis, Leverenz, 1983].

Важно отметить, что коэффициент экстинкции в нашей работе выступает не как универсальная константа для типа леса, а интерпретируется как интегральный параметр, учитывающий совокупное влияние структуры полога на ослабление радиации. Именно поэтому использование медианных значений k , агрегированных на уровне экспериментальных вариантов, представляется обоснованным компромиссом между физической интерпретируемостью модели и устойчивостью оценок при ограниченном количестве полевых дат LAI .

Для проверки достоверности полученных значений коэффициента экстинкции и применяемой экспоненциальной модели ослабления радиации была выполнена валидация расчетных значений радиации под пологом леса ($Q_{\text{under, model}}$) по данным наземных наблюдений АМС САМУ, установленной на фоновой ПП. Сравнение проводилось для почасовых значений радиации под пологом в дневные часы при уровне приходящей радиации над пологом $Q_{\text{above}} \geq 10$ Вт/м², что позволило исключить

сумеречные периоды с повышенной относительной погрешностью измерений и нестабильным соотношением прямой и рассеянной радиации. В расчетах использовались модельные значения $Q_{\text{under, model}}$, полученные с применением медианного коэффициента экстинкции, агрегированного на уровне варианта внесения различных доз минеральных удобрений.

Результат валидации модели по совокупности всех дневных часов фоновой ПП ($n = 79$) показал удовлетворительное воспроизведение суточной динамики радиации под пологом древостоя (рис. 4). Следует отметить, что данная выборка представляет собой почасовые значения радиации в дневные часы, использованные для валидации модели по данным АМС САМУ, и не соответствует напрямую условиям проведения полевых измерений LAI и расчета коэффициента экстинкции, использованных при параметризации модели, поскольку радиационные данные имеют высокое временное разрешение, тогда как LAI и соответствующие оценки k определялись как дискретные значения без учета внутрисуточной изменчивости.

Коэффициент корреляции Пирсона составил $r = 0,73$, что свидетельствует о хорошем согласовании временной структуры изменчивости. Среднее систематическое смещение составило $\text{Bias} = 8,75$ Вт/м² при $\text{RMSE} = 14,18$ Вт/м². Низкое значение $R^2 = 0,03$ не свидетельствует о некорректности модели, а обусловлено высокой стохастичностью почасовой освещенности под пологом древостоя, связанной с кратковременными локальными всплесками прямой солнечной радиации, переменной облачностью и пространственной неоднородностью структуры крон. Указанные процессы принципиально не могут быть воспроизведены экспоненциальной моделью, основанной на интегральных характеристиках LAI и медианных значениях коэффициента экстинкции [Nilson, 1971; Pearcy, 1990; Knyazikhin et al., 2005]. При этом величины Bias , MAE и RMSE , полученные

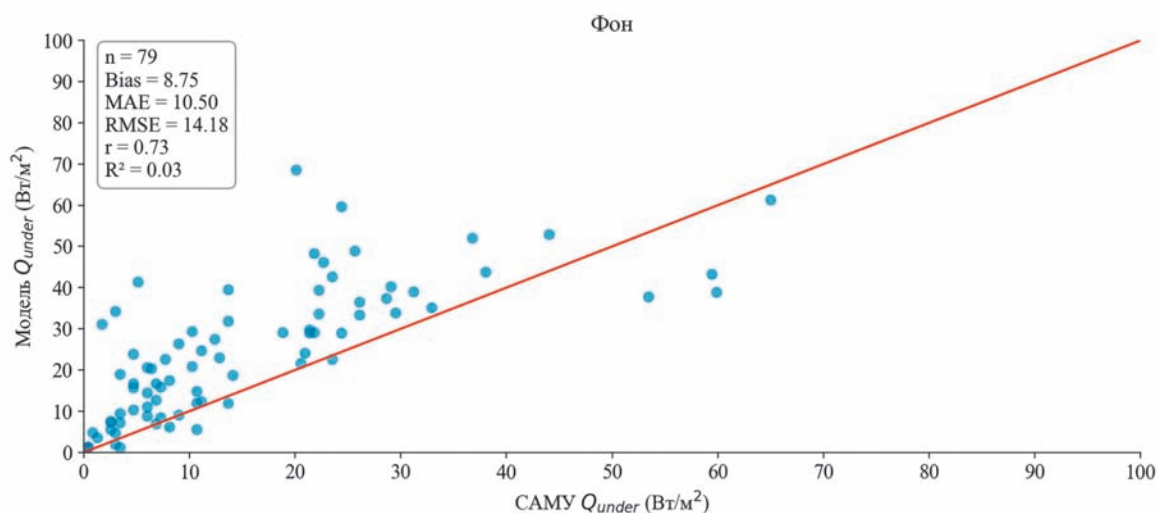


Рис. 4. Сопоставление расчетных и наблюдаемых значений радиации под пологом древостоя для фоновой пробной площади

Fig. 4. Comparison of calculated and observed under-canopy radiation values for the control sample plot

для почасовых значений радиации под пологом, остаются достаточно малыми по сравнению с суточными и сезонными суммами, так что даже при низких значениях R^2 модель обеспечивает приемлемую точность интегральных оценок, необходимых для последующих расчетов потоков климатически активных газов под пологом леса.

Вместе с тем полученные значения MAE и высокая корреляция подтверждают, что модель корректно воспроизводит интегральный радиационный режим под пологом леса и может быть использована для оценки среднесуточных и сезонных характеристик освещенности. На таких

временных масштабах влияние кратковременных вариаций освещенности, связанных с локальными всплесками прямой радиации и изменчивостью облачности, существенно ослабляется за счет временной агрегации, что позволяет использовать модель для корректного воспроизведения интегральных характеристик радиационного режима под пологом, несмотря на неизбежную стохастичность почасовой освещенности.

Пример воспроизведения внутрисуточного хода радиации под пологом представлен на рис. 5.

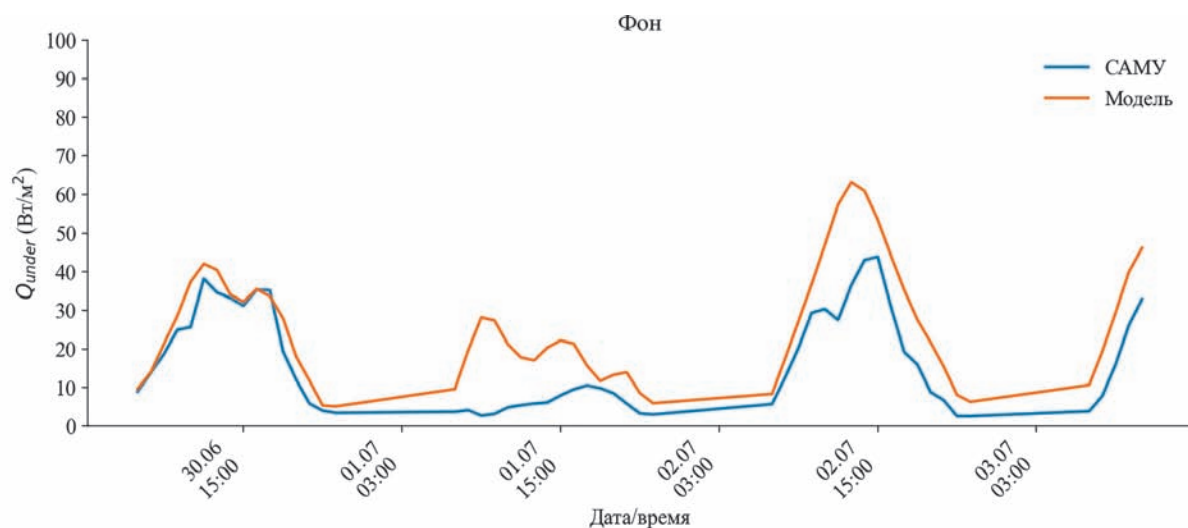


Рис. 5. Воспроизведение внутрисуточной динамики радиации под пологом на фоновой пробной площади в летний период (30.06–03.07.2025) (скользящее среднее, 3 ч)

Fig. 5. Reproduction of the diurnal dynamics of under-canopy radiation at the control sample plot during the summer period (from June 30 to July 03, 2025) (3-hour moving average)

В период 1 июля наблюдается увеличение расхождений между модельными и измеренными значениями, особенно в интервале около полудня. Завышение модельных оценок в дневные часы связано с тем, что экспоненциальная модель ослабления излучения предполагает стационарное и пространственно однородное распределение листовой поверхности, тогда как фактическая освещенность под пологом определяется комбинацией прямой и рассеянной радиации, динамикой облачности и эффектами локального проникновения солнечных лучей через разрывы в кроне. В условиях переменной облачности и быстро меняющейся доли прямой радиации эффективный коэффициент ослабления может отличаться от медианного значения k^* , используемого в расчетах. В результате модель достаточно корректно воспроизводит общий суточный ход радиации, но не отражает кратковременные изменения амплитуды.

Для оценки чувствительности расчетов радиации под пологом к величине коэффициента экстинкции были сопоставлены результаты моделирования, выполненные с использованием вариант-специфических медианных значений k (рис. 6).

Сопоставление внутрисуточной динамики показывает, что изменение величины коэффициента экстинкции приводит к систематическому изменению амплитуды моделируемых значений Q_{under} при сохранении общей формы суточного хода. При увеличении k наблюдается более выраженное ослабление радиации в дневные часы и снижение максимальных значений под пологом древостоя. Наблюдения выполнялись только на фоновой ПП. В связи с этим различия между сценариями не следует интерпретировать как показатель достоверности вариантов. Представленные расчеты отражают исключительно чувствительность модели к величине коэффициента экстинкции

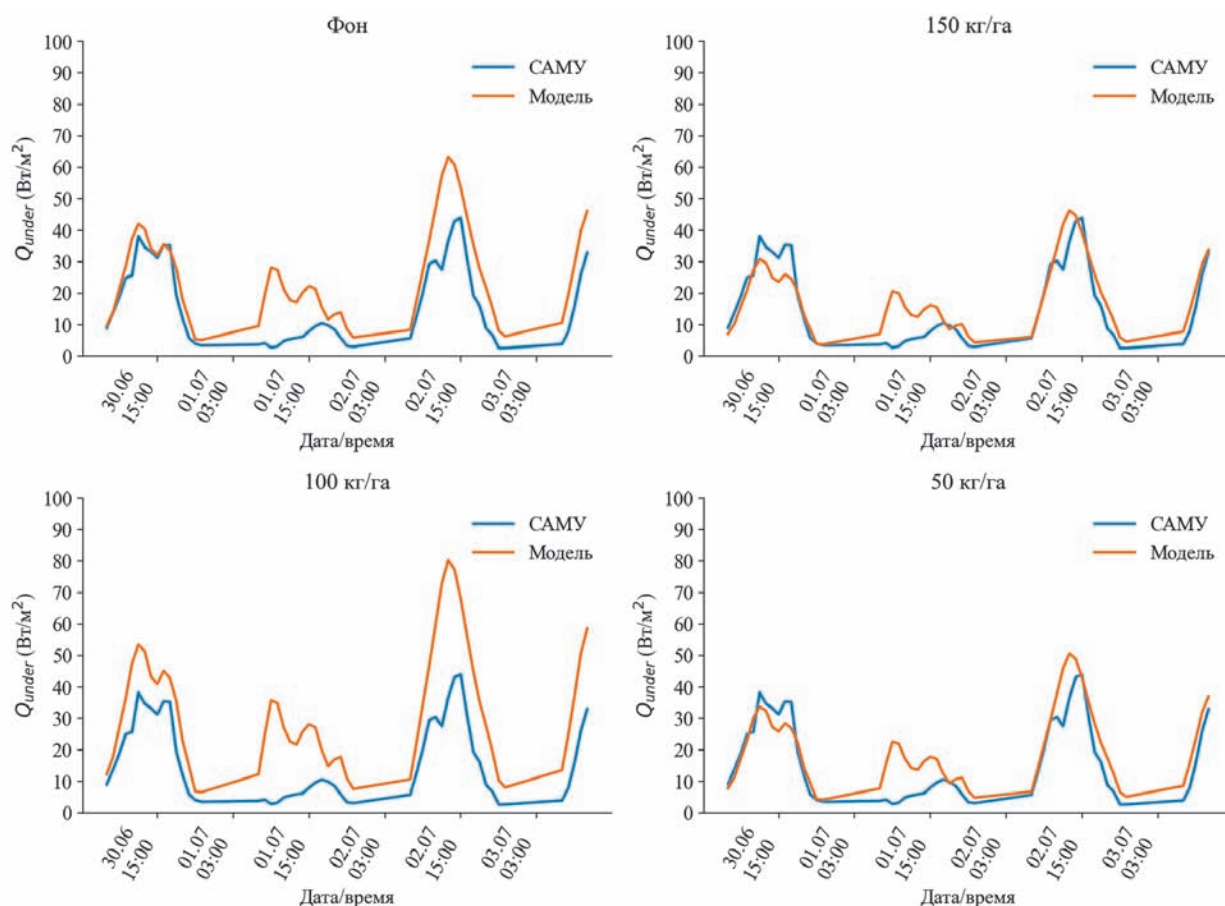


Рис. 6. Сценарный анализ расчетной радиации под пологом древостоя при различных значениях коэффициента экстинкции (фон, 150, 100 и 50 кг/га). Наблюдения приведены для фоновой пробной площади

Fig. 6. Scenario analysis of calculated under-canopy radiation at different values of the extinction coefficient (control, 150, 100 and 50 kg/ha). Observations are shown for the control sample plot

и демонстрируют влияние изменения параметра k на расчетный радиационный режим.

В результате выявленные различия между вариантами следует рассматривать как проявление параметрической чувствительности экспоненциальной модели к изменению коэффициента экстинкции, а не как прямую валидацию ПП с различными концентрациями внесения минеральных удобрений.

Таким образом, результаты валидации подтверждают, что применение вариант-специфичных медианных значений коэффициента экстинкции в сочетании с данными реанализа ERA5-Land обеспечивает физически обоснованное и устойчивое описание радиационного режима под пологом древостоя. Данный подход может служить надежной основой для моделирования потоков парниковых газов в напочвенном покрове в условиях ограниченных возможностей проведения прямых непрерывных измерений.

Заключение

В данном исследовании апробирован подход к оценке радиационного режима под пологом леса, основанный на сочетании данных глобального реанализа ERA5-Land, полевых измерений индекса листовой поверхности и параметризации ослабления солнечного излучения через коэффициент экстинкции полога. Использование вариант-специфичных медианных значений коэффициента экстинкции позволило получить устойчивые оценки радиации под пологом при ограниченном числе полевых наблюдений. Результаты валидации по данным наземных измерений подтверждают, что предложенная схема обеспечивает физически обоснованное воспроизведение интегральных характеристик радиационного режима и может служить надежной основой для последующего анализа функционирования лесных экосистем. В то же время имеющийся объем данных не позволяет делать строгие выводы о характере влияния доз минеральных удобрений на величину коэффициента экстинкции, что требует дальнейших исследований на расширенной выборке.

Полученная схема описания радиационного режима под пологом древостоя обеспечивает непрерывные оценки поступления солнечной энергии на поверхность напочвенного покрова на суточных и сезонных масштабах при минимальных требованиях к полевым измерениям. Это делает ее удобным входным модулем для анализа эмиссии и поглощения климатически активных газов (CO_2 , CH_4 , N_2O)

в напочвенном покрове, чувствительных к поступающей солнечной радиации и температуре. В частности, такие оценки могут быть использованы для параметризации фото-драйверных компонентов дыхания и фотодепонирования, описания световой модуляции микроклимата под пологом (нагрев верхнего слоя почвы, динамика влажности) и разделения вкладов радиационно и термально обусловленных процессов в суточном ходе потоков. В условиях ограниченной сети прямых газообменных измерений это позволяет экстраполировать результаты локальных наблюдений на уровень экспериментальной площадки и сопоставлять сезонную динамику потоков парниковых газов с изменчивостью светового режима под пологом древостоя.

Литература

Абдрахманов Р.Ф., Абзалов Р.М., Асфандияров А.З., Баимбетова Л.Р., Балков В.А., Баянов М.Г. Атлас Республики Башкортостан. Уфа: Китап, 2005. 419 с.

Beck H. E., Van Dijk A. I., Levizzani V., Schellekens J., Miralles D. G., Martens B., De Roo A. MSWEP: 3-hourly 0.25 global gridded precipitation (1979–2015) by merging gauge, satellite, and reanalysis data // *Hydrology and Earth System Sciences*. 2017. Vol. 21, no. 1. P. 589–615.

Bode C. A., Limm M. P., Power M. E., Finlay J. C. Sub-canopy solar radiation model: predicting solar radiation across a heavily vegetated landscape using LiDAR and GIS solar radiation models // *Remote Sensing of Environment*. 2014. Vol. 154. P. 387–397. doi: 10.1016/j.rse.2014.01.028

Boilley A., Wald L. Comparison between meteorological re-analyses from ERA-Interim and MERRA and measurements of daily solar irradiation at surface // *Renewable Energy*. 2015. Vol. 75. P. 135–143. doi: 10.1016/j.renene.2014.09.042

Bonan G. B. Climate change and terrestrial ecosystem modeling. 2nd ed. Cambridge: Cambridge University Press, 2019. 551 p.

Breda N. J. J. Ground-based measurements of leaf area index: a review of methods, instruments and current controversies // *Journal of Experimental Botany*. 2003. Vol. 54, no. 392. P. 2403–2417.

Calders K., Origo N., Burt A., Disney M., Nightingale J., Raunonen P., Lewis P. Realistic forest stand reconstruction from terrestrial LiDAR for radiative transfer modelling // *Remote Sensing*. 2018. Vol. 10, no. 6. P. 933. doi: 10.3390/rs10060933

Campbell G. S., Norman J. M. An introduction to environmental biophysics. 2nd ed. New York: Springer, 1998. 286 p.

Chen J. M., Rich P. M., Gower S. T., Norman J. M., Plummer S. Leaf area index of boreal forests: Theory, techniques, and measurements // *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*. 1997. Vol. 102, no. D24. P. 29429–29443. doi: 10.1029/97JD01107

CID Bio-Science. CI-110 Plant Canopy Imager: User Manual. Camas, WA URL: https://cid-inc.com/static/media/uploads/manuals/ci110_manual.pdf (дата обращения: 16.01.2026).

Clark D. B., Clark D. A., Rich P. M., Weiss S., Oberbauer S. F. Landscape-scale evaluation of understory light and canopy structure: methods and application in a neotropical lowland rain forest // *Canadian Journal of Forest Research*. 1996. Vol. 26. P. 747–757. doi: 10.1139/x26-084

Connell J. H., Lowman M. D., Noble I. R. Subcanopy gaps in temperate and tropical forests // *Australian Journal of Ecology*. 1997. Vol. 22. P. 163–168. doi: 10.1111/j.1442-9993.1997.tb00655.x

Copernicus Climate Change Service (C3S). ERA5-Land hourly data from 1950 to present. URL: <https://cds.climate.copernicus.eu/datasets/reanalysis-era5-land> (дата обращения: 16.01.2026).

Englund S. R., O'Brien J. J., Clark D. B. Evaluation of digital and film hemispherical photography and spherical densitometry for measuring forest light environments // *Canadian Journal of Forest Research*. 2000. Vol. 30, no. 12. P. 1999–2005. doi: 10.1139/x00-116

Fang H., Baret F., Plummer S., Schaepman-Strub G. An overview of global leaf area index (LAI): Methods, products, validation, and applications // *Reviews of Geophysics*. 2019. Vol. 57. P. 739–799. doi:10.1029/2018RG000608

Grant R. H. Partitioning of biologically active radiation in plant canopies // *International Journal of Biometeorology*. 1997. Vol. 40, no. 1. P. 26–40. doi: 10.1007/BF02439408

Gupta H. V., Kling H., Yilmaz K. K., Martinez G. F. Decomposition of the mean squared error and NSE performance criteria: Implications for improving hydrological modelling // *Journal of Hydrology*. 2009. Vol. 377. P. 80–91. doi: 10.1016/j.jhydrol.2009.08.003

Gutschick V. P. Joining leaf photosynthesis models and canopy photon-transport models // *Photon-vegetation interactions: Applications in optical remote sensing and plant ecology*. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, 1991. P. 501–535. doi: 10.1007/978-3-642-75389-3_16

Hardy J. P., Melloh R., Koenig G., Marks D., Winstral A., Pomeroy J. W., Link T. Solar radiation transmission through conifer canopies // *Agricultural and Forest Meteorology*. 2004. Vol. 126, no. 3–4. P. 257–270. doi: 10.1016/j.agrformet.2004.06.012

Hellstrom R. A. Forest cover algorithms for estimating meteorological forcing in a numerical snow model // *Hydrological Processes*. 2000. Vol. 14, no. 18. P. 3239–3256. doi: 10.1002/1099-1085

Hersbach H., Bell B., Berrisford P., Hirahara S., Horányi A., Muñoz-Sabater J., Thépaut J. N. The ERA5 global reanalysis // *Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society*. 2020. Vol. 146. P. 1999–2049. doi: 10.1002/qj.3803

Jarvis P. G., Leverenz J. W. Productivity of temperate, deciduous and evergreen forests // *Physiological plant ecology IV: Ecosystem processes: Mineral cycling, productivity and man's influence*. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, 1983. P. 233–280. doi: 10.1007/978-3-642-68156-1_9

Jennings S. B., Brown N. D., Sheil D. Assessing forest canopies and understorey illumination: canopy closure, canopy cover and other measures // *Forestry*. 1999. Vol. 72, no. 1. P. 59–74. doi: 10.1093/forestry/72.1.59

Jonckheere I., Fleck S., Nackaerts K., Muys B., Coppin P., Weiss M., Baret F. Review of methods for in situ leaf area index determination. Part I. Theories, sensors and hemispherical photography // *Agricultural and Forest Meteorology*. 2004. Vol. 121. P. 19–35. doi: 10.1016/j.agrformet.2003.08.027

Knyazikhin Y., Marshak A., Myneni R. B. Three-dimensional radiative transfer in vegetation canopies and cloud-vegetation interaction // *Three dimensional radiative transfer in the cloudy atmosphere*. 2005. P. 617–652. doi: 10.1007/3-540-28519-9_14

Leuchner M., Hertel C., Rötzer T., Seifert T., Weigt R., Werner H., Menzel A. Solar radiation as a driver for growth and competition in forest stands // *Growth and defence in plants: Resource allocation at multiple scales*. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, 2012. P. 175–191. doi: 10.1007/978-3-642-30645-7_8

Lin T. C., Chiang J. M. Applications of hemispherical photographs in studies of forest ecology // *Taiwan Journal of Forest Science*. 2002. Vol. 17, no. 3. P. 387–400.

Martens S. N., Breshears D. D., Meyer C. W. Spatial distributions of understory light along the grassland/forest continuum: effects of cover, height, and spatial pattern of tree canopies // *Ecological Modelling*. 2000. Vol. 126, no. 1. P. 79–93. doi: 10.1016/S0304-3800(99)00188-X

Monsi M., Saeki T. Über den lichtfaktor in den pflanzenengesellschaften und seine bedeutung für die stoffproduktion // *Japanese Journal of Botany*. 1953. Vol. 14. P. 22–52.

Mücke W., Hollaus M. Modelling light conditions in forests using airborne laser scanning data // *Proceedings of the SilviLaser*. 2011. P. 1–8. doi: 20.500.12708/42862

Niinemets Ü. Is there a species spectrum within the worldwide leaf economics spectrum? Major variations in leaf functional traits in the context of canopy structure and climate // *New Phytologist*. 2015. Vol. 205. P. 1–20. doi: 10.1111/nph.13001

Nijssen B., Lettenmaier D. P. A simplified approach for predicting shortwave radiation transfer through boreal forest canopies // *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*. 1999. Vol. 104, no. D22. P. 27859–27868. doi: 10.1029/1999JD900377

Nilson T. A theoretical analysis of the frequency of gaps in plant stands // *Agricultural Meteorology*. 1971. Vol. 8. P. 25–38. doi: 10.1016/0002-1571(71)90092-6

Oliver C. D., Osawa A., Camp A. Forest dynamics and resulting animal and plant population changes at the stand and landscape levels // *Journal of Sustainable Forestry*. 1997. Vol. 6, no. 3–4. P. 281–312. doi: 10.1300/J091v06n03_05

Parker G. G., Davis M. M., Chapotin S. M. Canopy light transmittance in forest ecosystems // *Tree Physiology*. 2001. Vol. 22. P. 115–130. doi: 10.1093/treephys/22.2-3.147

Pearcy R. W. Sunflecks and photosynthesis in plant canopies. 1990.

Peng S., Zhao C., Xu Z. Modeling spatiotemporal patterns of understory light intensity using airborne

laser scanner (LiDAR) // ISPRS Journal of Photogrammetry and Remote Sensing. 2014. Vol. 97. P. 195–203. doi: 10.1016/j.isprsjprs.2014.09.003

QGIS Development Team. QGIS Geographic Information System. Version 3.44. Open Source Geospatial Foundation Project. URL: <https://qgis.org> (дата обращения: 16.01.2026).

Rich P.M. Characterizing plant canopies with hemispherical photographs // Remote Sensing Reviews. 1990. Vol. 5, no. 1. P. 13–29. doi: 10.1080/02757259009532119

Ross J. The radiation regime and architecture of plant stands. Springer Science & Business Media, 2012. Vol. 3.

Ryu Y., Baldocchi D.D., Kobayashi H., Van Ingen C., Li J., Black T.A., Rouspard O. Integration of MODIS land and atmosphere products with a coupled-process model to estimate gross primary productivity and evapotranspiration from 1 km to global scales // Global Biogeochemical Cycles. 2011. Vol. 25, no. 4. doi: 10.1029/2011GB004053

Sipe T.W., Bazzaz F.A. Gap partitioning among maples (Acer) in central New England; survival and growth // Ecology. 1995. Vol. 76. P. 1587–1602. doi: 10.2307/1938160

Smith A.P., Hogan K.P., Idol J.R. Spatial and temporal patterns of light and canopy structure in a lowland tropical moist forest // Biotropica. 1992. Vol. 24. P. 503–511. doi: 10.2307/2389012

U.S. Geological Survey (USGS). Shuttle Radar Topography Mission (SRTM) 1 Arc-Second Global. URL: <https://earthexplorer.usgs.gov> (дата обращения: 16.01.2026).

Urraca R., Gobron N. Temporal stability of long-term satellite and reanalysis products to monitor snow cover trends // The Cryosphere. 2023. Vol. 17, no. 2. P. 1023–1052. doi: 10.5194/tc-17-1023-2023

Urraca R., Huld T., Gracia-Amillo A., Martinez-de-Pison F. J., Kaspar F., Sanz-Garcia A. Evaluation of global horizontal irradiance estimates from ERA5 and COSMO-REA6 reanalyses using ground measurements // Solar Energy. 2018. Vol. 164. P. 339–354. doi: 10.1016/j.solener.2018.02.059

Watson D.J. Comparative physiological studies on the growth of field crops: I. Variation in net assimilation rate and leaf area between species and varieties, and within and between years // Annals of Botany. 1947. Vol. 11, no. 41. P. 41–76.

Whitford K.R., Colquhoun I.J., Lang A.R.G., Harper B.M. Measuring leaf area index in a sparse eucalypt forest: a comparison of estimates from direct measurement, hemispherical photography, sunlight transmittance and allometric regression // Agricultural and Forest Meteorology. 1995. Vol. 74, no. 3–4. P. 237–249. doi: 10.1016/0168-1923(94)02189-Q

Wigmosta M.S., Vail L.W., Lettenmaier D.P. A distributed hydrology-vegetation model for complex terrain // Water Resources Research. 1994. Vol. 30, no. 6. P. 1665–1679. doi: 10.1029/94WR00436

Wilczak J.M., Akish E., Capotondi A., Compo G.P. Evaluation and bias correction of the ERA5 reanalysis over the United States for wind and solar energy applications // Energies. 2024. Vol. 17, no. 7. P. 1667. doi: 10.3390/en17071667

Willmott C.J., Matsuura K. Advantages of the mean absolute error (MAE) over the root mean square error (RMSE) in assessing average model performance // Climate Research. 2012. Vol. 30. P. 79–82. doi: 10.3354/cr030079

Yan Y., Xu Y., Yue S. A high-spatial-resolution dataset of human thermal stress indices over South and East Asia // Scientific Data. 2021. Vol. 8, no. 1. P. 229. doi: 10.6084/m9.figshare.15149010

Yan G., Hu R., Luo J., Weiss M., Jiang H., Mu X., Zhang W. Review of indirect optical measurements of leaf area index: Recent advances, challenges, and perspectives // Agricultural and Forest Meteorology. 2019. Vol. 265. P. 390–411. doi: 10.1016/j.agrformet.2018.11.033

References

Abdrakhmanov R.F., Abzalov R.M., Asfandiyanov A.Z., Baimbetova L.R., Balkov V.A., Bayanov M.G. Atlas of the Republic of Bashkortostan. Ufa: Kitap; 2005. 419 p. (In Russ.)

Beck H.E., Van Dijk A.I., Levizzani V., Schellekens J., Miralles D.G., Martens B., De Roo A. MSWEP: 3-hourly 0.25 global gridded precipitation (1979–2015) by merging gauge, satellite, and reanalysis data. *Hydrology and Earth System Sciences*. 2017;21(1):589–615.

Bode C.A., Limm M.P., Power M.E., Finlay J.C. Subcanopy solar radiation model: predicting solar radiation across a heavily vegetated landscape using LiDAR and GIS solar radiation models. *Remote Sensing of Environment*. 2014;154:387–397. doi: 10.1016/j.rse.2014.01.028

Boilley A., Wald L. Comparison between meteorological re-analyses from ERA-Interim and MERRA and measurements of daily solar irradiation at surface. *Renewable Energy*. 2015;75:135–143. doi: 10.1016/j.renene.2014.09.042

Bonan G.B. Climate change and terrestrial ecosystem modeling. 2nd ed. Cambridge: Cambridge University Press; 2019. 551 p.

Breda N.J.J. Ground-based measurements of leaf area index: a review of methods, instruments and current controversies. *Journal of Experimental Botany*. 2003;54(392):2403–2417.

Calders K., Origo N., Burt A., Disney M., Nightingale J., Raunonen P., Lewis P. Realistic forest stand reconstruction from terrestrial LiDAR for radiative transfer modelling. *Remote Sensing*. 2018;10(6):933. doi: 10.3390/rs10060933

Campbell G.S., Norman J.M. An introduction to environmental biophysics. 2nd ed. New York: Springer; 1998. 286 p.

Chen J.M., Rich P.M., Gower S.T., Norman J.M., Plummer S. Leaf area index of boreal forests: theory, techniques, and measurements. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*. 1997;102(D24):29429–29443. doi: 10.1029/97JD01107

CID Bio-Science. CI-110 Plant Canopy Imager: user manual. Camas, WA URL: https://cid-inc.com/static/media/uploads/manuals/ci110_manual.pdf (accessed: 16.01.2026).

Clark D.B., Clark D.A., Rich P.M., Weiss S., Oberbauer S.F. Landscape-scale evaluation of understory

light and canopy structure: methods and application in a neotropical lowland rain forest. *Canadian Journal of Forest Research*. 1996;26:747–757. doi: 10.1139/x26-084

Connell J.H., Lowman M.D., Noble I.R. Subcanopy gaps in temperate and tropical forests. *Australian Journal of Ecology*. 1997;22:163–168. doi: 10.1111/j.1442-9993.1997.tb00655.x

Copernicus Climate Change Service (C3S). ERA5-Land hourly data from 1950 to present. URL: <https://cds.climate.copernicus.eu/datasets/reanalysis-era5-land> (accessed: 16.01.2026).

Englund S.R., O'Brien J.J., Clark D.B. Evaluation of digital and film hemispherical photography and spherical densiometry for measuring forest light environments. *Canadian Journal of Forest Research*. 2000;30(12):1999–2005. doi: 10.1139/x00-116

Fang H., Baret F., Plummer S., Schaepman-Strub G. An overview of global leaf area index (LAI): methods, products, validation, and applications. *Reviews of Geophysics*. 2019;57:739–799. doi:10.1029/2018RG000608

Grant R.H. Partitioning of biologically active radiation in plant canopies. *International Journal of Biometeorology*. 1997;40(1):26–40. doi: 10.1007/BF02439408

Gupta H.V., Kling H., Yilmaz K.K., Martinez G.F. Decomposition of the mean squared error and NSE performance criteria: implications for improving hydrological modelling. *Journal of Hydrology*. 2009;377:80–91. doi: 10.1016/j.jhydrol.2009.08.003

Gutschick V.P. Joining leaf photosynthesis models and canopy photon-transport models. Photon-vegetation interactions: applications in optical remote sensing and plant ecology. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg; 1991. P. 501–535. doi: 10.1007/978-3-642-75389-3_16

Hardy J.P., Melloh R., Koenig G., Marks D., Winstral A., Pomeroy J.W., Link T. Solar radiation transmission through conifer canopies. *Agricultural and Forest Meteorology*. 2004;126(3–4):257–270. doi: 10.1016/j.agrformet.2004.06.012

Hellstrom R.A. Forest cover algorithms for estimating meteorological forcing in a numerical snow model. *Hydrological Processes*. 2000;14(18):3239–3256. doi: 10.1002/1099-1085

Hersbach H., Bell B., Berrisford P., Hirahara S., Horányi A., Muñoz-Sabater J., Thépaut J.N. The ERA5 global reanalysis. *Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society*. 2020;146:1999–2049. doi: 10.1002/qj.3803

Jarvis P.G., Leverenz J.W. Productivity of temperate, deciduous and evergreen forests. *Physiological plant ecology IV: Ecosystem processes: Mineral cycling, productivity and man's influence*. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg; 1983. P. 233–280. doi: 10.1007/978-3-642-68156-1_9

Jennings S.B., Brown N.D., Sheil D. Assessing forest canopies and understory illumination: canopy closure, canopy cover and other measures. *Forestry*. 1999;72(1):59–74. doi: 10.1093/forestry/72.1.59

Jonckheere I., Fleck S., Nackaerts K., Muys B., Coppin P., Weiss M., Baret F. Review of methods for in situ leaf area index determination. Part I. Theories, sensors and hemispherical photography. *Agricultural and Forest Meteorology*. 2004;121:19–35. doi: 10.1016/j.agrformet.2003.08.027

Knyazikhin Y., Marshak A., Myneni R.B. Three-dimensional radiative transfer in vegetation canopies and cloud-vegetation interaction. *Three Dimensional Radiative Transfer in the Cloudy Atmosphere*. 2005. P. 617–652. doi: 10.1007/3-540-28519-9_14

Leuchner M., Hertel C., Rötzer T., Seifert T., Weigt R., Werner H., Menzel A. Solar radiation as a driver for growth and competition in forest stands. *Growth and defence in plants: Resource allocation at multiple scales*. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg; 2012. P. 175–191. doi: 10.1007/978-3-642-30645-7_8

Lin T.C., Chiang J.M. Applications of hemispherical photographs in studies of forest ecology. *Taiwan Journal of Forest Science*. 2002;17(3):387–400.

Martens S.N., Breshears D.D., Meyer C.W. Spatial distributions of understory light along the grassland/forest continuum: effects of cover, height, and spatial pattern of tree canopies. *Ecological Modelling*. 2000;126(1):79–93. doi: 10.1016/S0304-3800(99)00188-X

Monsi M., Saeki T. Über den Lichtfaktor in den Pflanzengesellschaften und seine Bedeutung für die Stoffproduktion. *Japanese Journal of Botany*. 1953;14:22–52.

Mücke W., Hollaus M. Modelling light conditions in forests using airborne laser scanning data. *Proceedings of the SilviLaser*. 2011. P. 1–8. doi: 20.500.12708/42862

Niinemets Ü. Is there a species spectrum within the worldwide leaf economics spectrum? Major variations in leaf functional traits in the context of canopy structure and climate. *New Phytologist*. 2015;205:1–20. doi: 10.1111/nph.13001

Nijssen B., Lettenmaier D.P. A simplified approach for predicting shortwave radiation transfer through boreal forest canopies. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*. 1999;104(D22):27859–27868. doi: 10.1029/1999JD900377

Nilson T. A theoretical analysis of the frequency of gaps in plant stands. *Agricultural Meteorology*. 1971;8:25–38. doi: 10.1016/0002-1571(71)90092-6

Oliver C.D., Osawa A., Camp A. Forest dynamics and resulting animal and plant population changes at the stand and landscape levels. *Journal of Sustainable Forestry*. 1997;6(3–4):281–312. doi: 10.1300/J091v06n03_05

Parker G.G., Davis M.M., Chapotin S.M. Canopy light transmittance in forest ecosystems. *Tree Physiology*. 2001; 22:115–130. doi: 10.1093/treephys/22.2.147

Pearcy R.W. Sunflecks and photosynthesis in plant canopies. 1990.

Peng S., Zhao C., Xu Z. Modeling spatiotemporal patterns of understory light intensity using airborne laser scanner (LiDAR). *ISPRS Journal of Photogrammetry and Remote Sensing*. 2014;97:195–203. doi: 10.1016/j.isprsjprs.2014.09.003

QGIS Development Team. QGIS Geographic Information System. Version 3.44. Open Source Geospatial Foundation Project. URL: <https://qgis.org> (accessed: 16.01.2026).

Rich P.M. Characterizing plant canopies with hemispherical photographs. *Remote Sensing Reviews*. 1990;5(1):13–29. doi: 10.1080/02757259009532119

Ross J. The radiation regime and architecture of plant stands. Springer Science & Business Media; 2012. Vol. 3.

Ryu Y., Baldocchi D.D., Kobayashi H., Van Ingen C., Li J., Black T.A., Rouspard O. Integration of MODIS land

and atmosphere products with a coupled-process model to estimate gross primary productivity and evapotranspiration from 1 km to global scales. *Global Biogeochemical Cycles*. 2011;25(4). doi: 10.1029/2011GB004053

Sipe T. W., Bazzaz F. A. Gap partitioning among maples (Acer) in central New England; survival and growth. *Ecology*. 1995;76:1587–1602. doi: 10.2307/1938160

Smith A. P., Hogan K. P., Idol J. R. Spatial and temporal patterns of light and canopy structure in a lowland tropical moist forest. *Biotropica*. 1992;24:503–511. doi: 10.2307/2389012

U.S. Geological Survey (USGS). Shuttle Radar Topography Mission (SRTM) 1 Arc-Second Global. URL: <https://earthexplorer.usgs.gov> (accessed: 16.01.2026).

Urraca R., Gobron N. Temporal stability of long-term satellite and reanalysis products to monitor snow cover trends. *The Cryosphere*. 2023;17(2):1023–1052. doi: 10.5194/tc-17-1023-2023

Urraca R., Huld T., Gracia-Amillo A., Martinez-de-Pison F. J., Kaspar F., Sanz-Garcia A. Evaluation of global horizontal irradiance estimates from ERA5 and COSMO-REA6 reanalyses using ground measurements. *Solar Energy*. 2018;164:339–354. doi: 10.1016/j.solener.2018.02.059

Watson D. J. Comparative physiological studies on the growth of field crops: I. Variation in net assimilation rate and leaf area between species and varieties, and within and between years. *Annals of Botany*. 1947;11(41):41–76.

Whitford K. R., Colquhoun I. J., Lang A. R. G., Harper B. M. Measuring leaf area index in a sparse eucalypt forest: a comparison of estimates from direct measurement, hemispherical photography, sunlight transmittance and allometric regression. *Agricultural and Forest Meteorology*. 1995;74(3–4):237–249. doi: 10.1016/0168-1923(94)02189-Q

Wigmosta M. S., Vail L. W., Lettenmaier D. P. A distributed hydrology-vegetation model for complex terrain. *Water Resources Research*. 1994;30(6):1665–1679. doi: 10.1029/94WR00436

Wilczak J. M., Akish E., Capotondi A., Compo G. P. Evaluation and bias correction of the ERA5 reanalysis over the United States for wind and solar energy applications. *Energies*. 2024;17(7):1667. doi: 10.3390/en17071667

Willmott C. J., Matsuura K. Advantages of the mean absolute error (MAE) over the root mean square error (RMSE) in assessing average model performance. *Climate Research*. 2012;30:79–82. doi: 10.3354/cr030079

Yan Y., Xu Y., Yue S. A high-spatial-resolution dataset of human thermal stress indices over South and East Asia. *Scientific Data*. 2021;8(1):229. doi: 10.6084/m9.figshare.15149010

Yan G., Hu R., Luo J., Weiss M., Jiang H., Mu X., Zhang W. Review of indirect optical measurements of leaf area index: Recent advances, challenges, and perspectives. *Agricultural and Forest Meteorology*. 2019;265:390–411. doi: 10.1016/j.agrformet.2018.11.033

Поступила в редакцию / received: 10.03.2026; принята к публикации / accepted: 01.06.2026.
Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов / The authors declare no conflict of interest.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Широких Павел Сергеевич

д-р биол. наук, ведущий научный сотрудник

e-mail: shirpa@mail.ru

Туктамышев Ильшат Ринатович

канд. биол. наук, младший научный сотрудник

e-mail: ishatik@yandex.ru

Жигунова Светлана Николаевна

д-р биол. наук, ведущий научный сотрудник

e-mail: zigusvet@yandex.ru

Бикбаев Ильнур Гатиатович

младший научный сотрудник

e-mail: ilnur.bikbaev.90@mail.ru

Гимазетдинов Вазир Дамирович

младший научный сотрудник

e-mail: vazir.gimazetdinov@mail.ru

Гулов Давут Меретгельдиевич

канд. биол. наук, младший научный сотрудник

e-mail: davut.gulov.96@mail.ru

CONTRIBUTORS:

Shirokikh, Pavel

Dr. Sci. (Biol.), Leading Researcher

Tuktamyshev, Ilshat

Cand. Sci. (Biol.), Junior Researcher

Zhigunova, Svetlana

Dr. Sci. (Biol.), Leading Researcher

Bikbaev, Ilnur

Junior Researcher

Gimazetdinov, Vazir

Junior Researcher

Gulov, Davut

Cand. Sci. (Biol.), Junior Researcher

Мартыненко Василий Борисович

д-р биол. наук, главный научный сотрудник

e-mail: vb-mart@mail.ru

Баишева Эльвира Закирьяновна

д-р биол. наук, главный научный сотрудник

e-mail: elvbai@mail.ru

Габбасова Дилара Тагировна

канд. биол. наук, научный сотрудник

e-mail: dilara.gt@yandex.ru

Ахметова Миляуша Ринатовна

канд. биол. наук, старший научный сотрудник

e-mail: mishaulya@yandex.ru

Харисов Денис Рамилевич

аспирант

e-mail: denizharisoff@yandex.ru

Martynenko, Vasiliy

Dr. Sci. (Biol.), Chief Researcher

Baisheva, Elvira

Dr. Sci. (Biol.), Chief Researcher

Gabbasova, Dilara

Cand. Sci. (Biol.), Researcher

Akhmetova, Milyausha

Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher

Kharisov, Denis

Doctoral Student

УДК 57.042+581+574.5

РАЗНООБРАЗИЕ ПРИМОРСКИХ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ В УСТЬЯХ РЕК БЕЛОГО И БАРЕНЦЕВА МОРЕЙ С РАЗНОЙ ВЕЛИЧИНОЙ ПРИЛИВА И СОЛЕННОСТЬЮ

Д. С. Мосеев*, А. В. Лещев

*Институт океанологии имени П. П. Ширшова РАН, Северо-Западное отделение
(Маймаксанское шоссе, 1, корп. 1, Архангельск, Россия, 163013),
viking029@yandex.ru

В статье рассматриваются разнообразие приморских сообществ и особенности их распределения в устьях рек Белого моря и Чёшской губы с разной величиной прилива. Осолонение приливных устьев малых рек неоднородно. С продвижением от морской границы устьев к их вершинам солёность уменьшается, что оказывает влияние на прибрежно-водную растительность маршей, фитоценозы которых меняются. В свою очередь, развитию маршей способствуют приливы. Наиболее богатое фитоценотическое разнообразие характерно для полигалинных маршей макроприливных устьев рек Чижи, Чёши, где представлены сообщества с доминированием облигатных галофитов. Но оно уменьшается на мезогалинных маршах устьев рек Онежского залива, где формируются сообщества с доминированием факультативных галофитов, и на олигогалинных приливных осушках вершин устьев рек, для которых характерны сообщества с доминированием толерантных к засолению растений-гликофитов. В мезоприливных и микроприливных устьях рек Белого моря широко представлены эвригалинные фитоценозы, которые в основном формируются на маршах, различающихся по типу осолонения вод. Эвригалинные фитоценозы разнообразнее в микроприливных устьях рек Двинского залива и мезоприливных устьях рек Онежского залива.

Ключевые слова: марши; приморские фитоценозы; галофиты; солёность; литораль

Для цитирования: Мосеев Д. С., Лещев А. В. Разнообразие приморских растительных сообществ в устьях рек Белого и Баренцева морей с разной величиной прилива и солёностью // Труды Карельского научного центра РАН. 2026. № 7. С. 24–34. doi: 10.17076/eco2354

Финансирование. Работа выполнена в рамках государственного задания Минобрнауки России для ИО РАН (тема FMWE-2024-0020).

D. S. Moseev*, A. V. Leshchev. THE DIVERSITY OF COASTAL PLANT COMMUNITIES AT THE ESTUARIES OF WHITE AND BARENTS SEA RIVERS WITH VARYING TIDAL RANGE AND SALINITY

*North-West Branch of the Institute of Oceanology, Russian Academy of Sciences
(1 Maimaksanskoe Highway, bld. 1., 163013 Arkhangelsk, Russia), *viking029@yandex.ru*

The article discusses the diversity of coastal communities and the characteristics of their distribution at the river estuaries of the White Sea and the Chyoshskaya Bay, which differ in tidal ranges. The salinity of tidal estuaries of small rivers is non-uniform. It declines from the estuary mouth towards its head, influencing the helophytic vegetation of the marshes and altering their plant communities. Tides, in turn, promote the development of these marshes. The richest phytocenotic diversity is found in polyhaline marshes of the macrotidal estuaries of the Chizha and Chyosha rivers, which harbor communities dominated by obligate halophytes. However, the diversity diminishes in mesohaline marshes in the estuarine areas of Onega Bay, featuring communities dominated by facultative halophytes, and in oligohaline tidal wetlands at estuary heads, which are characterized by communities dominated by salt-tolerant glycophyte plants. In mesotidal and microtidal estuaries of the White Sea, euryhaline plant communities are widely represented, which primarily occur in marshes of different salinity types. Euryhaline coenoses are more diverse in the microtidal estuaries of Dvina Bay and the mesotidal estuaries of Onega Bay.

Keywords: marshes; coastal plant communities; halophytes; salinity; littoral

For citation: Moseev D. S., Leshchev A. V. The diversity of coastal plant communities at the estuaries of White and Barents Sea rivers with varying tidal range and salinity. *Trudy Karelskogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2026. No. 7. P. 24–34. doi: 10.17076/eco2354

Funding. The research was carried out within state assignment from the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation to IO RAS (theme No. FMWE-2024-0020).

Введение

Приморская галофитная растительность – важная составляющая часть экосистем устьев рек, где ее сообщества занимают экотопы низких приливных берегов маршей. В свою очередь, образуясь под влиянием приливов, приморские фитоценозы сами способствуют формированию берегов и их укреплению [Каплин и др., 1991; Сергиенко, 2008; Bakker, 2014]. В приливных устьях рек Белого и Баренцева морей условия формирования приморских фитоценозов неоднородны, что связано с различием величины приливов и солёности воды и влияет на дифференциацию приморской растительности. В настоящее время разработаны различные подходы к распределению видового состава растительности побережий и ее сообществ. Для устьев малых рек Белого и Баренцева морей применяется классификация по зонам осолонения, где выявлены сходства и отличия во флористической структуре зон постоянного, периодического и эпизодического осолонения [Мосеев, Сергиенко, 2016, 2017; Мосеев и др., 2021]. Влияние солёных вод на приморские сообщества изучено для ветландов устьев рек Северной Америки [Cowardin

et al., 1979; Odum et al., 1984]. В монографии У. Одума и др. приведена классификация маршей по типу осолонения устьевых вод, с позиции которой выделяются пресноводные, олигогалинные, мезогалинные, полигалинные и эугалинные марши [Odum et al., 1984].

Классификация устьев рек по величине прилива была введена Н. В. Михайловым [1997]. В настоящее время она нашла широкое применение в гидролого-гидрохимических работах по устьям рек Белого и Баренцева морей [Смагин и др., 2009; Мискевич и др., 2018, 2023]. В свою очередь, приводятся некоторые сведения по влиянию солёных вод на динамику приморской растительности в устьях с разной величиной прилива [Мосеев, 2019; Мосеев и др., 2021].

Сведения о видовом составе и структуре изучаемых приморских фитоценозов приведены в авторских классификациях растительности побережий Белого и Баренцева морей [Мосеев, Сергиенко, 2016, 2017, 2020]. Классификация растительных сообществ, отражающая влияние солёных вод и pH на приморские фитоценозы, выполнена в работе Д. С. Мосеева с соавторами [Moseev et al., 2022]. Однако здесь отсутствуют подходы к классификации

маршей по солёности. Цель – отразить фитоценотическое разнообразие приморской растительности для разных типов маршей по отношению к солёности в устьях рек Белого и Баренцева морей с разной величиной прилива.

Материалы и методы

Полевые экспедиционные исследования были проведены на обширной территории побережий Белого и Баренцева морей в устьях малых рек (летом 2012–2018 гг.): Керети, Тапшеньги, Кянды, Уны, Куи, рек губы Сухое Море (Большой Ницы, Кади, Мудьюги), Чижи и Чёши (рис. 1). Климатические условия в районах устьев рек отличаются. Так, устья рек Двинского залива Белого моря (Куя, Уна и реки губы Сухое Море), рек Онежского залива (Кянда и Тапшеньга) и реки Кереть Кандакшского залива находятся под влиянием метеорологических условий морского субарктического климата, переходного к умеренно-континентальному. Устья рек Чижи Белого моря и Чёши Баренцева моря находятся под влиянием морского субарктического климата [Грищенко, 2021].

Берега всех устьев рек представлены маршами, отличающимися по солёности и степени воздействия приливов. Марши среднего уровня

представляют собой приливные осушки в пределах верхнего горизонта литорали. По направлению от моря (устья реки) к суше они располагаются в пределах берегов от границы влияния квадратного прилива до границы влияния сизигийного прилива. Марши низкого уровня расположены в пределах среднего горизонта литорали – от границы влияния квадратного отлива до границы влияния квадратного прилива. Ближе к морю марши сменяются отмелями литорали и мелководьями верхней сублиторали, где в составе высшей растительности господствуют сообщества с доминированием zostеры морской (*Zostera marina* L.) и руппии морской (*Ruppia maritima* L.). В вершинах устьев рек марши сменяются заболоченными приливными осушками, покрытыми преимущественно осоковыми сообществами. В статье фитоценозы приморской растительности объединены в ассоциации, выделенные с позиции эколого-фитоценотического подхода. Ассоциации выделены по видам-доминантам сообществ, однородных по видовому составу и структуре. Названия ассоциаций установлены согласно положениям статьи «Проект Все-российского кодекса фитоценотической номенклатуры» [Нешатаев, 2001]. Большинство описанных растительных сообществ занимали участки маршей низкого и среднего уровней.

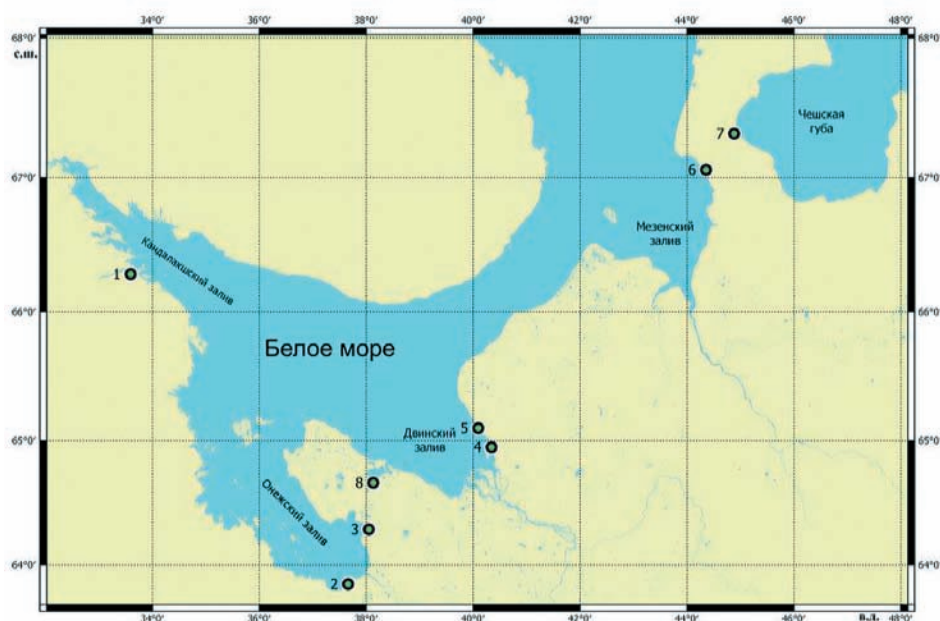


Рис. 1. Карта-схема района исследований

Цифрами обозначены устья рек: 1 – Кереть, 2 – Тапшеньга, 3 – Кянда, 4 – устья рек губы Сухое Море, 5 – Куя, 6 – Чижа, 7 – Чёша, 8 – Уна

Fig. 1. Schematic map of the study area

The rivers mouths are marked with numbers: 1 – Keret', 2 – Tapshen'ga, 3 – Kyanda, 4 – mouths of the rivers of the Sukhoye More Bay, 5 – Kuya, 6 – Chizha, 7 – Chosha, 8 – Una

Измерения солености и величины приливов проводились на гидролого-гидрохимических станциях полусуточных наблюдений за приливо-отливным циклом. Соленость также измерялась на разрезах в устьях рек в фазы полной и малой вод. Величина прилива измерялась с помощью гидрометрических реек, установленных относительно условного нуля поста. Соленость измерялась многопараметрическим анализатором жидкости *Multi 3420 Set G 2FD 46 G* и кондуктометром *IDS Meter* фирмы *HACH*.

Для атлантического побережья Северной Америки была принята классификация маршей в устьевых областях рек, в которой выделяются следующие типы: олигогалинные марши (соленость – 0,5–5‰), мезогалинные (соленость – 5–15‰), полигалинные (соленость – 15–30‰), эугалинные (более 30‰) [Cowardin et al., 1979; Odum et al., 1984]. На основе этой классификации автором статьи Д. С. Мосеевым введены близкие значения градаций величины солености, наблюдаемой в устьях рек северных морей, которые немного отличаются от исходных показателей из монографии [Odum et al., 1984]. Эти градации уточняют положение сообществ в условиях солености, слабо отличающейся от исходных показателей, введенных в монографиях [Cowardin et al., 1979; Odum et al., 1984]. Для полигалинных сообществ использована градация солености от 12 до 31‰, для мезогалинных – градация солености от 3 до 15‰. Для сообществ, которые развиваются при очень широкой изменчивости солености воды и не попадают в более узкие градации, введена авторская градация – эвригалинные.

Для рек, впадающих в приливные моря, В. Н. Михайлов [1997] по величине прилива выделил микроприливно-устьевые сизигийного прилива менее 1,6 м, мезоприливные устья – от 1,6 до 2,8 м и макроприливно-устьевые – более 2,8 м. Некоторые сведения по влиянию соленых вод на динамику приморской растительности устьев рек Белого моря приводятся в работах [Мосеев, Сергиенко, 2017; Moseev et al., 2022]. Гидрологические исследования показали, что устья рек Чижи и Чёши являются макроприливно-устьевыми, Керети, Тапшеньги и Кянды – мезоприливно-устьевыми, Куи и рек губы Сухое Море (Большой Ницы, Кади и Мудьюги) – микроприливно-устьевыми.

В описаниях сообществ приводятся экологические группы видов по отношению к солености согласно классификации Э. Тсопа [Tsora, 1939]. *Облигатные галофиты* – виды солелюбивых растений, произрастающие в условиях высокой и средней степени засоления почвогрунтов и угнетенные в условиях низкого

засоления почвогрунтов. *Факультативные галофиты* – виды солеустойчивых растений, произрастающие в условиях средней степени засоления почвогрунтов и, как правило, угнетенные при слабом засолении почвогрунтов. Для растений-галофитов введена группа «*толерантные к засолению галофиты*» – это группа растений, обладающих широким эколого-ценотическим оптимумом, в основном произрастающих в незасоленных местообитаниях. По отношению к водной среде обитания для некоторых сообществ приводятся понятия на основе классификации В. Г. Папченкова [2001].

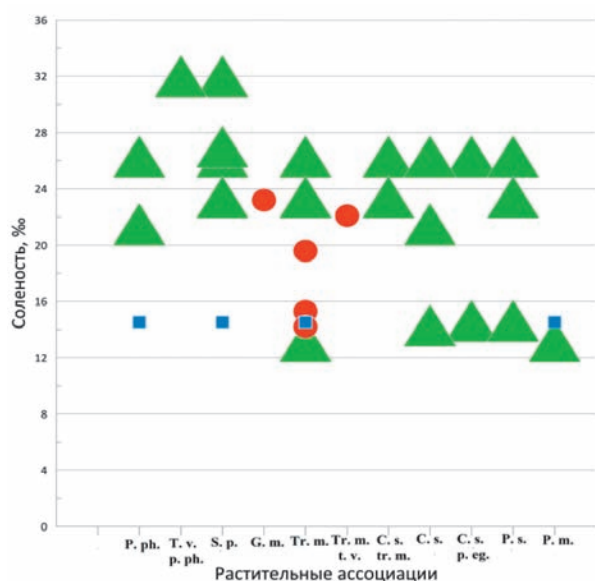
Для построения графика связи приливов с протяженностью маршей по устьям рек использовалась полиномиальная линия тренда с коэффициентом детерминации R^2 .

Графическая интерпретация и ранжирование растительных сообществ выполнены в программе Golden Software Grapher 14. На графике точки соответствуют растительным сообществам с определенным видовым составом и структурой.

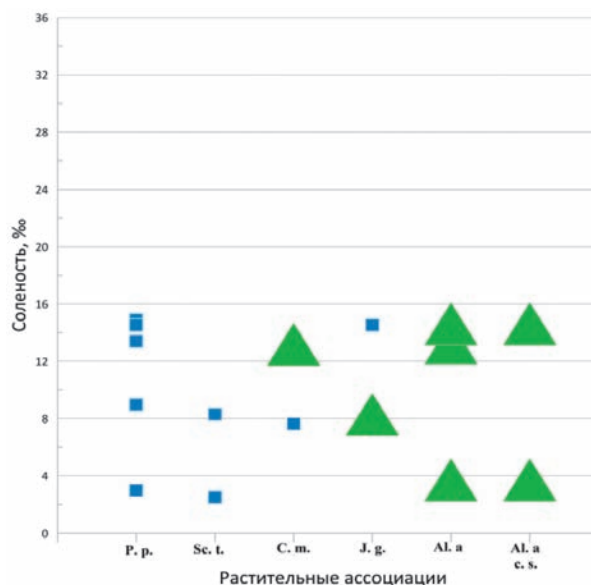
Результаты исследований

Для маршей приливо-отливной зоны устьев рек Белого моря и Чёшской губы Баренцева моря с разной величиной приливов получены следующие результаты распределения приморских фитоценозов (рис. 2).

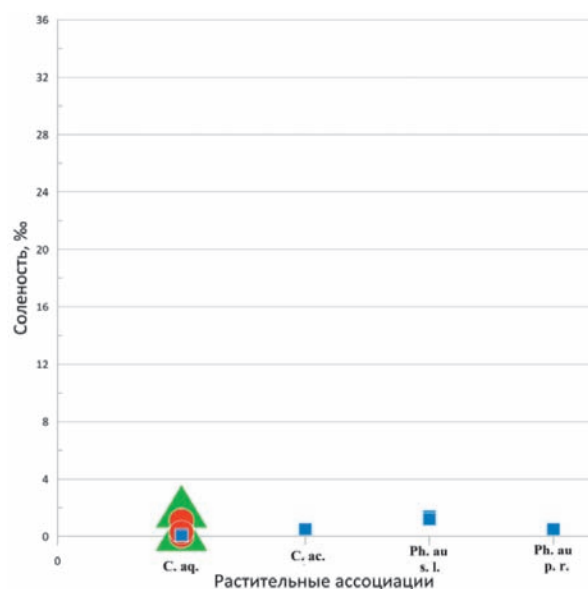
Сообщества полигалинных маршей развиваются в условиях заливания приливами с соленостью воды от 12 до 31‰. На морских побережьях они образуют аспекты галофитной растительности экотопа соленых маршей. В макроприливно-устьевых рек Чижи и Чёши эти сообщества представлены ассоциациями: *Puccinellietum phryganodis*, *Tripolietum vulgaris puccinelliosum phryganodis*, *Salicornietum pojarkovae*, *Triglochinietum maritimi*, *Caricetum subspathaceae triglochinum maritimi*, *Caricetum subspathaceae subpulum*, *Caricetum subspathaceae potentillosum egedae*, *Plantaginetum subpolaris*, *Plantaginetum maritimae* (рис. 2, А). Реже сообщества полигалинных маршей из ассоциаций *Puccinellietum phryganodis*, *Salicornietum pojarkovae*, *Plantaginetum maritimae*, *Triglochinietum maritimi* встречаются в микроприливно-устьевых рек юго-востока Двинского залива, где формируют небольшие соленые марши. Ассоциации *Triglochinietum maritimi*, *Tripolietum vulgaris*, *Triglochinietum maritimi*, *Glaucetum maritimae* выделены на маршах мезоприливно-устьевых рек Керети и Кянды.



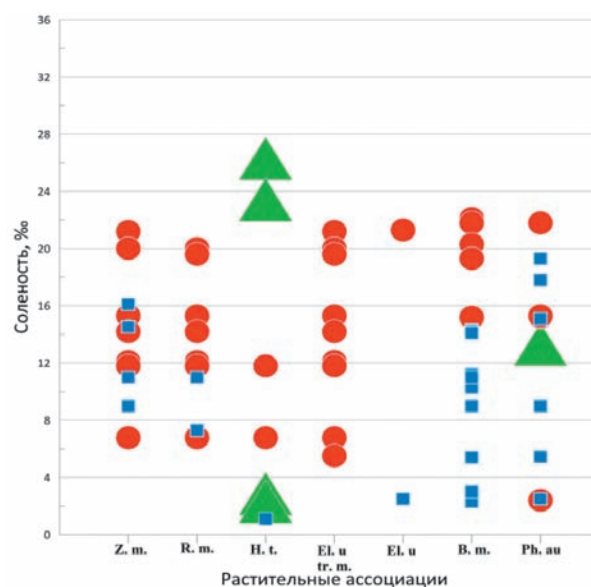
А. Сообщества полигалинных маршей



Б. Сообщества мезогалинных маршей



В. Сообщества олигогалинных приливных осушек в вершинах устьев



Г. Эвригалинные сообщества разных типов местообитаний

Рис. 2. Пространственное распределение приморских сообществ в устьях рек на маршах разных типов / Spatial distribution of coastal communities at river mouths in different marsh types

Сообщества ассоциаций полигалинных маршей / Communities of polyhaline marshes associations: *P. ph.* – *Puccinellietum phryganodis*, *T. v. p. ph.* – *Tripolietum vulgarae puccinelliosum phryganodis*, *S. p.* – *Salicornietum pojarkovae*, *G. m.* – *Glaucetum maritima*, *Tr. m.* – *Triglochinietum maritimi*, *Tr. m. t. v.* – *Triglochinietum maritimi tripoliosum vulgarae*, *C. s. tr. m.* – *Caricetum subspathaceae triglochinotum maritimi*, *C. s.* – *Caricetum subspathaceae subpurum*, *C. s. p. eg.* – *Caricetum subspathaceae potentillosum egedae*, *P. s.* – *Plantaginietum subpolaris*, *P. m.* – *Plantaginietum maritima*. Сообщества ассоциаций мезогалинных маршей / Communities of mesohaline marshes associations: *P. p.* – *Potametum pectinati*, *Sc. t.* – *Scirpetum tabernaemontani*, *C. m.* – *Caricetum mackenziei*, *J. g.* – *Juncetum gerardii*, *Al. a.* – *Alopecuretum arundinacei*, *Al. a. c. s.* – *Alopecuretum arundinacei caricetum salinae*. Сообщества ассоциаций олигогалинных приливных осушек / Communities of oligohaline tidal reclamation associations: *C. aq.* – *Caricetum aquatilis*, *C. ac.* – *Caricetum acutae*, *Ph. au s. l.* – *Phragmitetum australis scirposum lacustris*, *Ph. au p. r.* – *Phragmitetum australis petasitosum radiatae*. Эвригалинные сообщества / Euryhaline communities: *Z. m.* – *Zosteretum maritima*, *R. m.* – *Ruppiaetum maritima*, *H. t.* – *Hippuridetum tetraphyllae*, *El. u tr. m.* – *Eleocharitetum uniglumis triglochinotum maritima*, *El. u.* – *Eleocharitetum uniglumis*, *B. m.* – *Bolboschoenetum maritimi*, *Ph. au* – *Phragmitetum australis*

Зеленый треугольник – макроприливные устья, красный кружок – мезоприливные устья, синий квадрат – микроприливные устья / Green triangle – macrotidal mouths, red circle – mesotidal mouths, blue square – microtidal mouths

Число видов в таких сообществах небольшое – 3–10, всего с 1–2 доминантами. Состав доминирующих видов таких сообществ сформирован из облигатных галофитов: *Carex subspathacea* Wormsk. ex Hornem., *Glaux maritima* L., *Plantago maritima* L., *Plantago subpolaris* Andrejev, *Potentilla egedei* Wormsk. ex Oeder, *Puccinellia phryganodes* (Trin.) Scribn. & Merr., *Salicornia pojarkovae* N. Semenova, *Triglochin maritima* L., *Tripolium vulgare* Nees. С небольшим обилием в состав сообществ также входят: *Carex glareosa* Wahlenb., *Juncus gerardii* Loisel., *Plantago schrenkii* K. Koch, *Puccinellia coarctata* Fernald & Weath., *Puccinellia pulvinata* (Fries) Tzvelev, *Puccinellia maritima* (Huds.) Parl., *Spergularia marina* (L.) Griseb, *Stellaria humifusa* Rottb.

Сообщества в основном занимают участки верхней литорали (что соответствует маршам среднего уровня) на илистых, илесто-песчаных и глинистых типах грунтов. Пионерные сообщества ассоциации ***Puccinellietum phryganodis*** могут формироваться на маршах низкого уровня средней литорали.

Сообщества мезогалинных маршей развиваются в условиях заливания приливами с соленостью воды от 3 до 15‰ (рис. 2, Б). В авторских исследованиях их ассоциации выделены для микроприливных устьев: ***Potametum pectinati***, ***Scirpetum tabernaemontani***, ***Caricetum mackenziei***, ***Juncetum gerardii*** и макроприливных устьев: ***Juncetum gerardii***, ***Alopecuretum arundinacei***, ***Alopecuretum arundinacei caricosum salinae***. Распределение по океаническим зонам более выражено, чем у полигалинных сообществ. Сообщества ассоциации ***Potametum pectinati*** занимают участки нижней литорали и верхней сублиторали, где формируют биотопы литоральных отмелей в губе Сухое Море и Унской губе. В их составе, кроме доминанта, толерантного к солености *Stuckenia pectinata* (L.) Börner, единично встречаются морские виды *Ruppia maritima* L., *Ulva prolifera*. Гелофитные сообщества ассоциации ***Scirpetum tabernaemontani*** формируют аспекты прибрежно-водных солоноватых маршей на нижней и средней литорали в губе Сухое Море. Сообщества ассоциаций ***Juncetum gerardii***, ***Alopecuretum arundinacei***, ***Alopecuretum arundinacei caricosum salinae*** формируются в вершинах устьев рек Чижи и Чёши на верхней литорали и супралиторали, где образуют аспекты биотопа околководных солоноватых маршей среднего и верхнего уровня. Число видов в таких сообществах – от 3 до 7. В отличие от полигалинных сообществ они в основном образованы

факультативными галофитами: *Alopecurus arundinaceus* Poir., *Juncus gerardii* и облигатным галофитом *Carex salina* Wahlenb. В состав также входят виды разных экологических групп: облигатные галофиты – *Agrostis straminea* Hartm., *Plantago subpolaris*, *Potentilla egedei*, *Triglochin maritima*; факультативные галофиты – *Cenolophium denudatum* (Hornem.) Tutin, *Triglochin palustris* L., *Tripleurospermum hookeri* Sch. Bip., *Sonchus humilis* N.I. Orlova; толерантные к засолению гликофиты – *Festuca rubra* L., *Parnassia palustris* L., *Pedicularis palustris* L.

Сообщества олигогалинных приливных осушек в вершинах устьев развиваются в условиях заливания приливами с соленостью воды от 0,5 до 5‰. Они образуют фон растительности приливных осушек в вершинах устьев (рис. 2, В), которые два раза в сутки заливаются приливами. В устьях с разной величиной прилива из них представлены сообщества ассоциации ***Caricetum aquatilis***. Однако в микроприливном устье р. Куя фитоценотическое разнообразие оказалось богаче; здесь выделены ассоциации ***Caricetum acutae***, ***Phragmitetum australis scirposum lacustris***, ***Phragmitetum australis petasitosum radiati***. Эти фитоценозы бедны по количеству видов, которых насчитывается всего 1–5. Из них кроме ценозообразователей – *Carex aquatilis* Wahlenb., *C. acuta* L., *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., *Petasites radiatus* (J.F. Gmel) Toman, *Schoenoplectus lacustris* (L.) Palla – в состав входят другие гликофиты, толерантные к засолению субстратов: *Archangelica officinalis* (Hoffm.), *Caltha palustris* L., *Comarum palustre* L., *Hippuris vulgaris* L., *Menyanthes trifoliata* L., *Myriophyllum sibiricum* Kom., *Phalaroides arundinaceus* (L.) Rauchert.

Эвригалинные сообщества разных типов маршей и отмелей формируются в широком спектре влияния солености – 2–25‰ – и представлены в устьях рек и приустьевых участках морей с разной величиной прилива (рис. 2, Г). В свою очередь, такие сообщества приурочены к разным местообитаниям маршей. На отмелях нижней литорали и верхней сублиторали формируются гидрофитные монодоминантные сообщества из ассоциаций ***Zosteretum marinae*** и ***Ruppiaetum maritimae***. Они встречаются везде, кроме макроприливных устьев Чижи и Чёши, где их распространение ограничено условиями субарктического климата. Сообщества ассоциации соленых озер верхней литорали ***Hippuridetum tetraphyllae*** представлены во всех типах устьев, но наиболее специфичны для макроприливных, что, скорее всего, связано с гипоарктическим широтным

распространением ценозообразователя *Hippuris tetraphylla* L. Для микроприливных и мезоприливных устьев наиболее типичны сообщества прибрежно-водных солоноватых маршей из ассоциаций ***Bolboschoenetum maritimi***, ***Phragmitetum australis*** и соленых маршей из ассоциаций ***Eleocharitetum uniglumis triglochinsum maritimae***, ***Eleocharitetum uniglumis***. В устьях рек губы Сухое Море Двинского залива и Тапшеньги и Кянды Онежского залива они занимают наиболее обширные площади. Как показывают исследования, солоноватые воды – 22–24 ‰ – все же ограничивают развитие таких сообществ. Эти фитоценозы могут формировать виды разных экологических групп, но обитающие в широком спектре влияния соленых вод и приспособленные к значительным сезонным и даже суточным изменениям солености под влиянием приливно-отливного цикла. Так, в сообществах ассоциации ***Phragmitetum australis***, при ярко выраженном доминировании *Phragmites australis*, встречаются 1–10 видов разных экологических групп: облигатные галофиты *Agrostis straminea*, *Bolboschoenus maritimus* (L.) Palla, *Atriplex nudicaulis* Boguslaw, *Potentilla egedei*, *Stellaria humifusa*, *Triglochin maritima*, *Tripolium vulgare*; факультативные галофиты – *Cenolophium nudicaulis*, *Alopecurus arundinaceus*, *Juncus gerardii*, *Triglochin palustris*, *Sonchus humilis*, *Eleocharis uniglumis* (Link) Schult.; толерантные к солености гликофиты – *Anthriscus sylvestris* (L.) Hoffm., *Calamagrostis neglecta* (Ehrh.) Gaertn., B. Mey. & Schreb., *Eleocharis acicularis* (L.) Roem. & Schult., *Elytrigia repens* (L.) Nevski. Такое же число видов в монодоминантных сообществах ассоциации ***Bolboschoenetum maritimi*** с ценозообразователем *Bolboschoenus maritimus*. Однако из-за их формирования на маршах низкого уровня здесь увеличивается разнообразие и обилие облигатных галофитов, представленных *Agrostis straminea*, *Carex subspathacea*, *Puccinellia maritima*, *Ruppia maritima*, *Stellaria humifusa*, *Salicornia pojarkovae*, *Triglochin maritima*, *Tripolium vulgare*. Из факультативных галофитов в этих сообществах представлены *Eleocharis uniglumis* и *Juncus gerardii*. Из гликофитов встречается *Phragmites australis*. В сообществах ассоциаций ***Eleocharitetum uniglumis triglochinsum maritimi*** и ***Eleocharitetum uniglumis*** кроме ценозообразующего вида *Eleocharis uniglumis* значительным обилием отличается *Triglochin maritima*. В числе прочих видов много облигатных галофитов: *Agrostis straminea*, *Atriplex nudicaulis*, *Blysmus rufus*, *Glaux maritima*, *Hippuris tetraphylla*, *Puccinellia maritima*, *Ruppia maritima*, *Triglochin maritima*, *Tripolium vulgare*.

Обсуждение

Как видно из результатов, условия формирования приморской растительности в приливных устьях малых рек неоднородны, что определяется соленостью и величиной приливов.

Фитоценозы полигалинных соленых маршей хорошо развиты в макроприливных устьях рек Чижи и Чёши на полуострове Канин. Эти устья, несмотря на высокоширотное положение и более холодный климат по сравнению с юго-восточным побережьем Белого моря, отличаются от него наиболее богатым фитоценотическим разнообразием. Менее разнообразны фитоценозы полигалинных маршей в мезоприливных устьях Онежского залива и микроприливных устьях Двинского залива, что связано с уменьшением площади соленых маршей. В монографии Л.А. Сергиенко показано, что сообщества ассоциаций с доминированием *Carex subspathacea*, *Carex glareosa*, *Puccinellia phryganodes* характерны для эвгаложенных экотопов побережья Берингова и Чукотского морей [Сергиенко, 2008], что не противоречит нашим исследованиям. Ведь, как и другие галофитные сообщества, они образуют фон растительности соленых маршей. В исследованиях на юго-восточном побережье Баренцева моря показано, что эти сообщества формируются как на слабо-, так и на сильнозасоленных почвах [Матвеева, Лавриненко, 2011], что может наблюдаться под влиянием соленых вод приливов и опреснения атмосферными осадками. Обычны сообщества соленых маршей на западном побережье Белого моря, где их ценозообразователями являются *Carex subspathacea*, *Carex glareosa*, *Triglochin maritima*, *Plantago maritima*, *Glaux maritima* [Бабина, 2002].

Небольшим фитоценотическим разнообразием отличаются от полигалинных маршей мезогалинные марши и олигогалинные приливные осушки в вершинах устьев. В работе У. Одума и др. [Odum et al., 1984] для устьев рек Атлантического побережья Северной Америки показан комплекс пресноводных видов, которые развиваются при солености ниже 0,2 ‰. Это многие представители родов *Potamogeton*, *Myriophyllum*, *Najas*. В устьях рек, исследованных нами, на олигогалинных приливных осушках широко представлены осоковые сообщества с доминированием *Carex aquatilis* и *Carex acuta*, формирование которых ограничивается соленостью 1–5 ‰.

На мезогалинных маршах в устьях рек Северной Америки произрастают близкие по экологии к видам мезогалинных маршей

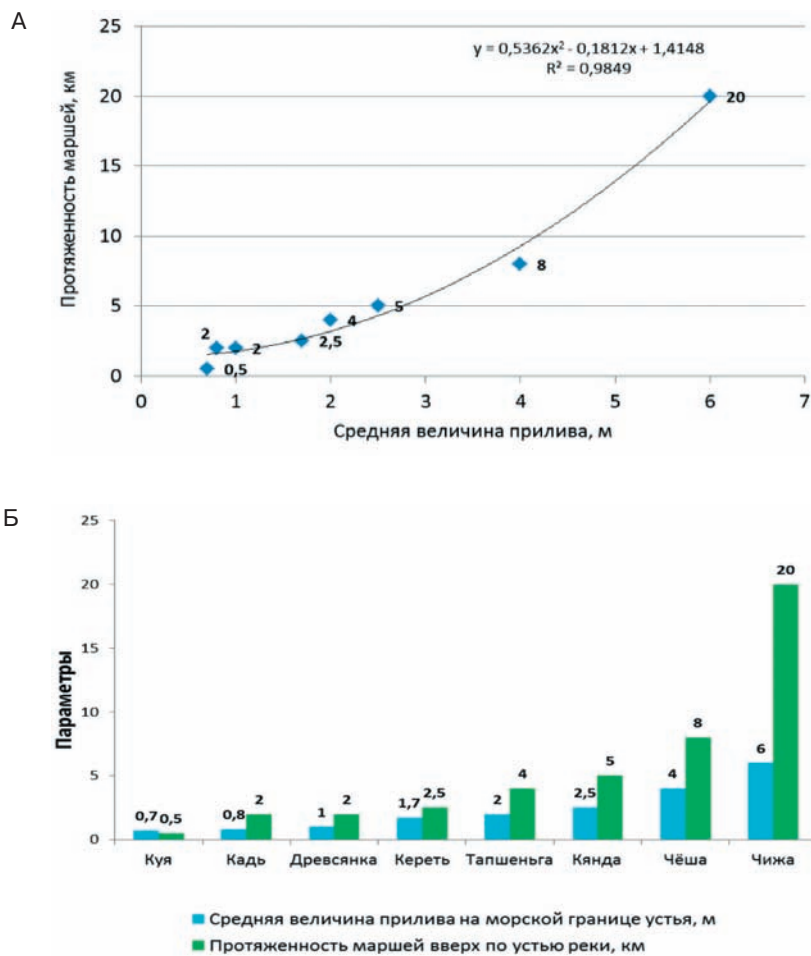


Рис. 3. Взаимосвязь протяженности маршей и величины прилива в устьях рек Белого и Баренцева морей:

А – полиномиальная линия тренда; Б – гистограмма показателей в устьях рек

Fig. 3. The relationship between the length of the marches and the magnitude of the tide at the mouths of the rivers of the White and Bar-ents Seas:

А – polynomial trend line; Б – histogram of indicators at the rivers mouths

Белого моря *Bolboschoenus robustus* (Pursh) So-ják, *Spartina patens* (Aiton) Muhl., *Spartina alterni-flora* Loisel, *Juncus gerardii* [Odum et al., 1984].

Эвригалинные виды отмелей нижней лито-рали *Ruppia maritima* и *Zannichellia palustris* L. встречаются при широкой изменчивости соле-ности, что также характерно для устьев рек вос-точного побережья Северной Америки [Odum et al., 1984]. В соленых озерах Сибири *Ruppia maritima* обитает при минерализации воды 18,9 г/дм³ [Киприянова, 2011]. В приливно-отливной зоне морей, омывающих Европу, этот вид образует сообщества в условиях заливания приливами с общей минерализацией вод 2,0–18,0 г/дм³ [Verhoeven, 1980]. Водный макрофит *Zostera marina* распространен в полигалинных и мезогалинных экотопах. В наших исследова-

ниях показано, что развитие сообществ с до-минированием *Zostera marina* ограничивается минимальной соленостью 6–7‰, которая вес-ной наблюдается в вершине Унской губы и губе Сухое Море. Тростник обыкновенный – *Phrag-mites australis* – формирует эвригалинные со-общества при заливании приливами солено-стью до 22‰, но способен произрастать даже при солености до 30‰ [Hellings, Gallager, 1992]. Согласно исследованиям У. Одума, на маршах восточного побережья Северной Америки вид встречается при солености 10–18‰ [Odum et al., 1984]. В искусственных солоноватоводных ветлах этот вид хорошо приживается в воде соленостью до 18‰ [Burdack, Konisky, 2003]. Эти сообщества образуют фон растительности в мезоприливных и микроприливных устьях.

Реже они встречаются в макроприливных устьях, например, в устье р. Кулой [Moseev et al., 2022] и р. Несь [Корчагин, 1935], а их распространение на север ограничивается климатическими условиями обитания. В наших исследованиях мы ограничиваемся изучением влияния факторов солености и приливов на фитоценозы в устьях малых рек Белого и Баренцева морей, где прибрежно-водная и водная растительность ветландов играет большую роль в формировании экосистем. Одинаковые местообитания с однородными по составу и структуре сообществами характерны и для крупных рек. В мезоприливном устье р. Онеги при солености 3–10‰ формируются прибрежно-водные марши с эвригалинными сообществами ассоциаций *Bolboschoenetum maritimi*, *Phragmitetum australis*, *Eleocharitetum uniglumis* [Мосеев и др., 2023]. Для юго-восточного побережья Баренцева моря показано, что сообщества с доминированием *Hippuris tetraphylla* приурочены как к соленым, так и к пресным озерам [Матвеева, Лавриненко, 2011], что доказывает их эвригалинность. Эвригалинные сообщества с доминированием *Bolboschoenus maritimus*, *Eleocharis uniglumis*, *Hippuris tetraphylla*, *Ruppia maritima*, *Phragmites australis*, *Zostera marina* характерны и для устьев рек западного побережья Белого моря [Бабина, 2002].

Следует отметить увеличение разнообразия эвригалинных фитоценозов с севера на юг от устьев рек Чижи и Чёши на полуострове Канин к Двинскому и Онежскому заливам Белого моря. Это связано с частым доминированием в сообществах побережий более южных широт Белого моря видов с широкой амплитудой колебаний солености (*Phragmites australis*, *Bolboschoenus maritimus*, *Eleocharis uniglumis*, *Ruppia maritima*, *Zostera marina*) и их отсутствием в заполярных широтах.

От величины приливов зависит протяженность маршей, что доказывается высокой величиной коэффициента детерминации ($R^2 = 0,98$) (рис. 3, А). Наибольшая протяженность маршей наблюдается в макроприливных устьях рек Чижи и Чёши на полуострове Канин (рис. 3, Б), что способствует богатому фитоценоотическому разнообразию устьев, в особенности галофитных сообществ соленых маршей. В свою очередь, местообитания мезоприливных и микроприливных устьев рек, где протяженность маршей меньше (рис. 3, Б), не так богаты фитоценоотически, но обширные площади там занимают фитоценозы прибрежно-водных солончатых маршей с доминированием воздушно-водных видов растений – *Phragmites australis* и *Bolboschoenus maritimus*.

Заключение

В приливо-отливной зоне Белого и Баренцева морей наибольшим разнообразием отличаются полигалинные марши, характерные для макроприливных устьев рек Мезенского залива и Чёшской губы, несмотря на их высокоширотное положение. Здесь сосредоточены разнообразные галофитные сообщества, чему способствует значительная величина приливов. В мезоприливных и микроприливных устьях с уменьшением величины прилива и солености уменьшается протяженность маршей по устьям рек, и фитоценоотическое разнообразие падает. Значительное место в формировании приморской растительности Белого и Баренцева морей занимают эвригалинные сообщества, которые в силу климатических условий более характерны для мезоприливных и микроприливных устьев, но встречаются и в макроприливных устьях.

Таким образом, соленость, являясь важным фактором формирования приморской растительности, оказывает неодинаковое воздействие на пространственную структуру приморской растительности в устьях рек. В свою очередь, сама экологическая приуроченность сообществ определяется отношением доминирующих видов к засолению, что приводит к изменению фитоценоотического разнообразия в устьях рек, различающихся по величине прилива.

Литература

- Бабина Н.В. Галофитная растительность западного побережья Белого моря // Растительность России. 2002. № 3. С. 3–21. doi:10.31111/vegrus/2002.03.3
- Грищенко И.В. Климат Архангельской области. Архангельск: КИРА, 2021. 227 с.
- Каплин П.А., Леонтьев О.К., Лукьянова С.А., Никифоров Л.Г. Берега. М.: Мысль, 1991. 479 с.
- Киприянова Л.М. О распространении *Ruppia* (Ruppiaceae) в Центральной Сибири // Journal of Siberian Federal University. Biology 3. 2011. № 4. С. 211–219.
- Корчагин А.А. Растительность морских аллювиев Мезенского залива и Чешской губы (луга и луговые болота) // Acta inst Botanic Academia Sciences URSS. Ser. III. Facs. 1935. № 2. С. 223–333.
- Матвеева Н.В., Лавриненко О.В. Растительность маршей северо-востока Малоземельской тундры // Растительность России. 2011. № 17–18. С. 45–69.
- Мискевич И.В., Котова Е.И., Мосеев Д.С. Исследования маргинального фильтра мезоприливно-эстуария р. Индиги в Баренцевом море // Океанология. 2023. Т. 63, № 3. С. 496–498. doi:10.31857/S0030157423030115

Мискевич И. В., Чульцова А. Л., Мосеев Д. С. Марши мезо-макроприливных эстуариев рек арктической зоны как источник растворенного органического азота для водных экосистем // Естественные и технические науки. 2018. № 4 (118). С. 75–81.

Михайлов В. Н. Устья рек России и сопредельных стран: прошлое, настоящее, будущее. М.: ГЕОС, 1997. 413 с.

Мосеев Д. С. Динамика растительности маршей приливных устьев рек Белого моря и Чешской губы Баренцева моря // Океанологические исследования. 2019. Т. 47, № 4. С. 32–52. doi: 10.29006/1564-2291.JOR2019.47 (4).2

Мосеев Д. С., Сергиенко Л. А. Приморская растительность эстуариев рек на полуострове Канин // Растительность России. 2020. № 39. С. 47–74. doi: 10.31111/vegus/2020.39.47

Мосеев Д. С., Сергиенко Л. А. Растительный покров маршей устьевой области реки Тапшеньги Онежского залива Белого моря // Вестник Института биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН. 2017. № 4 (202). С. 22–31.

Мосеев Д. С., Сергиенко Л. А. Растительный покров солоноватых приливных устьев малых рек юго-востока Двинского залива Белого моря // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. 2016. № 2 (155). С. 25–37.

Мосеев Д. С., Сергиенко Л. А., Махнович Н. М. Экологические группы сосудистых растений в эстуариях рек Белого моря // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии. 2021. № 20–2. С. 118–124. doi:10.14258/pbssm.2021129

Нешатаев В. Ю. Проект Всероссийского кодекса фитоценологической номенклатуры // Растительность России. 2001. № 1. С. 62–70.

Папченков В. Г. Растительный покров водоемов и водотоков Среднего Поволжья. Ярославль: МУБиНТ, 2001. 200 с.

Сергиенко Л. А. Флора и растительность побережий Российской Арктики и сопредельных территорий. Петрозаводск: ПетрГУ, 2008. 225 с.

Смагин Р. Е., Ионов В. В., Прякина Г. В., Федорова И. В. Исследование зон смешения в устьевой области р. Кереть Белого моря // Известия Русского географического общества. 2009. Т. 141, № 2. С. 63–70.

Bakker J. P. Ecology of salt marshes. 40 years of research in the Wadden Sea. Ruiterskwartier: "Wadde-nacademie", Leeuwarden the Netherlands, 2014. 53 p.

Burdack D. M., Konisky R. A. Determinants of Expansion for *Phragmites australis*, Common Reed, in Natural and Impacted Coastal marshes // *Estuaries*. 2003. Vol. 26 (2B). P. 407–416. doi:10.1007/BF02823717

Cowardin L. M. Classification of wetlands and deep-water habitats of the United States. U. S. Fish and Wildl. Serv. Riол. Serv. Program, FWS/OBS-79/31, 1979. 103 p.

Hellings S. E., Gallagher J. L. The effects of salinity and ooding on *Phragmites australis* // *Journal of Applied Ecology*. 1992. Vol. 29. P. 41–49. doi: 10.1023/A:1024289025415

Moseev D. S., Leshchev A. V., Sergienko L. A., Miskevich I. V., Makhnovich N. M., Lokhov A. S. Littoral

phytocenoses of marshes located in different tidal conditions of the White Sea // *Czech Polar Reports*. 2022. Vol. 12, no. 2. P. 181–202. doi:10.5817/CPR2022-2-14

Odum W. E., Smith T. J., Hoover J. K., McIvor C. C. The ecology of tidal freshwater marshes of the United States East Coast: A community profile. Fish and Wildlife Service. Washington: D.C, 1984. 177 p.

Tsopa E. La Vegetation des Halophytes du Nord de la Roumanie en connexion avec celle du reste du pays // S.I.G.M.A. 1939. Vol. 70. P. 1–22.

Verhoeven J. T. A. The ecology of *Ruppia*-dominated communities in Western Europe. II. Synecological classification. Structure and dynamics of the macroflora and macrofauna communities // *Aquatic Botany*. 1980. Vol. 8. P. 1–85.

References

Babina N. V. Halophytic vegetation of the western coast of the White Sea. *Rastitel'nost' Rossii = Vegetation of Russia*. 2002;3:3–21. (In Russ.). doi:10.31111/vegus/2002.03.3

Bakker J. P. Ecology of salt marshes. 40 years of research in the Wadden Sea. Ruiterskwartier: "Wadde-nacademie", Leeuwarden the Netherlands; 2014. 53 p.

Burdack D. M., Konisky R. A. Determinants of expansion for *Phragmites australis*, common reed, in natural and impacted coastal marshes. *Estuaries*. 2003;26 (2B):407–416. doi: 10.1007/BF02823717

Cowardin L. M. Classification of wetlands and deep-water habitats of the United States. U. S. Fish and Wildl. Serv. Riол. Serv. Program, FWS/OBS-79/31, 1979. 103 p.

Grishchenko I. V. Climate of the Arkhangelsk Region. Arkhangel'sk: KIRA; 2021. 227 p. (In Russ.)

Hellings S. E., Gallagher J. L. The effects of salinity and ooding on *Phragmites australis*. *Journal of Applied Ecology*. 1992;29:41–49. doi: 10.1023/A:1024289025415

Kaplin P. A., Leont'ev O. K., Luk'yanova S. A., Nikiforov L. G. Shores. Moscow: Mysl'; 1991. 479 p. (In Russ.)

Kipriyanova L. M. On the distribution of *Ruppia* (Ruppiaceae) in Central Siberia. *Journal of Siberian Federal University. Biology* 3. 2011;4:211–219. (In Russ.)

Korchagin A. A. Vegetation of marine alluviums of the Mezen Bay and the Czech Bay (meadows and meadow bogs). *Acta Inst. Bot. Acad. Sci. URSS*. Ser. III. Fasc. 2. 1935. P. 223–333. (In Russ.)

Matveeva N. V., Lavrinenko O. V. Vegetation of the marches in the northeastern Malozemelskaya tundra. *Rastitel'nost' Rossii = Vegetation of Russia*. 2011;17–18:45–69. (In Russ.)

Mikhailov V. N. River mouths in Russia and adjacent countries: past, present, and future. Moscow: GEOS; 1997. 413 p. (In Russ.)

Miskevich I. V., Chul'tsova A. L., Moseev D. S. Marshes of meso-macrotidal estuaries of rivers in the Arctic zone as a source of dissolved organic nitrogen for aquatic ecosystems. *Estestvennye i tekhnicheskie nauki = Natural and Technical Sciences*. 2018; 4(118):75–81. (In Russ.)

Miskevich I. V., Kotova E. I., Moseev D. S. Studies of the marginal filter of the mesotidal estuary of the Indiga

River in the Barents Sea. *Okeanologiya* = *Oceanology*. 2023;63(3):496–498. (In Russ.). doi: 10.31857/S0030157423030115

Moseev D. S. Dynamics of vegetation in tidal marshes of the White Sea and the Czech Gulf of the Barents Sea. *Okeanologicheskie issledovaniya* = *Oceanological Research*. 2019;47(4):32–52. (In Russ.). doi: 10.29006/1564–2291.JOR2019.47 (4).2

Moseev D. S., Leshchev A. V., Sergienko L. A., Miskevich I. V., Makhnovich N. M., Lokhov A. S. Littoral phytocenoses of marshes located in different tidal conditions of the White Sea. *Czech Polar Reports*. 2022;12 (2):181–202. doi: 10.5817/CPR2022-2-14

Moseev D. S., Sergienko L. A. Coastal vegetation of river estuaries on the Kanin Peninsula. *Rastitel'nost' Rossii* = *Vegetation of Russia*. 2020;39:47–74. (In Russ.). doi: 10.31111/vegus/2020.39.47

Moseev D. S., Sergienko L. A. Vegetation cover of brackish tidal estuaries of small rivers in the southeast of the Dvina Bay of the White Sea. *Uchenye zapiski Petrozavodskogo gos. universiteta* = *Proceed. of Petrozavodsk State University*. 2016;2(155):25–37. (In Russ.)

Moseev D. S., Sergienko L. A. Vegetation cover of marshes of the mouth area of the Tapshenga River, Onega Bay, White Sea. *Vestnik Inst. biol. Komi nauch. tsentra Ural'skogo otdeleniya RAN* = *Bulletin of the Institute of Biology of the Komi Scientific Center, Ural Branch of the RAS*. 2017;4(202):22–31. (In Russ.)

Moseev D. S., Sergienko L. A., Makhnovich N. M. Ecological groups of vascular plants in the estuaries

of the White Sea rivers. *Problemy botaniki Yuzhnoi Sibiri i Mongolii* = *Problems of Botany of South Siberia and Mongolia*. 2021;20(2):118–124. (In Russ.). doi: 10.14258/pbssm.2021129

Neshataev V. Yu. Draft All-Russian Code of Phytocological Nomenclature. *Rastitel'nost' Rossii* = *Vegetation of Russia*. 2001;1:62–70. (In Russ.)

Odum W. E., Smith T. J., Hoover J. K., McIvor C. C. The ecology of tidal freshwater marshes of the United States East Coast: a community profile. Fish and Wildlife Service. Washington: D.C, 1984. 177 p.

Papchenkov V. G. Vegetation cover of reservoirs and watercourses of the Middle Volga region. Yaroslavl: MUBiNT, 2001. 200 p. (In Russ.)

Sergienko L. A. Flora and vegetation of the coasts of the Russian Arctic and adjacent territories. Petrozavodsk: PetrGU; 2008. 225 p. (In Russ.)

Smagin R. E., Ionov V. V., Pryakhina G. V., Fedorova I. V. Study of mixing zones in the mouth area of the Keret River of the White Sea. *Izvestiya Russkogo geograficheskogo obshchestva* = *Bulletin of the Russian Geographical Society*. 2009;141(2):63–70. (In Russ.)

Tsopa E. La Vegetation des Halophytes du Nord de la Roumanie en connexion avec celle du reste du pays. *S.I.G.M.A.* 1939;70:1–22.

Verhoeven J. T. A. The ecology of *Ruppia*-dominated communities in Western Europe. II. Synecological classification. Structure and dynamics of the macroflora and macrofauna communities. *Aquatic Botany*. 1980;8:1–85.

Поступила в редакцию / received: 31.03.2026; принята к публикации / accepted: 05.05.2026.
Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов / The authors declare no conflict of interest.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Мосеев Дмитрий Сергеевич

научный сотрудник

e-mail: viking029@yandex.ru

Лещев Андрей Владимирович

научный сотрудник

e-mail: ineplome@inbox.ru

CONTRIBUTORS:

Moseev, Dmitry

Researcher

Leshchev, Andrey

Researcher

УДК 551.89:902.672

ГОЛОЦЕНОВАЯ ИСТОРИЯ РАСТИТЕЛЬНОСТИ И КЛИМАТА СРЕДНЕЙ ТАЙГИ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ ПО ДАННЫМ ПАЛЕОЭКОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ ДОННЫХ ОТЛОЖЕНИЙ БОЛОТНОГО ОЗЕРА В ОКРЕСТНОСТЯХ ХАНТЫ-МАНСИЙСКА

Т. А. Бляхарчук^{1, 2, 3*}, П. А. Бляхарчук¹, Е. Д. Лапшина³

¹ Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН
(пр. Академический, 10/3, Томск, Россия, 634055), *blyakharchuk@mail.ru

² Томский государственный университет (пр. Ленина, 36, Томск, Россия, 634050)

³ Югорский государственный университет (ул. Чехова, 16, Ханты-Мансийск, Россия, 628011)

В работе приводятся результаты высокоразрешающих палеопалинологических и литологических исследований донных отложений болотного озера S14 в окрестностях научной станции «Мухрино» (ХМАО) возрастом 12 000 кал. л. (калиброванных лет). Доказано существование открытых криоаридных ландшафтов с разреженным еловым и лиственничным древостоем в конце позднеледникового периода, быстрое распространение березовых лесов 11 000–10 000 кал. л. н. (калиброванных лет назад) и стремительное распространение сосны обыкновенной сразу после 10 000 кал. л. н., но более медленное распространение пихты и сосны сибирской только после 4800 кал. л. н. Показано, что максимальное горение ландшафта (частота пожаров и их интенсивность, поражающие растительность, торфяники и, если есть, то и антропогенные ландшафты) имело место в терминацию позднеледникового и в начале голоцена, а с распространением сомкнутого лесного покрова интенсивность региональных пожаров резко снизилась. Новые палеопалинологические данные из керн донных отложений озера S14 подтверждают и углубляют по возрасту палеореконструкции, сделанные ранее по ближайшему торфяному разрезу (возраст 10 000 кал. л. н.), но не коррелируют с таковыми из озерного керн, взятого из более отдаленного оз. Светленького, подтоплявшегося на ранних стадиях речными половодьями.

Ключевые слова: Западная Сибирь; растительность; спорово-пыльцевой анализ; голоцен; болотное озеро; палеоклимат; литология

Для цитирования: Бляхарчук Т. А., Бляхарчук П. А., Лапшина Е. Д. Голоценовая история растительности и климата средней тайги Западной Сибири по данным палеоэкологических исследований донных отложений болотного озера в окрестностях Ханты-Мансийска // Труды Карельского научного центра РАН. 2026. № 7. С. 35–49. doi: 10.17076/eco2357

Финансирование. Исследование проведено в рамках выполнения государственного задания ИМКЭС СО РАН – Проект № FWRG-2026-0007. Экспедиция финансировалась международным проектом INTERACT.

T. A. Blyakharchuk^{1, 2, 3*}, P. A. Blyakharchuk¹, E. D. Lapshina³. HOLOCENE HISTORY OF VEGETATION AND CLIMATE OF WEST SIBERIAN MIDDLE TAIGA INFERRED FROM PALEOECOLOGICAL STUDIES OF SEDIMENTS FROM A MIRE LAKE IN THE VICINITY OF KHANTY-MANSIYSK

¹ Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences (10/3 Akademicheskoy Ave., 634055 Tomsk, Russia), *blyakharchuk@mail.ru

² Tomsk State University (36 Lenina Ave., 634050 Tomsk, Russia)

³ Yugra State University (16 Chekhova St., 628011 Khanty-Mansiysk, Russia)

The paper presents the results of high-resolution paleopalynological and lithological studies of sediments from mire lake S14 in the vicinity of the Mukhrino Research Station (Khanty-Mansi Autonomous Okrug) aged 12 000 cal. yr. BP. Evidence was obtained for the existence of open cryoarid landscapes with sparse spruce and larch stands at the end of the Late Glacial period, rapid spread of birch forests 11 000–10 000 cal. yr. BP, and swift spread of Scots pine immediately after 10 000 cal. yr. BP, but a slower dispersal of fir and Siberian pine only after 4800 cal. yr. BP. It is shown, that the fire frequency and intensity in the landscape peaked at the termination of the Late Glacial period and at the beginning of the Holocene, but as there spread closed-canopy forests, the intensity of regional fires decreased sharply. New paleopalynological data derived from the sediment core from Lake S14 confirm and deepen the age of the paleoreconstructions made previously for the nearest peat section (aged 10 000 cal. yr. BP), but do not correlate with those from the lake core taken from the more distant Lake Svetlenkoye, which was affected by river floods during its early developmental stages.

Keywords: Western Siberia; vegetation; spore/pollen analysis; Holocene; mire lake; paleoclimate; lithology

For citation: Blyakharchuk T.A., Blyakharchuk P.A., Lapshina E.D. Holocene history of vegetation and climate of West Siberian middle taiga inferred from paleoecological studies of sediments from a mire lake in the vicinity of Khanty-Mansiysk. *Trudy Karelskogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2026. No. 7. P. 35–49. doi: 10.17076/eco2357

Funding. Research was funded from the Russian federal budget through state assignment to the Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems SB RAS (IMCES SB RAS). Project No. FWRG-2026-0007. The expedition was funded within the international INTERACT project.

Введение

В связи с наблюдаемым современным потеплением климата вопросы мониторинга ландшафтно-климатических изменений остаются актуальными в науках о Земле. Для понимания причин происходящих в природе процессов необходимо исследовать как современные изменения, так и прошлые события. Знания о долговременной динамике природной среды, полученные с помощью палеоэкологических исследований, позволяют делать качественные и количественные реконструкции климата и ландшафтов в прошлом, на основе которых можно предсказывать будущие возможные изменения окружающей среды, учитывающие механизмы эволюции биоты, включая возможность более точных расчетов баланса углерода.

Достаточно детальные и комплексные палеоэкологические исследования послеледниковой истории природы Западной Сибири до настоящего времени немногочисленны, несмотря на обширность и географическое разнообразие территории. Известные спорово-пыльцевые разрезы расположены в основном либо вблизи от населенных пунктов, либо вдоль основных транспортных путей сообщения [Глебов и др., 1974, 1996; Нейштадт, 1977; Фирсов и др., 1982; Blyakharchuk et al., 2025]. В последние годы опубликованы высокоразрешающие палеоэкологические данные для болотных ландшафтов в окрестностях научной станции «Мухрино» Югорского государственного университета [Amon et al., 2020, 2025]. Первый такой разрез для этой территории [Amon et al., 2020] получен из донных отложений оз. Светленького,

расположенного на террасе р. Оби. Спорово-пыльцевая диаграмма авторов охватывает 11400 кал. л.н. Палинологические данные в этой работе дополнены данными литологического, макрофоссильного и диатомового анализов, что позволило реконструировать динамику растительного покрова и увлажненности ландшафта. Рассмотренный комплекс палеоэкологических данных этого разреза выявил влажный период 8000–6500 кал. л.н., во время которого оз. Светленькое подтоплялось паводковыми водами р. Оби. Около 6600 кал. л.н. это озеро изолировалось от влияния р. Оби. Заболачивание окрестных территорий, по мнению авторов, началось около 8500 кал. л.н.

Недавно опубликованы весьма детальные данные комплексных палеоэкологических исследований трех торфяных разрезов в окрестностях станции «Мухрино» [Amon et al., 2025]. В этом исследовании сопоставляются данные спорово-пыльцевого, ботанического, карпологического и ризоподного анализов нескольких торфяных разрезов. В дополнение к отмеченным биоиндикаторам приводятся столь же детальные данные некоторых геохимических характеристик торфа: *n*-алканов и стабильного изотопа углерода из дополнительных кернов торфяника. В результате на основе большого комплекса биогеохимических индикаторов авторами была реконструирована история растительности и увлажненности района исследования за последние 10 000 кал. л.н., включая суходольную и болотную растительность. Радиоуглеродные датировки нижних слоев торфа болотного массива в окрестностях «Мухрино» показали, что активное торфонакопление здесь началось около 10 000–9300 кал. л.н. [Tsyganov et al., 2021; Zarov et al., 2023; Amon et al., 2025], а озерное осадконакопление на территории этого болотного массива началось раньше – около 12 000–11 000 кал. л.н. [Бляхарчук и др., 2021; Zarov et al., 2023]. Проведенные комплексные палеоэкологические исследования торфяника позволили авторам впервые проследить пространственную вариабельность эволюции болотного ландшафта под действием особенностей топографии и условий седиментации [Amon et al., 2025]. Было выявлено, что береза и сосна обыкновенная доминировали на суходоле с начала голоцена. Примерно 8800 кал. л.н. болота в окрестностях «Мухрино» перешли в олиготрофную стадию развития с доминированием *Sphagnum fuscum*. Авторы детально реконструировали декадно-вековую динамику увлажненности болот по комплексам раковинных амёб и тысячулетнюю эволюцию болотных массивов по ботаническому

составу торфа. Были выявлены две локальные сухие фазы: ~6500–5700 кал. л.н. и 2200–1800 кал. л.н., приводившие к облесению болота, и влажная фаза ~5700–2500 кал. л.н., во время которой болотные ландшафты восстанавливали современный облик. Авторы полагают, что выявленный ими влажный период ~6800–6700 кал. л.н. можно сопоставить с периодом подтопления оз. Светленького водами р. Оби (~8000–6700 кал. л.н.).

Несмотря на появившиеся в последние годы публикации с детальными палеоэкологическими данными и реконструкциями, ряд вопросов требует дальнейшего исследования. До сих пор нет убедительной информации о ландшафтах позднеледниковья, существовавших до 10 000 кал. л.н., в частности о роли в них древесного компонента. Опубликованные палеопалинологические данные о растительном покрове голоцена также вызывают ряд вопросов. Так, в базальных слоях донных отложений оз. Светленького [Amon et al., 2020] переходного возраста от позднеледниковья к раннему голоцену (11 400–10 500 кал. л.н.) обнаружено обилие пыльцы сосны (авторы, к сожалению, не разделяют ее на пыльцу сосны обыкновенной и сосны сибирской), что противоречит данным из других разрезов средней тайги [Pitkänen et al., 2002; Бляхарчук, 2012]. В то же время обильная древесная пыльца ели и березы обнаружена в отложениях возрастом 11 500 кал. л.н. в 100 км к югу от «Мухрино» в разрезе «Торфяной Яр» [Ахтерьякова, Лещинский, 2014]. Очень отрывочна информация о влиянии пожарного режима на растительность в долговременном масштабе. В предлагаемом исследовании мы приводим новые комплексные палеоэкологические данные (палинологические, литологические, микрогольцовые) донных отложений болотного озера в окрестностях станции «Мухрино», охватывающие окончание позднеледниковья и весь голоцен без перерывов. Так же, как оз. Светленькое, вновь исследованное озеро под названием S14 расположено на террасе р. Оби, но гипсометрически его расположение выше на 3 м, чем первое озеро. В результате этого оно не подвергалось подтоплениям речными паводками за все 12 000 кал. л.н. своего существования, что, по нашему мнению, дает менее нарушенную переотложенной пылью спорово-пыльцевую диаграмму.

Материалы и методы

Во время зимней экспедиции 12 марта 2020 г., поддержанной международным проектом INTERACT, в окрестностях научной станции

«Мухрино» методом бурения со льда были отобраны для палеоэкологических исследований донные отложения болотного озера, которому было дано название – озеро S14 (рис. 1). Координаты точки бурения 60.86269° с.ш., 68.74873° в.д., 35 м н.у.м. Озеро расположено примерно в 4 км к юго-востоку от научной станции «Мухрино» на левобережном участке террасы у слияния рек Иртыша и Оби в 23 км западнее г. Ханты-Мансийска (рис. 1, а) и в 15 км к юго-востоку от известного по публикации оз. Светленького [Amon et al., 2020]. Озеро S14 является частью обширного олиготрофного озерно-болотного комплекса (рис. 1, б). Глубина воды в озере на момент бурения была 440 см, мощность отобранного керна донных осадков, представленных тонкозернистым темно-серым сапропелем, – 315 см. Непосредственно в поле во время отбора керна были измерены некоторые физико-химические характеристики озерной воды, такие как: pH воды = 4,8; кондуктивность = 10 (мС); содержание O_2 на глубине 1 м = 87,3% (12,4 мг/л), на глубине 2 м = 56,2% (7,5 мг/л), на глубине 3 м = 6,2% (0,8 мг/л); температура воды на глубине 1 м = 1 °С, на глубине 2 м = 3,4 °С,

на глубине 3 м = 4,2 °С; содержание NH_3 = 0,08 мг/л, NO_3 = 0,4 мг/л, PO_4 = 0,4 мг/л. Подолдом озера присутствовали водные макрофиты и водилась рыба – мелкие окуни.

Озеро окружено со всех сторон обширным олиготрофным грядово-мочажинным сосново-кустарничково-сфагновым болотом. Обрамляющие болото с севера суходольные участки заняты смешанным сосново-березово-еловым и сосново-березово-елово-кедровым лесом с примесью пихты и осины. К северу и северо-востоку расположена широкая пойма рек Оби и Иртыша, занятая в месте их слияния разнотравно-канареечниковыми лугами, ивняковыми зарослями и старицами.

Бурение и отбор керна донных отложений озера производились с помощью поршневого бура системы Райта [Wright, 1991]. Верхние 100 см полужидкого озерного сапропеля отбирались пластиковой трубой, запираемой снизу поршнем, и в вертикальном положении транспортировались в лабораторию ЮГУ для дальнейшего разбора на образцы. Нижние керны более плотного сапропеля в поле упаковывались в пластиковые контейнеры и в горизонтальном положении также транспортировались

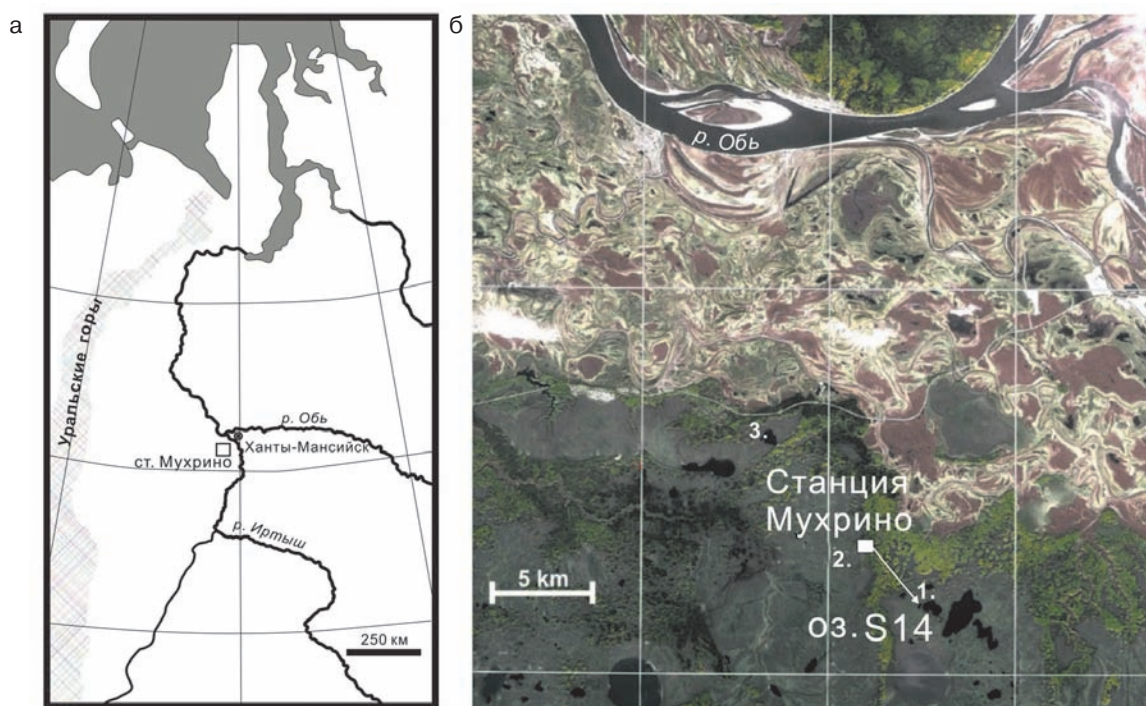


Рис. 1. Карта района исследования:

1 – озеро S14 (данная статья); 2 – торфяник Мухрино [Amon et al., 2025]; 3 – оз. Светленькое [Amon et al., 2020]; белый квадрат – научная станция «Мухрино»

Fig. 1. Map of the study area:

1 – Lake S14 (this article); 2 – Mukhrino peat bog [Amon et al., 2025]; 3 – Lake Svetlenkoye [Amon et al., 2020]; white square – Mukhrino scientific station

в лабораторию, где из них был проведен отбор образцов на спорово-пыльцевой, литологический и радиоуглеродный анализы. Из оставшегося материала кернов позднее были отобраны 113 образцов на макроугольковый анализ, результаты которого опубликованы ранее [Пупышева, Бляхарчук, 2024].

Для спорово-пыльцевого анализа было отобрано 114 образцов объемом 1 см³, которые упаковывались в пластиковые пакеты и хранились в холодильнике до начала физико-химической пробоподготовки. Образцы из верхнего полужидкого осадка мощностью 73 см отбирались непрерывным рядом по 1 см. Образцы из нижележащих более плотных осадков отбирались через каждые 3 см. Пробоподготовка образцов для спорово-пыльцевого анализа проводилась общепринятыми методами [Гричук, Заклинская, 1948; Moore et al., 1997], включая обработку 10 % щелочью при нагревании на водяной бане и ацетоллиз, при котором использовался не уксусный ангидрид, а пропионовый ангидрид, как предложено в работе [Мазей, Новенко, 2021]. Перед началом обработки в образцы были добавлены таблетки с известным количеством спор *Lycopodium*, которые растворялись в небольшом количестве (<1 мл) 10% HCl для последующего расчета концентраций палиноморф [Davis, 1965; Stockmarr, 1971]. Кроме того, для удаления тонкого минерального загрязнения использовалась обработка концентрированной плавиковой кислотой. Спорово-пыльцевой анализ производился на световом микроскопе LEICA DM 1000 при увеличении в 400 раз. Для статистики определялось и подсчитывалось 300–500 пыльцевых зерен растений сушидольного происхождения, плюс к этому – насчитывалась пыльца и споры болотно-водных растений. Определение палиноморф проводилось с использованием специальных определителей [Куприянова, 1965; Куприянова, Алёшина, 1972, 1978;

Бобров и др., 1983; Moore et al., 1997] и коллекции реферативных препаратов растений сибирской флоры, имеющейся в распоряжении авторов. Параллельно со спорами и пыльцой в этих же препаратах подсчитывались микроугольки размером от 5 до 10 мкм, согласно методике [Patterson et al., 1987; Bennett et al., 1990; Conedera et al., 2009; Whitlock, Larsen, 2002; Mooney, Tinner, 2011], и споры добавленного ликоподиума. Для визуализации палинологических данных строилась спорово-пыльцевая диаграмма с помощью программы Tilia [Grimm, 2004]. В этой же программе проведен кластерный анализ CONISS для выделения пыльцевых зон.

Для литологического анализа по методике измерения потерь при прокаливании – LOI [Heiri et al., 2001] – стандартные по объему (1 см³) образцы осадка подвергались последовательному прокаливанию в муфельной печи сначала до 500 °С для выжигания органики, а затем при 950 °С для выжигания карбонатов. После каждого этапа прокаливания образцы остужались в эксикаторе с силикагелем и взвешивались на точных аналитических весах. Взвешивание производилось с точностью до трех знаков после запятой.

Датирование донных отложений озера проводилось в радиоуглеродной лаборатории г. Познань (Польша) с помощью радиоуглеродного УМС метода. Было получено пять радиоуглеродных датировок (табл.) [Бляхарчук и др., 2021]. Для датирования каждого образца в диаграмме была построена глубинно-возрастная модель (рис. 2) с помощью программы Bacon [Christen, Perez, 2010; Blaauw, Christen, 2011]. В этой же программе была произведена калибровка дат, для которой использовалась калибровочная кривая IntCal20 [Reimer et al., 2020], и рассчитан возраст каждого образца в системе исчислений «от настоящего времени», при этом за нулевую точку принят 1950 г.

Радиоуглеродные даты донных отложений озера S14
Radiocarbon dates of bottom sediments of Lake S14

Лабораторный номер образца Laboratory sample number	Глубина отбора образца, см Sampling depth, sm	Возраст, ¹⁴ C лет назад Age, ¹⁴ C years ago	Калиброванный возраст 97,50 % Calibrated age 97,50 %
Poz-134628	50–51	5320 ± 40	6256
Poz-134626	100–101	8190 ± 50	9362
Poz-135825	145–146	8910 ± 50	10 188
Poz-135824	190–191	9580 ± 50	11 150
Poz-135823	222–223	9690 ± 50	11 210

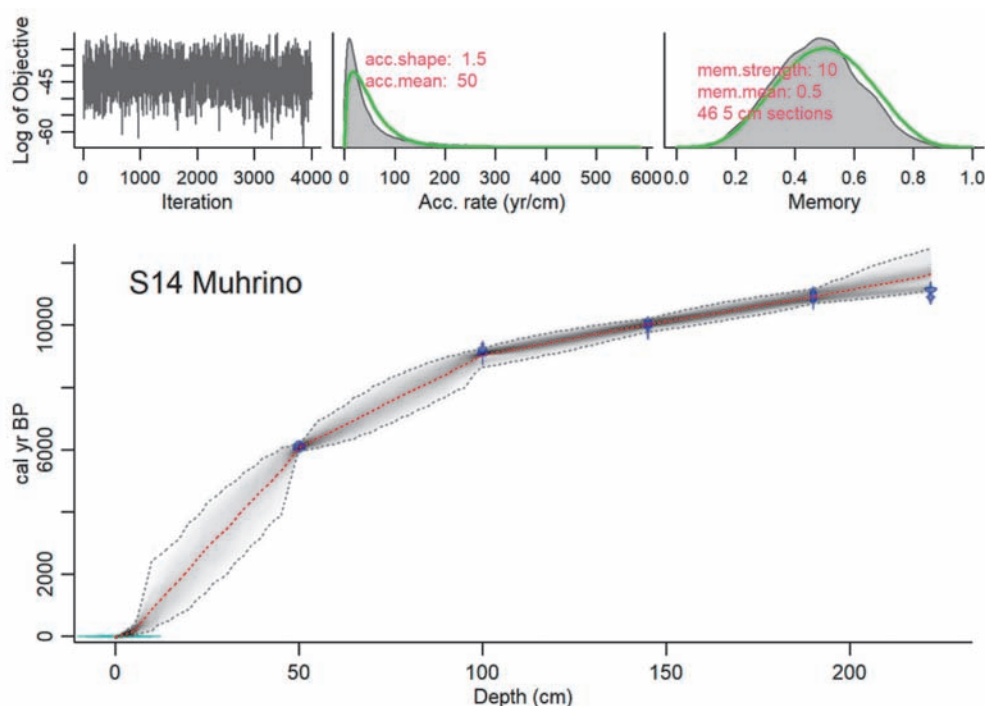


Рис. 2. Глубинно-возрастная модель донных отложений озера S14

Fig. 2. Depth-age model of bottom sediments of Lake S14

Результаты и обсуждение

Все полученные даты (см. рис. 2, табл.) оказались в правильной последовательности без инверсий. Довольно древняя дата 5320 ± 40 с глубины 50–51 см может наводить на мысль о влиянии резервуарного эффекта [Zhang et al., 2026]. Однако постепенные закономерные без резких скачков изменения пыльцевых компонентов в спорово-пыльцевом спектре и в глубинно-возрастной модели, а также полное отсутствие карбонатов в осадках этого периода указывают на отсутствие каких-либо перерывов в осадконакоплении или удревнения осадков за счет древнего углерода (резервуарный эффект). Скорее всего, резкое снижение скорости аккумуляции озерного сапропеля, начиная с 6000 кал. л. н. до современности, отражает снижение биопродуктивности озера из-за неогляциального похолодания [Porter, 2007; Herren et al., 2013], четко проявившегося в среднетаежной подзоне Западной Сибири [Хотинский, 1977].

Литологический анализ показал, что в основании разреза на глубине 230–200 см лежат чисто минеральные осадки возрастом 12 000–11 300 кал. л. н., отражающие ландшафты окончания позднеледникового времени. С резким потеплением в начале голоцена биопродуктивность озера стремительно возросла, и минеральное осадконакопление сменилось

накоплением органического сапропеля с очень незначительной примесью минеральной фракции (рис. 3).

Максимальная биопродуктивность озера, выражавшаяся в высокой скорости аккумуляции органического сапропеля, была характерна для периода 11 400–9000 кал. л. н. (см. рис. 3). Далее с 9000 до 6000 кал. л. н. биопродуктивность незначительно снизилась. Но с 6000 кал. л. н. скорость аккумуляции сапропеля снизилась еще сильнее и стала минимальной за весь голоцен. С этого же времени намечилось небольшое увеличение минеральной фракции в сапропеле и появились карбонаты. Возможно, однако, что данный эффект был вызван замедлением общей скорости аккумуляции осадка, когда минеральная фракция аэрозольного происхождения накапливалась в каждом 1 cm^3 донного осадка более длительный период. В то же время на фоне одинаково медленной скорости осадконакопления в интервале времени от 6000 кал. л. н. до современности выделяется период максимального обилия минеральной и карбонатной фракций в период 3500–2000 кал. л. н. Таким образом, в динамике осадконакопления озера S14 просматриваются четыре фазы. Первая фаза – минерального осадконакопления (12 000–11 300 кал. л. н.). Вторая фаза – относительно быстрой смены минерального сапропеля на органический сапропель

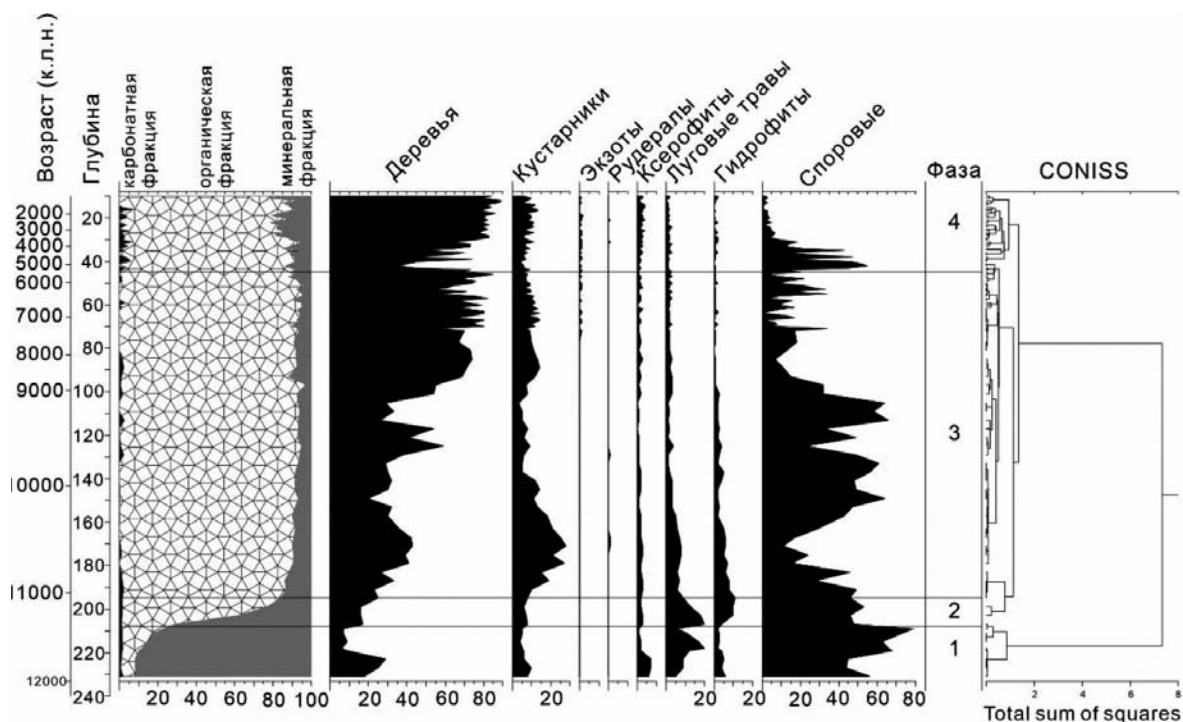


Рис. 3. Литологический состав донных отложений озера S14 в сравнении с основными группами палиноморф на равномерной шкале глубин

Fig. 3. Lithological composition of bottom sediments of Lake S14 in comparison with the main groups of palynomorphs on even depth scale

(11 300–10 100 кал. л. н.) – продолжалась ~1200 лет. Третья фаза – максимально высокой скорости аккумуляции чисто органического сапропеля с очень небольшой долей минеральной фракции (10 100–5500 кал. л. н.) и с постепенным замедлением скорости осадконакопления в период 9000–6000 кал. л. н. Четвертая фаза – минимальной скорости аккумуляции органического сапропеля с увеличением доли минеральной фракции и появлением карбонатов – продолжалась с 5400 кал. л. н. до современности (см. рис. 3).

Спорово-пыльцевая диаграмма донных отложений озера S14 визуальна и с помощью кластерного анализа, проведенного в программе Tilia, разбивается на 6 пыльцевых зон с более дробными подзонами (рис. 4). Совмещенная колонка в левой части диаграммы демонстрирует изменения общего состава спектров (соотношение групп древесной пыльцы, спор и трав) за все время осадконакопления. В правой части диаграммы помещены графики непальцевых палиноморф, в которую входят: сборная группа, включающая споры зеленых мхов (Bryales) и микроскопические водоросли [Blyakharchuk et al., 2004]; микрогольки; подсчеты добавленных спор ликоподиума; а также обобщение палиноморф по экологическим

группам (кустарники, рудеральные таксоны, ксерофиты, луговые травы, гидрофиты) для более полной реконструкции ландшафтных изменений.

Виды широколиственных пород деревьев, не формирующие доминантные сообщества в Западной Сибири, мы отнесли в группу «Экзоты», так как считаем, что пыльца этих видов в спектрах изучаемого региона, скорее всего, дальнезаносная. Выделенные пыльцевые зоны соответствуют стадиям развития растительного покрова в окрестностях станции «Мухрино».

Первая стадия (тундро-степная 12000–11500 кал. л. н.), соответствующая пыльцевой зоне 1, целиком расположена в минеральных отложениях в нижней части керна (230–220 см) и датируется окончанием позднеледникового времени. В ней максимально обилие пыльцы полыни (*Artemisia*), маревых (*Chenopodiaceae*), ели (*Picea obovata*), лиственницы (*Larix*) и карликовой березки (*Betula nana*). Из локальных компонентов отмечено повышенное обилие пыльцы злаков (*Poaceae*), осок (*Carex*) и присутствует пыльца водного погруженного макрофита *Myriophyllum*. Состав пыльцевых спектров отражает растительный покров позднеледниковой лиственнично-еловой тундро-степи, не имеющей современных аналогов. Судя

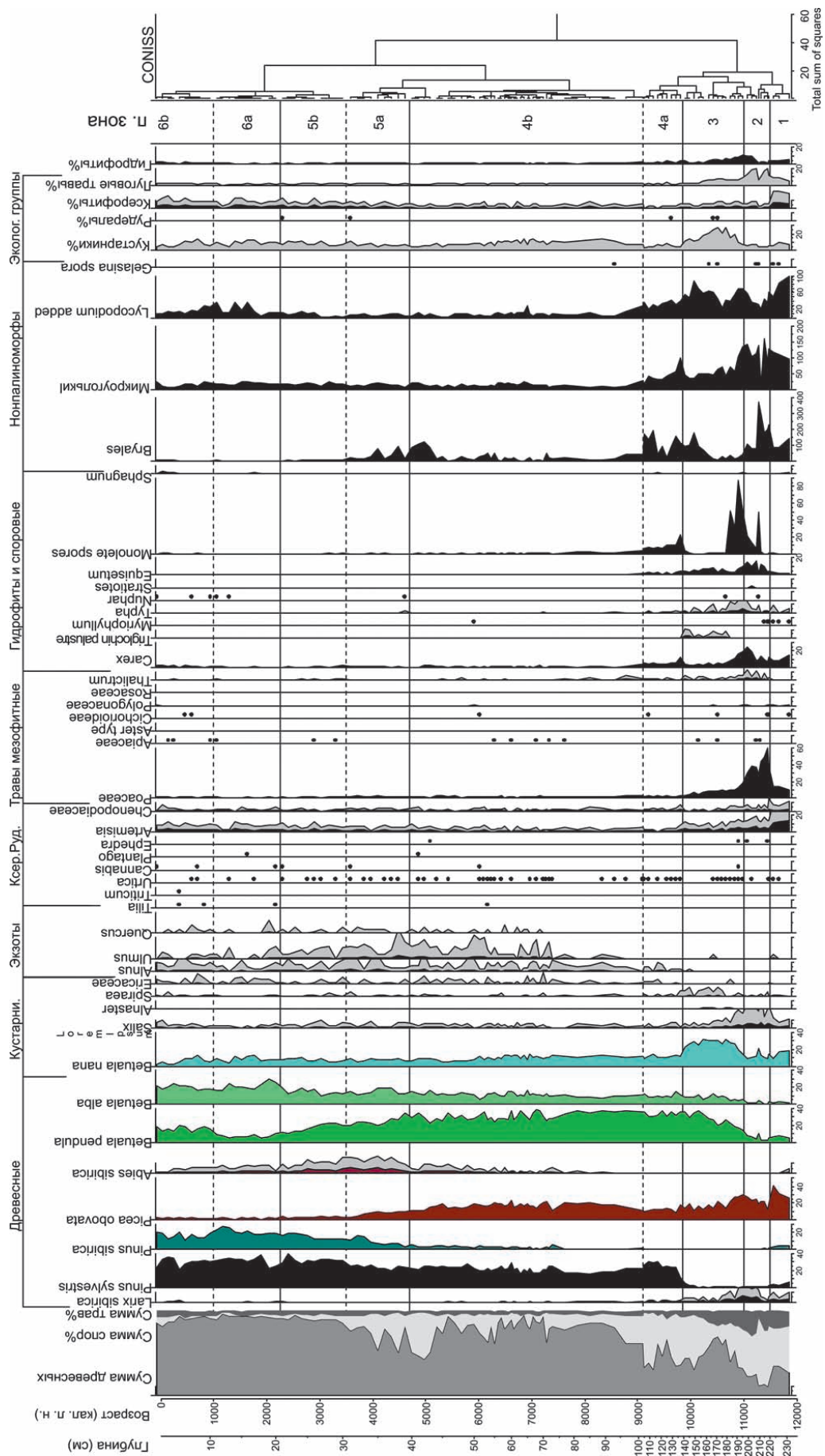


Рис. 4. Спорно-пыльцевая диаграмма донных отложений озера S14 на равномерной шкале возрастов
Fig. 4. Spore-pollen diagram of bottom sediments of Lake S14 on even age scale

по всему, на месте современного озера S14 в это время уже существовал водоем, на что указывает присутствие пыльцы погруженно-водного макрофита. Таким образом, исследуемое озеро S14 в ландшафте окрестностей станции «Мухрино» является первичным. Возможно, окрестности озера были несколько переувлажнены и представляли собой тростниковые займища и осоковые заросли.

Вторая стадия (луговая 11500–11000 кал. л.н.), выделяемая по пыльцевой зоне 2 (220–200 см) с доминированием пыльцы злаков, максимальным обилием пыльцы ив, осок и спор хвоща (*Equisetum*), приходится на фазу быстрого перехода (за ~200 лет) от минерального осадконакопления к накоплению органического сапропеля и соответствует началу голоцена. В этой стадии максимально увеличивается в спорово-пыльцевых спектрах обилие пыльцы луговых трав при некотором снижении обилия пыльцы ели и увеличении обилия пыльцы лиственницы. Пыльца погруженно-водного макрофита (*Myriophyllum*) полностью исчезает. Такие изменения можно интерпретировать как заболачивание берегов водоема и расширение границ болота, за счет вымокания прибрежных ельников и распространения тростниковых займищ. При этом резкое потепление климата с началом голоцена способствовало увеличению биопродуктивности озера, окружающих лугов и лиственничных островов.

Третья стадия (карликовой березки, 11000–10000 кал. л.н.) в развитии растительного покрова, продолжавшаяся около 1000 лет, уже целиком соответствует фазе отложения органического сапропеля (200–140 см), который накапливался с максимальной скоростью за весь голоцен. Для этой пыльцевой зоны характерно максимальное обилие пыльцы карликовой березки, снижение доли пыльцы ели и лиственницы, но прогрессивное возрастание обилия пыльцы древовидных берез (*Betula pendula* и *Betula pubescens*). Участие пыльцы лиственницы резко сокращается. Из локальных компонентов спорово-пыльцевых спектров обращает на себя внимание резкий всплеск обилия однолучевых спор (*Monolete spores*), которые, скорее всего, принадлежали болотному папоротнику (*Thelypteris palustris* Schott). Обилие спор папоротника сочетается с обилием пыльцы рогоза (*Typha*), осок и прибрежно-водного растения – триостренника болотного (*Triglochin palustre* L.). Вероятно, в этот период голоцена потепление стало сопровождаться увеличением обилия атмосферных осадков и привело к полному исчезновению мерзлоты в почвах. Это способствовало распространению древесной расти-

тельности, предпочитающей немерзлые почвы, которая стала вытеснять ель и лиственницу, выносящие мерзлоту. На прежде открытых луговых пространствах распространились ерники из карликовой березки и спирей. Увеличилась обводненность понижения будущего озера S14, в котловине которого распространились заросли прибрежно-водного рогоза (*Typha*).

Четвертая стадия (сосны, березы и ели, 10000–4800 кал. л.н.) в развитии растительного покрова окрестностей станции «Мухрино» выделяется в органическом сапропеле (140–38 см) по доминированию в спорово-пыльцевых спектрах пыльцы сосны и березы при еще значительном участии пыльцы ели. Подстадии 4а и 4б выделяются по различиям в локальных компонентах спектра. Для первой подстадии еще характерно обилие спор зеленых мхов и болотного папоротника, а также пыльцы осок. Во второй подстадии эти компоненты исчезают и вновь единично появляется пыльца погруженно-водного макрофита (*Myriophyllum*). Во второй половине второй подстадии (после 7000 кал. л.н.) в спектрах появляется пыльца широколиственных древесных пород *Ulmus*, *Quercus* и *Tilia*, а в суходольных лесах окрестностей «Мухрино» появились пихта и, возможно, ольха. Вся четвертая стадия целиком приходится на климатический оптимум среднего голоцена [Хотинский, 1977], когда в ландшафтах окрестностей станции «Мухрино» стали доминировать сомкнутые сосново-березово-еловые леса. Широколиственные леса с вязом, дубом и липой распространились, скорее всего, за Уралом на Восточно-Европейской равнине, и их пыльца заносилась на территорию средней тайги Западной Сибири. С 9000 кал. л.н. в растительном покрове болота, окружающего озеро, исчезли осоково-папоротниковые болотные сообщества и появились эрикоидные кустарнички (*Ericaceae*), судя по спорово-пыльцевым спектрам изучаемого озера S14. Вероятно, в этот период олиготрофные болота широко распространились в ландшафте, окружающем озеро. Это полностью подтверждает вывод о раннем переходе окрестных болот в олиготрофную стадию развития, сделанный по ботаническому составу нескольких торфяных колонок из этого болота [Zarov et al., 2023; Заров, Лапшина, 2026]. Само озеро стало более полноводным.

В региональном масштабе с началом четвертой стадии на ландшафтах, окружающих озеро S14, инициировалось болотное торфонакопление, согласно данным [Amon et al., 2025]. Динамика основных пыльцевых компонентов исследованного озера (*Picea*, *Betula*, *Pinus*

syvestris, *Carex*, *Equisetum*, *Monoete* spores) в четвертой стадии очень хорошо совпадает с таковой в торфяном разрезе указанных авторов, захватывая пыльцевые зоны 1–5 торфяника. Это подтверждает реконструированную динамику растительности. Существенные различия в пыльцевых диаграммах озера S14 и оз. Светленького [Amon et al., 2020] можно объяснить большей удаленностью этих точек друг от друга, в то время как изученный торфяной разрез [Amon et al., 2025] расположен значительно ближе к озеру S14 (см. рис. 1). Кроме того, возможно, спорово-пыльцевые спектры оз. Светленького могли быть искажены привнесением переотложенной пыли из-за паводковых подтоплений в раннем голоцене, на которые указывают сами авторы [Amon et al., 2020]. Сухой период 6500–5700/4700 кал. л.н., выявленный по палеоэкологическим данным торфяных разрезов [Amon et al., 2025], не проявился ярко в пыльцевых данных озера S14. Но, возможно, его влияние выразилось лишь в максимальном распространении вяза (*Ulmus*) в лесах, поскольку его максимум (8500–4500 кал. л.н.) на диаграмме S14 частично совпадает с выделенным сухим периодом (см. рис. 3). Среди локальных компонентов можно отметить прогрессивное увеличение обилия спор зеленых мхов во время отмеченного сухого периода. Вероятно, увеличение их доли в спектрах связано с распространением зеленых мхов на комлях и приствольных повышениях деревьев сосны при зарастании ими болота.

Пятая стадия (сосново-кедрово-пихтовая, 4800–2200 кал. л.н.), соответствующая пыльцевой зоне 5 с двумя подзонами, выделяется по максимальному обилию пыли пихты, постепенному увеличению до максимума обилия пыли кедра при постоянно высоком обилии пыли сосны обыкновенной и постепенном сокращении пыли ели и березы. Эта стадия в развитии растительного покрова продолжалась примерно с 4800 до 2200 кал. л.н. и характеризует изменения, происходившие на исследуемой территории с началом неогляциального похолодания [Porter, 2007; Herren et al., 2013]. Судя по снижению скорости аккумуляции органического сапропеля в озере, это похолодание началось еще в конце предыдущей стадии около 5500 кал. л.н. Наиболее заметно оно стало влиять на лесной растительный покров после 3500 кал. л.н., когда в лесах стала заметно сокращаться роль наиболее термофильной древесной породы – пихты (*Abies sibirica*), а роль более континентального древесного вида сосны сибирской (*Pinus sibirica*) стала увеличиваться. Этими изменениями обусловлено

выделение подзон 5а и 5б в пыльцевой зоне 5. Вероятно, неогляциальное похолодание способствовало увеличению континентальности климата. Эти изменения повлияли на седиментацию озерных отложений – в них увеличилось содержание минеральной фракции и появились карбонаты. Однако согласно реконструкциям уровня болотных вод по комплексам раковинных амёб в близлежащих торфяных колонках [Amon et al., 2025] период 5000–2500 кал. л.н. был влажным. Данный вывод полностью подтверждается и палинологическими данными озера S14 и палинологическими данными торфяного разреза, так как в этот период максимального распространения в лесах достигла наиболее мезофильная лесная порода – пихта сибирская (*Abies sibirica*). Увеличение содержания минеральной фракции и карбонатов в озерном осадке в эту стадию, скорее всего, является вторичным эффектом, связанным со снижением скорости аккумуляции озерного осадка. Лишь наибольший максимум содержания минеральной фракции в слоях возрастом 2000–3000 кал. л.н. (по нашим данным) можно связать с сухим периодом 2500–1500 кал. л.н., реконструированным по уровню болотных вод [Amon et al., 2025]. Низкая скорость аккумуляции сапропеля в озере S14 в этот период могла увеличить ошибку в датировке сухого периода. Мы полагаем, что датировка сухого периода 2500–1500 кал. л.н., выявленного по раковинным амёбам, является более точной.

Шестую стадию и последнюю в развитии растительного покрова (2200 кал. л.н. – современность) можно назвать сосново-березовой при снижении роли кедра (*Pinus sibirica*). Эта стадия характерна для последних 2300 кал. л. В целом для стадии типично также сокращение участия в лесах пихты, некоторое увеличение роли полыни и снижение общей пыльцевой продуктивности ландшафта (судя по увеличению обилия добавленных спор ликоподиума). Интересно, что в последние 2200 кал. л.н., согласно пыльцевым данным, происходит замещение березы повислой (*Betula pendula*) на березу пушистую (*Betula pubescens*) в окрестных лесах. Подстадия 6а (2000–1000 кал. л.н.) отличается повышенным участием кедра в лесах по сравнению с подстадией 6б (1000 кал. л.н. – современность), в которой доминирование смещается к древовидным березам. Среди широколиственных пород наблюдается заметное снижение роли вяза (*Ulmus*) в спектрах и, возможно, в лесах, но постоянное присутствие пыли липы (*Tilia*) и дуба (*Quercus*). Последнее обстоятельство, по-видимому, объясняется расширением

ареала дуба в Восточной Европе и проникновением липы за Уральские горы в южную тайгу Западной Сибири. В настоящее время хорошо развитые плодоносящие деревья липы растут около г. Тобольска. Следует отметить, что яркого антропогенного влияния на ландшафт в историческое время (в последние 2000 лет), по данным пыльцевого анализа разреза озера S14, не наблюдается. Лишь увеличение роли березы в лесах и некоторое увеличение роли полыни можно связать с антропогенным влиянием, поскольку береза является вторичной древесной породой, быстро распространяющейся после сведения человеком коренных хвойных лесов, а виды полыней в среднетаежной зоне являются распространенными сорняками возле жилищ человека. Ход динамики пыльцевых данных в диаграмме озера S14 в заключительной шестой стадии полностью совпадает с таковым в торфяном разрезе, подтверждая все события и тенденции в развитии растительного покрова, а именно: сокращение роли пихты в лесах в период 2500–2000 кал. л. н. синхронно в обоих пыльцевых диаграммах, что, вероятно, связано с иссушением климата, выявленным по комплексам раковинных амёб [Amon et al., 2025].

Микроугольковые данные донных отложений озера S14 (см. рис. 3), отражающие региональную пожарную ситуацию [Пупышева, Бляхарчук, 2024], демонстрируют максимальное распространение пожаров в позднеледниковое и раннеголоценовое время 12000–9000 кал. л. н., резкое снижение горимости ландшафта в среднем голоцене 9000–5000 кал. л. н. и некоторое увеличение горимости после 5000 кал. л. Последнее можно было бы связать с начавшимся антропогенным влиянием, но мы склонны считать это увеличение эффектом снижения скорости аккумуляции сапропеля под действием неогляциального похолодания климата. В результате этого снижения увеличилась концентрация микроуглей в стандартном (1 см³) образце озерного осадка, поскольку он накапливался более длительное время. Данные по региональным пожарам (микроугольковые данные) в целом хорошо согласуются с данными по распространению локальных пожаров (макроугольковые данные), полученными по этому же разрезу [Пупышева, Бляхарчук, 2024], с некоторыми отличиями.

Выводы

Новые высокоразрешающие палеопалинологические данные донных отложений болотного озера под названием S14 в окрестностях научной станции «Мухрино» (ХМАО), сопряжен-

ные с литологическим анализом по методу LOI и радиоуглеродным УМС датированием, раскрыли длительную, в 12000 лет, непрерывную историю озера, окружающих болотных и суходольных ландшафтов от терминации позднеледникового периода до современности. В отличие от ранее исследованных озерных и торфяных разрезов, спорово-пыльцевая диаграмма озера S14 захватила окончание позднеледникового периода и не получила искажений за счет переотложения древесной пыльцы под действием раннеголоценовых подтоплений водами р. Оби, четко отразив безлесные и слабо облесенные лиственницей и елью тундро-степные ландшафты. В этих ландшафтах обширные злаково-полынные луга сочетались с разреженными рощами лиственницы и елей. В почвах в это время еще существовала многолетняя мерзлота, унаследованная от ледникового периода, что препятствовало распространению древесных видов с длинным стержневым корнем, к которым относится сосна обыкновенная, но благоприятствовало произрастанию деревьев, выносящих мерзлоту в почву, – лиственницы и ели. Но поскольку климат был, вероятно, криоаридным (судя по обилию пыльцы полыни и маревых в спектрах), эти породы не образовывали сомкнутые леса, а произрастали разреженным древостоем или группами деревьев в элементах рельефа с пониженной кровлей мерзлоты среди обширных открытых пространств, покрытых тундро-степной растительностью на междуречьях и влажными лугами, озерами и тростниковыми займищами в понижениях рельефа. Озера в этот период были низкопродуктивными, и в них накапливался преимущественно минеральный осадок.

С началом потепления климата в голоцене после 11500 кал. л. н. минеральное осадконакопление в озере резко сменилось накоплением органического сапропеля, и начались быстрые сукцессионные изменения в растительном покрове. В период 11500–10000 кал. л. н. первоначальное озеро было окружено тростниковой сплавиной, за которой следовало осоковое болото. Позднее в болотном покрове широко распространились осоково-папоротниковые болотные сообщества. Около 10700 кал. л. н. стремительно распространились заросли карликовой березки, как на болоте, так, вероятно, и на суходоле. На дренированных территориях, окружающих озерно-болотные комплексы, в период 11000–10000 кал. л. н. прогрессивно распространялись древовидные березы, в то время как роль ели и лиственницы начала снижаться. Такие изменения отражают

увлажнение климата и исчезновение мерзлоты в почвах. В результате этих процессов, начиная с 10000 кал. л.н., сосна обыкновенная стремительно распространилась в ландшафте, и началось заболачивание и торфонакопление на террасах Оби. В этот период олиготрофные болота широко распространились в ландшафте, окружающем озеро. Свидетельством этих изменений является то, что с 9000 кал. л.н. в растительном покрове болота, окружающего озеро, исчезли осоково-папоротниковые болотные сообщества, но появились эрикоидные кустарнички, что подтверждается как пыльцевыми, так и макрофоссильными данными.

Дальнейший ход растительных сукцессий на суходолах в окрестностях станции «Мухрино» по палинологическим данным озера S14 очень хорошо коррелирует с таковым, выявленным по торфяным колонкам предыдущих исследований. Подтверждается доминирование сосново-елово-березовых и сосново-березово-еловых лесов на суходоле и сосны обыкновенной (вероятно, болотные формы) на окружающих болотных ландшафтах в течение всего голоцена. В период 4600–3800 кал. л.н. максимальное распространение в лесах получала пихта. Вместе с пихтой в окрестностях «Мухрино» появился кедр, который сохранил доминирование в лесах до настоящего времени в отличие от пихты и ели, роль которых в лесах стала второстепенной. Последние виды, после периодов расцвета в голоцене, в настоящее время сокращают свой ценоареал.

Таким образом, полученные в работе новые палеопалинологические и палеоэкологические данные значительно расширяют и уточняют ранее опубликованные палеореконструкции по оз. Светленькому, пережившему в раннем голоцене подтопление рекой, и по торфяному разрезу, в котором аккумуляция торфа началась позднее – с 10000 кал. л.н. В целом палеопалинологические данные озера S14 лучше коррелируют с таковыми ближайших торфяных разрезов, чем с реконструкциями оз. Светленького, спектры которого могли быть искажены перетолжением палиноморф во время речных паводков в позднеледниковье – раннем голоцене.

Авторы благодарны Маартену ван Харденбуру за организацию экспедиционных работ, помощь в бурении озера и оплате половины радиоуглеродных датировок. Благодарим также д.г.н. Е.В. Безрукову за помощь в определении наличия резервуарного эффекта в датировках и двух анонимных рецензентов за тщательное прочтение текста и замечания, позволившие значительно улучшить статью.

Литература

Ахтерьякова А.В., Лещинский С.В. Результаты комплексного исследования двух голоценовых торфяников Тобольско-Прииртышского литофациального района // Вестник Томского государственного университета. 2014. № 385. С. 171–180.

Бляхарчук Т.А. Новые палеопалинологические данные о динамике растительного покрова и климата Западной Сибири и прилегающих территорий в голоцене / Ред. А.С. Ревушкин. Новосибирск: Академическое издательство «ГЕО», 2012. 138 с.

Бляхарчук Т.А., Дегтярева М.А., Маартен В.Х. Голоценовая динамика лесных пожаров по данным макроуголькового анализа донных отложений болотного озера в окрестностях научной станции «Мухрино», Ханты-Мансийский автономный округ // Западно-Сибирские торфяники и цикл углерода: прошлое и настоящее. Материалы Шестого Междунар. полевого симпозиума (Ханты-Мансийск, 28 июня – 08 июля 2021 г.). Томск, 2021. С. 161–163.

Бобров А.Е., Куприянова Л.А., Литвинцева М.Д., Тарасевич В.Ф. Споры папоротников и пыльца хвойных и однодольных растений флоры Европейской части СССР. Л.: Наука, 1983. 208 с.

Глебов Ф.З., Карпенко Л.В., Климанов В.А., Миндеева Т.Н. Палеоэкологический анализ торфяного разреза на водоразделе Оби и Васюгана // Сиб. экол. журн. 1996. № 6. С. 497–504.

Глебов Ф.З., Толейко Л.С., Стариков Э.В., Жидовленко В.А. Палинологическая характеристика и датирование по 14С торфяника в Александровском районе Томской области (среднетаежная зона) // Типы болот СССР и принципы их классификации. Л.: Наука, 1974. С. 194–199.

Гричук В.П., Заклинская Е.Д. Анализ ископаемой пыльцы и спор и его применение в палеогеографии. М.: Географгиз, 1948. 224 с.

Заров Е.А., Лапшина Е.Д. Стратиграфия и история развития верхового болота Мухрино (средняя тайга, Западная Сибирь) // Динамика окружающей среды и глобальные изменения климата. 2026. С. 65–87. doi: 10.18822/edgsc699318

Куприянова Л.А. Палинология сережкоцветных (Amentiferae). Л.: Наука, 1965. 215 с.

Куприянова Л.А., Алёшина Л.А. Пыльца двудольных растений Европейской части СССР. Л.: Наука, 1978. 184 с.

Куприянова Л.А., Алёшина Л.А. Пыльца и споры флоры Европейской части СССР. Т. 1. Л.: Наука, 1972. 171 с.

Мазей Н.Г., Новенко Е.Е. Использование пропионового ангидрида для подготовки образцов для пыльцевого анализа // Nat. Conserv. Res. 2021. Т. 6, № 3. С. 110–112. doi: 10.24189/pcr.2021.036

Нейштадт М.И. Возникновение и скорость развития процесса заболачивания // Научные предпосылки освоения болот Западной Сибири. М.: Наука, 1977. С. 39–47.

Пупышева М.А., Бляхарчук Т.А. Реконструкция голоценовой истории палеопожаров в среднетаежной подзоне Западной Сибири по данным макроуголькового анализа озерных отложений

// Геосферные исследования. 2024. № 1. С. 135–151. doi: 10.17223/25421379/30/8

Фирсов Л.Б., Волкова В.С., Левина Т.П., Николаева И.В., Орлова Л.А., Панычев В.А., Волков И.А. Стратиграфия, геохронология и стандартная спорово-пыльцевая диаграмма голоценового болота Гладкое около Новосибирска (Правые Чемы) // Проблемы стратиграфии и палеогеографии плейстоцена Сибири. Новосибирск: Наука, 1982. С. 96–107.

Хотинский А.Е. Голоцен северной Евразии. М.: Наука, 1977. 198 с.

Amon L., Blaus A., Alliksaar T., Heinsalu A., Lapshina E., Liiv M., Reitalu T., Vassiljev J., Veski S. Postglacial flooding and vegetation history on the Pb River terrace, central Western Siberia based on the palaeoecological record from Lake Svetlenkoye // The Holocene. 2020. No. 30 (5). P. 618–631. doi: 10.1177/0959683619895582

Amon L., Tsyganov A. N., Zarov E. A., Burkanova E., Vassiljev J., Kulkov M. G., Krivokorin I., Chernyshov V. A., Mazei M. G., Salakhidinova G. T., Gulina A., Kuzmin Y., Mazei Y. A., Lapshina E. Regional and local drivers of vegetation and humidity dynamics in Western Siberia during the Holocene: A case study of Mukhrino mire // The Holocene. 2025. No. 1 (16). P. 1–16. doi: 10.1177/09596836251387252

Bennett K.D., Simonson W.D., Peglar S.M. Fire and man in post-glacial woodlands of eastern England // Journ. of Archaeological Science. 1990. Vol. 17, no. 6. P. 635–642.

Blaauw M., Christen J.A. Flexible paleoclimate age-depth models using an 601 autoregressive gamma process // Bayesian Analysis. 2011. No. 6. P. 457–474. doi: 10.1214/ba/1339616472

Blyakharchuk T. A., M. van Hardenbroek, Pypysheva M. A., Kirpotin S. N., Blyakharchuk P. A. Late Glacial and Holocene history of climate, vegetation landscapes and fires in South Taiga of Western Siberia based on radiocarbon dating and multi-proxy palaeoecological research of sediments from Schuchye Lake // Radiocarbon. 2025. No. 67. P. 1–24. doi: 10.1017/RDC.2024.103

Blyakharchuk T. A., Wright H. E., Borodavko P. S., van der Knaap W. O., Ammann B. Late Glacial and Holocene vegetational changes on the Ulagan high-mountain plateau, Altai Mountains, southern Siberia // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. 2004. No. 209. P. 259–279. doi: 10.1016/j.palaeo.2004.02.011

Christen J.A., Perez E.S. A new robust statistical model for radiocarbon data // Radiocarb. 2010. No. 5. P. 1047–1059.

Conedera M., Tinner W., Neff C., Meurer M., Dickens A., Krebs P. Reconstructing past fire regimes: methods, applications and relevance to fire management and conservation // Quat. Sci. Rev. 2009. No. 28. P. 435–456. doi: 10.1016/j.quascirev.2008.11.005

Davis M.B. A method for determination of absolute pollen frequency // Handbook of paleontological techniques. San-Francisko: Freeman&Co, 1965. P. 674–686.

Grimm E. TGVie version 2.0.2. Illinois State Museum, Research and Collection Center, Springfield, Illinois. 2004.

Heiri O., Lotter A. F., Lemcke G. Loss on ignition as a method for estimating organic and carbonate content in sediments: reproducibility and comparability of results // J. Palaeolimnol. 2001. No. 25. P. 101–110.

Herren P.A., Eichler A., Machguth H., Papina T., Tobler L., Zapf A., Schwikowski M. The onset of Neoglaciation 6000 years ago in western Mongolia revealed by an ice core from the Tsambagarav mountain range // Quaternary Science Reviews. 2013. No. 69. P. 59–68. doi: 10.1016/j.quascirev.2013.02.025

Mooney S., Tinner W. The analysis of charcoal in peat and organic sediments // Mires Peat. 2011. Vol. 7. P. 1–18. doi: 10.19189/001c.128417

Moore P. D., Webb J. A., Collinson M. E. Pollen Analysis. Oxford.: Blackwell Science Ltd, 1997. 216 c.

Patterson III W. A., Edwards K. J., Maguire D. J. Microscopic charcoal as a fossil indicator of fire // Quat. Sci. Rev. 1987. Vol. 6, no. 1. P. 3–23.

Pitkänen A., Turunen J., Tahvanainen T., Tolonen K. Holocene vegetation history from the Salym-Yugan Mire area, West Siberia // Holocene. 2002. No. 12 (3). P. 353–365. doi: 10.1191/0959683602hl533rp

Porter S.C. GLACIATIONS: Neoglaciation in the American Cordilleras // Elias S.A. (ed.). Encyclopedia of Quaternary Science. Amsterdam: Elsevier, 2007. P. 1133–1142.

Reimer P. J., Austin W. E. N., Bard E. et al. The IntCal20 Northern Hemisphere radiocarbon age calibration curve (0–55 cal k BP) // Radiocarbon. 2020. Vol. 62, no. 4. P. 725–157. doi: 10.1017/RDC.2020.41

Stockmarr J.A. Tablets with spores used in absolute pollen analysis // Pollen and spores. 1971. Vol. 13. P. 61–621.

Tsyganov A. N., Zarov E. A., Mazei Y. A., Kulkov M. G., Lapshina E. D., Babeshko K. V., Fatyunina Y. A., Yushkovets S. Y., Payne R. J., Ratcliffe J. L., Zazovskaya E. P. Key periods of peatland development and environmental changes in the middle taiga zone of western Siberia during the Holocene // Ambio. 2021. No. 50 (11). P. 1896–1909. doi: 10.1007/s13280-021-01545-7

Whitlock C., Larsen C. Charcoal as a fire proxy. Tracking environmental change using lake sediments // Develop. in Paleoenv. Res. 2002. Vol. 3. P. 75–97.

Wright H.E. Coring tips // J. of Paleolimn. 1991. No. 6. P. 37–49.

Zarov E. A., Lapshina E. D., Kuhlmann I et al. Carbon accumulation and the possibility of carbon losses by vertical movement of dissolved organic carbon in Western Siberian peatlands // Forests. 2023. No. 14 (12). 2393. doi: 10.3390/f14122393

Zhang J., Ma X. Y., Qiang M., Huang X. Z., Guo X. Y., Henderson A.C.G., Holmes J.A., Chon F.H. Developing inorganic carbon-based radiocarbon chronologies for Holocene lake sediments in arid NW China // Quaternary Science Reviews. 2016. Vol. 144. P. 66–82. doi: 10.1016/j.quascirev.2016.05.034

References

Akhteryakova A. V., Leshchinskii S. V. Results of the comprehensive research of two Holocene peatlands of the Tobolsk-Irtysh lithofacies area. *Vestnik Tomskogo gos. universiteta = Tomsk State University Journal*. 2014;385:171–180. (In Russ.)

Amon L., Blaus A., Alliksaar T., Heinsalu A., Lapshina E., Liiv M., Reitalu T., Vassiljev J., Veski S. Postglacial flooding and vegetation history on the Pb River terrace,

central Western Siberia based on the palaeoecological record from Lake Svetlenkoye. *The Holocene*. 2020;30(5):618–631. doi: 10.1177/0959683619895582

Amon L., Tsyganov A.N., Zarov E.A., Burkano-va E., Vassiljev J., Kulkov M.G., Krivokorin I., Chernyshov V.A., Mazei M.G., Salakhidinova G.T., Gulina A., Kuzmin Y., Mazei Y.A., Lapshina E. Regional and local drivers of vegetation and humidity dynamics in Western Siberia during the Holocene: a case study of Mukhrino mire. *The Holocene*. 2025;1(16):1–16. doi: 10.1177/09596836251387252

Bennett K.D., Simonson W.D., Peglar S.M. Fire and man in post-glacial woodlands of eastern England. *Journ. of Archaeological Science*. 1990;17(6):635–642.

Blaauw M., Christen J.A. Flexible paleoclimate age-depth models using an 601 autoregressive gamma process. *Bayesian Analysis*. 2011;6:457–474. doi: 10.1214/ba/1339616472

Blyakharchuk T.A. A new palaeopalynological data on dynamics of vegetation cover and climate of Western Siberia and adjacent areas in the Holocene. Novosibirsk: GEO Publ.; 2012. 138 p. (In Russ.)

Blyakharchuk T.A., Degtyareva M.A., Maarten V.H. Holocene forest fire dynamics based on macrocharcoal analysis of bottom sediments from a swamp lake in the vicinity of the Mukhrino research station, Khanty-Mansi Autonomous Okrug. *Zapadno-Sibirskie torfyaniki i tsikl ugleroda: proshloe i nastoyashchee. Mat-ly Shestogo Mezhdunar. polevogo simpoziuma (Khanty-Mansiisk, 28 iyunya – 08 iyulya 2021 g.) = West Siberian peatlands and the carbon cycle: past and present. Proceed. VI int. field symposium (Khanty-Mansiisk, June 28 – July 8, 2021)*. Tomsk; 2021. P. 161–163. (In Russ.)

Blyakharchuk T.A., Wright H.E., Borodavko P.S., van der Knaap W.O., Ammann B. Late Glacial and Holocene vegetational changes on the Ulagan high-mountain plateau, Altai Mountains, southern Siberia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 2004;209:259–279. doi: 10.1016/j.palaeo.2004.02.011

Blyakharchuk T.A., M. van Hardenbroek, Pypysheva M.A., Kirpotin S.N., Blyakharchuk P.A. Late Glacial and Holocene history of climate, vegetation landscapes and fires in South Taiga of Western Siberia based on radiocarbon dating and multi-proxy palaeoecological research of sediments from Schuchye Lake. *Radiocarbon*. 2025;67:1–24. doi: 10.1017/RDC.2024.103

Bobrov A.E., Kupriyanova L.A., Litvintseva M.D., Tarasevich V.F. Fern spores and pollen of coniferous and monocotyledonous plants of the flora of the European part of the USSR. Leningrad: Nauka; 1983. 208 p. (In Russ.)

Christen J.A., Perez E.S. A new robust statistical model for radiocarbon data. *Radiocarbon*. 2010;5:1047–1059.

Conedera M., Tinner W., Neff C., Meurer M., Dickens A., Krebs P. Reconstructing past fire regimes: methods, applications and relevance to fire management and conservation. *Quat. Sci. Rev.* 2009;28:435–456. doi: 10.1016/j.quascirev.2008.11.005

Davis M.B. A method for determination of absolute pollen frequency. Handbook of paleontological techniques. San-Francisco: Freeman&Co Press; 1965. P. 674–686.

Firsov L.B., Volkova V.S., Levina T.P., Nikolaeva I.V., Orlova L.A., Panychev V.A., Volkov I.A. Stratigraphy, geochronology, and standard spore-pollen diagram of the Holocene Gladkoe bog near Novosibirsk (Pravyye Cherny). *Problemy stratigrafii i paleogeografii pleistotsena Sibiri = Problems of stratigraphy and paleogeography of the Pleistocene of Siberia*. Novosibirsk: Nauka; 1982. P. 96–107. (In Russ.)

Glebov F.Z., Toleiko L.S., Starikov E.V., Zhidovlenko V.A. Palynological characteristics and 14C dating of peat bog in the Aleksandrovsky District of the Tomsk Region (middle taiga zone). *Tipy bolot i printsipy ikh klassifikatsii = Types of bogs of the USSR and principles of their classification*. Leningrad: Nauka; 1974. P. 194–199. (In Russ.)

Glebov F.Z., Karpenko L.V., Klimanov V.A., Mindeeva T.N. Paleoeological analysis of the peat section on the Ob and Vasyugan watershed. *Sib. ekol. zhurn. = Contemp. Problems of Siberia*. 1996;6:497–504. (In Russ.)

Grichuk V.P., Zaklinskaya E.D. Analysis of fossil pollen and spores and its application in paleogeography. Moscow: Geografiz; 1948. 224 p. (In Russ.)

Grimm E. TGVie version 2.0.2. Illinois State Museum, Research and Collection Center, Springfield, Illinois. 2004.

Heiri O., Lotter A.F., Lemcke G. Loss on ignition as a method for estimating organic and carbonate content in sediments: reproducibility and comparability of results. *J. Palaeolimnol.* 2001;25:101–110.

Herren P.A., Eichler A., Machguth H., Papina T., Tobler L., Zapf A., Schwikowski M. The onset of Neoglaciation 6000 years ago in western Mongolia revealed by an ice core from the Tsambagarav mountain range. *Quaternary Science Reviews*. 2013;69:59–68. doi: 10.1016/j.quascirev.2013.02.025

Khotinskii A.E. Holocene of northern Eurasia. Moscow: Nauka; 1977. 198 p. (In Russ.)

Kupriyanova L.A. Palynology of catkinaceae (Amentiferae). Leningrad: Nauka; 1965. 215 p. (In Russ.)

Kupriyanova L.A., Aleshina L.A. Pollen and spores of the flora of the European part of the USSR. Vol. 1. Leningrad: Nauka; 1972. 171 p. (In Russ.)

Kupriyanova L.A., Aleshina L.A. Pollen of dicotyledonous plants of the European part of the USSR. Leningrad: Nauka; 1978. 184 p. (In Russ.)

Mazei N.G., Novenko E.E. Use of propionic anhydride to prepare samples for pollen analysis. *Nat. Conserv. Res.* 2021;6(3):110–112. (In Russ.). doi: 10.24189/pcr.2021.036

Mooney S., Tinner W. The analysis of charcoal in peat and organic sediments. *Mires Peat*. 2011;7:1–18. doi: 10.19189/001c.128417

Moore P.D., Webb J.A., Collinson M.E. Pollen analysis. Oxford: Blackwell Science Ltd Press; 1997. 216 p.

Neishtadt M.I. The emergence and rate of development of the swamping process. *Nauchnye predposylki osvoeniya bolot Zapadnoi Sibiri = Scientific prerequisites for the development of Western Siberian swamps*. Moscow: Nauka; 1977. P. 39–47. (In Russ.)

Patterson III W.A., Edwards K.J., Maguire D.J. Microscopic charcoal as a fossil indicator of fire. *Quat. Sci. Rev.* 1987;6(1):3–23.

Pitkänen A., Turunen J., Tahvanainen T., Tolonen K. Holocene vegetation history from the Salym-Yugan Mire area., West Siberia. *Holocene*. 2002;12(3):353–365. doi: 10.1191/0959683602hl533rp

Porter S.C. GLACIATIONS: Neoglaciation in the American Cordilleras. Elias SA (ed.). Encyclopedia of Quaternary Science. Amsterdam: Elsevier; 2007. P. 1133–1142.

Pupysheva M.A., Blyakharchuk T.A. Reconstruction of the Holocene history of paleofires in the middle taiga subzone of Western Siberia based on macrocoal analysis of lake sediments. *Geosfernye issledovaniya = Geosphere Research*. 2024;1:135–151. (In Russ.). doi: 10.17223/25421379/30/8

Reimer P.J., Austin W.E.N., Bard E. et al. The IntCal20 Northern Hemisphere radiocarbon age calibration curve (0–55 cal k BP). *Radiocarbon*. 2020;62(4):725–157. doi: 10.1017/RDC.2020.41

Stockmarr J.A. Tablets with spores used in absolute pollen analysis. *Pollen and spores*. 1971;13:61–621.

Tsyganov A.N., Zarov E.A., Mazei Y.A. et al. Key periods of peatland development and environmental changes in the middle taiga zone of western Siberia

during the Holocene. *Ambio*. 2021;50(11):1896–1909. doi: 10.1007/s13280-021-01545-7

Whitlock C., Larsen C. Charcoal as a fire proxy. Tracking environmental change using lake sediments. *Develop. in Paleoenv. Res.* 2002;3:75–97.

Wright H.E. Coring tips. *J. of Paleolimn.* 1991;6:37–49.

Zarov E.A., Lapshina E.D., Kuhlmann I. et al. Carbon accumulation and the possibility of carbon losses by vertical movement of dissolved organic carbon in Western Siberian peatlands. *Forests*. 2023;14(12):2393. doi: 10.3390/f14122393

Zarov E.A., Lapshina E.D. Stratigraphy and development history of the Mukhrino oligotrophic peatland (middle taiga, Western Siberia). *Dinamika okruzhayushchei sredy i global'nye izmeneniya klimata = Environmental Dynamics and Global Climate Change*. 2026;17(1): 65–87. (In Russ.). doi: 10.18822/edgcc 699318

Zhang J., Ma X.Y., Qiang M., Huang X.Z., Guo X.Y., Henderson A.C.G., Holmes J.A., Chon F.H. Developing inorganic carbon-based radiocarbon chronologies for Holocene lake sediments in arid NW China. *Quaternary Science Reviews*. 2016;144:66–82. doi: 10.1016/j.quascirev.2016.05.034

Поступила в редакцию / received: 01.04.2026; принята к публикации / accepted: 20.05.2026.
Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов / The authors declare no conflict of interest.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Бляхарчук Татьяна Артемьевна

д-р биол. наук, главный научный сотрудник Лаборатории мониторинга лесных экосистем ИМКЭС СО РАН, профессор ТГУ

e-mail: blyakharchuk@mail.ru

Бляхарчук Павел Анатольевич

ведущий инженер Лаборатории мониторинга лесных экосистем ИМКЭС СО РАН

e-mail: blakar@rambler.ru

Лапшина Елена Дмитриевна

д-р биол. наук, профессор ЮГУ, директор образовательно-исследовательского центра динамики окружающей среды и изменений климата

e-mail: e_lapshina@ugrasu.ru

CONTRIBUTORS:

Blyakharchuk, Tatyana

Dr. Sci. (Biol.), Chief Researcher, Professor

Blyakharchuk, Pavel

Leading Engineer

Lapshina, Elena

Dr. Sci. (Biol.), Professor

УДК 582.323.581.526.33 (470.22)

ДИНАМИКА ПРОДУКТИВНОСТИ СФАГНОВЫХ МХОВ НА БОЛОТАХ СРЕДНЕТАЕЖНОЙ КАРЕЛИИ

С. И. Грабовик*, О. Л. Кузнецов, П. А. Игнашов

Институт биологии КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН»
(ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910),
*svetagrab@yandex.ru

В статье представлены результаты многолетних исследований (от 10 до 38 лет) динамики продуктивности 11 широко распространенных видов гигро- и гидрофильных сфагновых мхов: *Sphagnum balticum*, *S. centrale*, *S. divinum*, *S. fallax*, *S. fuscum*, *S. majus*, *S. obtusum*, *S. papillosum*, *S. riparium*, *S. subsecundum*, *S. warnstorffii*. По усредненным показателям годичной продуктивности выделено три группы видов: 1 – самая высокая продуктивность у *Sphagnum riparium* (11 г/дм²), который произрастает в сильно обводненных топяных участках и не выдерживает пересыхания; 2 – средняя продуктивность у *S. fallax* (6 г/дм²), *S. majus* (6 г/дм²), *S. obtusum* (5 г/дм²), *S. balticum* (5 г/дм²), *S. warnstorffii* (5 г/дм²), *S. subsecundum* (4 г/дм²), которые произрастают в слабoproточных обводненных топях, мочажинах и на коврах; 3 – самая низкая годичная продуктивность у *S. centrale* (2,5 г/дм²), *S. papillosum* (1 г/дм²), *S. fuscum* (1 г/дм²), *S. divinum* (0,8 г/дм²), произрастающих на грядах и невысоких кочках в условиях резко переменного режима увлажнения. Продуктивность ценопопуляций сфагновых мхов, главным образом, зависит от условий увлажнения их местообитаний, а также от биологических особенностей видов и плотности их ценопопуляций. Результаты регрессионного анализа зависимости количества осадков за июль – август и продуктивности сфагновых мхов показали, что статистическая значимая корреляция между количеством осадков и продуктивностью для ряда видов сфагновых мхов отсутствует. Лишь для четырех видов (*S. obtusum*, *S. centrale*, *S. fallax*, *S. papillosum*) установлено, что продуктивность положительно коррелирует с количеством осадков за эти месяцы. При повышении уровня болотных вод в летние сезоны с обильными осадками гидрофильные сфагновые мхи имеют более высокую продуктивность.

Ключевые слова: Карелия; болотные участки; сфагновые мхи; продуктивность; уровень болотных вод; осадки

Для цитирования: Грабовик С. И., Кузнецов О. Л., Игнашов П. А. Динамика продуктивности сфагновых мхов на болотах среднетаежной Карелии // Труды Карельского научного центра РАН. 2026. № 7. С. 50–63. doi: 10.17076/eco2373

Финансирование. Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (Институт биологии КарНЦ РАН, тема FMEN-2022-0008).

S. I. Grabovik*, O. L. Kuznetsov, P. A. Ignashov. THE PRODUCTIVITY DYNAMICS OF SPHAGNUM MOSSES ON MIRES OF MID-BOREAL KARELIA

*Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences
(11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia), *svetagrab@yandex.ru*

The article presents the results of long-term (10 to 38 years) studies on the productivity dynamics in 11 widespread Sphagnum moss species: *Sphagnum balticum*, *S. centrale*, *S. divinum*, *S. fallax*, *S. fuscum*, *S. majus*, *S. obtusum*, *S. papillosum*, *S. riparium*, *S. subsecundum*, *S. warnstorffii* in mid-boreal mires of Karelia. Three groups of species were distinguished based on averaged annual productivity levels: 1 – the highest productivity, found in *Sphagnum riparium* (11 g/dm²), which grows in inundated swampy habitats and does not tolerate drying out; 2 – average productivity in *S. fallax* (6 g/dm²), *S. majus* (6 g/dm²), *S. obtusum* (5 g/dm²), *S. balticum* (5 g/dm²), *S. warnstorffii* (5 g/dm²), and *S. subsecundum* (4 g/dm²), which grow in low-flow flarks, hollows, and on carpets; 3 – the lowest annual productivity in *S. centrale* (2.5 g/dm²), *S. papillosum* (1 g/dm²), *S. fuscum* (1 g/dm²), and *S. divinum* (0.8 g/dm²), which grow on ridges and low hummocks with abrupt moisture fluctuations. The productivity of Sphagnum moss cenopopulations is predicated primarily on the habitat moisture patterns, as well as on the species' biological features and the cenopopulation density. Regression analysis of the relationship between July-August precipitation volumes and Sphagnum moss productivity showed a lack of significant correlation for a number of species. Only four species (*S. obtusum*, *S. centrale*, *S. fallax*, *S. papillosum*) exhibited a positive correlation between their productivity and precipitation volumes in these months. When the mire water table rose in the summer seasons with abundant precipitation, hydrophilic Sphagnum mosses demonstrated higher productivity.

Keywords: Karelia; mire sites; Sphagnum mosses; productivity; water table depth; precipitation

For citation: Grabovik S.I., Kuznetsov O.L., Ignashov P.A. The productivity dynamics of Sphagnum mosses on mires of mid-boreal Karelia. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2026. No. 7. P. 50–63. doi: 10.17076/eco2373

Funding. The study was financed from the Russian federal budget through state assignment to the Karelian Research Centre RAS (Institute of Biology KarRC RAS, FMEN-2022-0008).

Введение

Биологическая продуктивность является важнейшим показателем функциональной роли экосистем в биосфере. Болотные экосистемы имеют уникальную динамику органического вещества, аккумулируют часть его торфяных отложений и выводят из круговорота на тысячелетия, тем самым оказывая большое влияние на регулирование углеродного баланса на планете [Пьявченко, 1985; Кузнецов, Грабовик, 2007]. На многих болотах таежной зоны сфагновые мхи выступают основными продуцентами и торфообразователями. На олиготрофных и мезоолиготрофных болотах сфагновые мхи составляют до 80 % надземной фитомассы и создают 40–65 % годичной продукции этих сообществ [Грабовик, Кузнецов, 2016].

Функционирование ценопопуляций сфагновых мхов тесно связано с микроклиматическими

и гидрологическими условиями их местообитаний, так как их водно-минеральное питание осуществляется всей массой дернины. Вследствие этого годичный прирост и продукция разных видов сфагновых мхов сильно варьируют в зависимости от метеоусловий вегетационных периодов. В засушливый период при пересыхании поверхности дернин их рост прекращается. При изучении прироста и продуктивности сфагновых мхов на 99 голарктических болотах было установлено, что прирост мхов реагирует на изменение климата, уровень грунтовых вод и другие параметры [Bengtsson et al., 2021]. Например, *Sphagnum fuscum* на кочках слабее реагирует на климатические изменения, чем *S. magellanicum*, растущий в более влажных условиях. Осадки и температура усиливают рост *S. magellanicum*. В более теплом климате его прирост увеличивается до тех пор, пока количество осадков не уменьшается, тогда как

S. fuscum более устойчив к уменьшению количества осадков. При высоких температурах поверхности мхов усиливается расход продуктов фотосинтеза на дыхание и также прекращается их рост [Курец и др., 1993; Таланов и др., 2000]. Следует отметить, что рост некоторых видов сфагновых мхов начинается при температуре поверхности дернины около 0° [Lindholm, 1990], а в мочажинах – даже под тонким слоем прозрачного льда [Миронов, 2017]. Обзоры исследований по годичным приростам сфагновых мхов и авторские результаты опубликованы [Грабовик, 1994, 2003; Gunnarson, 2005; Косых и др., 2017; Грабовик и др., 2024]. В них частично отражены связи показателей прироста мхов с климатическими и гидрологическими характеристиками их местообитаний. Однако в имеющихся работах почти нет данных по многолетней динамике продуктивности ценопопуляций сфагновых мхов. Такие данные для ряда видов были опубликованы ранее нами [Грабовик, Кузнецов, 2016; Грабовик, 2025], они есть и в ряде работ других авторов [Миронов и др., 2023; Santelmann et al., 2025].

Целью данной статьи является обобщение многолетних данных по годичной продукции ценопопуляций целого ряда видов сфагновых мхов в среднетаежной Карелии, по отдельным видам ряды наблюдений составляют от 10 до 38 лет (1979–2017 гг.). В задачи исследования входило выявление закономерностей продуктивности 11 видов сфагновых мхов, произрастающих в различных эколого-ценотических условиях на естественных болотах, в зависимости от погодных условий (сумма осадков не только за вегетационный период, но и за июль – август).

Объекты и методы исследований

Исследования выполнялись на территории Киндасовского лесоболотного научного стационара КарНЦ РАН, расположенного в подзоне средней тайги (61°48' с. ш. и 33°35' в. д.). Эксперименты проводились на болотной системе Койвуламбисуо, включающей болотные массивы аапа и верхового типов. Модельные ценопопуляции 11 видов сфагновых мхов (*Sphagnum balticum*, *S. centrale*, *S. divinum*, *S. fallax*, *S. fuscum*, *S. majus*, *S. obtusum*, *S. papillosum*, *S. riparium*, *S. subsecundum*, *S. warnstorffii*) изучались на семи болотных участках разной трофности (от олиготрофных до эвтрофных) и на разных элементах микрорельефа. Эксперименты проводились в дернинах со 100 % покрытием изучаемого вида.

Болотный участок (БУ) 1. Олиготрофный грядово-мочажинный комплекс. Гряды

длиной до 6 м, шириной 3 м и высотой до 40 см заняты кустарничково-морошково-сфагновыми сообществами с доминированием *Andromeda polifolia*, *Rubus chamaemorus* и *Sphagnum fuscum* в моховом ярусе. Мочажины пушицево-сфагновые – доминируют *Eriophorum vaginatum* и *S. balticum*. Здесь изучалась продукция *Sphagnum fuscum* и *S. balticum*.

БУ 2. Мезоолиготрофный кочковато-мочажинный комплекс с обильным застойным увлажнением. Невысокие плоские кочки длиной 10 м и шириной 6 м заняты кустарничково-травяно-сфагновыми сообществами. Одни кочки с доминированием *S. papillosum*, а другие – с *S. divinum* в моховом ярусе. Моховой покров сплошной, плотный. Мочажины заняты осоково-вахтово-сфагновыми сообществами с доминированием *S. majus* в моховом ярусе. Изучалась продукция *Sphagnum majus*, *S. papillosum*, *S. divinum*.

БУ 3. Мезотрофный кочковато-равнинный комплекс. Осоково-сфагновые ковры с доминированием *S. fallax* в моховом ярусе. Здесь изучалась продукция *S. fallax*.

БУ 4. Мезотрофная узкая транзитная травяно-сфагновая топь, проходит по границе участка с *S. fallax*. Топи заняты вахтово-сфагновыми сообществами. Сфагновый покров рыхлый, с доминированием *S. riparium*. На нем изучалась продукция *Sphagnum riparium*.

БУ 5. Мезотрофный кочковато-топяной комплекс. Постоянный режим увлажнения в пределах комплекса поддерживается за счет выхода подземных вод. В пределах участка не наблюдается больших колебаний уровня грунтовых вод (16–22 см ниже поверхности сфагнового покрова). Кочки представлены осоково-сфагновыми сообществами. Продуктивность *Sphagnum fuscum* и *S. papillosum* измеряли в микроценозах плоских кочек.

БУ 6. Эвтрофно-мезотрофный кочковато-топяной комплекс в транзитной топи. На низких кустарничково-травяно-сфагновых кочках доминирует *S. obtusum* в моховом ярусе. В узких топяных понижениях произрастают небольшие дернинки *S. subsecundum*. Здесь изучалась продукция *Sphagnum obtusum* и *S. subsecundum*.

БУ 7. Мезоэвтрофный кочковато-топяной комплекс с обильным слабопроточным увлажнением находится на периферии центральной части болота. Кочки высотой 60 см, длиной 6 м и шириной 5 м заняты кустарничково-сфагновыми сообществами с доминированием *Andromeda polifolia* и *S. centrale*. В топиях небольшими дернинками произрастает *S. warnstorffii*. Изучалась продукция *Sphagnum centrale* и *S. warnstorffii*.

Годичный прирост сфагнов определяли методом перевязок [Бегак, 1927; Грабовик и др., 2024]. Для определения годичной продуктивности отбирали по 100 сантиметровых отрезков каждого вида мха в пятикратной повторности (без головок) и рассчитывали ее как произведение величины линейного прироста на массу отобранных отрезков. Для расчета продукции мха в пятикратной повторности подсчитывалась плотность ценопопуляции на площадках 100 см², с учетом которой определялась ее продуктивность. Так, при весе годичного прироста 100 особей *Sphagnum riparium* 4,0 г/дм² при средней плотности дернины 120 растений на 100 см² годичная продукция составляет 4,8 г/дм². Все расчеты выполнены для образцов в абсолютно-сухом весе.

Сфагновые мхи по отношению к режиму влажности местообитаний делятся на три группы [Лопатин, 1973]. К первой гидрофильно-психрофильной группе относятся *Sphagnum fuscum*, *S. divinum*, *S. centrale*. Эти виды выдерживают значительное и продолжительное пересыхание, неизбежное при произрастании на значительных повышениях микрорельефа, где устанавливается резко переменный режим влажности. Во вторую гидрофильно-субпсихрофильную группу входят полутопяные виды *S. fallax*, *S. papillosum*, *S. warnstorffii*, которые выдерживают лишь кратковременное и не очень сильное обсыхание (умеренно переменный режим влажности). В третью гипергидрофильную группу входят топяные виды *S. balticum*, *S. majus*, *S. obtusum*, *S. riparium*,

S. subsecundum, плохо выдерживающие обсыхания. По фактору трофности исследованные виды относятся к трем экологическим группам: эвтрофные (*S. obtusum*, *S. subsecundum*, *S. warnstorffii*), мезотрофные (*S. centrale*, *S. fallax*, *S. papillosum*, *S. riparium*) и олиготрофные (*S. fuscum*, *S. balticum*, *S. majus*, *S. divinum*) [Kuznetsov et al., 2018]. Это необходимо учитывать при интерпретации влияния климатических факторов на линейный прирост и годичную продукцию разных видов сфагнов.

Для установления зависимостей годичной продукции сфагновых мхов были использованы климатические показатели (среднемесячная температура воздуха и суммарное количество осадков как за вегетационный период (май – сентябрь) и сумма осадков за июль – август (средний показатель – 165 мм)) на ближайшей метеостанции в пос. Пряжа. Как показал анализ этих данных, вегетационные периоды 1979–2016 гг. характеризовались повышенным, а в отдельные годы экстремально высоким температурным фоном по сравнению со среднемноголетними показателями – 11,9 °С, количество осадков за вегетационный период также было в основном выше нормы при среднем показателе 316 мм. В целом из 38 вегетационных сезонов 21 был влажным, из них 4 очень влажными с осадками значительно выше среднемноголетних значений; 17 сезонов – с осадками ниже нормы, из них 4 – очень сухими. Таким образом, за период исследований количество лет с осадками выше и ниже средних многолетних показателей было практически одинаковым (рис. 1).

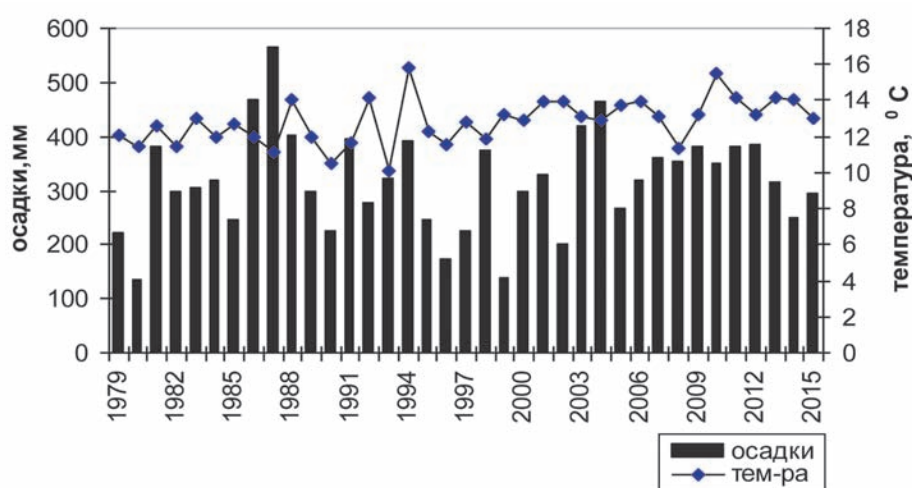


Рис. 1. Изменение средней температуры и количества осадков за вегетационные периоды 1979–2016 гг.

Fig. 1. Changes in average temperature and precipitation during the growing seasons of 1979–2016

Для выявления зависимости продуктивности каждого вида сфагнов от количества осадков за июль – август был использован регрессионный анализ [Ивантер, Коросов, 2010]. Для статистического анализа был использован Microsoft®Excel.

Результаты и обсуждение

Годичный прирост. На основании колебаний средних показателей годичного прироста в разные годы нами было выделено три группы сфагновых мхов: 1 – самые высокие приросты (140–65 мм) имели *S. riparium*, *S. obtusum*, они произрастают в сильно обводненных топях на участках и не выдерживают высыхания; 2 – средние приросты (57–28 мм) установлены у *S. fallax*, *S. subsecundum*, *S. majus*, *S. balticum*, *S. warnstorffii*, которые произрастают в слабопроточных обводненных топях, мочажинах и на коврах; 3 – самый низкий годичный прирост (17–7 мм) у *S. divinum*, *S. centrale*, *S. papillosum*, *S. fuscum*, произрастающих на грядах, невысоких кочках в условиях резко переменного режима увлажнения [Грабовик и др., 2024]. Данные по линейному приросту использованы в расчетах продуктивности ценопопуляций. Результаты показали большие колебания годичного прироста видов в пределах одного микроценоза в разные годы, а также различия в течение одного вегетационного периода в различных эколого-ценотических условиях на естественных болотах. Ранее выполненный статистический анализ связи линейного прироста с количеством осадков за вегетационный

период не выявил их тесной зависимости [Грабовик и др., 2024]

Продуктивность ценопопуляций. Запасы фитомассы и годичная продукция ценопопуляций сфагновых мхов зависят от их видовой принадлежности, размеров особей, а также от плотности их дернин и скорости годичного прироста. Плотность дернин у каждого вида сфагновых мхов тесно связана с УБВ их местообитаний. На высоких кочках и грядах дернины плотные, особи мхов более мелкие. Ковровые и мочажинные виды сфагнов имеют более крупные размеры и рыхлые дернины. Так, например, плотность дернины *Sphagnum majus* (при УБВ – 3 см) 117 шт./дм², а (при УБВ + 1 см) – 56; *Sphagnum fallax* – 157 шт./дм² (при УБВ – 15 см), при (УБВ – 5 см) – 90. *S. riparium* 153 шт./дм² (при УБВ – 7 см), 119 шт./дм² (при УБВ – 2 см).

По усредненным показателям годичной продуктивности среди изученных видов выделено три группы: высоко-, средне- и низкопродуктивные виды.

Группа высокопродуктивных видов включает только *Sphagnum riparium*, произрастающий в мезотрофной транзитной травяно-сфагновой топи. За 11 лет наблюдений его продуктивность колебалась от 4,4 до 16 г/дм² (рис. 2). Максимальная продуктивность отмечена в 2008 (15 г/дм²), 2009 (13 г/дм²), 2011 (16 г/дм²), 2015 (16 г/дм²) гг. В эти вегетационные периоды для роста *S. riparium* были благоприятные погодные условия, в первую очередь высокое количество осадков как за весь вегетационный период (см. рис. 1), так и за июль – август (см. рис. 2).

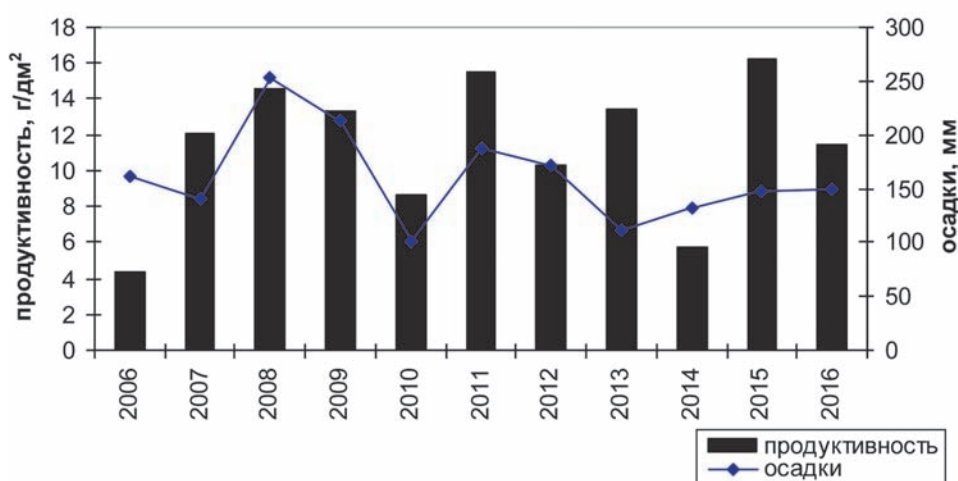


Рис. 2. Многолетняя динамика продуктивности *Sphagnum riparium*, г/дм²

Здесь и на рис. 3–14: осадки за июль – август

Fig. 2. Long-term dynamics of *Sphagnum riparium* productivity, g/dm²

Here and in Fig. 3–14: precipitation for July – August

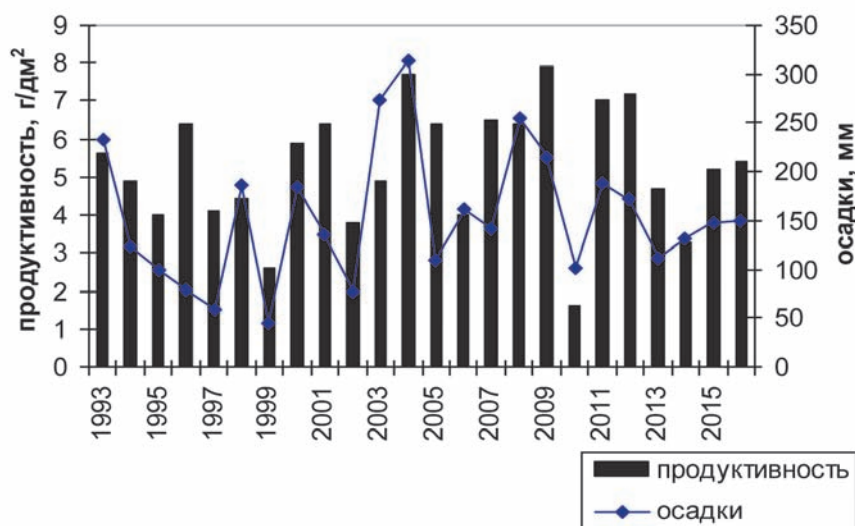


Рис. 3. Многолетняя динамика продуктивности *Sphagnum obtusum*, г/дм²

Fig. 3. Long-term dynamics of *Sphagnum obtusum* productivity, g/dm²

В 2006 и 2014 гг. отмечена минимальная продуктивность (5 и 6 г/дм², соответственно). Вероятно, это связано не только с незначительным количеством осадков в июле – августе (см. рис. 2), но и с высокой температурой воздуха в эти месяцы, что привело к понижению УБВ в данном биотопе. В остальные годы продуктивность была близка к среднему значению 11,4 г/дм². Таким образом, чем больше осадков выпадает не только за вегетационный период, но и за июль – август, тем выше продуктивность *S. riparium* (см. рис. 2).

Группа среднепродуктивных видов включает субпсихрофильный полутопяной *Sphagnum fallax*, гипергидрофильные топяные *S. obtusum*, *S. subsecundum*, *S. majus*, *S. balticum* и субпсихрофильный *S. warnstorffii*, произрастающие в слабопроточных обводненных топях, мочажинах и на коврах.

У *S. obtusum*, произрастающего в мезотрофной транзитной травяно-сфагновой топи, за 24-летний период наблюдений была отмечена наибольшая продуктивность (7–8 г/дм²) в 2004, 2009, 2011, 2012 гг. с высоким количеством осадков как за вегетационные периоды (см. рис. 1), так и в июле – августе (рис. 3). В остальные годы продуктивность была близка к среднему значению 5,4 г/дм². Динамика продуктивности *S. obtusum* хорошо отражает связь с погодными условиями за исследованный период, наибольшая продуктивность отмечается в периоды, когда сумма осадков за июль – август выше среднеегоголетнего показателя (165 мм).

У полутопяного *S. fallax* за 23-летний период исследований продуктивность колебалась

от 2 до 11 г/дм², в среднем составила 6 г/дм², наибольшая продуктивность – 11 г/дм² в 2000 г. и 8 г/дм² – в 2015 г. В сухие и жаркие сезоны 1999, 2010 и 2012 гг. продуктивность была минимальной – от 2 до 4 г/дм². Это обусловлено значительным снижением УБВ в его местообитании (количество осадков за июль – август было значительно ниже нормы 165 мм), что привело к обсыханию головок мха и прекращению роста в летние месяцы (рис. 4).

У топяного *S. subsecundum* за 22-летний период исследования продуктивность колебалась от 1 до 5 г/дм², в среднем 4 г/дм². Минимальная продуктивность отмечена в годы с низким количеством осадков (рис. 5). В целом довольно низкая продуктивность этого вида обусловлена низкой плотностью его дернин и незначительными линейными приростами в разные годы исследований.

Для *S. majus*, произрастающего в условиях обильного застойного увлажнения, продуктивность за весь период исследований колебалась от 3 до 10 г/дм², среднее значение – 6 г/дм². Максимальная продуктивность за 36-летний период была отмечена в 1992, 1993, 2006 и 2012 гг. (9, 10, 8 и 8 г/дм², соответственно). За июль – август в эти годы выпало большое количество осадков и в мочажинах сохранялся высокий УБВ. При этом минимальная продуктивность наблюдалась в 1983, 1985, 1989 и 2002 гг. – 3 г/дм², когда сумма осадков за июль – август была значительно меньше нормы (рис. 6). В целом эти вегетационные периоды были сухими и теплыми (см. рис. 1).

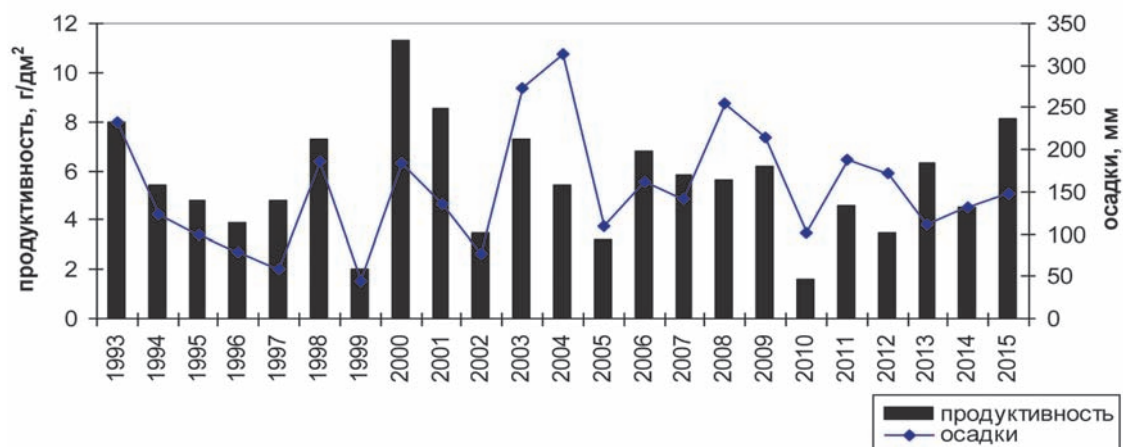


Рис. 4. Многолетняя динамика продуктивности *Sphagnum fallax*, г/дм²

Fig. 4. Long-term dynamics of *Sphagnum fallax* productivity, g/dm²

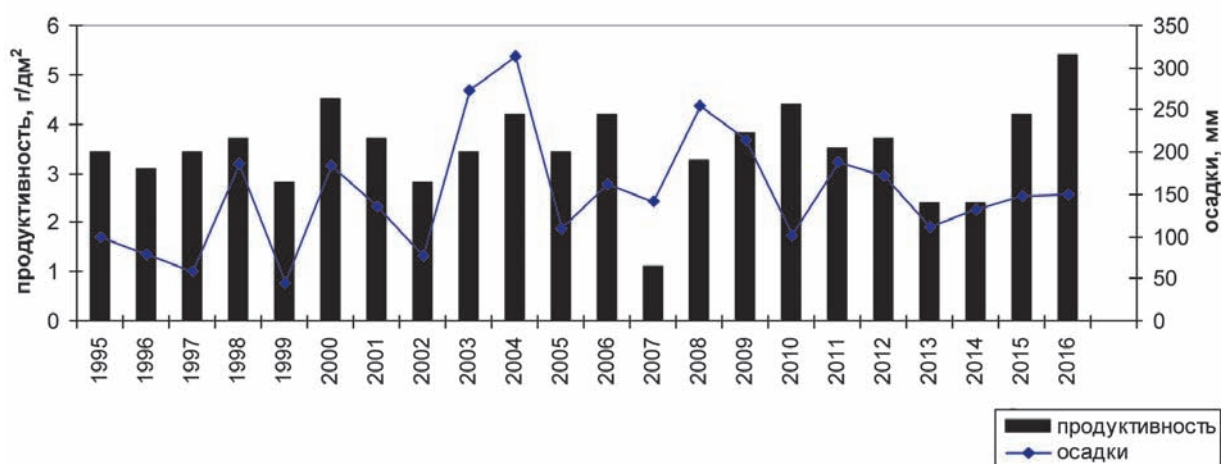


Рис. 5. Многолетняя динамика продуктивности *Sphagnum subsecundum*, г/дм²

Fig. 5. Long-term dynamics of *Sphagnum subsecundum* productivity, g/dm²

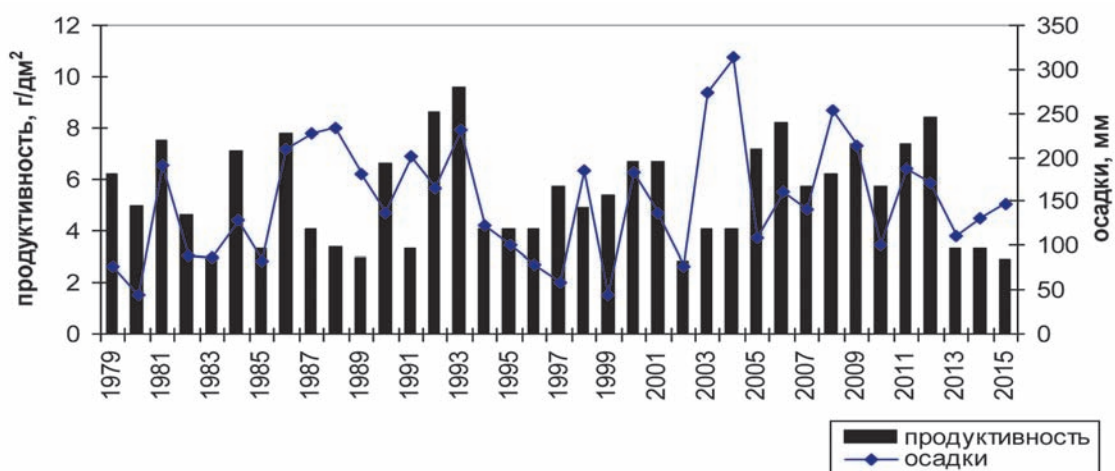


Рис. 6. Многолетняя динамика продуктивности *Sphagnum majus*, г/дм²

Fig. 6. Long-term dynamics of *Sphagnum majus* productivity, g/dm²

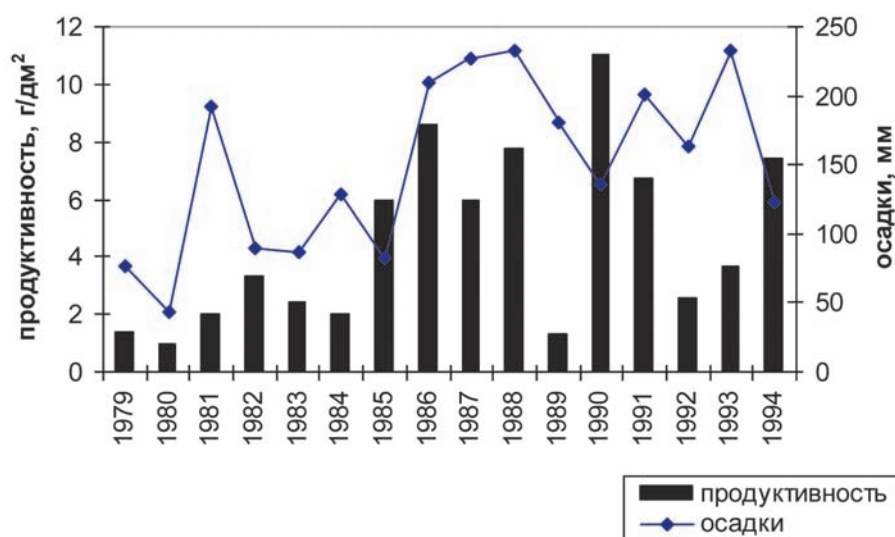


Рис. 7. Многолетняя динамика продуктивности *Sphagnum balticum*, г/дм²

Fig. 7. Long-term dynamics of *Sphagnum balticum* productivity, g/dm²

Продуктивность *S. balticum* за 16-летний период исследований колебалась от 1 до 11 г/дм², среднее значение – 5 г/дм². Максимальная продуктивность была отмечена в 1986, 1988 и 1990 гг. (9, 8 и 11 г/дм²) с высоким количеством осадков в летние месяцы. Для *S. balticum* важны не только осадки, выпавшие в летний период, но и высокий УБВ в течение вегетационного периода, так как этот вид не переносит обсыхания. Минимальная продуктивность отмечена в 1979, 1980, 1981, 1984 и 1989 гг. (1–2 г/дм²) (рис. 7).

Продуктивность *S. warnstorffii* за 15-летний период исследований колебалась от 0,8 до 9 г/дм² в год, среднее значение –

4,5 г/дм². Минимальная продуктивность отмечена в годы с минимальным количеством осадков за июль – август – 1999, 2002 (0,8 г/дм²), максимальная – в 2001 (9,4 г/дм²) и 2004 (9 г/дм²) – это годы с большими осадками в июле – августе (рис. 8).

Группа малопродуктивных видов включает гидрофильно-психрофильные *Sphagnum fuscum*, *S. centrale*, *S. divinum* и субпсихрофильный *S. papillosum*, которые растут в условиях резко переменного и умеренно переменного режимов увлажнения. Данные виды растут рано весной и в начале лета благодаря высокому УБВ в их местообитаниях после снеготаяния.

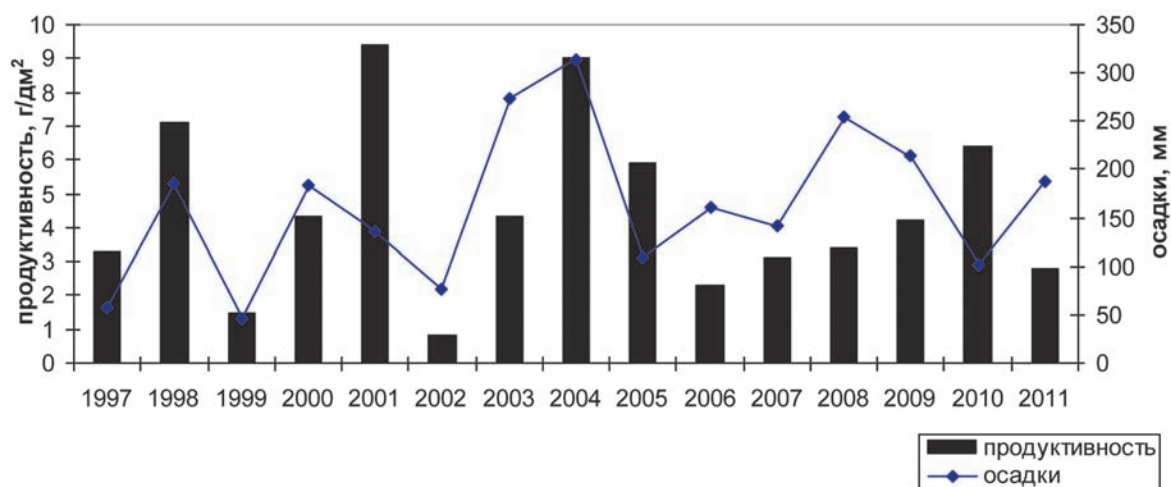


Рис. 8. Многолетняя динамика продуктивности *Sphagnum warnstorffii*, г/дм²

Fig. 8. Long-term dynamics of productivity *Sphagnum warnstorffii*, g/dm²

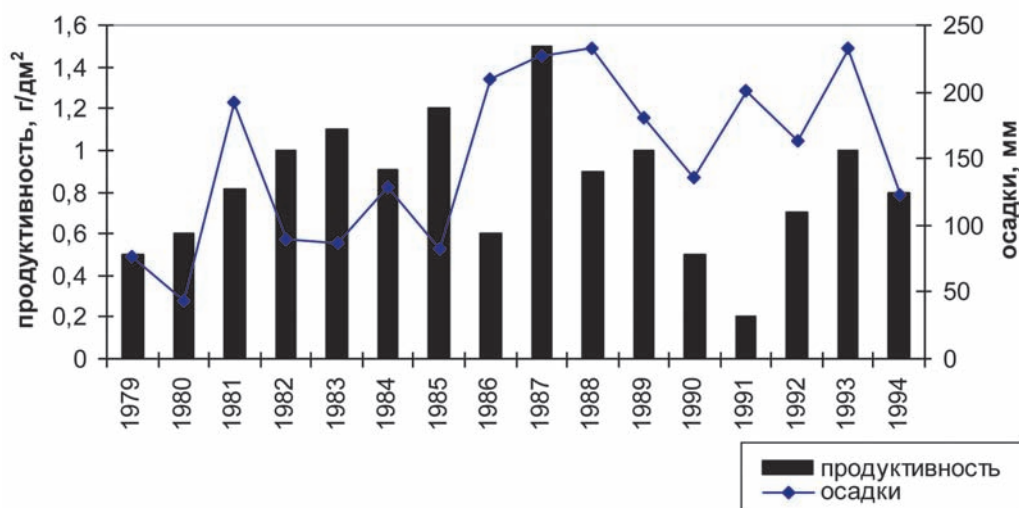


Рис. 9. Многолетняя динамика продуктивности *Sphagnum divinum*, г/дм²

Fig. 9. Long-term dynamics of *Sphagnum divinum* productivity, g/dm²

Продуктивность *S. divinum* за 16-летний период исследований в условиях переменного увлажнения колебалась от 0,5 до 1,5 г/дм², среднее значение – 1 г/дм², максимальная продуктивность была отмечена в 1987 г. – 1,5 г/дм², когда осадков за июль – август было значительно больше нормы. Минимальная продуктивность отмечена в 1979, 1986, 1990, 1991 гг. (0,2–0,5 г/дм²), в остальные годы продуктивность колебалась от 0,6 до 1,2 г/дм² (рис. 9). Низкая продуктивность вида также связана с биологией вида и его медленным приростом при переменном режиме увлажнения [Косых и др., 2017; Грабовик и др., 2024].

Гидрофильно-психрофильный *S. centrale* произрастает на высоких кочках мезоэвтрофного кочковато-топяного комплекса. Продуктивность за 16-летний период исследований колебалась от 1,3 до 6 г/дм². Среднее значение – 2,5 г/дм², минимальная продуктивность отмечена в 2002 (1,3 г/дм²), 2006 (0,5 г/дм²) и 2009 (1,2 г/дм²) гг. Максимальная продуктивность наблюдалась в 2004 (5 г/дм²) и в 2012 (6 г/дм²) гг.; июль – август в эти годы были с обильными осадками (рис. 10).

Продуктивность *S. papillosum* на низких кочках (БУ 2) за 38-летний период исследований колебалась от 0,5 до 3,1 г/дм², среднее значение – 1,6 г/дм². В условиях обильного

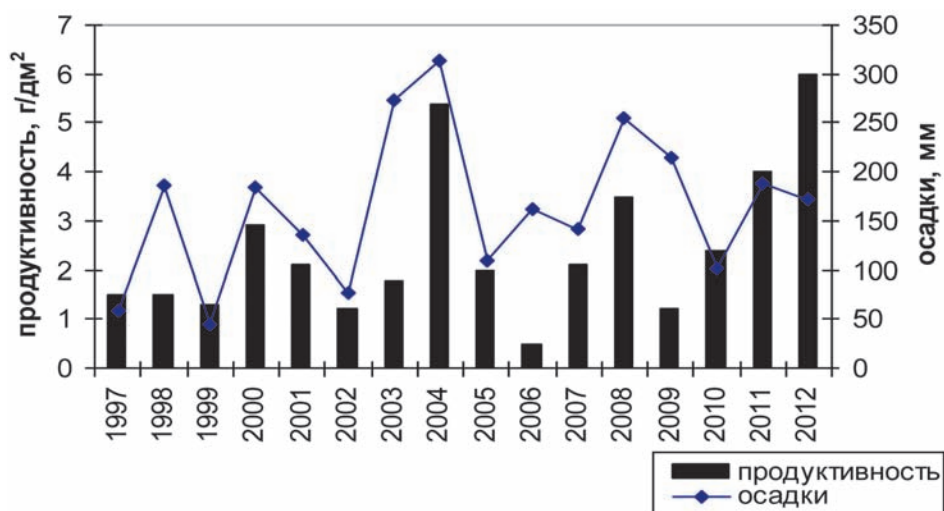


Рис. 10. Многолетняя динамика продуктивности *Sphagnum centrale*, г/дм²

Fig. 10. Long-term dynamics of *Sphagnum centrale* productivity, g/dm²

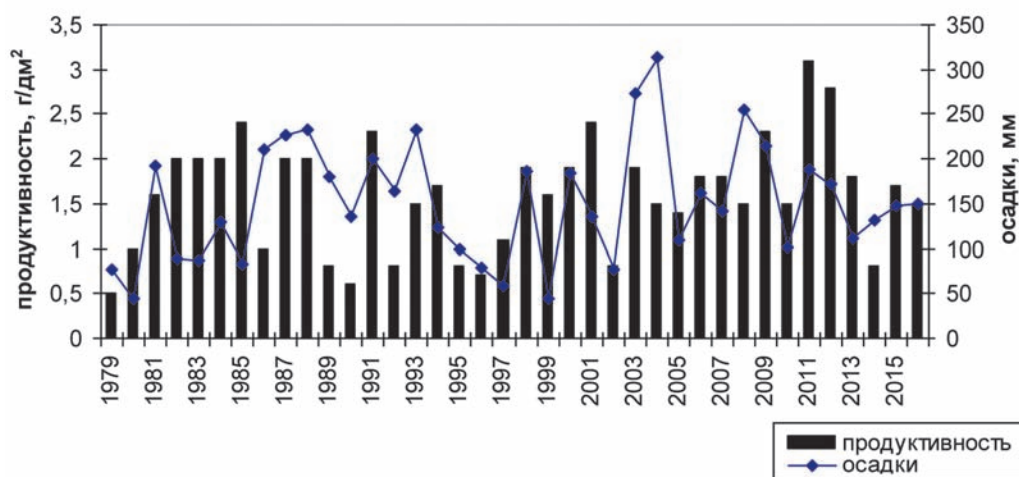


Рис. 11. Многолетняя динамика продуктивности *Sphagnum papillosum*, БУ 2, г/дм²

Fig. 11. Long-term dynamics of *Sphagnum papillosum* productivity, MS 2, g/dm²

застойного увлажнения максимальная продуктивность отмечена в 2011 (3,1 г/дм²), 2012 (2,8 г/дм²), 1985 и 2001 (2,4 г/дм²) гг., минимальная – в 1979 (0,5 г/дм²), 1990 (0,6 г/дм²) и 1996 (0,8 г/дм²) гг. (рис. 11). Плотность ценопопуляции составляет в среднем 147 шт./ дм².

S. papillosum также изучали в микроценозах плоских кочек (БУ 5), где он произрастает в условиях с высоким уровнем болотных вод, зависящим не только от количества выпавших осадков за вегетационный период, но и от питания подземными водами. Продуктивность за 10-летний период исследований здесь колебалась от 0,3 до 1 г/дм², среднее значение – 0,7 г/дм², минимальная продуктивность отмечена в 1985 (0,3 г/дм²) и 1979 (0,4 г/дм²) гг., максимальная – в 1987 и 1988 гг. (по 1 г/дм²) (рис. 12).

Низкая продуктивность вида также связана с биологией вида, рыхлостью его дернин (115 шт./дм²) и его медленным приростом во все годы исследований [Грабовик и др., 2024].

Продуктивность гидрофильно-психрофильного *S. fuscum* на грядах БУ 1 за 14-летний период исследований варьировала от 0,3 до 3,8 г/дм², среднее значение – 1 г/дм². Связь продуктивности с количеством осадков за июль – август (рис. 13) не проявляется, только в экстремальные вегетационные периоды (1979, 1981 и 1985 гг.), когда сумма осадков за эти месяцы была существенно ниже среднемноголетнего значения (165 мм), наблюдалось значительное снижение продуктивности *S. fuscum* (0,3–0,6 г/дм²) (рис. 13). В летние месяцы кочки *S. fuscum* сильно

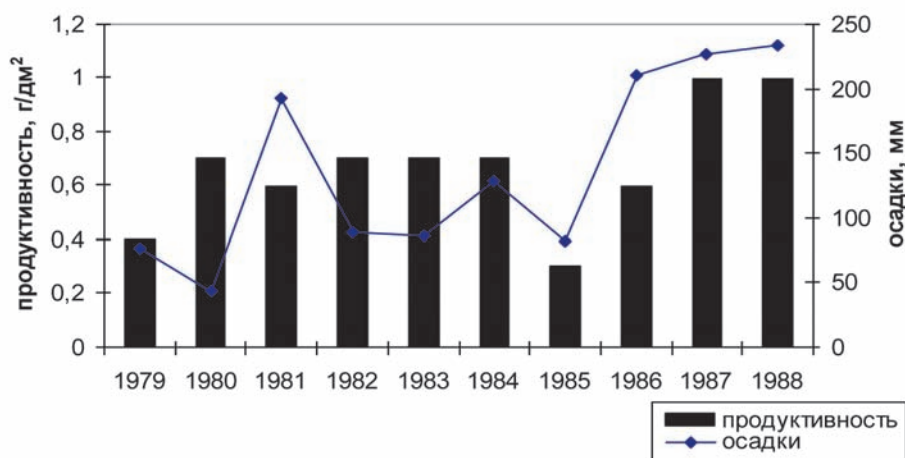


Рис. 12. Многолетняя динамика продуктивности *Sphagnum papillosum*, БУ 5, г/дм²

Fig. 12. Long-term dynamics of *Sphagnum papillosum* productivity, MS 5, g/dm²

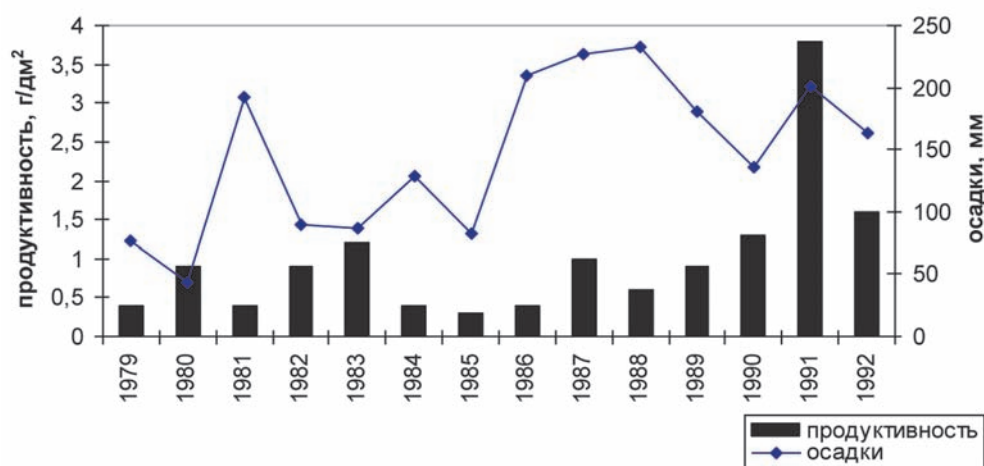


Рис. 13. Многолетняя динамика продуктивности *Sphagnum fuscum*, БУ 1, г/дм²

Fig. 13. Long-term dynamics of *Sphagnum fuscum* productivity, MS 1, g/dm²

нагреваются (днем до 40° и более) и пересыхают в связи с низкими УБВ, и его рост прекращается. Основной прирост *S. fuscum* происходит в начале вегетационного периода с высокими УБВ и более низкими температурами, что присуще и другим видам мхов [Максимов, 1982]. При температуре дернины *S. fuscum* выше 18–23° резко возрастает его темновое дыхание, на которое расходуется основная часть продуктов фотосинтеза [Таланов и др., 2000].

Продуктивность *S. fuscum* на кочках БУ 5 за 10-летний период исследований колебалась от 0,2 до 0,8 г/дм², за исключением 1985 г., когда минимальная продуктивность составляла 0,2 г/дм², а максимальная (0,8 г/дм²) была отмечена в 1987 г., с большим количеством осадков в июле – августе (рис. 14).

Регрессионный анализ зависимости количества осадков за июль – август и продуктивности сфагновых мхов показал, что статистически значимая корреляция между количеством осадков и продуктивностью для ряда видов сфагновых мхов отсутствует (табл.). Отсутствие корреляции объяснимо экологией топяных и мочажинных видов (*S. riparium*, *S. majus*, *S. balticum*), которые произрастают в условиях застойного и обильного увлажнения, практически всегда погружены в воду, и поэтому влияние количества осадков в летние месяцы на них проявляется не так сильно. Однако в годы с минимальными летними осадками их продуктивность минимальна. У кочковых психрофильных и субпсихрофильного видов (*Sphagnum fuscum*,

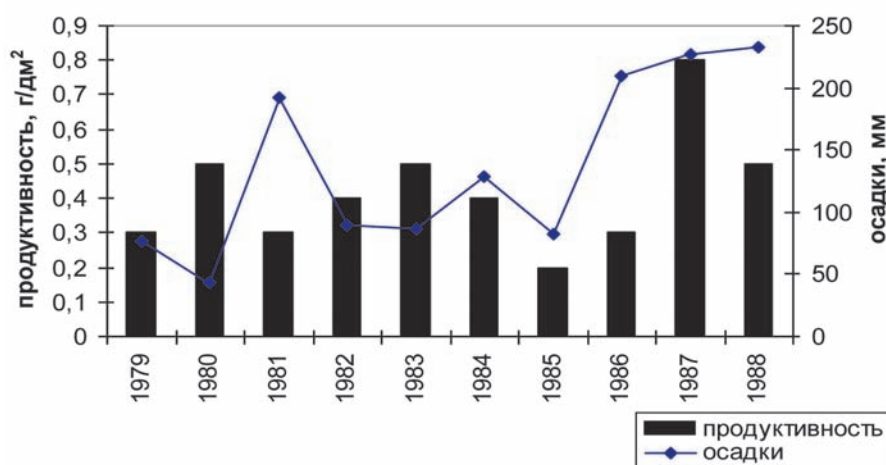


Рис. 14. Многолетняя динамика продуктивности *Sphagnum fuscum*, БУ 5, г/дм²

Fig. 14. Long-term dynamics of *Sphagnum fuscum* productivity, MS 5, g/dm²

Коэффициенты корреляции между количеством осадков за июнь – август и продуктивностью сфагновых мхов
Correlation coefficients between the amount of precipitation for June – August and Sphagnum moss productivity

Вид Species	Кол-во наблюдений Number of observations	Коэффициент корреляции (r) Correlation coefficient (r)	Коэффициент детерминации (R ²) Determination coefficient (R ²)	p
<i>S. fuscum</i> (БУ 1)	14	0,22	0,05	0,460
<i>S. fuscum</i> (БУ 5)	10	0,33	0,11	0,357
<i>S. obtusum</i>	24	0,56*	0,31	0,005
<i>S. divinum</i>	16	0,09	0,01	0,734
<i>S. riparium</i>	11	0,38	0,14	0,249
<i>S. centrale</i>	15	0,58*	0,34	0,023
<i>S. warnstorffii</i>	15	0,37	0,14	0,170
<i>S. papillosum</i> (БУ 2)	37	0,29	0,08	0,082
<i>S. papillosum</i> (БУ 5)	10	0,58	0,34	0,077
<i>S. majus</i>	37	0,19	0,04	0,267
<i>S. fallax</i>	23	0,58*	0,34	0,003
<i>S. subsecundum</i>	22	0,28	0,08	0,214
<i>S. balticum</i>	16	0,36	0,13	0,174

Примечание. * – значимые коэффициенты корреляции.

Note. * – significant correlation coefficients.

S. divinum, *S. warnstorffii*) основной прирост происходит весной и в начале лета при высоких УБВ и низких температурах, а в летние месяцы они пересыхают и практически не растут.

Лишь для четырех видов (*S. obtusum*, *S. centrale*, *S. fallax*, *S. papillosum*) установлено, что продуктивность положительно коррелирует с количеством осадков за эти месяцы. Коэффициент детерминации (R²) указывает, что 31–34 % вариативности продуктивности этих видов обусловлено изменениями количества осадков. Это можно объяснить широкой экологической амплитудой этих видов по отношению к фактору увлажнения, эти виды встречаются как в коврах, так и в западинах. При повышении уровня болотных вод во время сильных осадков они могут давать повышенную продуктивность.

Заключение

Установлено, что продуктивность ценопопуляций ряда видов сфагновых мхов значительно варьирует по годам в зависимости от эколого-ценотических и климатических условий, преимущественно количества осадков, особенно в летние месяцы (июль – август).

На основании средних показателей продуктивности выделено три группы сфагновых мхов: 1 – самую высокую продуктивность имеет *Sphagnum riparium* (11 г/дм²), который произрастает в сильно обводненных топяных участках и не выдерживает высыхания; 2 – средняя продуктивность у *S. obtusum* (5 г/дм²), *S. fallax* (6 г/дм²), *S. subsecundum* (4 г/дм²), *S. majus* (6 г/дм²), *S. balticum* (5 г/дм²), *S. warnstorffii* (5 г/дм²), произрастающих в слабопроточных обводненных топях, мочажинах и на коврах; 3 – самая низкая годовичная продуктивность у *S. divinum* (0,8 г/дм²), *S. papillosum* (1 г/дм²), *S. fuscum* (1 г/дм²), *S. centrale* (2,5 г/дм²), произрастающих на грядах и невысоких кочках в условиях резко переменного режима увлажнения.

Установлено, что статистически значимая корреляция между количеством осадков (за июль – август) и продуктивностью для ряда видов сфагновых мхов отсутствует. Лишь для четырех видов (*S. obtusum*, *S. centrale*, *S. fallax*, *S. papillosum*) установлено, что продуктивность положительно коррелирует с количеством осадков.

Проведенный анализ подтверждает, что репрезентативная оценка продукции сфагнов возможна только на основе многолетних (не менее 10–15 лет) рядов данных.

Литература

Бегак Д. О приросте торфяников // Торфяное дело. 1927. № 1. С. 300–306.

Грабовик С. И. Влияние климатических условий на линейный прирост сфагновых мхов южной Карелии // Ботанический журнал. 1994. Т. 79, № 4. С. 81–86.

Грабовик С. И. Динамика продуктивности ценопопуляций сфагновых мхов Южной Карелии // Ботанический журнал. 2003. Т. 88, № 4. С. 41–48.

Грабовик С. И. Многолетние исследования биологической продуктивности мхов рода SPHAGNUM L. на болотных участках в среднетаежной Карелии. База данных № 2025621197. Дата государственной регистрации в Реестре баз данных 17 марта 2025 г.

Грабовик С. И., Канцерова Л. В., Знаменский С. Р. Результаты многолетних исследований годичного прироста мхов рода *Sphagnum* L. в среднетаежной Карелии // Экология. 2024. № 4. С. 260–276. doi 10.31857/SO367059724040021

Грабовик С. И., Кузнецов О. Л. Рост и продуктивность ценопопуляций сфагновых мхов на естественных и трансформированных болотах Карелии // Труды Карельского научного центра РАН. 2016. № 4. С. 59–69. doi: 10.17076/eco290

Ивантер Э. В., Коросов А. В. Элементарная биометрия. Петрозаводск: ПетрГУ, 2010. 104 с.

Косых Н. П., Коронатова Н. Г., Лапшина Е. Д., Филиппова Н. В., Вишнякова Е. К., Степанова В. А. Линейный прирост и продукция сфагновых мхов в средней тайге Западной Сибири // ДОСигИК. 2017. Т. 8, № 1 (15). С. 3–13.

Кузнецов О. Л., Грабовик С. И. Запасы и динамика углерода в фитоценозах и торфяных залежах болот Карелии // Эмиссия и сток парниковых газов на территории Северной Евразии: тез. докл. III междунар. конф. (Пушино, 4–8 июня 2007 г.). Пушино, 2007. С. 42.

Курец В. К., Таланов А. В., Попов Э. Г., Дроздов С. Н. Светотемпературные зависимости видимого фотосинтеза и темновое дыхание некоторых видов сфагновых мхов // Физиология растений. 1993. Т. 40, № 5. С. 704–708.

Лопатин В. Д. О принципах классификации торфа болот Северо-Запада на экологической основе // Вопросы комплексного изучения болот. Петрозаводск: Кар. фил. АН СССР, 1973. С. 51–62.

Максимов А. И. К вопросу о приросте сфагновых мхов // Комплексные исследования растительности болот Карелии. Петрозаводск: Кар. фил. АН СССР, 1982. С. 170–179.

Миронов В. Л. Об экстремальных условиях вегетации *Sphagnum majus* в болотных толях Карелии // Гидрологические исследования болот. Труды Института биологии внутренних вод РАН. 2017. Вып. 79 (82). С. 115–118.

Миронов В. Л., Кузнецов О. Л., Канцерова Л. В., Кутенков С. А., Игнашов П. А., Талбонен Е. Л., Васюта В. С., Свирида В. Н. Сравнение линейных приростов и годичной продукции сфагновых мхов, полученных с применением трех методов исследований (болотная система Койвуламбису, Южная Карелия)

// Труды Карельского научного центра РАН. 2023. № 8. С. 48–64. doi 10.17076/eco1847

Пьявченко Н. И. Торфяные болота, их природное и хозяйственное значение. М.: Наука, 1985. 152 с.

Таланов А. В., Дроздов С. Н., Курец В. К. Изучение CO₂-газообмена как показателя эколого-физиологической характеристики сфагновых мхов // Динамика болотных экосистем северной Евразии в голоцене. Материалы симпозиума. Петрозаводск, 2000. С. 70–72.

Bengtsson F., Rydin H., Baltzer J., Bragazza L., Bu Z.-J., Caporn S., Dorrepaal E., Flatberg K., Galani-na O., Galka M., Ganeva A., Goia I., Goncharova N., Hajek M., Haraguchi A., Harris L., Humphreys E., Jiroušek M., Kajukalo K., Granath G. Environmental drivers of growth in mires across the Holarctic region // Journal of Ecology. 2021. Vol. 109, no. 1. P. 417–431. doi: 10.1111/1365

Gunnarsson U. Global patterns of Sphagnum productivity // Journal of Bryology. 2005. Vol. 27. P. 269–279. doi: 10.1179/174328205X70029

Kuznetsov O. L., Maksimov A. I., Boychuk M. A., Kutenkov S. A. Bryoflora mire biotopes in North European Russia, its diversity and ecological characteristics // Mosses: ecology, life cycle and significance. New York: Nova Science Publishers, 2018. P. 59–87.

Lindholm T. Growth dynamics of the peat moss *Sphagnum fuscum* on hummocks on a raised bog in southern Finland // Ann. Bot. Fenn. 1990. 27. P. 67–78.

Santelmann M. V., Gorham E., Casper K. Growth and productivity of the moss *Sphagnum fuscum* in bogs of northeastern North America // Botany. 2025. 103. P. 1–16.

References

Begak D. A. On the growth of peatland. *Torfyanoe delo = Peat Industry*. 1927;11:300–306. (In Russ.)

Bengtsson F., Rydin H., Baltzer J., Bragazza L., Bu Z.-J., Caporn S., Dorrepaal E., Flatberg K., Galani-na O., Galka M., Ganeva A., Goia I., Goncharova N., Hajek M., Haraguchi A., Harris L., Humphreys E., Jiroušek M., Kajukalo K., Granath G. Environmental drivers of growth in mires across the Holarctic region. *Journal of Ecology*. 2021;109(1):417–431. doi: 10.1111/1365

Grabovik S. I. Database: Long-term studies of the biological productivity of mosses of the genus SPHAGNUM L. in bog areas in the middle taiga of Karelia. No. 2025621197. Date of state registration in the Database Register: March 17, 2025. (In Russ.)

Grabovik S. I. Dynamics of productivity of Sphagnum moss coenopopulations in southern Karelia. *Botanicheskii zhurnal = Botanical Journal*. 2003;88 (4):41–48. (In Russ.)

Grabovik S. I. Influence of climatic conditions on linear growth of Sphagnum mosses of southern Karelia. *Botanicheskii zhurnal = Botanical Journal*. 1994;79 (4):81–86. (In Russ.)

Grabovik S. I., Kantserova L. V., Znamenskii S. R. Results of long-term studies of annual growth of mosses of the genus *Sphagnum* L. in the central taiga

of Karelia. *Ekologiya = Russian Journal of Ecology*. 2024;55(4):260–276. (In Russ.)

Grabovik S. I., Kuznetsov O. L. Growth and productivity of cenopulations of Sphagnum mosses in natural and transformed mires of Karelia. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2016;4:59–69. (In Russ). doi: 10.17076/eco290

Gunnarsson U. Global patterns of Sphagnum productivity. *Journal of Bryology*. 2005;27:269–279. doi: 10.1179/174328205X70029

Ivanter E. V., Korosov A. V. Basic biometrics. Petrozavodsk: PetrSU Publ., 2010. 104 p. (In Russ.)

Kosykh N. P., Koronatova N. G., Lapshina E. D., Filipova N. V., Vishnyakova E. K., Stepanova V. A. Annual increment and production of Sphagnum mosses in the middle taiga of Western Siberia. *DOSiGK = Environmental Dynamics and Global Climate Change*. 2017;8;1 (15):3–13. (In Russ.)

Kurets V. K., Talanov A. V., Popov E. G., Drozdov S. N. Light-temperature dependences of visible photosynthesis and dark respiration of some species of sphagnum mosses. *Plant Physiology*. 1993;40(5):704–708. (In Russ.)

Kuznetsov O. L., Grabovik S. I. Carbon reserves and dynamics in phytocenoses and peat deposits in bogs of Karelia. *Emissiya i stok parnikovykh gazov na territorii Severnoi Evrazii: tez. dokl. III mezhdunar. konf. (Pushchino, 4–8 iyunya 2007 g.) = Greenhouse gas emission and sink in Northern Eurasia: Proceed. III int. conf. (Pushchino, June 4–8, 2007)*. Pushchino; 2007. P. 42. (In Russ.)

Kuznetsov O. L., Maksimov A. I., Boychuk M. A., Kutenkov S. A. Bryoflora of mire biotopes in North European Russia, its diversity and ecological characteristics. *Mosses: ecology, life cycle and significance*. New York: Nova Science Publishers; 2018. P. 59–87.

Lindholm T. Growth dynamics of the peat moss Sphagnum fuscum on hummocks on a raised bog in southern Finland. *Ann. Bot. Fenn.* 1990;27:67–78.

Lopatin V. D. On the principles of classification of peat bogs of the North-West on an ecological basis. *Vo-prosy kompleksnogo izucheniya bolot = Issues of comprehensive study of bogs*. Petrozavodsk: Kar. fil. AN USSR; 1973. P. 51–62. (In Russ.)

Maksimov A. I. On the sphagnum moss growth. *Comprehensive studies of the vegetation of bogs in Karelia*. Petrozavodsk: Kar. fil. AN SSSR; 1982. P. 170–179. (In Russ.)

Mironov V. L. On extreme conditions of vegetation of Sphagnum majus in the bog swamps of Karelia. *Gidrologicheskie issledovaniya bolot = Hydrological Studies of Bogs. Transactions of the Institute of Biology of Inland Waters of the RAS*. 2017;79(82):115–118. (In Russ.)

Mironov V. L., Kuznetsov O. L., Kantserova L. V., Kutenkov S. F., Ignashov P. A., Talbonen E. L., Vasyuta V. S., Svirida A. N. Comparison of linear increments and annual production of Sphagnum mosses obtained used three research methods (Koivulambisuo mire system, southern Karelia). *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2023;8:48–64. (In Russ.). doi: 10.17076/eco1847

Pyavchenko N. I. Peat bogs, their natural and economic significance. Moscow: Nauka; 1985. 152 p. (In Russ.)

Santelmann M. V., Gorham E., Casper K. Growth and productivity of the moss Sphagnum fuscum in bogs of northeastern North America. *Botany*. 2025;103:1–16.

Talanov A. V., Drozdov S. N., Kurets V. K. Study of CO₂ gas exchange as an indicator of ecological and physiological characteristics of sphagnum mosses. *Dinamika bolotnykh ekosistem severnoi Evrazii v golotsene. Materialy simpoziuma = Dynamics of wetland ecosystems of northern Eurasia in the Holocene. Proceedings of the symposium*. Petrozavodsk; 2000. P. 70–72. (In Russ.)

Поступила в редакцию / received: 15.04.2026; принята к публикации / accepted: 05.05.2026.
Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов / The authors declare no conflict of interest.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Грабовик Светлана Ивановна

канд. биол. наук, научный сотрудник

e-mail: svetagrab@yandex.ru

Кузнецов Олег Леонидович

д-р биол. наук, главный научный сотрудник

e-mail: kuznetsov@krc.karelia.ru

Игнашов Павел Алексеевич

канд. биол. наук, младший научный сотрудник

e-mail: paul.ignashov@gmail.com

CONTRIBUTORS:

Grabovik, Svetlana

Cand. Sci. (Biol.), Researcher

Kuznetsov, Oleg

Dr. Sci. (Biol.), Chief Researcher

Ignashov, Pavel

Cand. Sci. (Biol.), Junior Researcher

УДК 630.741

ВЛИЯНИЕ ДОБРОВОЛЬНО-ВЫБОРОЧНОЙ РУБКИ ВЫСОКОЙ ИНТЕНСИВНОСТИ НА СОСТОЯНИЕ И РОСТ СОСНЯКА ЧЕРНИЧНОГО В УСЛОВИЯХ СРЕДНЕТАЕЖНОЙ ПОДЗОНЫ КАРЕЛИИ

Д. В. Тесля*, В. А. Ананьев, С. А. Мошников, А. Н. Пеккоев

Институт леса КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН»
(ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910),
*teslya.dmitriy@yandex.ru

Проанализированы долговременные изменения структуры и производительности древостоя, а также особенности естественного возобновления смешанного сосняка черничного, пройденного в 1996 г. интенсивной добровольно-выборочной рубкой (ДВР). В варианте с рубкой отмечено увеличение густоты за счет активного пополнения основной части древостоя елью из подроста. На контроле в этот же период наблюдалось сокращение численности, в основном за счет сосны и березы. Средние диаметр и высота увеличились на обоих участках, при этом в варианте с рубкой приросты оказались закономерно выше. Установлено, что спустя 27 лет после рубки запас древесины восстановился на 86 % от исходного, при этом темпы его текущего прироста существенно превышают значения на контроле. Так, текущий среднепериодический прирост за весь послерубочный период составил 4,8 м³/га в год, а за последний учетный период (9 лет) – 6,6 м³/га в год против, соответственно, 1,6 и 1,4 м³/га в год на контрольном участке. Рубка оказала положительное влияние на естественное возобновление древесных пород, в том числе хвойных. Общее количество подроста сосны и ели спустя 27 лет после рубки составило 2,6 тыс. шт./га, что в 4 раза превосходило показатель контроля. При этом 0,4 тыс. шт./га подроста относится к категории крупного, что указывает на перспективу сохранения породного состава и формирования сложной вертикальной структуры сообщества. Приведенные в статье результаты свидетельствуют об эффективности выборочных рубок в защитных хвойно-лиственных древостоях средней тайги для поддержания их устойчивости и сохранения экосистемных функций, а также возможности рационального хозяйственного использования древесных ресурсов.

Ключевые слова: сосна; ель; сосняк черничный; выборочные рубки; долговременная динамика; естественное возобновление; интенсивность рубки

Для цитирования: Тесля Д. В., Ананьев В. А., Мошников С. А., Пеккоев А. Н. Влияние добровольно-выборочной рубки высокой интенсивности на состояние и рост сосняка черничного в условиях среднетаежной подзоны Карелии // Труды Карельского научного центра РАН. 2026. № 7. С. 64–79. doi: 10.17076/eco2335

Финансирование. Работа выполнена при финансировании из федерального бюджета в рамках государственного задания КарНЦ РАН (Институт леса КарНЦ РАН).

D. V. Teslya*, V. A. Ananyev, S. A. Moshnikov, A. N. Pekkoiev. EFFECTS OF HIGH-INTENSITY SELECTION CUTTING ON THE CONDITION AND GROWTH OF A BILBERRY-TYPE SCOTS PINE STAND IN THE MIDDLE-TAIGA SUBZONE OF KARELIA, RUSSIA

*Forest Research Institute, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences (11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia), *teslya.dmitriy@yandex.ru*

Long-term changes in stand structure and productivity, as well as the features of natural regeneration in a mixed bilberry-type Scots pine stand subjected to high-intensity selection cutting in 1996, were analysed. Compared with the control, the harvested stand showed an increase in stand density due to active recruitment of Norway spruce from advance regeneration into the main stand layer. During the same period, the control stand exhibited a decrease in stand density, mainly due to the loss of Scots pine and birch. Mean diameter and height increased in both plots; however, growth increments were consistently higher in the selectively cut stand. Twenty-seven years after harvesting, the growing stock recovered to 86% of its initial level, while the current increment rates substantially exceeded those observed in the control plot. The increment averaged over the entire post-harvest period was $4.8 \text{ m}^3\text{ha}^{-1}\text{yr}^{-1}$, the average during the last measurement interval (9 years) being $6.6 \text{ m}^3\text{ha}^{-1}\text{yr}^{-1}$. The respective figures for the control plot are 1.6 and $1.4 \text{ m}^3\text{ha}^{-1}\text{yr}^{-1}$. Selection cutting had a positive effect on the natural regeneration of tree species, including conifers. Twenty-seven years after harvesting, the total density of Scots pine and Norway spruce regeneration reached 2.6 thousand individuals ha^{-1} , which was four times higher than in the control plot. Of these, 0.4 thousand individuals ha^{-1} belonged to the large-size regeneration category, indicating favourable prospects for maintaining the species composition and the formation of a complex vertical stand structure. The results presented in this study demonstrate the effectiveness of selection cutting in protective mixed mid-boreal coniferous–deciduous stands for maintaining stand stability and ecosystem functions, as well as the possibility of sane and sustainable utilization of timber resources.

Keywords: Scots pine; Norway spruce; bilberry-type Scots pine stand; selection cutting; long-term stand dynamics; natural regeneration; cutting intensity

For citation: Teslya D. V., Ananyev V. A., Moshnikov S. A., Pekkoiev A. N. Effects of high-intensity selection cutting on the condition and growth of a bilberry-type Scots pine stand in the middle-taiga subzone of Karelia, Russia. *Trudy Karelskogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2026. No. 7. P. 64–79. doi: 10.17076/eco2335

Funding. This work was supported by federal budget funding within the framework of state assignment of the Forest Research Institute, Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences.

Введение

Согласно Лесному кодексу Российской Федерации [Лесной кодекс..., 2006] леса по целевому назначению подразделяются на защитные, эксплуатационные и резервные. В Республике Карелия по состоянию на 2025 г. защитные леса занимают 32,4% общей площади земель лесного фонда [О состоянии окружающей среды..., 2025], что обусловлено приуроченностью региона к бассейнам многочисленных рек и озер, включая Онежское и Ладожское. Законодательство допускает заготовку древесины в защитных лесах исключительно при условии сохранения их средообразующих, водоохраных и других полезных функций. Роль лесов данной категории и важность их сохранения

отмечена в большом количестве публикаций [Ковязин и др., 2008; Залесов и др., 2017; Иванова, Бураков, 2020; Замолодчиков и др., 2022; Синькевич, 2022].

Смешанные относительно разновозрастные насаждения характеризуются большей биологической устойчивостью по сравнению с чистыми древостоями [Неволин и др., 2003; Bielak et al., 2014; Данилов, Яковлев, 2024]. Формирование сложной пространственной и возрастной структуры позволяет таким лесам более эффективно использовать ресурсы среды и сохранять устойчивость в условиях внешнего воздействия [Рубцов и др., 2014; Загидуллина, 2021]. Кроме того, как указывают ряд авторов [Неволин и др., 2004; Ruiz-Peinado et al., 2021], смешанные сосново-еловые насаждения в ряде

случаев демонстрируют большую продуктивность по сравнению с чистыми сосняками благодаря более полному использованию ресурсов. Отмечалось также, что смешанные насаждения обладают повышенной устойчивостью к энтомо- и фитовредителям [Gorzela et al., 2015; Коротков, 2017; Jactel et al., 2021], ветровалам и засухам [Носников и др., 2018], что особенно важно для защитных лесов и определяет эффективность выполнения ими экосистемных функций.

Выборочные рубки рассматриваются как наиболее эффективный способ ведения лесного хозяйства в защитных лесах [Лазарева, 2017; Ковалев и др., 2024]. Добровольно-выборочные рубки направлены на сохранение перспективных деревьев за счет удаления фауных, перестойных и угнетенных экземпляров, что положительно влияет на рост и состояние оставшегося древостоя [Тихонов, Якушева, 2016]. В защитных лесах добровольно-выборочные рубки позволяют поддерживать сложную разновозрастную структуру древостоя и обеспечивать успешное естественное возобновление без существенных затрат на лесовосстановление. Кроме того, данный вид рубок способствует снижению пожарной опасности за счет своевременной выборки потенциального отпада [Бунькова, Платонов, 2021].

Влияние выборочных рубок на естественное возобновление леса проявляется через изменение экологических условий [Беляева, Грязькин, 2012; Рожков и др., 2017]. Так, в отличие от сплошных рубок выборочные позволяют избежать резкого изменения микроклимата и гидрологического режима местообитания [Коновалов, 2011]. Кроме того, минерализация почвы на волоках может увеличивать численность всходов сосны по сравнению с псеками [Семенякин, 2019]. Однако при слишком высокой интенсивности данный вид рубок может иметь и негативные последствия для молодого поколения древесных пород. На хорошо дренированных почвах хвойный подрост способен успешно адаптироваться, а на переувлажненных участках может наблюдаться снижение сохранности предварительного возобновления вследствие механических повреждений и шока от резкого осветления [Столяров, Кузнецова, 1979]. Также в богатых условиях и высокой густоте травяно-кустарничкового яруса чрезмерное изреживание ведет к задержанию почвы, препятствующему появлению и развитию подроста [Мелехов, 1966; Беляева, Грязькин, 2012; Беспалов и др., 2025].

Древесные породы неодинаково реагируют на изменение конкурентной среды. Ель (*Picea*

abies (L.) H. Karst) благодаря теневыносливости успешно адаптируется к умеренному освещению, увеличивая прирост в высоту [Зарубина, Кулакова, 2020], но крайне чувствительна к резкой смене микроклимата. На открытых пространствах, образующихся при высокоинтенсивных рубках, еловый подрост часто гибнет от повреждения корневой системы, а также от температурных перепадов, например летнего перегрева поверхности почвы, который вызывает ожог корневой шейки [Толстиков, 2019], и заморозков [Мелехов, 1966]. Подрост сосны (*Pinus sylvestris* L.) может активно накапливаться в раннем возрасте. Однако в дальнейшем в связи с активным заполнением «окон» и волоков лиственными породами подрост этой породы без необходимого ухода массово отмирает [Ковязин и др., 2008; Белов и др., 2022; Богданов и др., 2025]. В совокупности данные факторы позволяют рассматривать выборочные рубки как один из наиболее рациональных способов заготовки древесины при сохранении устойчивости и функциональности защитных лесов. Ввиду этого основная цель нашего исследования – оценить долговременное влияние добровольно-выборочной рубки высокой интенсивности на динамику структуры, продуктивности и породного состава смешанного хвойно-лиственного древостоя.

Материалы и методы

Исследование проводилось в среднетаежной подзоне Республики Карелия (Российская Федерация) в водоохранной зоне Онежского озера (Кондопожский район, 62°09'N, 34°37'E) (рис. 1), на месте проведения опытно-производственных рубок площадью 9 га. Постоянные пробные площади (ППП) были заложены сотрудниками Института леса Карельского научного центра РАН под руководством В.А. Ананьева в 1995 г. перед рубкой древостоя. Тип леса – сосняк черничный. Возраст преобладающей по составу в древостое сосны на 1995 г. составлял 110 лет.

Добровольно-выборочная рубка была проведена зимой 1996 г., интенсивность составила 59% по запасу и 53% по числу стволов. Валка производилась бензопилами, погрузка и транспортировка осуществлялась с помощью форвардера ЛТ-189, разработанного учеными КарНЦ для лесной промышленности на базе трактора МТЗ-80. Глубина колеи не превышала 10 см ввиду зимнего сезона рубки. Площадь опытной ППП, пройденной рубкой, составила 0,78 га, контрольной – 0,20 га. Ширина пазов составляла 30 м, волоков – 5 м.



Рис. 1. Район проведения исследования:

а – местоположение исследуемого участка на карте; б – исследуемый участок, пройденный добровольно-выборочной рубкой (53 % по числу стволов, 59 % по запасу спустя 27 лет)

Fig. 1. Study area:

а – location of the study site on the map; б – the study stand subjected to high-intensity selection cutting (53 % by number of trunks and 59 % by growing stock 27 years after harvesting)

Интенсивность была обусловлена необходимостью полной выборки осины в целях поддержания благоприятного санитарного состояния древостоя.

На ППП выполнены сплошные перечеты древостоя до и после рубки (1996 г.), а также в 2013 и 2022 гг. При перечетах у всех деревьев с диаметром более 6 см измерялся диаметр на высоте 1,3 м с использованием мерной вилки Haglöf (Швеция). Высота измерялась у 20–25 деревьев каждой породы различных ступеней толщины высотомером Suunto (Финляндия).

Среднепериодический текущий прирост запаса древостоя определялся по формуле [Антанайтис, Загреев, 1981]:

$$\Delta M = \frac{M_a - M_{a-n}}{n},$$

где ΔM – среднепериодический текущий прирост запаса древостоя ($\text{м}^3/\text{га}$ в год); M_a – запас древостоя в возрасте a (на конец рассматриваемого периода); M_{a-n} – запас древостоя в возрасте $a-n$ (на начало периода); n – продолжительность периода наблюдений (лет).

Учет естественного возобновления проводился на учетных площадках, площадью 1 м^2 ($1 \times 1 \text{ м}$), расположенных на 4 трансектах, заложенных по внутреннему периметру вдоль границ ППП. Перечет подроста велся с разделением по категориям крупности по высоте (мелкий – до 0,5 м, средний – 0,5–1,5 м, крупный – более 1,5 м) [Об утверждении..., 2021]. Дополнительно фиксировалось состояние подроста (жизнеспособный / нежизнеспособный) на основании визуальных признаков (цвет хвои, состояние вершины, наличие признаков усыхания).

Визуализация выполнялась в программной среде RStudio [v. 4.5; R Core Team, 2025], использовались такие пакеты, как ggplot2 и dplyr.

Результаты и обсуждение

В результате 27-летних наблюдений (1996–2022 гг.) выявлена динамика таксационных показателей насаждения после добровольно-выборочной рубки (табл. 1). Проведенная рубка относится к рубкам очень высокой интенсивности. Наибольшей выборкой среди пород характеризовались осина (88 % по числу стволов и 91 % по запасу), сосна старшего поколения (72 и 70 %) и береза (65 и 62 %, соответственно). По ели, в силу ее размеров на момент рубки выборка составила 23 % по густоте и 9 % по запасу. Показатели свидетельствуют о том, что осина, сосна и береза вырубались по комбинированному методу, поскольку выборки по густоте и запасу близки по значениям, в то время как метод отбора ели больше соответствует низовому, так как интенсивность по количеству деревьев в 2,5 раза превышает интенсивность по запасу. Учитывая размеры ели на период рубки, можно предположить, что ее выборка была обусловлена не хозяйственной ценностью, а, скорее, необходимостью, к примеру, прорубания технологических коридоров (волоков).

Изменение густоты. Сравнительный анализ данных на опытном и контрольном участках выявил различную динамику численности древостоя по породам (рис. 2). Ель на обоих участках характеризовалась увеличением численности, а сосна и береза, напротив, ее снижением, связанным с естественным отпадом.

Таблица 1. Динамика таксационных показателей насаждения после проведения добровольно-выборочной рубки
Table 1. Dynamics of stand characteristics after selective cutting in 1996

Период исследований Observation period	Состав Species composition	Густота, шт./га Density, trees/ha	Средние Mean values		Полнота Stand density		Запас, м³/га Growing stock, m³/ha	Класс бонитета Site class
			D _{1,3} , см DBH, cm	H, м H, m	Абсолютная, м³/га Absolute, m³/ha	Относительная Relative		
1996 г. (до рубки) 1996 (before cutting)	2.9C ₁₁₀	86	31,1	23,3	6,45	0,18	80	III
	2.2C ₇₀	342	17,9	18,4	5,91	0,16	60	
	0.9E ₅₀	206	14,1	14,8	3,23	0,12	25	
	2.9B ₉₀	288	18,7	22,4	7,93	0,29	79	
	1.10C ₉₀	94	20,0	22,5	3,0	0,09	32	
ИТОГО Total		1016			26,52	0,84	276	
1996 г. (после рубки) 1996 (after cutting)	2.1C ₁₁₀	24	27,7	21,0	2,23	0,11	24	III
	2.9C ₇₀	185	15,3	18,7	3,39	0,06	32	
	2.2E ₅₀	159	15,3	15,6	2,93	0,11	23	
	2.6B ₉₀	100	19,3	22,7	2,92	0,11	30	
	0.20C ₉₀	11	17,3	21,3	0,26	0,01	3	
ИТОГО Total		479			11,73	0,40	112	
2013	1.6C ₁₂₀	22	37,9	25,3	2,46	0,07	29	III
	3.0C ₈₀	156	20,6	20,9	5,19	0,15	52	
	3.2E ₆₀	208	19,2	20,9	6,0	0,19	57	
	2.2B ₁₀₀	79	23,5	24,3	3,43	0,12	39	
ИТОГО Total		465			17,08	0,53	177	
2022	1.5C ₁₃₀	22	40,9	26,1	2,85	0,07	35	III
	2.9C ₉₀	155	22,8	22,6	6,3	0,16	68	
	3.5E ₇₀	255	20,6	22,4	8,5	0,23	84	
	2.1B ₁₁₀	79	24,7	23,8	3,8	0,13	49	
ИТОГО Total		511			21,45	0,59	236	
Контроль Control								
1996	1.6C ₁₁₀	73	28,3	21,7	4,82	0,15	46	III
	4.7C ₇₀	735	15,8	18,0	14,41	0,42	136	
	3.0B ₉₀	385	16,8	21,1	8,51	0,03	86	
	0.2E ₅₀	88	11,0	12,3	0,84	0,30	6	
	0.40C ₇₀	41	19,3	22,6	1,20	0,04	13	
ИТОГО Total		1322			29,78	0,94	287	
2013	1.8C ₁₂₀	65	30,9	25,2	4,88	0,12	56	III
	3.4C ₈₀	470	18,0	19,4	12,0	0,31	108	
	3.5B ₁₀₀	310	19,8	22,9	9,53	0,33	109	
	0.7E ₆₀	120	16,3	14,3	2,53	0,07	21	
	0.70C ₈₀	40	22,7	20,9	2,02	0,06	21	
ИТОГО Total		1005			30,96	0,89	315	
2022	1.8C ₁₃₀	55	33,9	25,9	4,96	0,13	58	III
	3.1C ₉₀	430	20,8	20,8	13,01	0,33	101	
	3.5B ₁₁₀	285	20,8	23,8	9,68	0,34	113	
	1E ₇₀	130	19,0	22,4	3,7	0,10	33	
	0.70C ₉₀	35	27,1	22,2	2,02	0,06	23	
ИТОГО Total		935			33,37	0,96	328	

К 2013 г. общая густота древостоя на опытном участке оставалась относительно стабильной (–3%), что было обусловлено компенсацией частичного отпада сосны старшего и младшего поколений (8 и 11%, соответственно), березы (13%) и полного выпадения

осины за счет активного пополнения численности ели (+30%). В дальнейшем (к 2022 г.) общая густота возросла на 7% – за счет увеличения количества ели (+23% к уровню 2013 г.) на фоне стабильности численности остальных пород.

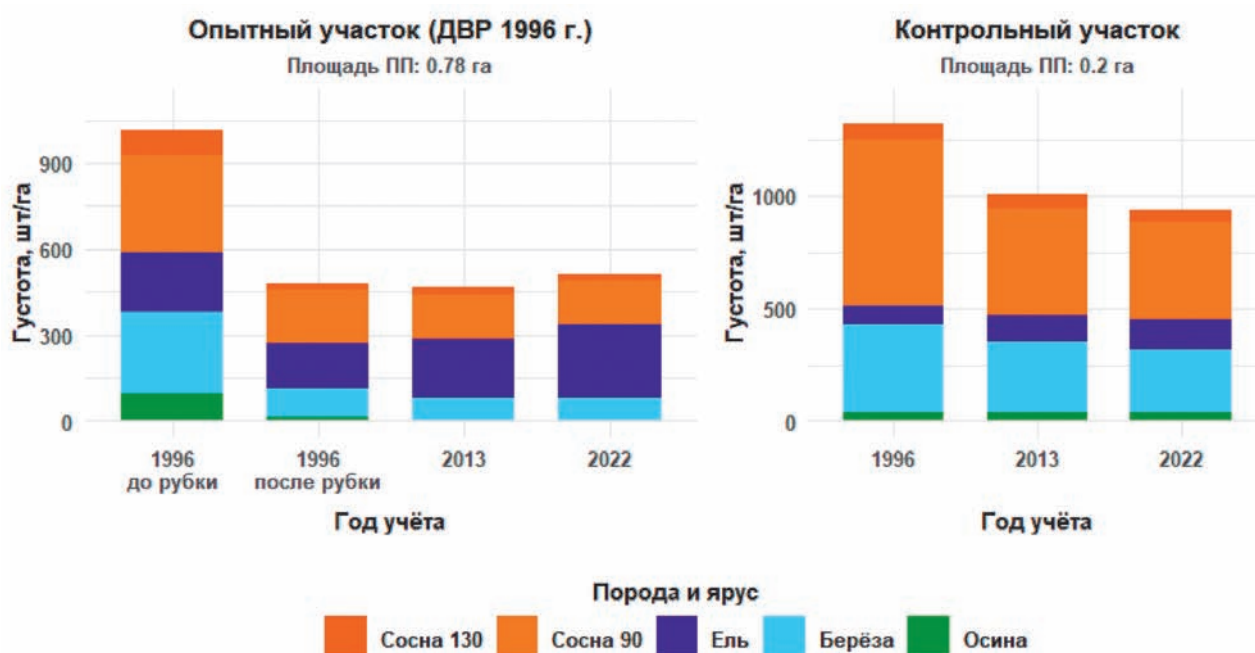


Рис. 2. Динамика численности древостоя по породам после добровольно-выборочной рубки 1996 г. на опытном и контрольном участках (1996–2022 гг.)

Fig. 2. Dynamics of forest stand by species after selective cutting in 1996 on the experimental and control plots (1996–2022)

На контрольном участке динамика носила иной характер. К 2013 г. общая густота сократилась на 24%. Снижение происходило преимущественно за счет отпада перестойной березы (–19%) и угнетенной сосны молодого поколения (–36%), средний диаметр сухостоя которой (9,8 см) был значительно ниже среднего диаметра растущих деревьев (15,8 см) на год рубки. Численность ели увеличилась на 36%, что, тем не менее, не компенсировало совокупный отпад сосны и березы в данный период. К 2022 г. общая густота сократилась еще на 7%, что было связано с дальнейшим изреживанием сосны (–9%) и березы (–8%). Численность ели также возросла, однако не столь значительно, как за предыдущий период (+8%).

Оценивая динамику численности за весь период наблюдений, можно отметить, что на опытном участке общие темпы пополнения пересчетной части древостоя елью (+60%) несколько превысили показатель контроля (+48%), а интенсивность изреживания остальных пород была существенно ниже. Так, общий отпад сосны старшего поколения на опытном участке составил 8% (на контроле – 25%), сосны младшего поколения – 16% (на контроле – 42%), березы – 21 и 26%, соответственно.

Полученные данные свидетельствуют о том, что проведение ДВР способствовало снижению интенсивности отпада. Существенное

снижение числа стволов в древостое в результате рубки привело к ослаблению конкуренции за свет, влагу и питательные вещества почвы, что проявилось в снижении интенсивности изреживания, в том числе среди деревьев старшего возраста. Можно предположить, что улучшение освещенности в результате рубки способствовало усилению фотосинтетической активности и перераспределению ресурсов на поддержание жизнедеятельности всех частей кроны, а фактор снижения густоты позволил увеличить площадь питания каждого отдельного дерева, на что указывалось ранее [Сеннов, 1984; Тужилкина, 2022; Зарубина и др., 2024]. В то же время в ряде исследований отмечаются и возможные негативные последствия выборочных рубок, такие как снижение устойчивости древостоев к ветровалам, вероятность механических повреждений стволов и корневых систем при рубке, а также усыхания части деревьев при чрезмерном разреживании [Зарубина и др., 2015; Теринов и др., 2023].

Изменение среднего диаметра и высоты. Анализ средних значений диаметра и высоты древостоев выявил различную динамику по породам на опытном и контрольном участках. На опытном участке наибольшее увеличение среднего диаметра за весь период наблюдений оказалось у сосны старшего и младшего поколений – 48 и 49%, соответственно. У ели

средний диаметр возрос на 35 %, у березы – на 28 %. Наименьшие значения у березы были обусловлены, на наш взгляд, высоким, близким к предельному, возрастом деревьев.

Динамика средней высоты на опытном участке имела иной характер. Наибольшие темпы увеличения средней высоты были зафиксированы у ели (44 %). Некоторое увеличение средней высоты наблюдалось и у сосны обоих поколений (около 20 %). У березы увеличение средней высоты за период наблюдений было минимальным (5 %).

На контрольном участке увеличение средних диаметров сосны обоих поколений и березы было менее выражено, чем на опытном (до 20–25 %). Аналогичная тенденция наблюдалась и в динамике средней высоты (+15–20 %). В то же время у ели, напротив, относительное увеличение средних диаметра и высоты оказалось выше, чем на опытном участке. Это, скорее всего, может объясняться различиями в динамике численности тонкомерной части древостоя. На опытном участке за весь период наблюдений количество деревьев ели в ступенях толщины 6–10 см увеличилось на 33 %, тогда как на контроле сократилось на 86 %. Таким образом, интенсивное пополнение пересчетной части древостоя опытного участка за счет подроста ели сдерживало увеличение показателя среднего диаметра и высоты. На контроле пополнение было значительно слабее, что привело

к более выраженной динамике средних показателей ели.

Изменение запаса. Сравнительный анализ динамики прироста по запасу древесины выявил существенные различия между опытным и контрольным участками (рис. 3). На опытном участке после изъятия более половины наличного запаса, к 2022 г. запас древесины еще не полностью восстановился и составил 236 м³/га, или 86 % от исходного запаса до проведения рубки. За первые 17 лет после рубки запас увеличился на 58 % по отношению к значению сразу после рубки, а в последующие 9 лет прирост увеличился еще на 33 % к значению запаса на 2013 г., что свидетельствует об ускорении восстановительных процессов в период наблюдений с 2013 по 2022, что отмечалось и ранее [Дерюгин, Глазунов, 2018; Галактионов и др., 2025]. На контрольном участке запас древесины за первые 17 лет увеличился на 10 % по сравнению с 1996 г. и к 2022 г. составил 14 % от исходного.

Текущий среднепериодический прирост на опытном участке в среднем за весь период наблюдений (27 лет) составил 4,8 м³/га в год, что в 3 раза превышало показатель контрольного участка (1,6 м³/га в год). Рассчитанный за последние 9 лет показатель на опытном участке достиг 6,6 м³/га в год, что более чем в 4,5 раза превышало значение контрольного участка за тот же период (1,44 м³/га в год).

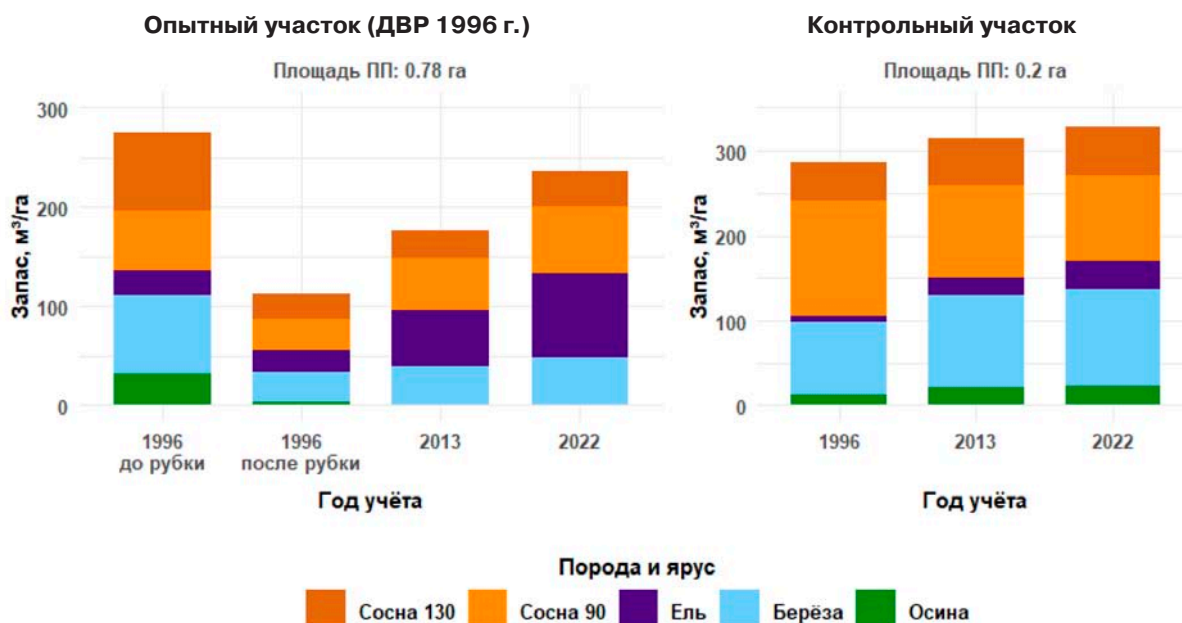


Рис. 3. Динамика запаса древесины по породам после добровольно-выборочной рубки 1996 г. на опытном и контрольном участках (1996–2022 гг.)

Fig. 3. Dynamics of timber stock by species after selective cutting in 1996 on the experimental and control plots (1996–2022)

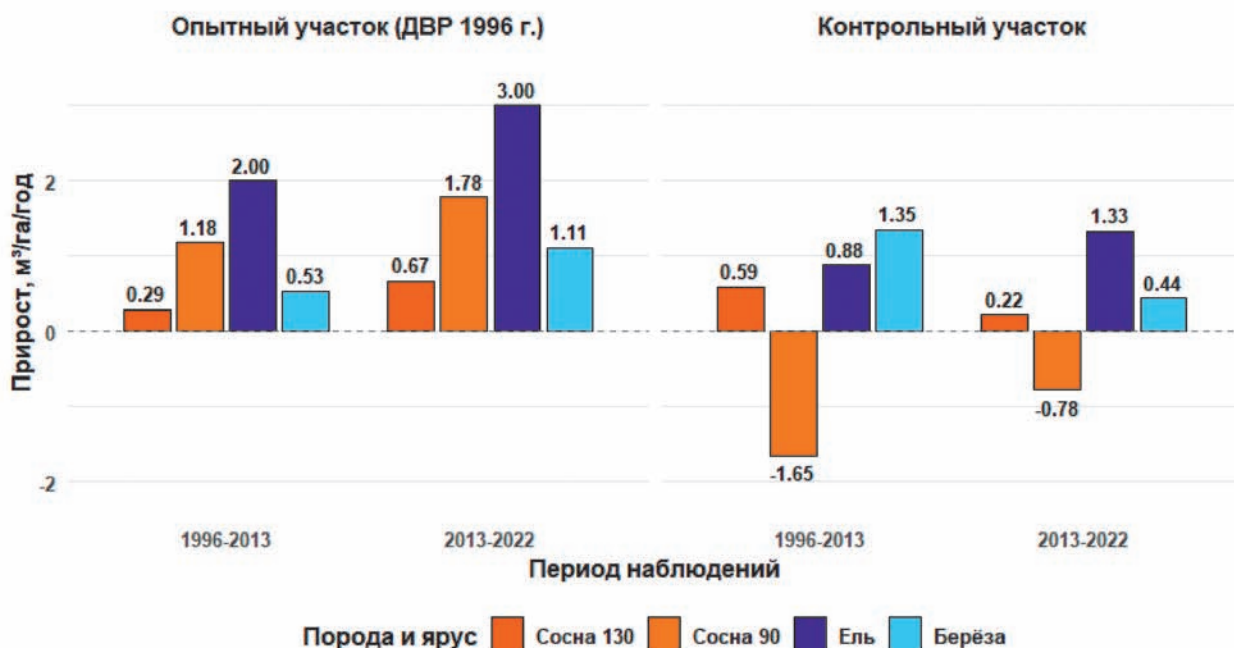


Рис. 4. Динамика изменения запаса после добровольно-выборочной рубки 1996 г. на опытном и контрольном участках (1996–2022 гг.)

Fig. 4. Dynamics of stand volume changes after selective cutting in 1996 on the experimental and control plots (1996–2022)

Для уточнения причин выявленных различий в величине текущего среднепериодического прироста был выполнен анализ вклада древесных пород в его формирование. На опытном участке в период с 1996 по 2013 г. текущий среднепериодический прирост характеризовался доминированием хвойных (рис. 4). Наибольший вклад в суммарный прирост обеспечивала ель, доля которой составляла 50 %, еще 30 % формировала сосна младшего поколения. Участие березы и старшего поколения сосны было существенно ниже – 13 и 7 %, соответственно. В период с 2013 по 2022 г. соотношение изменилось незначительно, поскольку участие ели и сосны младшего поколения в суммарном приросте несколько снизилось (до 46 и 27 %, соответственно), а сосны старшего поколения и березы чуть возросло (до 10 %), что в целом свидетельствует о сохранении ключевой роли ели и молодого поколения сосны в текущем формировании запаса.

На контрольном участке в 1996–2013 гг. текущий среднепериодический прирост формировался за счет березы (50 %), ели (33 %) и осины (17 %). В 2013–2022 гг. ведущую роль заняла ель, обеспечившая 67 % прироста, тогда как вклад березы и осины сократился до 22 и 11 %, соответственно. При этом отмеченный ранее интенсивный отпад сосны на контроле привел к снижению запаса этой породы, что оказало

сдерживающее влияние на величину общего (суммарного) прироста по запасу древостоя с 1996 по 2022 г.

В отличие от контроля, где распределение прироста было связано преимущественно с отпадом сосны младшего поколения, на опытном участке ключевую роль в формировании запаса сохраняли хвойные породы, в особенности ель. Вероятно, в первые годы после рубки древостой адаптировался к измененным условиям – путем перестройки корневой системы, изменения соотношения надземных и подземных частей, а также перераспределением физиологических ресурсов [Данилик и др., 1976; Борисов, Иванов, 2022]. Следует учитывать, что на момент проведения рубки ель относилась преимущественно к категории тонкомера и не вносила значительный вклад в общий запас [Ананьев и др., 2017]. Это соответствует общепринятому мнению о росте ели после рубок, когда максимальный прирост наблюдается не сразу, а спустя определенный период, необходимый для адаптации [Чиндяев, Матвеева, 2003]. Таким образом, ускорение восстановления запаса во второй половине периода наблюдений объясняется тем, что ель начинает активно развиваться и формировать новый ярус [Дерюгин, 2021].

Полученные результаты свидетельствуют об увеличении общей производительности

древостоя после проведения рубки, что согласуется с представлениями о повышении использования продукционного потенциала местообитания за счет улучшения условий роста оставшихся деревьев и перераспределения ресурсов между породами [Матюшкин, Мошников, 2016; Иванов, Семенякин, 2021].

На фоне приведенных изменений в динамике различных показателей изменение породного состава является одним из наиболее показательных аспектов трансформации насаждения. Доля ели в составе возросла с 2,2 до 3,5, сосны 110 лет снизилась с 2,1 до 1,5, а для сосны 70 лет сохранилась на уровне 2,9. Участие березы снизилось с 2,6 после рубки до 2,1 к 2022 г., осина полностью исчезла из состава насаждений. На контрольном участке наблюдается иная тенденция: береза и осина за весь период наблюдений суммарно нарастили свою долю с 3,4 до 4,2 единицы против 2,8 и 2,1 единицы на опытном участке. Доля ели также несколько увеличилась, но менее значимо, чем на опытном участке (с 0,2 до 1,0).

Это свидетельствует о том, что ДВР не только создала благоприятные условия для активного развития ели, но и способствовала изменению соотношения пород в древостое – увеличению доли ели и соответствующему сокращению участия лиственных пород, тогда как на контроле доля лиственных продолжила увеличиваться. Согласно полученным данным, увеличение доли ели в составе на опытном участке было более значительным, чем на контроле, при этом доля сосны младшего поколения сохранилась на уровне 1996 г. Это позволяет предположить, что ДВР в долгосрочной перспективе может несколько ускорить естественный процесс

сукцессионной смены сосняка ельником [Беляева, Грязькин, 2012]. Причины могут заключаться в улучшении светового режима, снижении конкуренции за воду и питательные вещества, а также в создании благоприятных условий для развития подроста ели, который в условиях высокой полноты соснового насаждения обычно находится в угнетенном состоянии [Ипатов, 2010; Коновалов, Зарубина, 2011].

Естественное возобновление. До проведения рубки в 1996 г. на опытных участках были отмечены единичные жизнеспособные экземпляры подроста хвойных и лиственных пород. Произошедшие после выборочной рубки изменения экологических условий (освещенности, температурного режима, почвенного питания) существенным образом отразились на обилии и успешности последующего естественного возобновления. К концу второго (2013 г.) и середине третьего (2022 г.) десятилетия на участках после рубки густота подроста колебалась в пределах 4 тыс. шт./га, в то время как на контроле его число в эти периоды составляло, соответственно, 0,5 и 0,8 тыс. шт./га (табл. 2). При этом доля сосны и ели на участках, пройденных выборочной рубкой, была равна 65 %, при их встречаемости 23 %.

Схожие результаты были получены при исследовании выборочных и постепенных рубок в сосново- и елово-лиственных древостоях зеленомошной группы типов леса Ленинградской и Архангельской областей [Беляева и др., 2012; Ильинцев и др., 2017], ленточных боров Алтайского края [Малиновских, Маленко, 2018], где рубки также существенно увеличили численность хвойного подроста. Авторы подчеркивают, что, несмотря на существенную

Таблица 2. Динамика естественного возобновления после добровольно-выборочной рубки и на контрольном участке

Table 2. Dynamics of natural regeneration after selective cutting and on the control plot

Вариант опыта Treatment	Год учета Year	Средняя высота, м Mean height, m				Густота, шт./га Density, ind./ha
		Количество экземпляров, шт./га Number of individuals, ind./ha				
		Сосна Pine	Ель Spruce	Береза Birch	Осина Aspen	
Рубка Cutting	2013	$\frac{0,8}{634}$	$\frac{0,8}{1444}$	$\frac{1,0}{141}$	$\frac{1,1}{1655}$	3873
	2022	$\frac{0,8}{1117}$	$\frac{0,8}{1480}$	$\frac{1,4}{698}$	$\frac{1,1}{644}$	3937
Контроль Control	2013	–	$\frac{1,0}{455}$	–	–	455
	2022	$\frac{0,1}{50}$	$\frac{0,4}{600}$	$\frac{1,8}{50}$	$\frac{0,8}{100}$	800

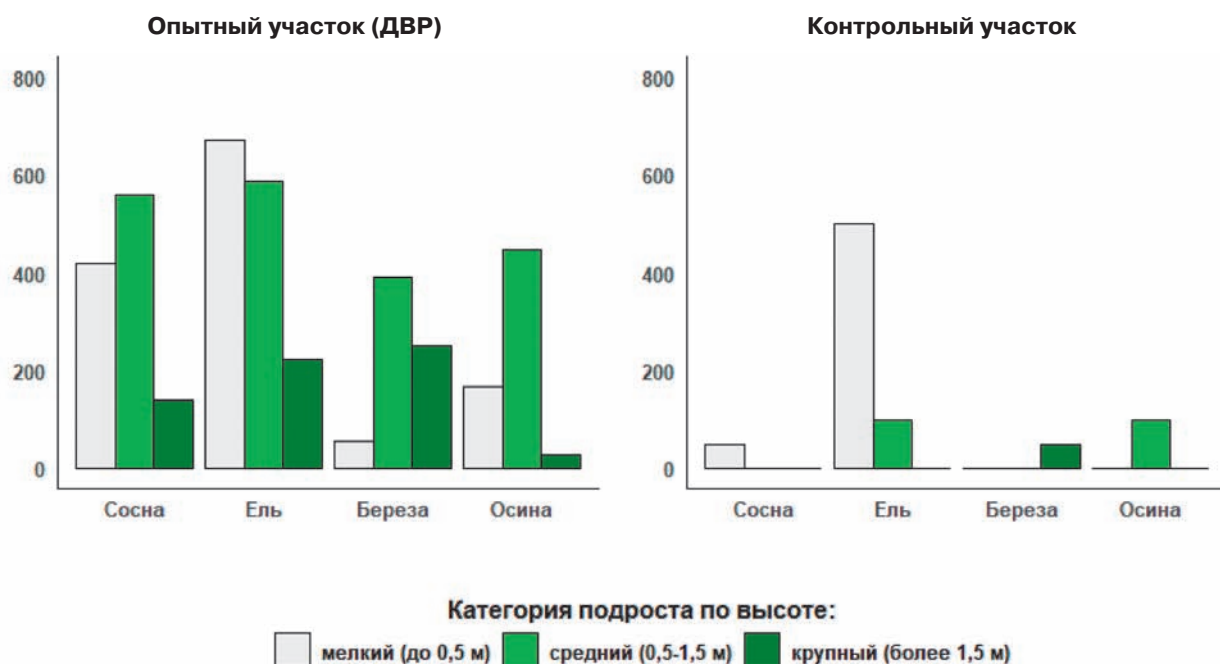


Рис. 5. Распределение подроста хвойных и лиственных пород по категориям крупности через 27 лет после добровольно-выборочной рубки и на контрольном участке

Fig. 5. Distribution of coniferous and deciduous species regeneration by height categories 27 years after selective cutting and on the control plot

роль экологических факторов, успешность лесовозобновления после выборочных рубок зависит от исходного состава насаждения, сомкнутости и пространственной структуры оставленного после рубки древостоя, а также от проективного покрытия мхов и доли растений, образующих дернину.

Изменения в породной структуре подроста за наблюдаемый период (1996–2022 гг.) на участке, пройденном ДВР, связаны преимущественно с увеличением численности подроста хвойных пород (в том числе светолюбивой сосны), а также подроста березы и со снижением численности молодого поколения осины (с 1,66 тыс. шт./га в 2013 г. до 0,64 тыс. шт./га в 2022 г.). Последнее вполне закономерно, поскольку поросль осины, активно появляющаяся на участках, пройденных выборочными рубками, в течение нескольких десятилетий роста под пологом оставленного древостоя угнетается и впоследствии усыхает [Куприянов, Шершнев, 2006; Yang, Ma, 2018; Климчик, Бельчина, 2021].

Проведение ДВР отразилось на распределении естественного возобновления по категориям крупности (рис. 5). Спустя 27 лет после рубки количество крупного подроста хвойных пород составляло 0,36 тыс. шт./га, или 14 % от общего числа хвойного подроста, при доле среднего и мелкого подроста хвойных, соответственно, 44 % (1,15 тыс. шт./га) и 41 %

(1,09 тыс. шт./га). В то же время на контрольном участке подрост сосны и ели представлен преимущественно мелкими экземплярами, доля которых достигала 85 % (или 0,55 тыс. шт./га) от общего числа хвойного подроста.

Следует отметить, что, несмотря на ранее приведенные данные о снижении численности осины, доля ее средних и крупных экземпляров (0,47 тыс. шт./га), а также доля березы этих категорий (0,64 тыс. шт./га) остается на данный момент в пологе возобновления довольно существенной, что указывает на то, что названные породы, так же как и хвойные породы, будут постепенно входить в состав древесного яруса, образуя смешанное хвойно-лиственное насаждение.

Заключение

Полученные результаты не могут служить основанием для широкого применения высокоинтенсивных добровольно-выборочных рубок в защитных лесах.

Установлено, что добровольно-выборочная рубка выборкой 59 % по запасу не привела к снижению производительности древостоя и его устойчивости. В древостое на участке с рубкой отмечено снижение интенсивности естественного отпада по сравнению с контролем, а также увеличение общей густоты

за счет активного пополнения перерубленной части древостоя елью. На контрольном участке наблюдается постепенное сокращение общей численности деревьев вследствие интенсивного отпада угнетенной сосны и березы.

Динамика таксационных показателей свидетельствует об улучшении условий роста оставшихся деревьев после рубки. На опытном участке зафиксировано значительное увеличение среднего диаметра обоих поколений сосны и ели, а также средней высоты ели.

Запас древесины на участке, пройденном рубкой, характеризовался стабильным ростом на протяжении всего периода наблюдений. Текущий среднепериодический прирост оказался кратно выше, чем на контрольном участке. Формирование запаса на опытном участке обеспечивалось преимущественно хвойными породами, прежде всего елью и сосной младшего поколения, что отражает тенденцию к изменению структуры древостоя в перспективе.

Проведение ДВР способствовало трансформации породного состава: доля ели существенно увеличилась, лиственных пород – снизилась. Сохранение доли сосны младшего поколения на исходном уровне при росте участка ели позволяет рассматривать выявленные изменения как вероятный признак долгосрочной смены пород в насаждении без снижения его производительности и устойчивости.

Анализ динамики состава и численности подроста указывает, что ДВР в смешанном хвойно-лиственном древостое черничного типа способствует усилению потенциала естественного возобновления древесных пород, в том числе сосны и ели, доля которых в составе подроста постепенно возрастает, что в перспективе может способствовать сохранению доминирования хвойных в сообществе.

В целом результаты исследования показывают, что ДВР даже высокой интенсивности в условиях защитных лесов не только обеспечивает восстановление запаса, но и способствует формированию устойчивых, структурно сбалансированных и производительных древостоев. Это подтверждает целесообразность применения данного вида рубок как инструмента поддержания функций защитных лесов при одновременном получении древесной продукции. Однако экстраполировать данные результаты на другие лесорастительные условия следует с осторожностью, так как рубки такой высокой интенсивности в насаждениях с иными лесорастительными и структурными характеристиками могут приводить к различным, в том числе неблагоприятным, последствиям.

Литература

Ананьев В. А., Грабовик С. И., Мошников С. А. Особенности формирования еловых древостоев после осушения и рубок // Труды Санкт-Петербургского научно-исследовательского института лесного хозяйства. 2017. № 2. С. 57–66.

Антанайтис В. В., Загребев В. В. Прирост леса. 2-е изд., перераб. М.: Лесн. пром-сть, 1981. 200 с.

Белов Л. А., Клям О. А., Сураев П. Н. Влияние выборочных рубок на подрост предварительной генерации в сосняках ягодникового типа леса // Леса России и хозяйство в них. 2022. № 1 (80). С. 37–47.

Беляева Н. В., Грязькин А. В. Трансформация структуры молодого поколения ели после проведения несплошных рубок // Известия высших учебных заведений. Лесной журнал. 2012. № 6 (330). С. 44–51.

Беляева Н. В., Грязькин А. В., Кази И. А. Влияние выборочных рубок на развитие нижних ярусов растительности // Вестник Моск. гос. ун-та леса – Лесной вестник. 2012. № 3. С. 34–41.

Беспалов Ю. В., Игнатовский О. А., Осипенко А. Е., Залесов С. В. Обеспеченность подростом и обоснование вида рубок спелых и перестойных насаждений в ленточных борах Алтая // Леса России и хозяйство в них. 2025. № 4 (95). С. 4–11. doi: 10.51318/FRET.2025.95.4.001

Богданов А. П., Ильинцев А. С., Третьяков С. В., Коптев С. В. Оценка лесоводственной эффективности проходных рубок в северотаежном лесном районе // Лесотехнический журнал. 2025. Т. 15, № 4 (60). С. 23–38. doi: 10.34220/issn.2222-7962/2025.4/2

Борисов А. Н., Иванов В. В. Имитационное моделирование роста сосновых древостоев // Сибирский лесной журнал. 2022. № 3. С. 40–47. doi: 10.15372/SJFS20220305

Бунькова Н. П., Платонов Е. П. Значение рекреационных лесов, пути повышения их устойчивости и рекреационной привлекательности // Вестник биотехнологии. 2021. № 1. С. 24.

Галактионов О. Н., Васильев А. А., Елхова М. А., Кемпи Е. А., Гурылева Е. М. Методы управления развитием древостоев при проведении несплошных рубок // Resources and Technology. 2025. Т. 22, № 2. С. 84–114. doi: 10.15393/j2.art.2025.8563

Данилик В. Н. и др. Рост ели после рубок ухода различной интенсивности // Леса Урала и хозяйство в них. 1976. № 9. С. 98–109.

Данилов Д. А., Яковлев А. А. Особенности распространения смешанных хвойных древостоев в Лужско-Волховском ландшафтном округе // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 2024. № 234. С. 80–101.

Дерюгин А. А. Формирование еловых древостоев в парцеллярных структурах с одинаковой густотой предварительной генерации ели после рубки березняка // Сибирский лесной журнал. 2021. № 2. С. 96–102. doi: 10.15372/SJFS20210209

Дерюгин А. А., Глазунов Ю. Б. Рост деревьев ели предварительного возобновления после рубки березняков в подзоне южной тайги Русской равнины // Вестник Поволжского гос. технол. ун-та. Сер. Лес.

Экология. Природопользование. 2018. № 2 (38). С. 5–18. doi: 10.15350/2306-2827.2018.2.5

Загидуллина А. Т. Пространственная структура, динамика и продуктивность лишайниково-зеленомошных сосняков: Карельский лесной район: дис. ... канд. биол. наук. СПб., 2021. 171 с.

Залесов С. В., Бачурин А. В., Бачурина С. В. Состояние лесных насаждений, подверженных влиянию промышленных поллютантов ЗАО «Карабаш-медь», и реакция их компонентов на проведение рубок обновления. Екатеринбург: Уральский гос. лесотехн. ун-т, 2017. 277 с.

Замолодчиков Д. Г., Иванов А. В., Грабовский В. И., Юст Н. А., Тимченко Н. А. Среодообразующие функции защитных лесов Амурской области // Сибирский лесной журнал. 2022. № 6. С. 12–21. doi: 10.15372/SJFS20220602

Зарубина Л. В., Кулакова Е. А. Оценка естественного возобновления после проходных рубок в условиях Вологодской области // Вестник Бурятской гос. сельскохозяйственной академии им. В. Р. Филиппова. 2020. № 3. С. 97–103.

Зарубина Л. В., Коновалов В. Н., Феклистов П. А., Клевцов Д. Н., Копытков В. В. Оценка состояния хвойных деревьев на вырубках в условиях Европейского Севера // Вестник Северного (Арктического) федерального университета. Сер. Естественные науки. 2015. № 1. С. 85–94.

Зарубина Л. В., Макаров С. С., Кузнецова И. Б. Влияние структурной дифференциации деревьев и выборочной рубки на физиологические процессы сосны обыкновенной // Сибирский лесной журнал. 2024. № 4. С. 84–94. doi: 10.15372/SJFS20240408

Иванов В. В., Семенякин Д. А. Влияние выборочных рубок на продуктивность сосновых древостоев в условиях Красноярской лесостепи // Сибирский лесной журнал. 2021. № 1. С. 58–67.

Иванова О. И., Бураков Д. А. Эрозия почв: учебное пособие. Красноярск: Красноярский ГАУ, 2020. 103 с.

Ильинцев А. С., Третьяков С. В., Наквасина Е. Н., Амосова И. Б., Алейников А. А., Богданов А. П. Влияние длительно-постепенных рубок в смешанных сосновых насаждениях на естественное лесовозобновление, живой напочвенный покров и некоторые свойства верхних горизонтов почвы // Лесотехнический журнал. 2017. Т. 7, № 3 (27). С. 85–99. doi: 10.12737/article_59c225e4a23713.58019900

Ипатов В. С. Дифференциация деревьев в лесных сообществах // Биосфера. 2010. Т. 2, № 4. С. 544–553.

Климчик Г. Я., Бельчина О. Г. Влияние сплошно-лесосечных и равномерно-постепенных рубок главного пользования на возобновление и живой напочвенный покров ельников орляковых и кисличных в первые годы после рубок // Труды БГТУ. Сер. Лесное хозяйство, природопользование и переработка возобновляемых ресурсов. 2021. № 1 (240). С. 6–12. doi: 10.52065/2519-402x-2021-240-1-5-12

Ковалев А. П., Алексеенко А. Ю., Качанова Т. Г. Лесоводственные принципы выбора способов технологий рубок в лесах Дальнего Востока // Сибирский лесной журнал. 2024. № 5. С. 96–102. doi: 10.15372/SJFS20240510

Ковязин В. Ф., Аникин А. С., Минаев В. Н., Беляева Н. В. Основы лесного хозяйства и таксация леса: учебное пособие для студентов, обучающихся по специальностям 250300 «Технология и оборудование лесозаготовительного и деревообрабатывающего производств» и 120303 «Городской кадастр». СПб. [и др.]: Лань, 2008. 380 с.

Коновалов В. Н. Особенности физиологических процессов у сосны и ели при сплошных и выборочных рубках // Arctic Environmental Research. 2011. № 2. С. 53–60.

Коновалов В. Н., Зарубина Л. В. Биологические особенности подроста ели в березняках черничных после выборочных рубок // Вестник Красноярского гос. аграрного ун-та. 2011. № 8 (59). С. 99–104.

Коротков В. Н. Основные концепции и методы восстановления природных лесов Восточной Европы // Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2017. Т. 2, № 1. С. 1–18. doi: 10.21685/2500-0578-2017-1-1

Куприянов А. Н., Шершнева В. И. Формирование полога возобновления после рубок в Верхне-Обском бору // Ботанические исследования Сибири и Казахстана. 2006. № 12. С. 115–119.

Лазарева М. С. Лесоводство: рубки главного пользования: практическое пособие. Гомель: Гомельский гос. ун-т им. Ф. Скорины, 2017. 43 с.

Лесной кодекс Российской Федерации от 04.12.2006 № 200-ФЗ (ред. от 29.12.2025) / Справочно-правовая система «Консультант Плюс». http://www.consultant.ru/document/cons_doc_LAW_64299/ (дата обращения: 12.02.2026).

Малиновских А. А., Маленко А. А. Процесс естественного возобновления сосны обыкновенной после выборочных рубок в спелых и перестойных насаждениях в ленточных борах Алтайского края // Вестник Алтайского гос. аграрного ун-та. 2018. № 1 (159). С. 67–72.

Матюшкин В. А., Мошников С. А. Влияние комплекса лесохозяйственных мероприятий на формирование и продуктивность осушаемого сосняка травяно-сфагнового // Труды Санкт-Петербургского науч.-исслед. ин-та лесного хозяйства. 2016. № 3. С. 39–49.

Мелехов И. С. Рубки главного пользования. 2-е изд., испр. и доп. М.: Лесн. пром-сть, 1966. 374 с.

Неволин О. А., Третьяков С. В., Еремина О. О. Биологическое и хозяйственное значение сопутствующих пород в сосняках Европейского Севера России // Известия высших учебных заведений. Лесной журнал. 2003. № 1. С. 1–16.

Неволин О. А., Третьяков С. В., Еремина О. О. Продуктивность смешанных сосняков Европейского Севера и организация хозяйства в них // Известия высших учебных заведений. Лесной журнал. 2004. № 3. С. 26–37.

Носников В. Д., Гардинер Б., Донис Я., Федорович Л. Обзор существующих лесоводственных подходов под влиянием неблагоприятных погодных явлений и рекомендации по увеличению устойчивости лесов к ветровалам в Беларуси. Минск, 2018. 62 с.

Об утверждении правил лесовосстановления, состава проекта лесовосстановления, порядка разработки проекта лесовосстановления и внесения в него изменений. Приказ Минприроды от 29.12.2021

№ 1024. URL: <http://www.consultant.ru/> (дата обращения: 18.02.2026).

О состоянии окружающей среды Республики Карелия в 2024 году: информационное электронное издание. Государственный доклад / Министерство природных ресурсов и экологии Республики Карелия; редакционная коллегия: О.Л. Кузнецов, В.В. Каргинова-Губинова, Е.Г. Полина. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2025.

Рожков Л.Н., Ерошкина И.Ф., Клыш А.С., Малашев Д.Г., Мухуров Л.И. Несплошная рубка и возобновление леса – единый технологический процесс // Труды БГТУ. Сер. Лесное хозяйство, природопользование и переработка возобновляемых ресурсов. 2017. № 2 (198). С. 93–101.

Рубцов М.В., Глазунов Ю.Б., Николаев Д.К. Восстановление ели под пологом культур сосны на суглинистых почвах в центре Русской равнины // Лесной вестник. 2014. Т. 18, № 1 (100). С. 64–72.

Семенякин Д.А. Естественное возобновление после несплошных рубок в сосновых лесах Красноярской лесостепи // Сибирский лесной журнал. 2019. № 6. С. 63.

Сеннов С.Н. Уход за лесом: экологические основы. М.: Лесн. пром-сть, 1984. 127 с.

Синькевич С.М. Лесоводственная эффективность чересполосно-постепенной рубки в сосняке среднетаежной подзоны Карелии // Сибирский лесной журнал. 2022. № 2. С. 21–28. doi: 10.15372/SJFS20220203

Столяров Д.П., Кузнецова В.Г. Разновозрастные ельники и ведение хозяйства в них. М.: Лесн. пром-сть, 1979. 167 с.

Теринов Н.Н., Терехов Г.Г., Толкач О.В. Сохранность древостоев и лесообразовательный процесс после сплошных и выборочных рубок в производных мягколиственных насаждениях // Леса России и хозяйство в них. 2023. № 4 (87). С. 18–27. doi: 10.51318/FRET.2023.87.4.001

Тихонов И.И., Якушева Т.В. Выборочные рубки, проблемы и варианты решений // Известия высших учебных заведений. Лесной журнал. 2016. № 2 (350). С. 9–18.

Толстиков А.Ю. Лесоводственная эффективность выборочных рубок спелых и перестойных насаждений и специализированных рубок ухода в ленточных борах Алтайского края: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Екатеринбург, 2019. 20 с.

Тужилкина В.В. Функциональная характеристика хвои подроста ели сибирской под пологом и на вырубке ельника черничного в подзоне средней тайги // Известия высших учебных заведений. Лесной журнал. 2022. № 6 (390). С. 107–116. doi: 10.37482/0536-1036-2022-6-07-116

Чиндяев А.С., Матвеева М.А. Влияние выборочных рубок на рост мелиорированных еловых древостоев // Леса Урала и хозяйство в них. 2003. № 23. С. 288–293.

Bielak K., Dudzińska M., Pretzsch H. Mixed stands of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst) can be more productive than monocultures. Evidence from over 100 years of observation of long-term experiments // Forest Sys-

tems. 2014. Vol. 23, no. 3. P. 573–589. doi: 10.5424/fs/2014233-06166

Gorzelak M., Asay F., Pickles B., Simard S. Inter-plant communication through mycorrhizal networks mediates complex adaptive behaviour in plant communities // AoB PLANTS. 2015. Vol. 7. P. 1–13. doi: 10.1093/aobpla/plv050

Jactel H., Moreira X., Castagneyrol B. Tree diversity and forest resistance to insect pests: patterns, mechanisms, and prospects // Annual Review of Entomology. 2021. Vol. 66, no. 1. P. 277–296. doi: 10.1146/annurev-ento-041720-075234

R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. Vienna: R Foundation for Statistical Computing, 2025. URL: <https://www.R-project.org/> (дата обращения: 25.05.2026).

Ruiz-Peinado R., Pretzsch H., Löf M. et al. Mixing effects on Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) productivity along a climatic gradient across Europe // Forest Ecology and Management. 2021. Vol. 482. Art. 118834. doi: 10.1016/j.foreco.2020.118834

Yang H., Man R. Effects of partial harvesting on species and structural diversity in aspen-dominated boreal mixed wood stands // Forest Ecology and Management. 2018. Vol. 409. P. 653–659. doi: 10.1016/j.foreco.2017.12.003

References

Anan'ev V. A., Grabovik S.I., Moshnikov S.A. Features of Norway spruce stand formation after drainage and cuttings. *Trudy Sankt-Peterburgskogo nauchno-issledovatel'skogo instituta lesnogo khozyaistva = Proceedings of St. Petersburg Forestry Research Institute*. 2017;2:57–66. (In Russ.)

Antanaitis V.V., Zagreev V.V. Forest increment. 2nd ed., rev. Moscow: Lesnaya promyshlennost'; 1981. 200 p. (In Russ.)

Belov L.A., Klyam O.A., Suraev P.N. Effect of selective cuttings on advance regeneration in pine stands of the berry forest type. *Lesa Rossii i khozyaistvo v nikh = Forests of Russia and Economy in them*. 2022;1 (80):37–47. (In Russ.)

Belyaeva N. V., Gryaz'kin A. V. Transformation of the structure of the young generation of Norway spruce after non-clear cuttings. *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedenii. Lesnoi zhurnal = Russian Forestry Journal*. 2012;6(330):44–51. (In Russ.)

Belyaeva N. V., Gryaz'kin A. V., Kazi I. A. Effect of selective cuttings on the development of lower vegetation layers. *Vestnik Moskovskogo gos. universiteta lesa – Lesnoi vestnik = Forestry Bulletin*. 2012;3:34–41. (In Russ.)

Bespalov Yu. V., Ignatovskii O. A., Osipenko A. E., Zalesov S. V. Regeneration stocking and justification of cutting types in mature and overmature stands of the Altai ribbon pine forests. *Lesa Rossii i khozyaistvo v nikh = Forests of Russia and Economy in them*. 2025;4(95):4–11. (In Russ.)

Bielak K., Dudzińska M., Pretzsch H. Mixed stands of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst) can be more productive than monocultures. Evidence from over 100 years of

- observation of long-term experiments. *Forest Systems*. 2014;23 (3):573–589. doi: 10.5424/fs/2014233-06166
- Bogdanov A. P., Il'intsev A. S., Tret'yakov S. V., Koptev S. V. Assessment of silvicultural effectiveness of thinning in the northern taiga forest region. *Lesotekhnicheskii zhurnal = Forestry Engineering Journal*. 2025;15(4):23–38. (In Russ.). doi: 10.34220/issn.2222-7962/2025.4/2
- Borisov A. N., Ivanov V. V. Simulation modeling of pine stand growth. *Sibirskii lesnoi zhurnal = Siberian Journal of Forest Science*. 2022;3:40–47. (In Russ.). doi: 10.15372/SJFS20220305
- Bun'kova N. P., Platonov E. P. The importance of recreational forests and ways to increase their stability and recreational attractiveness. *Vestnik biotekhnologii = Biotechnology Bulletin*. 2021;1:24. (In Russ.)
- Chindyaev A. S., Matveeva M. A. Effect of selective cuttings on the growth of drained spruce stands. *Lesnaya Urala i khozyaystvo v nikh = Forests of the Urals and their Management*. 2003;23:288–293. (In Russ.)
- Danilik V. N. et al. Growth of Norway spruce after thinning of different intensities. *Lesnaya Urala i khozyaystvo v nikh = Forests of the Urals and their Management*. 1976;9:98–109. (In Russ.)
- Danilov D. A., Yakovlev A. A. Features of the distribution of mixed coniferous stands in the Luga-Volkhov landscape district. *Izvestiya Sankt-Peterburgskoi lesotekhnicheskoi akademii = Proceedings of the St. Petersburg Forestry Engineering Academy*. 2024;234:80–101. (In Russ.)
- Deryugin A. A. Formation of spruce stands in parcel structures with the same density of advance spruce regeneration after birch stand cutting. *Sibirskii lesnoi zhurnal = Siberian Journal of Forest Science*. 2021;2:96–102. (In Russ.). doi: 10.15372/SJFS20210209
- Deryugin A. A., Glazunov Yu. B. Growth of advance-regeneration spruce trees after cutting of birch stands in the southern taiga subzone of the Russian Plain. *Vestnik Povolzhskogo gos. tekhnologicheskogo universiteta. Seriya: Les. Ekologiya. Prirodopol'zovanie = Vestnik of Volga State University of Technology. Series: Forest. Ecology. Nature Management*. 2018;2(38):5–18. (In Russ.). doi: 10.15350/2306-2827.2018.2.5
- Forest Code of the Russian Federation of 04.12.2006 No. 200-FZ (as amended on 29.12.2025). Consultant-Plus legal reference system. URL: http://www.consultant.ru/document/cons_doc_LAW_64299/ (accessed 12.02.2026). (In Russ.)
- Galaktionov O. N., Vasil'ev A. A., Elkhova M. A., Kempf E. A., Guryleva E. M. Methods of managing stand development during non-clear cuttings. *Resources and Technology*. 2025;22(2):84–114. (In Russ.). doi: 10.15393/j2.art.2025.8563
- Gozezelak M. A., Asay A. K., Pickles B. J., Simard S. W. Inter-plant communication through mycorrhizal networks mediates complex adaptive behaviour in plant communities. *AoB PLANTS*. 2015;7:1–13. doi: 10.1093/aobpla/plv050
- Il'intsev A. S., Tret'yakov S. V., Nakvasina E. N., Amosova I. B., Aleinikov A. A., Bogdanov A. P. Effect of long-gradual cuttings in mixed pine stands on natural regeneration, ground vegetation and some properties of upper soil horizons. *Lesotekhnicheskii zhurnal = Forestry Engineering Journal*. 2017;7(3):85–99. (In Russ.). doi: 10.12737/article_59c225e4a23713.58019900
- Ipatov V. S. Differentiation of trees in forest communities. *Biosfera = Biosphere*. 2010;2(4):544–553. (In Russ.)
- Ivanov V. V., Semenyakin D. A. Effect of selective cuttings on productivity of pine stands in the Krasnoyarsk forest-steppe. *Sibirskii lesnoi zhurnal = Siberian Journal of Forest Science*. 2021;1:58–67. (In Russ.)
- Ivanova O. I., Burakov D. A. Soil erosion: a textbook. Krasnoyarsk: Krasnoyarsk State Agrarian University; 2020. 103 p. (In Russ.)
- Jactel H., Moreira X., Castagneyrol B. Tree diversity and forest resistance to insect pests: patterns, mechanisms, and prospects. *Annual Review of Entomology*. 2021;66(1):277–296. doi: 10.1146/annurev-ento-041720-075234
- Klimchik G. Ya., Bel'china O. G. Effect of clear and uniform shelterwood cuttings on regeneration and living ground cover of bracken and oxalis spruce forests in the first years after cuttings. *Trudy BGTU. Seriya: Lesnoe khozyaistvo, prirodopol'zovanie i pererabotka obnovlyayemykh resursov = Proceedings of BSTU. Series: Forestry, Nature Management and Processing of Renewable Resources*. 2021;1(240):6–12. (In Russ.). doi: 10.52065/2519-402x-2021-240-1-5-12
- Konovalov V. N. Features of physiological processes in pine and spruce under clear and selective cuttings. *Arctic Environmental Research*. 2011;2:53–60. (In Russ.)
- Konovalov V. N., Zarubina L. V. Biological features of spruce advance regeneration in bilberry birch stands after selective cuttings. *Vestnik Krasnoyarskogo gos. agrarnogo universiteta = Bulletin of Krasnoyarsk State Agrarian University*. 2011;8(59):99–104. (In Russ.)
- Korotkov V. N. Main concepts and methods for restoration of natural forests in Eastern Europe. *Russian Journal of Ecosystem Ecology*. 2017;2(1):1–18. (In Russ.). doi: 10.21685/2500-0578-2017-1-1
- Kovalev A. P., Alekseenko A. Yu., Kachanova T. G. Silvicultural principles for selecting methods and technologies of cuttings in the forests of the Russian Far East. *Sibirskii lesnoi zhurnal = Siberian Journal of Forest Science*. 2024;5:96–102. (In Russ.). doi: 10.15372/SJFS20240510
- Kovyazin V. F., Anikin A. S., Minaev V. N., Belyaeva N. V. Fundamentals of forestry and forest inventory: a textbook. St. Petersburg: Lan'; 2008. 380 p. (In Russ.)
- Kupriyanov A. N., Shershnev V. I. Formation of the regeneration canopy after cuttings in the Upper Ob pine forest. *Botanicheskie issledovaniya Sibiri i Kazakhstana = Botanical Studies of Siberia and Kazakhstan*. 2006;12:115–119. (In Russ.)
- Lazareva M. S. Silviculture: final felling: a practical manual. Gomel': Francisk Skorina Gomel State University; 2017. 43 p. (In Russ.)
- Malinovskikh A. A., Malenko A. A. Natural regeneration of Scots pine after selective cuttings in mature and overmature stands of the Altai Krai ribbon pine forests. *Vestnik Altaiskogo gos. agrarnogo universiteta = Bulletin of Altai State Agricultural University*. 2018;1(159):67–72. (In Russ.)
- Matyushkin V. A., Moshnikov S. A. Effect of a complex of silvicultural measures on the formation and productivity of drained herb-sphagnum pine stands. *Trudy*

Sankt-Peterburgskogo nauchno-issledovatel'skogo instituta lesnogo khozyaystva = *Proceedings of St. Petersburg Forestry Research Institute*. 2016;3:39–49. (In Russ.)

Melekhov I. S. Final cuttings. 2nd ed., rev. and enl. Moscow: Lesnaya promyshlennost'; 1966. 374 p. (In Russ.)

Nevolin O. A., Tret'yakov S. V., Eremina O. O. Biological and economic significance of accompanying species in pine stands of the European North of Russia. *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedenii. Lesnoi zhurnal = Russian Forestry Journal*. 2003;1:1–16. (In Russ.)

Nevolin O. A., Tret'yakov S. V., Eremina O. O. Productivity of mixed pine stands in the European North and management organization in them. *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedenii. Lesnoi zhurnal = Russian Forestry Journal*. 2004;3:26–37. (In Russ.)

Nosnikov V. D., Gardiner B., Donis J., Fedorovich L. Review of existing silvicultural approaches under the influence of adverse weather events and recommendations for increasing forest resistance to windthrow in Belarus. Minsk, 2018. 62 p. (In Russ.)

On approval of the Forest Regeneration Rules, the composition of a forest regeneration project, and the procedure for developing and amending such a project. Order of the Ministry of Natural Resources of Russia dated 29.12.2021 No. 1024. ConsultantPlus. URL: <http://www.consultant.ru/> (accessed 18.02.2026). (In Russ.)

Kuznetsov O. L., Karginova-Gubinova V. V., Polina E. G. (eds.). On the state of the environment of the Republic of Karelia in 2024: electronic information edition. State report. Petrozavodsk: KarRC RAS; 2025. (In Russ.)

R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. Vienna: R Foundation for Statistical Computing; 2025. URL: <https://www.R-project.org/> (accessed 25.05.2026).

Rozhkov L. N., Eroshkina I. F., Klysh A. S., Malashevich D. G., Mukhurov L. I. Non-clear cutting and forest regeneration as a unified technological process. *Trudy BGTU. Seriya: Lesnoe khozyaistvo, prirodopol'zovanie i pererabotka vozobnovlyаемых ресурсов = Proceedings of BSTU. Series: Forestry, Nature Management and Processing of Renewable Resources*. 2017;2(198):93–101. (In Russ.)

Rubtsov M. V., Glazunov Yu. B., Nikolaev D. K. Spruce recovery under the canopy of pine plantations on loamy soils in the center of the Russian Plain. *Lesnoi vestnik = Forestry Bulletin*. 2014;18(1):64–72. (In Russ.)

Ruiz-Peinado R., Pretzsch H., Löf M. et al. Mixing effects on Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) productivity along a climatic gradient across Europe. *Forest Ecology and Management*. 2021;482:118834. doi: 10.1016/j.foreco.2020.118834

Semenyakin D. A. Natural regeneration after non-clear cuttings in pine forests of the Krasnoyarsk forest-steppe. *Sibirskii lesnoi zhurnal = Siberian Journal of Forest Science*. 2019;6:63. (In Russ.)

Sennov S. N. Forest tending: ecological foundations. Moscow: Lesnaya promyshlennost'; 1984. 127 p. (In Russ.)

Sin'kevich S. M. Silvicultural effectiveness of strip shelterwood cutting in a pine stand of the middle-taiga subzone of Karelia. *Sibirskii lesnoi zhurnal = Siberian*

Journal of Forest Science. 2022;2:21–28. (In Russ.). doi: 10.15372/SJFS20220203

Stolyarov D. P., Kuznetsova V. G. Uneven-aged spruce forests and their management. Moscow: Lesnaya promyshlennost' Publ.; 1979. 167 p. (In Russ.)

Terinov N. N., Terekhov G. G., Tolkach O. V. Stand preservation and the forest-forming process after clear and selective cuttings in secondary softwood broad-leaved stands. *Les Rossii i khozyaystvo v nikh = Forests of Russia and Economy in them*. 2023;4(87):18–27. (In Russ.). doi: 10.51318/FRET.2023.87.4.001

Tikhonov I. I., Yakusheva T. V. Selective cuttings: problems and possible solutions. *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedenii. Lesnoi zhurnal = Russian Forestry Journal*. 2016;2(350):9–18. (In Russ.)

Tolstikov A. Yu. Silvicultural effectiveness of selective cuttings in mature and overmature stands and specialized tending cuttings in the Altai Krai ribbon pine forests: Summary of PhD (Cand. of Agric.) thesis. Yekaterinburg; 2019. 20 p. (In Russ.)

Tuzhilkina V. V. Functional characteristics of Siberian spruce regeneration needles under the canopy and in a bilberry spruce clearcut in the middle-taiga subzone. *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedenii. Lesnoi zhurnal = Russian Forestry Journal*. 2022;6(390):107–116. (In Russ.). doi: 10.37482/0536-1036-2022-6-107-116

Yang H., Man R. Effects of partial harvesting on species and structural diversity in aspen-dominated boreal mixed wood stands. *Forest Ecology and Management*. 2018;409:653–659. doi: 10.1016/j.foreco.2017.12.003

Zagidullina A. T. Spatial structure, dynamics and productivity of lichen-green moss pine forests: Karelian forest region: PhD (Cand. of Biol.) thesis. St. Petersburg; 2021. 171 p. (In Russ.)

Zalesov S. V., Bachurina A. V., Bachurina S. V. Condition of forest stands affected by industrial pollutants of JSC Karabashmed and response of their components to regeneration cuttings. Yekaterinburg: Ural State Forest Engineering University; 2017. 277 p. (In Russ.)

Zamolodchikov D. G., Ivanov A. V., Grabovskii V. I., Yust N. A., Timchenko N. A. Environment-forming functions of protective forests in Amur Oblast. *Sibirskii lesnoi zhurnal = Siberian Journal of Forest Science*. 2022;6:12–21. (In Russ.). doi: 10.15372/SJFS20220602

Zarubina L. V., Konovalov V. N., Feklistov P. A., Klevtsov D. N., Kopytkov V. V. Assessment of the condition of coniferous trees on clearcuts in the European North. *Vestnik Severnogo (Arkticheskogo) federal'nogo universiteta. Seriya: Estestvennye nauki = Vestnik of Northern (Arctic) Federal University. Series: Natural Sciences*. 2015;1:85–94. (In Russ.)

Zarubina L. V., Kulakova E. A. Assessment of natural regeneration after thinning in Vologda Oblast conditions. *Vestnik Buryatskoi gos. sel'skokhozyaystvennoi akademii im. V. R. Filippova = Bulletin of V. R. Filippov Buryat State Agricultural Academy*. 2020;3:97–103. (In Russ.)

Zarubina L. V., Makarov S. S., Kuznetsova I. B. Effect of structural differentiation of trees and selective cutting on physiological processes of Scots pine. *Sibirskii lesnoi zhurnal = Siberian Journal of Forest Science*. 2024;4:84–94. (In Russ.). doi: 10.15372/SJFS20240408

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Тесля Дмитрий Вадимович

аспирант, стажер-исследователь
e-mail: teslya.dmitriy@yandex.ru

Мошников Сергей Анатольевич

канд. с.-х. наук, ведущий научный сотрудник
e-mail: moshniks@mail.ru

Ананьев Владимир Александрович

канд. с.-х. наук, доцент, старший научный сотрудник,
ведущий научный сотрудник
e-mail: ananyev@krc.karelia.ru

Пеккоев Алексей Николаевич

канд. с.-х. наук, старший научный сотрудник
e-mail: pek-aleksei@list.ru

CONTRIBUTORS:

Teslya, Dmitry

Doctoral Student, Trainee Researcher

Moshnikov, Sergey

Cand. Sci. (Agr.), Leading Researcher

Ananyev, Vladimir

Cand. Sci. (Agr.), Associate Professor, Senior Researcher,
Leading Researcher

Pekkoev, Aleksey

Cand. Sci. (Agr.), Senior Researcher

УДК 630*5 (1–751.1)

СТРУКТУРНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ЛЕСНОГО ФОНДА НАЦИОНАЛЬНОГО ПАРКА «ПААНАЯРВИ»

Н. В. Петров^{1*}, Б. В. Раевский^{1, 2}, В. В. Тарасенко¹

¹Отдел комплексных научных исследований КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН» (ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910), *nvpetrov@krc.karelia.ru

²Институт леса КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН» (ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910)

Осуществлен всесторонний анализ цифровых картографических и атрибутивных баз данных лесного фонда национального парка «Паанаярви». В частности, проанализированы данные распределения лесного фонда по категориям земель, а покрытых лесом земель – по преобладающим породам, типам леса и классам бонитета. Особое внимание было уделено изучению структуры лесного массива в разрезе типов возрастных структур хвойных насаждений. Показано, что сосновые леса НП «Паанаярви» вплоть до 40-х гг. XX столетия подвергались существенному антропогенному воздействию, в то время как его ельники сохранились практически в естественном состоянии. Настоящим исследованием выявлено, что ни на одном из этапов «большого» сукцессионного цикла, несмотря на коренное изменение возрастной структуры древостоя и переход от условно-однородного состояния к абсолютной разновозрастности, резких падений величины запаса не происходит. Данная закономерность свидетельствует в пользу того, что в отсутствие катастрофических явлений коренные таежные леса могут устойчиво существовать в течение многих столетий.

Ключевые слова: лесоустройство; сосновые и еловые леса; возрастная структура; типы леса; динамика запаса; малонарушенные лесные территории

Для цитирования: Петров Н. В., Раевский Б. В., Тарасенко В. В. Структурные особенности лесного фонда национального парка «Паанаярви» // Труды Карельского научного центра РАН. 2026. № 7. С. 80–95. doi: 10.17076/eco2390

Финансирование. Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (FMEN-2022-0014), а также по проекту № ЭКО-25-2-001016 «Арктическая природа в Национальном парке „Паанаярви“: комплексный мониторинг в целях сохранения биоразнообразия», грантодатель – Президентский фонд экологических и природоохранных проектов.

N. V. Petrov^{1*}, B. V. Raevsky^{1,2}, V. V. Tarasenko¹. STRUCTURAL FEATURES OF THE FOREST FUND OF THE PAANAJARVI NATIONAL PARK

¹ Department for Multidisciplinary Research, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences (11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia), nvpetrov@krc.karelia.ru

² Forest Research Institute, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences (11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia)

The map and attributive databases of the Paanajarvi National Park (NP) forest survey were analysed. The aspects analysed include the patterns of forest land distribution by land categories and the distribution of forested areas by the main tree species, forest types and site quality classes. Special attention was paid to the NP's forest tract age structure, specifically the types of the age structure of coniferous stands. It is shown that pine stands in the NP had been exploited intensively up to the 1940s, whereas its spruce forests have remained in a near-natural state. The study revealed that, despite the fundamental transformation from a relatively even-aged to an all-aged structure, the standing stock did not drop dramatically in any of the 'major' stages of the succession cycle. This pattern is evidence that in the absence of catastrophic events primeval boreal forests can remain sustainable for many centuries.

Keywords: forest management inventory; pine and spruce forests; age structure; forest types; standing stock dynamics; undisturbed forest areas

For citation: Petrov N.V., Raevsky B.V., Tarasenko V.V. Structural features of the forest fund of the Paanajarvi National Park. *Trudy Karelskogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2026. No. 7. P. 80–95. doi: 10.17076/eco2390

Funding. The study was funded from the Russian federal budget through state assignment to KarRC RAS (FMEN-2022-0014), and "Arctic nature in Paanajarvi National Park: comprehensive monitoring for biodiversity conservation" project (sponsor: Presidential Fund for Environmental and Conservation Projects).

Введение

Малонарушенные лесные территории (МЛТ) являются ценнейшими объектами для широкого спектра фундаментальных экологических исследований в области изучения природной динамики бореальных экосистем в условиях меняющегося климата. Организация долговременных исследований мониторингового характера лесных ландшафтов, испытавших минимальное влияние человека, также совершенно необходима для разработки экологически щадящих сценариев природопользования. В указанном аспекте национальный парк «Паанаярви» (далее по тексту – НП) является уникальным примером крупного массива коренных северо-таежных ельников в Восточной Фенноскандии. Как отмечал Ю. Й. Сыстра, «...парк остался единственным крупным невырубленным лесным массивом в приполярной Европе и поэтому имеет исключительное значение для фундаментальных научных исследований» [Сыстра, 1995, с. 434]. Результатам изучения наземных экосистем НП было посвящено немало число научных трудов, авторство большинства которых принадлежит сотрудникам КарНЦ РАН

[Громцев, Литинский, 2003; Елина, Кузнецов, 2003 и др.]. Различные аспекты биологического разнообразия и природные особенности лесов НП были в достаточной мере охарактеризованы с использованием ландшафтного подхода [Волков и др., 1995; Громцев и др., 1995; Громцев, 2000], ботанических исследований [Vasari, 1998; Кравченко, Кузнецов, 2003; Рудковская и др., 2016 и др.], исследований заболоченности территории [Коломыцев, 2003], а также результатов изучения истории хозяйственного использования лесов [Сыстра, 1995; Бижон, Сыстра, 1999]. Имеются материалы, представляющие сугубо прикладное значение, – это Лесохозяйственный регламент лесничества 2002 г. [Лесохозяйственный регламент..., 2002], публикация А. М. Шелехова [2003], полностью основанная на данных из пояснительной лесоустроительной записки 1992 г. [Проект организации..., 1992], и План развития НП по проекту приграничного сотрудничества Tacis [План развития..., 2001]. Перечисленные труды и ведомственные документы дают определенное представление об общей структуре лесного фонда (ЛФ) парка, но лишь отчасти позволяют судить об особенностях

пространственной и возрастной структуры малонарушенных лесов НП, а также их связи с особенностями хозяйственного освоения лесов данного массива. Не зря было отмечено отсутствие систематических лесоводственных исследований на территории НП [Громцев, Литинский, 2003]. Под этим, как правило, понимается закладка системы постоянных пробных площадей (ППП) и организация на них многолетних биогеоценологических исследований, включающих изучение динамики всех ярусов растительности. В настоящее время в рамках выполнения проекта «Арктическая природа в Национальном парке „Паанаярви“: комплексный мониторинг в целях сохранения биоразнообразия» [<https://президентский-фондприроды.рф>] появилась возможность разработки цифровой пространственной модели (ЦПМ) наземного покрова НП. Достижение указанной цели предполагает создание в натуре сети ППП для уточнения количественных характеристик тематических классов растительности. В связи с этим на подготовительном этапе была поставлена цель – выявить, проанализировать и обобщить особенности пространственной и породно-возрастной структуры лесного массива НП на основе анализа цифровой картографо-атрибутивной базы данных, сформированных по результатам лесоустроительных работ на его территории в 1991–1992 гг.

Материалы и методы

Результатом использования ГИС-технологий при лесоустроительных работах в границах того или иного объекта является массив цифровой картографической информации, в том числе так называемый повидельный (полигональный) слой с привязанной к нему базой атрибутивных данных, содержащих всю исходную информацию на уровне отдельного таксационного участка. В связи с этим возникает принципиальная возможность самого разнообразного анализа структурных характеристик большого массива данных, включая и их пространственную визуализацию. Выполняя анализ атрибутивной базы данных (БД) лесоустройства следует принимать во внимание, что данные, получаемые при таксации древостоев так называемым глазомерно-измерительным способом, изначально ориентированы на решение стандартных производственных задач. Несмотря на свою относительно невысокую точность, это, по сути, единственный источник количественной информации о территории, где представлены таежные ландшафты на уровне биогеоценозов (выделов). Такие данные

незаменимы при анализе внутренней структуры лесных массивов (ландшафтов) и расчета тех или иных обобщенных параметров.

Информация по структуре лесного фонда (ЛФ) по категориям земель, породной, типологической структуре древостоев, распределению их по классам возраста, классам бонитета была извлечена из упомянутых БД путем построения соответствующих запросов. Полученные данные сравнивались с информацией, изложенной в Объяснительной записке [Проект организации..., 1992].

В качестве методической основы для анализа возрастной структуры сосняков НП была взята классификация С. С. Зябченко [1984], для ельников – Н. И. Казимирова [1971] и С. А. Дыренкова [1984], модифицированная с учетом особенностей представления информации в повидельных базах данных. Древостой считался абсолютно-разновозрастным при соблюдении ряда условий: а) в древостое были выделены не менее 2 поколений сосны; б) ни одно из них не превышало по составу 4 единиц; в) возрастная разница между поколениями составляла не менее 2 классов возраста (класс возраста – 20 лет). При меньшем возрастном диапазоне, а также при доле одного из поколений 5 единиц и более древостой классифицировался как относительно-разновозрастный. Класс относительно-разновозрастных древостоев подразделялся на два подкласса по признаку преобладания по запасу: а) старшего по возрасту поколения и б) младшего по возрасту поколения. При условии выделения только одного возрастного поколения древостой считался условно-одновозрастным.

Результаты и обсуждение

Территория НП «Паанаярви» расположена в северотаежной подзоне вблизи Северного полярного круга на крайнем северо-западе Республики Карелия. Западная граница парка совпадает с государственной границей России с Финляндией. Согласно официальным данным [Особо охраняемые..., 2017; Лесохозяйственный регламент..., 2022], площадь земель ООПТ составляет 104473 га (рис. 1). По целевому назначению леса относятся к защитным.

Отличительной природной особенностью является низкогорный тип рельефа, это самая возвышенная часть региона, где максимальные отметки земли достигают 576 м (г. Нуорунен). Отсюда согласно классификации и карте географических ландшафтов Карелии [Волков и др., 1995] территории было присвоено название – низкогорный среднезаболоченный

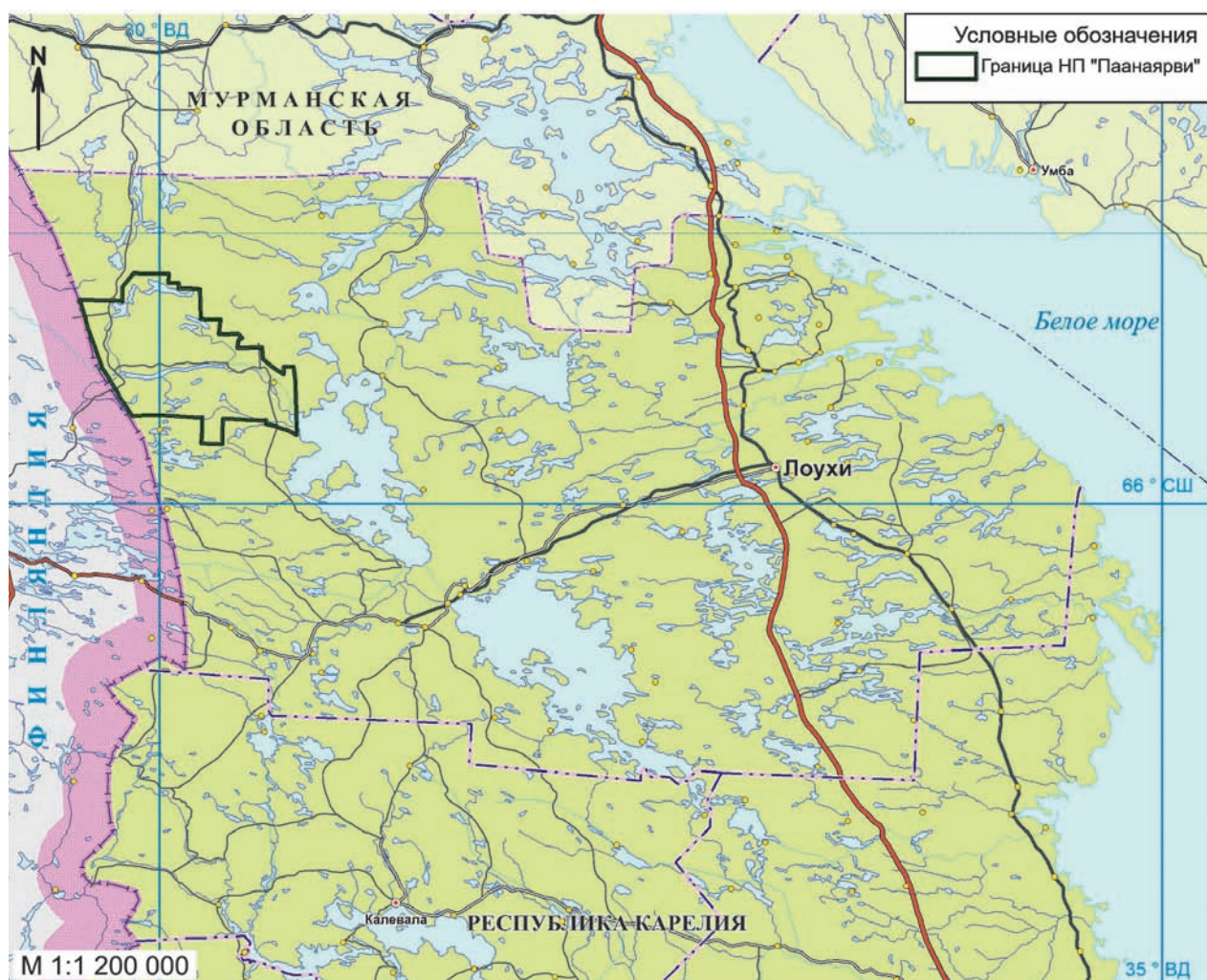


Рис. 1. Дислокация НП «Паанаярви»

Fig. 1. Location of the Paanajarvi National Park

ландшафт с преобладанием еловых местообитаний. На субландшафтном уровне ландшафт разнороден и имеет несколько типов местности (с преобладанием сосновых и еловых местообитаний). Последние оказались тесно связаны с особенностями хозяйственного освоения лесов в прошлом, что будет рассмотрено далее.

Анализ структуры ЛФ исследуемой территории (ИТ) по категориям земель на ландшафтном уровне показал следующее. Лесные земли здесь занимают 75% ЛФ, причем практически вся эта площадь относится к категории покрытых лесом земель (99% лесных земель) (табл. 1). Лишь незначительная часть в общей доле, порядка 1%, приходится на ландшафтные поляны, гари и погибшие насаждения, вырубки, что в свою очередь указывает на весьма хорошую сохранность огромного по величине лесного массива без выраженного влияния естественных катастрофических факторов по состоянию

на год лесоустройства. Нелесные земли занимают 25% ЛФ и в основном представлены водными объектами и болотами. Категории земель антропогенного происхождения в сумме составляют около 1,5% нелесных земель.

На фоне обширной по площади территории северотаежной подзоны, где имеет место доминирование сосновых лесов (по разным оценкам от 76 до 82%), для лесного покрова НП характерно выраженное преобладание ельников – на долю их участия приходится 70% покрытой лесом площади (табл. 2). Еловые насаждения произрастают на относительно богатых и в меру увлажненных почвах, сформировавшихся на осадочно-вулканогенных породах [Сыстра, 1995]. Сосняки сконцентрированы вдоль рек Оланга, Оуланкайоки и Совайоки, а также оз. Паанаярви на водно-ледниковых и аллювиальных песчаных отложениях. Лиственные леса представлены в меньшей степени –

Таблица 1. Распределение лесного фонда по категориям земель

Table 1. The areal structure of the forest fund by land categories

Категории земель Land categories	Площадь, га Area, ha	Структура, % от ЛФ Structure, % of forest fund	Структура, % в пределах категории ЛФ Structure, % within the category
Общая площадь лесного фонда Total forest fund area	104 473,0	100,0	–
Лесные земли, всего Forest lands, total	78 383,8	75,0	100,0
В т. ч. покрытые лесом – всего Including forested areas – total	77 708,8	74,4	99,1
Непокрытые лесом – всего Uncovered by forest – total	675,0	0,6	0,9
В т. ч. гари Including burning areas	38,8	0,0	~0,1
погибшие насаждения dead forests	166,0	0,2	0,2
вырубки logged area	7,0	0,0	~0
ландшафтные поляны landscaped meadows	463,2	0,4	0,6
Нелесные земли – всего Non-forest lands – total	26 089,2	25,0	100,0
В т. ч. воды Including water areas	11 686,5	11,2	44,8
дороги roads	188,0	0,2	0,7
просеки glades	115,0	0,1	0,4
усадыбы, рекультивированные земли estates, reclaimed lands	47,0	~0,0	0,2
карьер quarry	13,7	~0,0	0,1
болота bogs	12 971,0	12,4	49,7
скальные обнажения rocky outcrops	1 068,0	1,0	4,1

смешанными березняками (порядка 6% площади). Таким образом, уникальность НП заключается в том, что здесь на протяжении весьма длительного времени (формирование устойчивых еловых лесов произошло в интервале

4000–3000 лет назад) существует крупнейший компактный массив малонарушенных еловых лесов, представляющий исключительную ценность для научных исследований [Громцев, Литинский, 2003].

Таблица 2. Распределение покрытой лесом площади по преобладающим породам

Table 2. The areal structure of forested area by dominant tree species

Преобладающая порода Dominant tree species	Площадь, га Area, ha	Доля участия, % Proportion to contribution, %
Сосна Pine	18 726,8	24,1
Ель Spruce	54 377,5	70,0
Береза Birch	4 604,5	5,9
Итого Total	77 708,8	100

Распределение древостоев по классам возраста является весьма важным показателем, позволяющим косвенно характеризовать степень нарушенности лесного покрова под воздействием естественных и антропогенных факторов. В этом аспекте очень информативным оказывается сравнительный анализ данных, полученных по НП «Паанаярви», с ранее опубликованными материалами [Раевский, 2017] по изучению структуры малонарушенных лесных массивов таких крупных федеральных особо охраняемых природных территорий (ООПТ), как НП «Калевальский» и государственный природный заповедник (ГПЗ) «Костомукшский» (табл. 3, рис. 2). Указанные ООПТ располагаются в северотаежной подзоне на северо-западе Республики Карелия, так же как и НП «Паанаярви», и в непосредственной близости от него. Поэтому есть все основания предполагать сходный тип хозяйственного освоения для всех перечисленных территорий в ретроспективе, по крайней мере, последних сотен лет. Следует отметить, что до появления целлюлозно-бумажной промышленности во второй половине XX столетия еловые древостои испытывали существенно меньшее антропогенное воздействие по сравнению с сосняками. Образно выражаясь, ель считали «сорной» породой и использовали в хозяйстве минимально.

Известно, что в отсутствие масштабных катастрофических нарушений, в условиях «нормально флуктуирующей среды» и так на-

зываемой оконной динамики распределение площади лесов по классам возраста, как правило, приближено к кривой нормального распределения (Гаусса-Лапласа) с выраженной правосторонней асимметрией в сторону старших классов возраста. Как следует из рис. 2, все три графика (Б, Г, Е), описывающие распределение ельников по классам возраста, весьма схожи и имеют указанную выше асимметрию в пользу старших классов возраста. В НП «Калевальский» 97 % ельников попадают в диапазон VII–XIV классов возраста, в заповеднике «Костомукшский» – 87,6 %, а в НП «Паанаярви» – 94,4 %. Таким образом, следует подчеркнуть, что выявленное распределение площади ельников по классам возраста свидетельствует о том, что еловые леса всех трех ООПТ избежали массивованного хозяйственного освоения и крупных природных катастроф, по крайней мере, в течение последнего тысячелетия.

Сравнительно с ельниками в распределении сосняков по классам возраста наблюдаются существенные отличия как в целом по породам, так и в разрезе отдельных ООПТ. Графики распределения сосняков по классам возраста (рис. 2, А, В, Д) указывают, что асимметрия кривой в сторону старших классов наиболее выражена для НП «Калевальский», где на VII–XIV классы приходится 86,9 % площади покрытых лесом земель, для заповедника эта доля меньше – 77,7 %, а для НП «Паанаярви» составляет уже 69 %. Сказанное свидетельствует

Таблица 3. Распределение площади хвойных лесов НП «Паанаярви» по классам возраста

Table 3. The areal structure of coniferous forests of the Paanajarvi National Park by age classes

Класс возраста Age class	Сосняки Pine forests		Ельники Spruce forests	
	Площадь, га Area, ha	Доля участия, % Proportion, %	Площадь, га Area, ha	Доля участия, % Proportion, %
1	29	0,20	14	~0
2	55	0,30	36	0,1
3	326,9	1,70	75,3	0,1
4	392,9	2,10	146,3	0,3
5	2709,2	14,50	594,8	1,1
6	2915,8	15,60	2301,8	4,2
7	2069	11,00	4346,1	8,0
8	3560,9	19,00	8903,4	16,4
9	2843	15,20	14 183,3	26,1
10	1502,2	8,00	11 668,9	21,4
11	2173,6	11,60	10 944,9	20,1
12	114	0,60	897,5	1,7
13	35,3	0,20	155,2	0,3
14	–	–	110	0,2
Итого Total	18 726,8	100	54 377,5	100

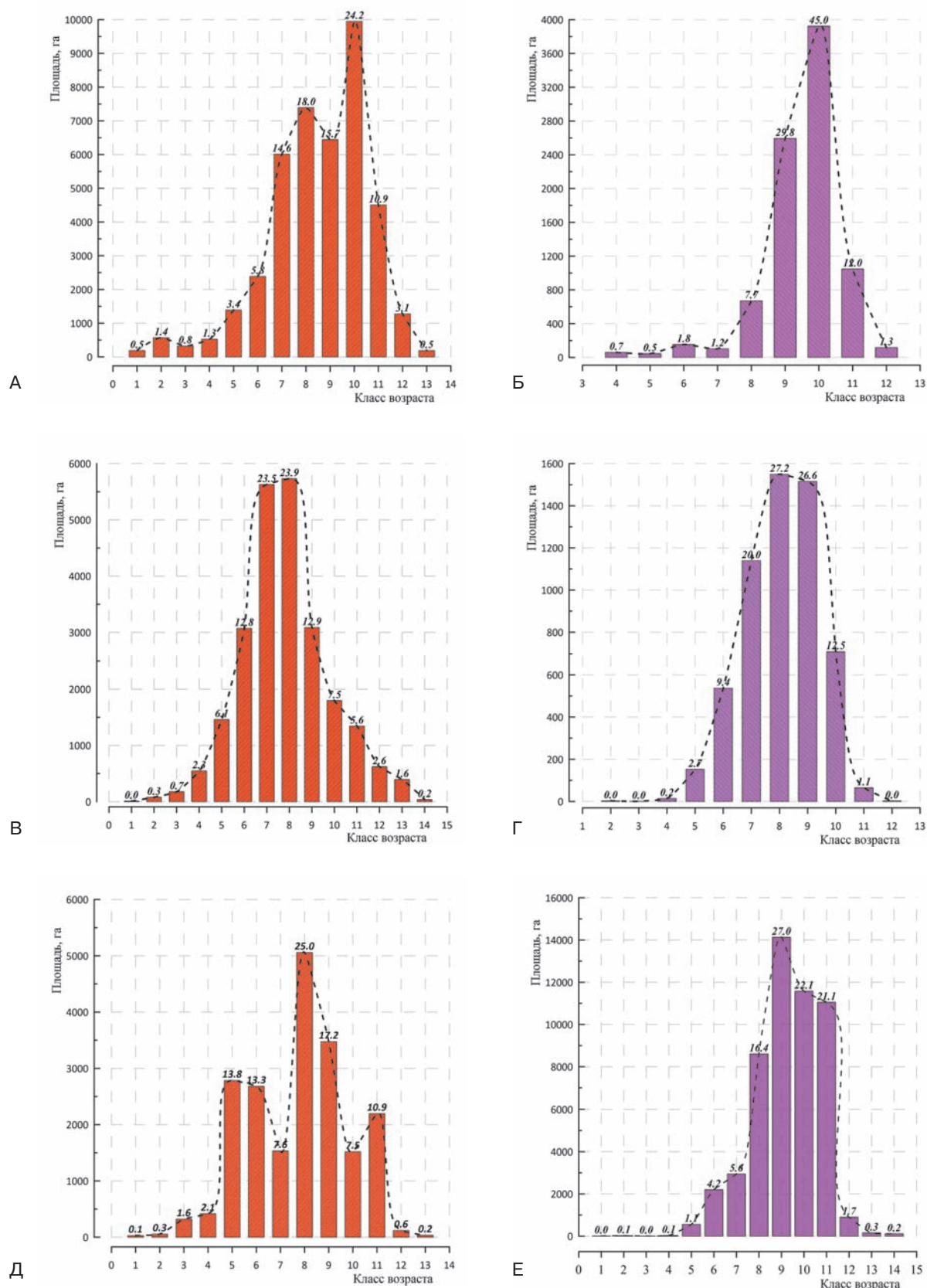


Рис. 2. Распределение сосняков и ельников по классам возраста: А, Б – НП «Калевальский»; В, Г – ГПЗ «Костомукшский»; Д, Е – НП «Паанаярви»

Fig. 2. Distribution pattern of pine and spruce forests by age classes: А, Б – Kalevalsky National Park; В, Г – Kostomukshsky State Nature Reserve; Д, Е – Paanajarvi National Park

о том, что, по всей видимости, сосняки НП «Паанаярви» претерпели сравнительно большее антропогенное воздействие. Многовершинный характер кривой распределения возрастной структуры сосняков «Паанаярви» говорит в пользу того, что, вероятно, активных периодов эксплуатации сосновых насаждений здесь было несколько. Данный вопрос будет обсужден в разделе, посвященном возрастной структуре сосновой и еловой формаций.

Экологический спектр хвойных лесов вполне обычен для северотаежной подзоны – на ИТ выявлено 10 типов леса для сосны и 9 для ели (табл. 4). Следует отметить довольно схожее процентное распределение площадей сосняков и ельников по типам леса. В частности, в лесном покрове наблюдается абсолютное преобладание черничной группы типов леса (порядка 60 и 90 %, соответственно). Значительное преобладание ельников черничных, на наш взгляд, связано с тем, что, несмотря на пересеченность рельефа, данный тип леса в различных вариациях (черничных свежих и влажных) занимает различные положения – от относительно равнинных участков (ярус рельефа до 300 м н. у. м.) до склонов крупных по величине гор, таких как Кивакка, Нуурунен и др. Обращает на себя внимание и тот факт, что в данном типе ландшафта в условиях высотной зональности в скальном

типе преобладают редкостойные еловые леса, постепенно переходящие в предтундровые редины, тогда как в остальной части северной тайги подобные типы местообитаний в абсолютном большинстве занимают низкополнотные сосняки. Сосна как экологически более пластичный вид доминирует на площадях с песчаными отложениями, где сконцентрирована основная доля брусничных сосняков. Общая доля самых низкопродуктивных сосняков и ельников на переувлажненных землях оказалась фактически одинаковой – порядка 7 %, что вполне соответствует данному типу ландшафта.

С точки зрения сравнительных оценок продуктивности очень показательным является характер распределения древостоев ИТ по классам бонитета (табл. 5). Леса преимущественно (свыше 80 % покрытой лесом площади) относятся к V классу бонитета в силу суровых климатических условий в купе с вертикальной зональностью. Наиболее производительными считаются насаждения черничной группы типов леса, занимающие наиболее выгодные положения в рельефе в плане почвенно-грунтового питания (например, ложбины стока, логовые местообитания с проточным увлажнением). Низкобонитетные древостои Va, б классов представлены сфагновой группой типов леса и редкостойными

Таблица 4. Распределение площади хвойных лесов НП «Паанаярви» по типам леса

Table 4. The areal structure of coniferous forests of the Paanajarvi National Park by forest type

Типы леса Forest types	Сосняки Pine forests		Ельники Spruce forests	
	Площадь, га Area, ha	Доля участия, % Proportion, %	Площадь, га Area, ha	Доля участия, % Proportion, %
Скальный Rocky	137,9	0,7	755,9	1,4
Лишайниковый Cladinos	420,8	2,2	0,0	–
Вересковый Callunosum	634,6	3,4	6,6	~0
Брусничный Vaccinosum	5302,7	28,3	565,3	1,0
Черничный Myrtillosum	10 887,2	58,1	49 066,1	90,2
Долгомошный Polytrichosum	371,2	2,0	3 154,9	5,8
Логовый Fontinale	23,1	0,1	167,3	0,3
Багульниковый Ledosum	665,1	3,6	319,2	0,6
Сфагновый Sphagnosum	259,4	1,4	256,2	0,5
Осоково-сфагновый Caricoso-sphagnosum	24,8	0,1	85,9	0,2
Итого Total	18 726,8	100	54 377,5	100

Таблица 5. Распределение площади хвойных лесов НП «Паанаярви» по классам бонитета
Table 5. The areal structure of coniferous forests of the Paanajarvi National Park by site classes

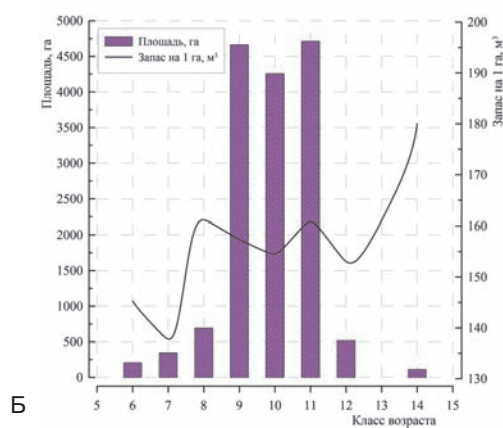
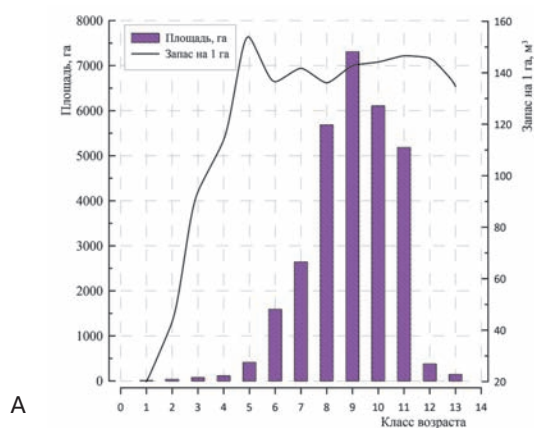
Классы бонитета Site classes	Сосняки Pine forests		Ельники Spruce forests	
	Площадь, га Area, ha	Доля участия, % Proportion, %	Площадь, га Area, ha	Доля участия, % Proportion, %
IV	2811,3	15,0	4412,6	8,1
V	15 154,8	80,9	47 436,2	87,3
Va	703,3	3,8	2464,7	4,5
Vб	57,4	0,3	64	0,1
Итого Total	18 726,8	100	54 377,5	100
Средневзвешенный бонитет Weighted average site class	IV,9	–	V,0	–

лесными сообществами скального типа. Следует отметить, что средневзвешенные бонитеты сосняков и ельников ГПЗ «Костомукшский» составляют IV,2 (для обеих пород), а для НП «Калевальский» – IV,5 и IV,8, соответственно [Раевский, 2017]. Таким образом, по отношению к лесным массивам последних двух ООПТ леса НП «Паанаярви» оцениваются как менее продуктивные, что можно считать вполне закономерным явлением.

Особый интерес представляет возрастная структура лесов сосновой и еловой формаций НП «Паанаярви», а также особенности пространственной компоновки древостоев различных типов возрастных структур, являющиеся результатом совместного действия стихийных и антропогенных факторов, главным образом естественной пирогенной динамики и хозяйственного освоения. Конструируя изменения возрастной структуры древостоя на протяжении всего сукцессионного цикла, т.е. от момента возобновления на свободной от леса площади и вплоть до формирования климаксового сообщества, Н. И. Казимиров [1971] и С. С. Зябченко [1984] использовали так называемый естественный ряд ППП, заложенных в черничном типе леса как наиболее распространенном.

Поэтому далее в статье рассматриваются закономерности, выявленные для сосняков и ельников НП, отнесенных именно к черничной группе типов леса (рис. 3–4). В связи с тем что в НП преобладают ельники, которые, к тому же, как было показано ранее, в наименьшей степени испытали антропогенное воздействие, анализ изменений возрастной структуры хвойного древостоя в процессе сукцессионного цикла следует начать именно с них.

Как отмечал Н. И. Казимиров [1971], примерно до 180 лет (с момента заселения открытой площади) насаждения характеризуются выраженной одновозрастностью, т.е. наличием одного поколения леса (вида-эдификатора). Второе поколение ели поселяется под пологом (в «окнах») древостоя первого поколения в начале его распада, т.е. в возрасте 170–180 лет, а третье – в период завершения распада того же поколения, или в 280–300 лет. Данные рис. 3, А свидетельствуют о том, что среди условно-одновозрастных ельников НП по площади преобладают древостои 9 класса возраста (161–180 лет), при этом древостоев такой возрастной структуры старше 13 класса (240–260 лет) не выявлено. Таким образом, на ИТ, согласно имеющимся фактическим данным,



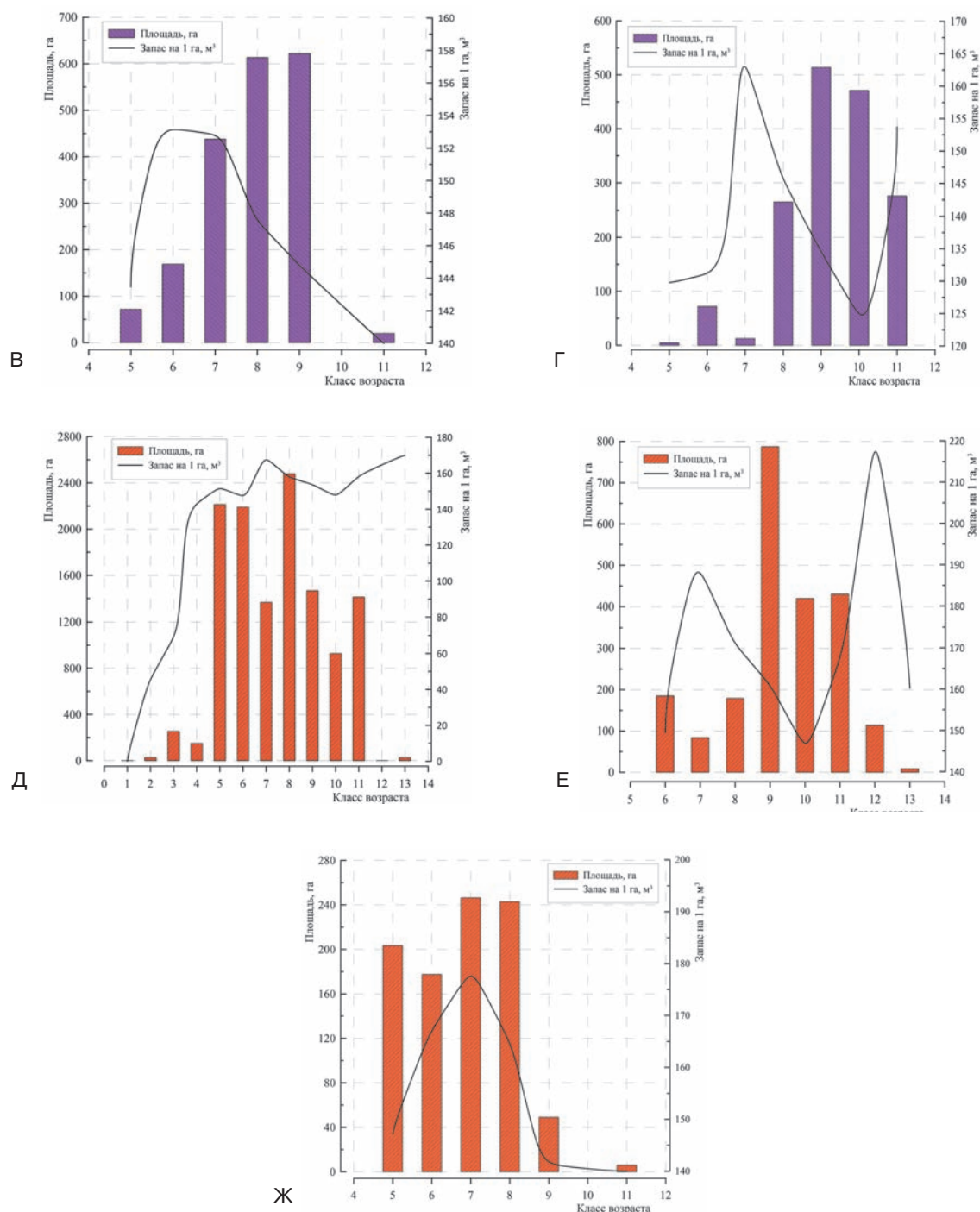


Рис. 3. Распределение сосняков и ельников НП «Паанаярви» черничной группы типов леса, представляющих различные типы возрастных структур, по классам возраста и запасу:

ельники: А – условно-одновозрастные; Б – относительно-разновозрастные с преобладанием старшего поколения; В – относительно-разновозрастные с преобладанием младшего поколения; Г – абсолютно-разновозрастные; сосняки: Д – условно-одновозрастные; Е – относительно-разновозрастные с преобладанием старшего поколения; Ж – относительно-разновозрастные с преобладанием младшего поколения

Fig. 3. Distribution pattern of pine and spruce forests of the Paanajarvi National Park, v. myrtillus group of forest types, representing different types of age structures, by age classes and growing stock:

spruce forests: А – conditionally even-aged; Б – relatively uneven-aged with a predominance of the older generation; В – relatively uneven-aged with a predominance of the younger generation; Г – absolutely uneven-aged; pine forests: Д – conditionally even-aged; Е – relatively uneven-aged with a predominance of the older generation; Ж – relatively uneven-aged with a predominance of the younger generation

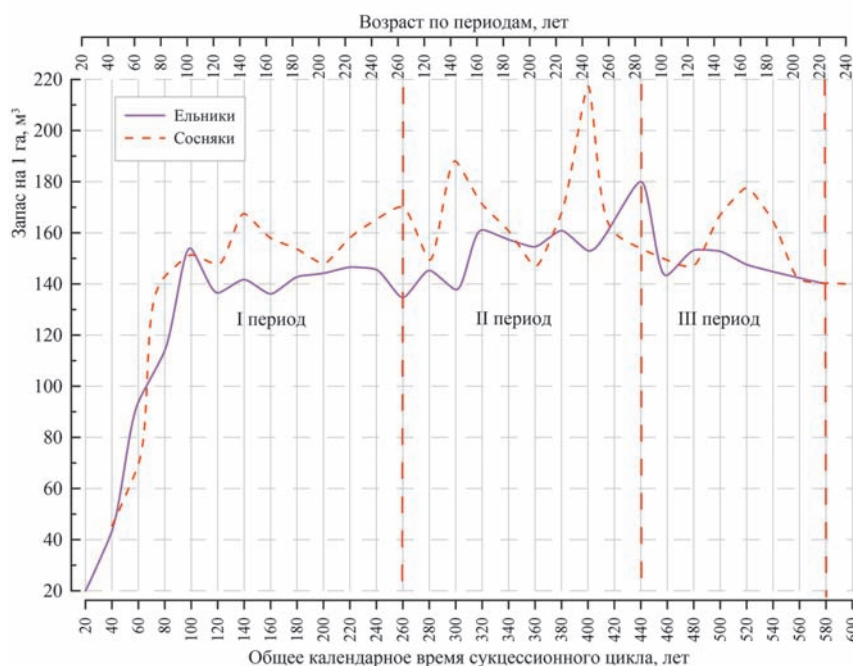


Рис. 4. Динамика среднего запаса ельников и сосняков черничной группы типов леса в сукцессионном цикле

Fig. 4. Dynamics of the average stock of v. myrtillus spruce and pine forests in succession cycle

I период завершается примерно в 260 лет (в том числе календарных) с момента возникновения ельника (см. рис. 4). В указанный период календарное время развития ельника совпадает с его средним возрастом.

Начало II периода характеризуется существенным снижением среднего возраста древостоя, при этом резкого падения его запаса не происходит, т. е. катастрофического распада древостоя не наблюдается. Насаждения изменяют свою возрастную структуру и преобразуются в относительно-разновозрастные с преобладанием по запасу старшего поколения. В этом случае постепенное снижение запаса I поколения компенсируется подрастающим вторым поколением. К 320 годам календарного возраста усыхают практически все экземпляры первого поколения, но активно растет и набирает запас не только второе, но уже и третье поколение ели, что приводит к увеличению общего запаса насаждения в этот период. Как отмечал Н.И. Казимиров [1971], «...возникновение четвертого поколения связано с начинающимся распадом второго поколения, которое происходит примерно в 400 лет с начала развития ельника» (в нашем случае – 440 лет). Происходит омоложение древостоя, в нем по запасу начинает преобладать младшее поколение ели. Средний запас в этот период незначительно снижается. По мнению Н.И. Казиминова, пятое поколение ели появляется в период начала распада третьего поколения и совпадает с завершением распада второго поколения. Этот момент приходится на рубеж 460–480 лет

и знаменует собой постепенный переход к стадии (периоду) абсолютной разновозрастности (в нашем случае 560–580 лет). Естественная динамика древостоев на этой заключительной стадии носит, как правило, циклический характер в виде осциллирующих дигрессивно-демутационных смен, принадлежащих к соответствующему варианту и фазе (подфазе) возобновительной динамики [Дыренков, 1984]. Поэтому, рассматривая природную сукцессию сосновых и еловых таежных сообществ, можно говорить о «большом» сукцессионном цикле, охватывающем всю динамику смен начиная от возникновения леса на освободившейся территории, и о «малых» циклах на заключительной климаксовой стадии.

Все сказанное справедливо также и в отношении структуры «большого» сукцессионного цикла сосняков, который достаточно детально рассматривался в предшествующей публикации [Раевский, 2017]. Как подчеркивал С.С. Зябченко [1984], «в развитии сосняков цикличность определяется преимущественно волновым характером естественного возобновления после умеренных низовых пожаров, способствующих минерализации почвы и появлению сосны новой генерации. Сильные устойчивые пожары существенно нарушают эндогенный ход развития сосновых экосистем или практически полностью уничтожают древостой». Возможно, что несколько более амплитудные по сравнению с ельниками колебания запаса в сукцессионном цикле сосняков (см. рис. 4) связаны именно со спецификой пирогенного режима.

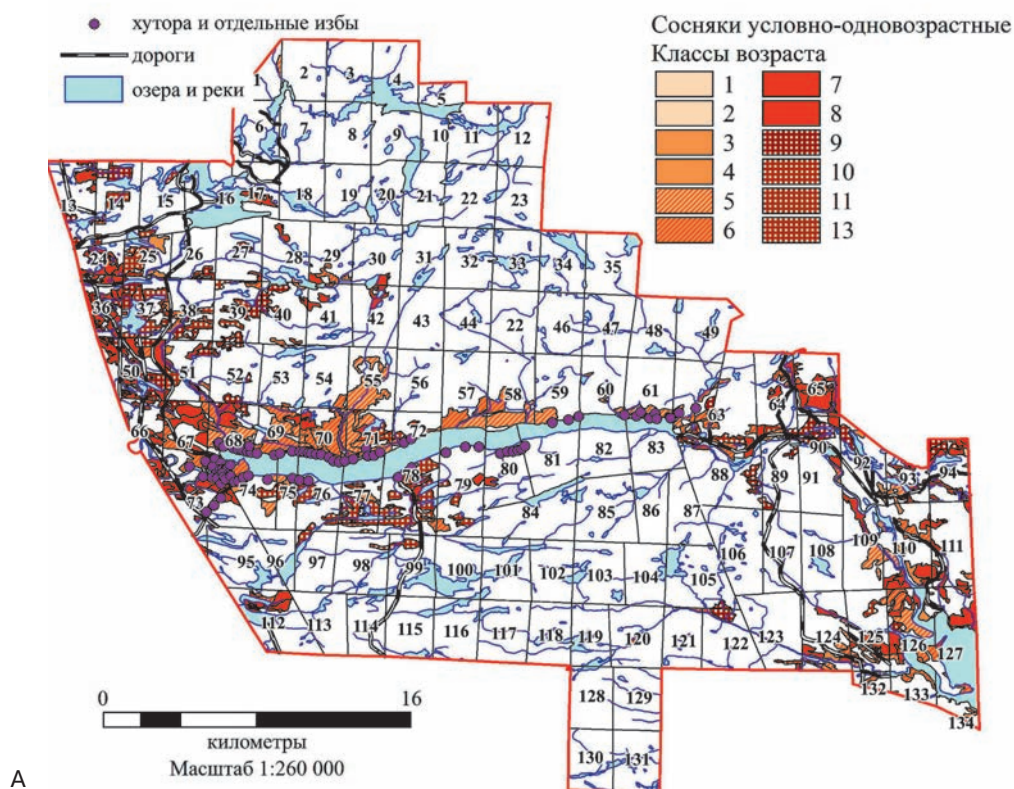
Как уже было отмечено, таежный массив, который ныне рассматривается нами в границах НП, сформировался в течение последних 4000–3000 тыс. лет. Весьма вероятно также, что на ранних этапах его формирования доля сосняков по площади в нем была больше, чем сегодня. Логично предположить, что в субатлантике (в последние 2500 лет) доминирование

ели несомненно усиливалось. Указанных временных периодов вполне достаточно для реализации нескольких полных сукцессионных циклов. Анализируемые нами фактические данные позволяют охарактеризовать возрастную структуру лесов НП на одном из этапов этого бесконечного сложного спирально-циклического движения (табл. 6).

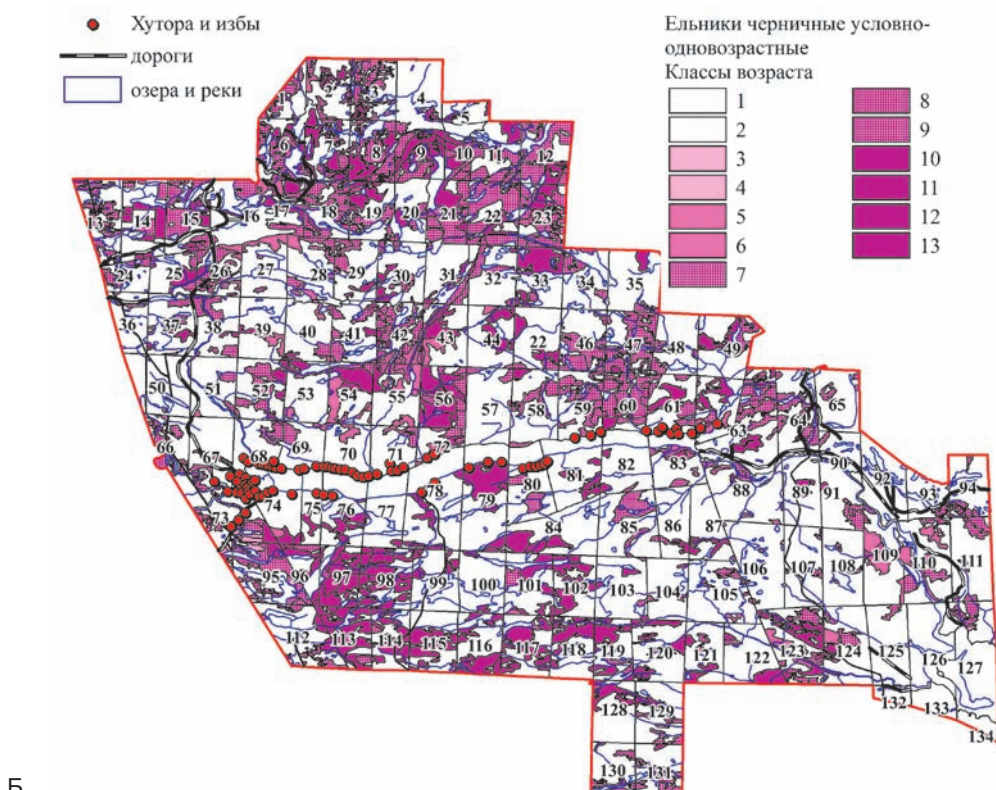
Таблица 6. Распределение ельников и сосняков НП «Паанаярви» по типам возрастных структур

Table 6. The areal structure of spruce and pine forests of the Paanajarvi National Park by age structure types

Тип возрастной структуры Age structure types	Класс бонитета Site class	Класс возраста Age class	Плотность Stand density	Состав и структура Stand composition and structure	Запас, м³/га Timber stock, m³/ha	Площадь, га Area, ha	Площадь, % Area, %
Ельники черничные V. myrtillus spruce forests							
Условно-одновозрастные Conditionally even-aged	V	9,0	0,6	7,9E ₁₇₅ 2,1B ₁₀₇ Ед.Ос ₈₀	142 (100%)	29873,1	60,8
Относительно-разновозрастные с преобладанием старшего поколения Relatively uneven-aged with a predominance of the older generation	IV,9	9,9	0,62	6,1E ₁₉₀ 2,4E ₁₂₀ 1,5B ₁₀₅ Ед.Ос ₉₀	157 (+10,5%)	15543,7	31,7
Относительно-разновозрастные с преобладанием младшего поколения Relatively uneven-aged with a predominance of the younger generation	V	7,8	0,63	5,9E ₁₅₀ 2,8E ₂₁₀ 1,3B ₁₁₀	148 (+4,2%)	1946,7	4,0
Абсолютно-разновозрастные Absolutely uneven-aged	IV,9	9,3	0,6	3,8E ₁₉₀ 3,6E ₁₃₀ 2,5B ₁₁₀ Ед.Ос ₉₀	136 (–4,2%)	1702,5	3,5
Итого Total	V	9,3	0,61	–	147	49066	100
Сосняки черничные V. myrtillus pine forests							
Условно-одновозрастные Conditionally even-aged	V,0	7,7	0,65	5,8C ₁₅₀ 2,5E ₁₅₀ 1,7B ₁₀₀ Ед.Ос	157 (100%)	8691,0	79,8
Относительно-разновозрастные с преобладанием старшего поколения Relatively uneven-aged with a predominance of the older generation	IV,8	9,3	0,63	7,6C ₁₉₀ 2,4C ₁₀₀ Ед.Б ₁₀₀	163 (+3,8%)	1532,9	14,1
Относительно-разновозрастные с преобладанием молодого поколения Relatively uneven-aged with a predominance of the younger generation	IV,9	6,7	0,63	7,4C ₁₂₀ 2,6C ₂₀₀ +E ₁₃₀ Ед.Б ₉₀	136 (–13,4%)	642,9	5,9
Абсолютно-разновозрастные Absolutely uneven-aged	V,0	11	0,70	3C ₂₁₀ 2C ₂₅₀ 2C ₁₆₀ 2E ₁₉₀ 1Ос ₉₀	200 (+27,4%)	20,4	0,2
Итого Total	IV,9	7,9	0,65	–	157	10887,2	100



А



Б

Рис. 5. Карты-схемы бывших финских поселений по берегам оз. Паанаярви и условно-одновозрастных сосняков и ельников

Fig. 5. Schematic maps of pre-existing Finnish settlements along the margins of Lake Paanajarvi and conditionally even-aged pine and spruce forests

Анализируя данные табл. 6, прежде всего следует отметить высокие доли условно-одновозрастных ельников и сосняков в НП – 60,8 и 79,8%, соответственно. Для сравнения: в ГПЗ «Костомукшский» – 31,3 и 46,5%, в НП «Калевальский» – 75,9 и 51,3%. Кроме самих величин соответствующих долей очень важной и информативной оказывается пространственная локализация выделов. Например, в ГПЗ «Костомукшский» условно-одновозрастные сосняки младше VII оказались сконцентрированными в окрестностях оз. Каменного, где в силу понятных причин были сосредоточены основные поселения в XVIII–XX столетиях. В НП «Калевальский» крупные массивы условно-одновозрастных ельников и сосняков были выявлены с юго-западной стороны центральной и южной частей оз. Нижняя Лабука, что также связано с историей заселения данной местности [Раевский, 2017].

Локализация условно-одновозрастных сосняков в НП «Паанаярви» имеет свою специфику (рис. 5, А). Информация, отраженная на рис. 4, позволяет выделить не менее трех периодов активной эксплуатации сосняков данного района. Просматриваются следы довольно интенсивных рубок начиная с первых десятилетий XIX столетия, связанных с активным заселением края, которое сопровождалось ростом числа хуторов и населения. Древесина использовалась для строительства и производства пиломатериалов преимущественно на месте. Также по берегам р. Оланги и оз. Паанаярви хорошо локализируются рубки начала XX столетия, связанные со строительством Николаевской железной дороги. Транспортировка сортиментов осуществлялась сплавом. В качестве третьего периода следует выделить лесопользование в сосновых насаждениях на бывшей территории Финляндии с 1920 по 1944 г. [Сыстра, 1995; Бижон, Сыстра, 1999].

Пространственная компоновка выделов условно-одновозрастных ельников НП выглядит существенно иначе (рис. 5, Б). На текущий момент отсутствие достаточных данных не позволяет как-либо определенно трактовать наблюдающуюся картину. Вопрос требует дальнейшего изучения. Можно только предположить, что возникновение сравнительно крупных удаленных от жилья и дорог массивов одновозрастных ельников, по всей видимости, не связано с деятельностью человека и произошло вследствие крупных лесных пожаров в ретроспективе последних 250 лет.

Заключение

Весь опыт лесоводственных исследований крупных особо охраняемых территорий Восточной Финноскандии, в том числе и результаты

настоящих исследований, свидетельствует, по всей видимости, о том, что здесь не сохранилось сколько-нибудь крупных лесных массивов, абсолютно не затронутых влиянием человека. Однако данный факт ни в коей степени не умаляет, а даже, наоборот, придает еще большее значение усилиям по сохранению и всестороннему изучению последних сохранившихся здесь малонарушенных лесных территорий. В указанном отношении систематические комплексные исследования всех аспектов биоразнообразия уникального приполярного массива еловой тайги, каковым является территория НП «Паанаярви», имеют исключительное значение.

Исследования структуры лесного фонда НП, проведенные по материалам последнего лесоустройства, однозначно свидетельствуют о том, что его сосновые леса испытали существенное антропогенное воздействие в ретроспективе последних столетий. В противоположность им большая часть еловых биогеоценозов сохранила свою природную структуру нетронутой и представляет огромный интерес с точки зрения исследований растительных сукцессий. В частности, настоящим исследованием было показано, что в процессе «большого» сукцессионного цикла, несмотря на коренное изменение возрастной структуры древостоя и переход от условно-одновозрастного состояния к абсолютной разновозрастности, резких падений величины запаса не происходит. В отсутствие катастрофических явлений коренные таежные леса могут благополучно существовать в течение многих столетий и тысячелетий.

Тем не менее согласно анализу всей имеющейся информации, несмотря на всю провозглашаемую ценность именно малонарушенных лесных сообществ, собственно лесоводственные исследования, как правило, представлены в ней совершенно недостаточно. Причин такому положению дел великое множество, и среди прочих следует отметить, во-первых, большую трудоемкость таких работ, во-вторых, их значительную долговременность. Однако дефицит информации о структуре малонарушенного лесного массива и различных аспектах ее динамики рано или поздно начинает ограничивать информативность исследований по другим аспектам биоразнообразия. В связи со всем сказанным необходимо подчеркнуть, что планируемая разработка актуальной цифровой пространственной модели наземного покрова НП «Паанаярви» призвана дать толчок такого рода комплексным биогеоэкологическим исследованиям, направленным на изучение динамики как отдельных лесных биогеоценозов, так и всего массива в целом.

Литература

Арктическая природа в Национальном парке «Паанаярви»: комплексный мониторинг в целях сохранения биоразнообразия. [Электронный ресурс]. URL: <https://президентскийфондприроды.рф> (дата обращения: 15.03.2026).

Бижон А. В., Сыстра Ю. И. Коренные леса северо-западной части Республики Карелия // Коренные леса таежной зоны Европы: современное состояние и проблемы сохранения: материалы междунар. науч.-практ. конф. (Петрозаводск, 06.07–08.07.1999). Петрозаводск, 1999. С. 191–192.

Волков А. Д., Громцев А. Н., Еруков Г. В. и др. Экосистемы ландшафтов запада северной тайги (структура, динамика) / Ред. А. Д. Волков, А. Н. Громцев. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 1995. 194 с.

Громцев А. Н. Ландшафтная экология таежных лесов (теоретические и прикладные аспекты). Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2000. 144 с.

Громцев А. Н., Коломыцев В. А., Шелехов А. М. Ландшафтные особенности и рекреационная оценка экосистем Паанаярвского национального парка // Природа и экосистемы Паанаярвского национального парка. Петрозаводск, 1995. С. 7–18.

Громцев А. Н., Литинский П. Ю. Леса района национального парка «Паанаярви»: природные особенности, современное состояние, планирование лесопользования // Труды Карельского научного центра РАН. 2003. Вып. 3. С. 15–19.

Дыренков С. А. Структура и динамика таежных ельников. Л.: Наука, 1984. 174 с.

Елина Г. А., Кузнецов О. Л. Растительный покров Паанаярвского национального парка и его динамика в позднеледниковье – голоцене // Труды Карельского научного центра РАН. 2003. Вып. 3. С. 20–29.

Зябченко С. С. Сосновые леса Европейского Севера. Л.: Наука, 1984. 248 с.

Казимиров Н. И. Ельники Карелии. Л.: Наука, 1971. 140 с.

Коломыцев В. А. Структура заболоченности национального парка Паанаярви (по данным дистанционного зондирования и наземных наблюдений) // Труды Карельского научного центра РАН. 2003. Вып. 3. С. 64–67.

Кравченко А. В., Кузнецов О. Л. Охраняемые сосудистые растения национального парка «Паанаярви» // Труды Карельского научного центра РАН. 2003. Вып. 3. С. 30–37.

Лесохозяйственный регламент лесничества Национальный парк «Паанаярви». Пгт. Пяозерский, 2002. 64 с.

Особо охраняемые природные территории Республики Карелия / Министерство природных ресурсов и экологии Республики Карелия. Петрозаводск, 2017. 432 с.

План развития Национального парка «Паанаярви». Проект Tacis ENVRUS9704. Петрозаводск, 2001. 78 с.

Проект организации и развития лесного хозяйства государственного природного национального парка «Паанаярви». Т. I. Объяснительная записка. Ирпень, 1992. 63 с.

Раевский Б. В. Сравнительный анализ структурных особенностей лесного фонда заповедника «Костомукшский» и национального парка «Калевальский» // Труды Карельского научного центра РАН. 2017. № 4. С. 3–14. doi: 10.17076/them532

Рудковская О. А., Раевский Б. В., Ильинов А. А., Медведева М. В. Сравнительная оценка биоразнообразия растительных сообществ низкогорий национального парка «Паанаярви» // Вестник МГУЛ – Лесной вестник. 2016. Т. 20, № 2. С. 26–35.

Сыстра Ю. И. Леса Паанаярвского национального парка и их будущее // Лесное хозяйство и многообразие природы: доклады Финско-Российского семинара: материалы Финско-Российского семинара (Йоэнсуу, 29.11–01.12.1994). Йоэнсуу, 1995. С. 433–435.

Шелехов А. М. Характеристика лесного фонда национального парка «Паанаярви» // Труды Карельского научного центра РАН. 2003. Вып. 3. С. 178–181.

Vasari Y. Finnish botanical studies within the Paanajärvi National Park before 1944 // Oulanka Reports. 1998. Vol. 19. P. 5–9.

References

Arctic nature in the Paanajarvi National Park: comprehensive monitoring for biodiversity conservation. URL: <https://prezidentskijfondprirody.rf> (accessed: 15.03.2026). (In Russ.)

Bizhon A. V., Systra Yu. I. Indigenous forests of the northwestern part of the Republic of Karelia. *Korennye lesa taezhnoi zony Evropy: sovremennoe sostoyanie i problemy sokhraneniya: mat-ly mezhdunar. nauch. – prakt. konf.* (Petrozavodsk, 06.07–08.07.1999) = *Indigenous forests of the taiga zone of Europe: current state and conservation issues. Proceed. of the int. scientific and practical conf.* (Petrozavodsk, July 6 – July 8, 1999). Petrozavodsk, 1999. P. 191–192. (In Russ.)

Development Plan for the Paanajarvi National Park. Tacis project ENVRUS9704. Petrozavodsk, 2001. 78 p. (In Russ.)

Dyrenkov S. A. Structure and dynamics of boreal spruce forests. Leningrad: Nauka; 1984. 174 p. (In Russ.)

Elina G. A., Kuznetsov O. L. The vegetation cover of the Paanajarvi National Park and its dynamics in the late Glacial-Holocene period. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS.* 2003;3:20–29. (In Russ.)

Forestry regulations for the Paanajarvi National Park. Urban-type settlement of Pyaozerskii, 2002. 64 p. (In Russ.)

Gromtsev A. N. Landscape ecology of taiga forests (theoretical and applied aspects). Petrozavodsk: KarRC RAS; 2000. 144 p. (In Russ.)

Gromtsev A. N., Kolomytsev V. A., Shelekhov A. M. Landscape features and recreational assessment of ecosystems in the Paanajarvi National Park. *Priroda i ekosistemy Paanayarvskogo natsional'nogo parka = Nature and ecosystems of the Paanajarvi National Park.* Petrozavodsk, 1995. P. 7–18. (In Russ.)

Gromtsev A. N., Litinskii P. Yu. Forests of the Paanajarvi National Park: natural features, current state, and forest management planning. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2003;3:15–19. (In Russ.)

Kazimirov N. I. Spruce forests of Karelia. Leningrad: Nauka; 1971. 140 p. (In Russ.)

Kolomytsev V. A. The structure of wetlands in the Paanajarvi National Park (based on remote sensing and field studies). *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2003;3:64–67. (In Russ.)

Kravchenko A. V., Kuznetsov O. L. Protected vascular plants of the Paanajarvi National Park. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2003;3:30–37. (In Russ.)

Project for the organization and development of forestry in the Paanajarvi National Park. Vol. I. Explanatory note. Irpen'; 1992. 63 p. (In Russ.)

Raevskii B. V. Comparative analysis of the structural features of the forest fund of the Kostomukshsky Nature Reserve and the Kalevsky National Park. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2017;4:3–14. (In Russ.). doi: 10.17076/them532

Rudkovskaya O. A., Raevskii B. V., Il'inov A. A., Medvedeva M. V. Comparative assessment of the biodiversity of lowland plant communities in the Paanajarvi National Park. *Vestnik MGUL – Lesnoi vestnik = Forestry Bulletin*. 2016;20(2):26–35. (In Russ.)

Shelekhov A. M. Characteristics of the forest fund in the Paanajarvi National Park. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2003;3:178–181. (In Russ.)

Specially protected natural areas of the Republic of Karelia. Ministry of Natural Resources and Ecology of the Republic of Karelia. Petrozavodsk, 2017. 432 p. (In Russ.)

Systra Yu. I. Forests of the Paanajarvi National Park and their future. *Lesnoe khozyaistvo i mnogoobrazie prirody: doklady Finsko-Rossiiskogo seminar: mat-ly Finsko-Rossiiskogo seminar (Joensuu, 29.11–01.12.1994) = Forestry and the diversity of nature: Proceed. of the Finnish-Russian seminar (Joensuu, Nov. 29 – Dec. 1, 1994)*. Joensuu, 1995. P. 433–435. (In Russ.)

Vasari Y. Finnish botanical studies within the Paanajarvi National Park before 1944. *Oulanka Reports*. 1998;19:5–9.

Volkov A. D., Gromtsev A. N., Erukov G. V. et al. Ecosystems of the western northern taiga landscape (structure and dynamics). Petrozavodsk: KarRC RAS; 1995. 194 p. (In Russ.)

Zyabchenko S. S. European boreal pine forests. Leningrad: Nauka; 1984. 248 p. (In Russ.)

Поступила в редакцию / received: 22.04.2026; принята к публикации / accepted: 14.05.2026.
Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов / The authors declare no conflict of interest.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Петров Николай Владимирович

канд. с.-х. наук, научный сотрудник

e-mail: nvpetrov@krc.karelia.ru

Раевский Борис Владимирович

д-р с.-х. наук, ведущий научный сотрудник

e-mail: borisraevsky@gmail.com

Тарасенко Виктор Владимирович

научный сотрудник

e-mail: victor.tarasenko.2208@mail.ru

CONTRIBUTORS:

Petrov, Nikolai

Cand. Sci. (Agr.), Researcher

Raevsky, Boris

Dr. Sci. (Agr.), Leading Researcher

Tarasenko, Victor

Researcher

УДК 581.524.34

РАЗНООБРАЗИЕ И ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАСТИТЕЛЬНОСТИ ПОДТОПЛЕННЫХ ПРИДОРОЖНЫХ УЧАСТКОВ КАРЕЛИИ

Л. В. Канцерова

*Институт биологии КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН»
(ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910)*

В статье приведены результаты по разнообразию растительного покрова придорожных подтопленных участков Карелии на минеральных и торфяных грунтах. Исследовано около 200 придорожных участков, в которых выполнено 297 геоботанических описаний болотной и гигрофильной травяной растительности. Разнообразие растительного покрова включает 17 ассоциаций, 13 из которых относятся к травяному, 3 – травяно-сфагновому, а 1 – к кустарниково-травяному классу растительности. Для ассоциаций с использованием градиентного анализа и экошкал Элленберга выявлены факторы среды (увлажнение, освещенность, кислотность почвы, богатство почвы минеральным азотом), обуславливающие дифференциацию растительного покрова. С помощью неметрического шкалирования создана ординационная диаграмма распределения ассоциаций и проведена корреляция осей ординации и экологических факторов. Первая ось является основным градиентом и объясняет 42,5 % общей дисперсии, вторая – 33,9 %. С первой осью коррелируют факторы богатства почв минеральным азотом ($r = -0,795$) и кислотностью почв ($-0,787$), со второй – факторы увлажненности ($-0,585$) и освещенности ($-0,509$). На ординационной диаграмме и по результатам кластерного анализа синтаксоны образуют четыре кластера, соответствующие степени минерализации почвы от эвтрофных травяных сообществ на минеральных глинистых грунтах (*Scirpetum sylvatici*, *Phragmitetum australis*, *Typhetum latifoliae*, *Caricetum acutae*, *Filipenduletum ulmariae*, *Equisetetum fluviatilis*) до мезотрофных травяно-сфагновых сообществ на торфяных отложениях (*Comareto* – *Sphagnetum*, *Equiseto fluviatilis* – *Sphagnetum*, *Cariceto rostratae* – *Sphagnetum*).

Ключевые слова: экологические факторы; экошкалы; градиентный анализ; ассоциации; придорожные участки; Карелия

Для цитирования: Канцерова Л. В. Разнообразие и экологическая характеристика растительности подтопленных придорожных участков Карелии // Труды Карельского научного центра РАН. 2026. № 7. С. 96–107. doi: 10.17076/eco2351

Финансирование. Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (FMEN-2022-0008).

L. V. Kantserova. VEGETATION DIVERSITY AND ECOLOGICAL CHARACTERISTICS IN FLOODED ROADSIDE SITES IN KARELIA

*Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences
(11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia)*

The article presents results on the diversity of vegetation in flooded roadside areas in Karelia on mineral and peat soils. About 200 roadside sites were surveyed, and 297 relevé descriptions of mire and hygrophilous herbaceous vegetation were produced. The vegetation diversity in the studied sites includes 17 associations, 13 of which belong to the herb, 3 to the herb-Sphagnum, and 1 to the shrub-herb vegetation classes. The environmental factors (moisture, light intensity, soil pH, and soil mineral nitrogen) driving vegetation differentiation in these associations were identified using gradient analysis and Ellenberg's indicator values. Nonmetric scaling was applied to plot the ordination diagram for the distribution of the associations. A correlation was established between the ordination axes and environmental factors. The first axis is the principal gradient, explaining 42.5 % of the total variance, while the second axis explains 33.9 %. The first axis correlates with soil mineral nitrogen content ($r = -0.795$) and soil pH (-0.787). The second ordination axis correlates with moisture (-0.585) and illumination (-0.509). In the ordination plot and cluster analysis output, the syntaxa form four clusters corresponding to the degree of soil mineralization, ranging from eutrophic herbaceous communities on mineral clay soils (*Scirpetum sylvatici*, *Phragmitetum australis*, *Typhetum latifoliae*, *Caricetum acutae*, *Filipenduletum ulmariae*, *Equisetetum fluviatilis*) to mesotrophic herb-Sphagnum communities on peat deposits (*Comareto – Sphagnetum*, *Equiseto fluviatilis – Sphagnetum*, *Cariceto rostratae – Sphagnetum*).

Keywords: ecological factors; indicator values; gradient analysis; plant associations; roadsides; Karelia

For citation: Kantserova L.V. Vegetation diversity and ecological characteristics in flooded roadside sites in Karelia. *Trudy Karelskogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2026. No. 7. P. 96–107. doi: 10.17076/eco2351

Funding. The study was funded from the Russian federal budget through state assignment to KarRC RAS (FMEN-2022-0008).

Введение

На территории Карелии растительный покров антропогенно-трансформированных биотопов занимает около 1,3% и является слабоизученным [Инвазивные..., 2021]. Нарушение гидрологического режима в результате строительства различных линейных сооружений (автомобильных и железных дорог, газопроводов и др.) – широко распространенное явление в Карелии. Территории, прилегающие к дорожному полотну, подвержены одному из самых интенсивных антропогенных воздействий по своей нагрузке и постоянству действия. Нарушение естественного дренажа вдоль автомобильных дорог, возникающее из-за ошибок закладки водопропускных труб, приводит к возникновению длительного подтопления вышерасположенных участков в течение всего вегетационного периода. К последствиям такого антропогенного воздействия относится изменение состава флоры и растительности естественных местообитаний. С усилением

антропогенного воздействия на биотический компонент экосистем актуальной проблемой становится изучение закономерностей трансформации естественных растительных сообществ в синантропные и поиск экологически обоснованных методов обслуживания автодорог и сохранения естественной растительности. В практическом отношении важность знания процессов восстановления растительного покрова в трансформированных экосистемах обусловлена расширяющимся дорожным строительством в республике, при котором часто происходит полная смена внешнего облика придорожных территорий, их гидрологической сети, почв, растительного покрова. Многие негативные последствия дорожного строительства в регионе могут быть сглажены уже при проектировании дорог с учетом особенностей северных экосистем и рекультивации территории.

Разнообразие и динамика растительного покрова вдоль автомобильных дорог изучалась рядом исследователей России и бывших республик СССР, а также зарубежными авторами

[Полкошникова, 1982; Парфенов и др., 1985; Миронов, 1997; Forman, Alexander, 1998; Trombulak, Frissell, 2000; Buckley et al., 2003; Rentch et al., 2005; Филиппов и др., 2011; Миляева и др., 2012; Миляева, Вишнякова, 2014; Миронычева-Токарева и др., 2017; Михайлова и др., 2017; Шавалда, Степанович, 2022; Шавалда и др., 2024].

В Карелии в подзоне средней тайги с 2008 г. ведутся исследования по изучению растительного покрова подтопленных придорожных участков, которые были трансформированы более 40 лет назад. Данные биотопы различаются по структуре растительности, водно-минеральному питанию и типу грунтов [Канцерова, 2012; Канцерова, Кузнецов, 2012; Kantserova, 2022].

Цель работы – рассмотреть разнообразие растительных сообществ на придорожных подтопленных участках Карелии и выявить роль различных экологических факторов, обуславливающих их состав и структуру.

Материалы и методы

Исследования выполнялись в средне-таежной Карелии вдоль придорожных полос шоссейных и грунтовых автомобильных дорог в Прионежском, Кондопожском, Пряжинском и Пудожском районах (рис. 1). Обследованы придорожные участки вдоль федеральной трассы, региональных и лесовозных автомобильных дорог общей протяженностью

около 200 км, проведена инвентаризация подтоплений, возникших из-за строительства дорог.

Маршрутным методом исследовано около 200 придорожных подтопленных участков как с минеральными грунтами, так и с торфяными залежами разной мощности. На них выполнено 297 геоботанических описаний болотной и гигрофильной травяной растительности. Исследованные сообщества находятся на разных стадиях сукцессии. Геоботанические описания проводились на временных пробных площадях, размер которых в основном составлял 20×10 м. На придорожном участке с однородным растительным покровом выполнялось одно описание. На некоторых участках выполняли по три и более описаний, как правило, описывали придорожную, центральную и пограничную с лесом или другим фитоценозом части. Для каждого сообщества отмечалось проективное покрытие видов основных ярусов в процентах [Корчагин, 1964]. Названия сосудистых растений и мхов приводятся по сводкам [Черепанов, 1995; Ignatov et al., 2006; Кравченко, 2007]. По имеющимся данным сделана классификация растительности, которая основывалась на принципах и подходах отечественного эколого-фитоценологического метода с использованием классификации растительности болот Т.К. Юрковской [1995]. Ассоциации выделены и названы по доминирующим и содоминирующим видам с учетом представленности в них эколого-ценотических групп

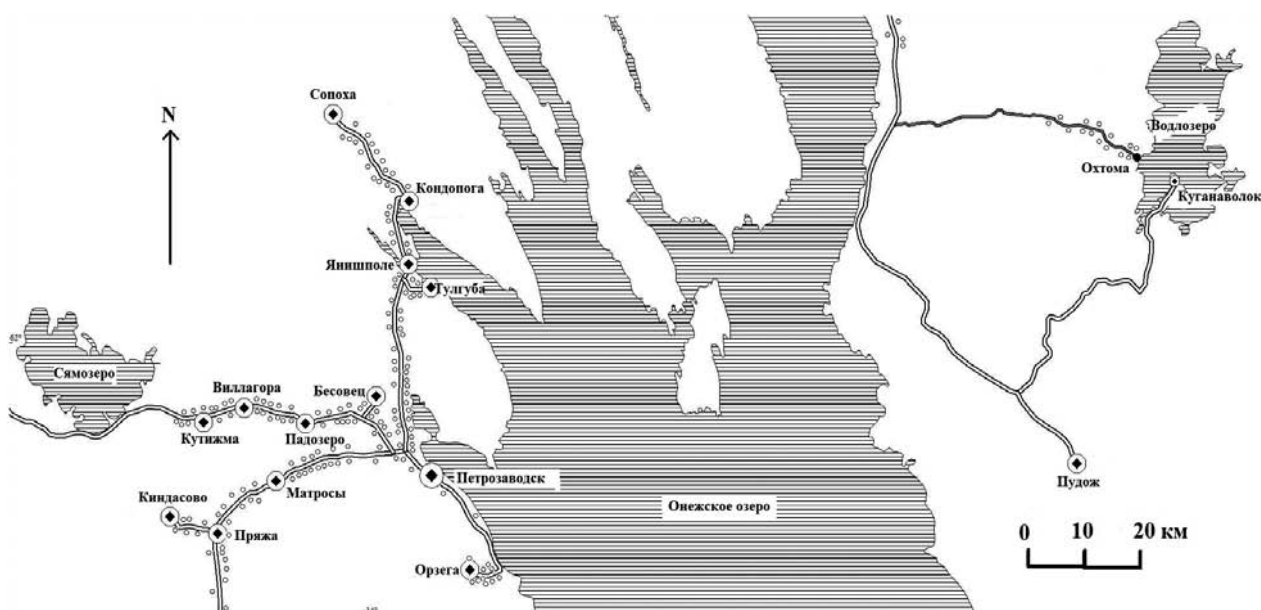


Рис. 1. Карта района исследования (○ – придорожные подтопленные участки)

Fig. 1. Map of the study area (○ – flooded roadside sites)

видов [Канцерова, 2015]. Для установления экологических особенностей выделенных сообществ и определения их положения в экологическом пространстве был использован градиентный анализ, выполненный методом неметрического шкалирования (NMS) [Kruskal, Wish, 1978] в прикладном пакете для обработки геоботанических данных PC-ORD 6.12. Нагрузки на оси ординации рассчитаны after-the-fact посредством сравнения дисперсии, объясняемой отдельной осью, с общей дисперсией в таблице эмпирических данных [McCune, Mefford, 2011]. Оценка условий местообитаний (влажность, освещенность, реакция среды, степень насыщения азотом) выполнена по среднему значению баллов по Элленбергу всех видов сосудистых растений в фитоценозе с учетом их проективного покрытия. Существующие балльные оценки для мхов в шкалах Элленберга [Ellenberg, Leuschner, 2010] по нашему мнению не подходят для Карелии, требуется их переоценка. Для каждого геоботанического описания определяли статус по формуле взвешенного среднего:

$$ST_k = \frac{\sum_{i=1}^N Sp_i * B_{ik}}{\sum_{i=1}^N B_{ik}},$$

где ST_k – статус k-го описания, Sp_i – значение соответствующего экологического параметра

i-го вида, B_{ik} – балл покрытия i-го вида в k-м описании, N – число видов в описании [Kenkel, 1987; Дёгтева, Новаковский, 2011].

Значения балльных оценок шкал Х. Элленберга брались из литературы [Ellenberg, Leuschner, 2010; Tichý et al., 2023].

Кластеризация материала была проведена методом гибкой беты (flexible beta) при значении $\beta = -0,25$ [Lance, Williams, 1967]. Для вычисления матрицы расстояний использовалась относительная дистанция Сьеренсена.

Результаты и обсуждение

Разнообразие растительного покрова исследованных придорожных подтопленных участков Карелии включает 17 ассоциаций, 13 из которых относятся к травяному, 3 – травяно-сфагновому, а 1 – к кустарниково-травяному классу растительности (табл. 1). Детальная характеристика ассоциаций опубликована ранее [Канцерова, 2018].

Для ассоциаций с использованием шкал Х. Элленберга [Ellenberg, Leuschner, 2010; Уланова и др., 2017; Tichý et al., 2023] были рассчитаны средние экологические значения по четырем факторам: степень освещенности; степень увлажнения почвы; кислотность почвы; богатство почвы минеральным азотом (табл. 2).

Таблица 1. Видовой состав ассоциаций придорожных подтопленных участков Карелии

Table 1. Species composition of associations in flooded roadside sites in Karelia

Кластеры Clusters	I						II					III					IV
№ ассоциации No. of the association	2	3	4	5	6	7	1	8	9	11	13	10	12	14	16	17	15
Количество описаний Number of relevés	24	14	14	7	6	43	28	32	21	13	7	17	11	4	16	35	5
Видовое богатство ассоциаций Species richness of the association	97	74	71	57	69	140	104	96	101	78	64	104	69	42	73	116	39
Количество сосудистых растений Number of vascular plants	87	68	60	51	59	115	76	73	83	64	41	81	53	29	55	90	28
Количество мохообразных Number of bryophytes	10	6	11	6	10	25	28	23	18	14	23	23	16	13	18	26	11
Видовая насыщенность Species saturation	14	15	15	13	16	16	12	13	14	18	13	16	14	16	14	13	13
Грунт Substrate	Г С	Г С	Г С	Г С	Г С	Г С	Г, П С, С	Г, П С, С	Г, П С, С	Г, П С, С	Г, П С, С	Г, П П, С	Г, П П, С	Г, П П, С	Т П	Т П	Т П

Окончание табл. 1
Table 1 (continued)

Кластеры Clusters	I						II					III					IV
№ ассоциации No. of the association	2	3	4	5	6	7	1	8	9	11	13	10	12	14	16	17	15
Деревья и кустарники Trees and shrubs																	
<i>Betula pubescens</i>	I ⁺	I ⁺	–	–	–	II ⁺	II ⁺	I ⁺	II ⁺	I ⁺	IV ⁺	III ⁺	II ⁺	III ⁺	II ⁺	III ⁺	–
<i>Salix aurita</i>	I ⁺	–	–	–	–	II ⁺	II ²	I ⁺	I ⁺	I ²	–	I ¹	I ¹	–	I ⁺	II ⁺	I ²
<i>S. cinerea</i>	II ⁴	I ⁺	I ⁺	I ¹	II ⁺	II ⁺	VI²³	III ¹	III ³	II ²	IV ⁹	III ³	IV ²	–	III ³	III ²	–
<i>S. myrsinifolia</i>	II ²	III ²	II ⁺	III ¹	IV ⁺	III ²	III ⁴	III ³	III ²	II ²	III ²	III ²	III ²	II ³	II ¹	II ²	I ⁺
<i>S. pentandra</i>	I ⁺	II ⁺	II ⁺	II ⁺	III ⁺	II ⁺	II ²	II ⁺	II ¹	I ⁺	II ⁺	II ⁺	–	II ⁺	I ⁺	II ⁺	I ⁺
<i>S. phylicifolia</i>	III ⁺	III ³	II ³	I ⁺	II ⁺	II ²	IV¹⁷	III ³	IV ⁵	II ¹	IV ⁹	IV ⁴	III ¹	II ⁴	II ³	III ³	II ⁺
Травы и осоки Grasses and herbs																	
<i>Calamagrostis purpurea</i>	I ⁺	II ¹	II ⁺	–	II ⁺	II ⁺	II ²	II ⁺	III ²	II ⁺	II ⁺	I ¹	I ⁺	II ⁺	III ²	II ²	I ⁺
<i>Carex acuta</i>	I ⁺	–	II ⁺	V³⁶	I ⁺	I ¹	–	I ⁺	II ⁺	II ⁺	I ⁺	I ⁺	–	IV ⁷	I ⁺	I ¹	–
<i>C. aquatilis</i>	–	–	–	II ¹	–	I ⁺	–	II ²	I ⁺	II ¹	–	–	–	V²³	I ⁺	I ⁺	I ⁺
<i>C. canescens</i>	II ⁺	I ⁺	III ²	III ⁺	II ⁺	II ⁺	II ²	II ⁺	II ¹	IV ⁵	III ¹	V¹¹	II ¹	IV ²	III ²	III ¹	II ¹
<i>C. elongata</i>	I ¹	I ⁺	I ⁺	I ²	I ⁺	I ⁺	I ¹	I ¹	II ¹	II ¹	–	III¹²	II ²	III ³	I ²	I ⁺	–
<i>C. rhynchophysa</i>	I ⁺	I ⁺	I ⁺	–	–	I ⁺	I ⁺	I ¹	I ⁺	–	–	I ¹	V⁴⁰	–	I ⁺	I ¹	–
<i>C. rostrata</i>	II ¹	II ⁺	II ³	III ²	I ⁺	II ²	II ⁴	V³⁸	III ⁴	III ⁴	II ²	I ¹	III ⁴	III ⁴	III ⁴	V²⁶	III ⁶
<i>C. vesicaria</i>	I ¹	–	I ⁺	–	–	I ⁺	I ¹	II ²	I ⁺	V²⁹	I ⁺	I ¹	–	II ⁺	I ⁺	I ⁺	–
<i>Comarum palustre</i>	II ²	III ³	II ³	III ¹	III ⁴	II ³	IV ⁴	IV ⁶	V³³	III ³	III ⁵	II ²	II ²	II ¹	IV ⁴	II ²	V²⁶
<i>Deschampsia cespitosa</i>	III ⁺	II ⁺	III ⁺	III ⁺	III ⁺	II ⁺	I ⁺	I ⁺	II ⁺	I ⁺	I ⁺	I ⁺	I ⁺	–	–	I ⁺	–
<i>Epilobium palustre</i>	III ⁺	III ⁺	IV ⁺	III ⁺	II ⁺	III ⁺	I ¹	II ⁺	IV ⁺	I ⁺	I ⁺	II ⁺	I ⁺	II ⁺	II ⁺	I ⁺	III ⁺
<i>Equisetum fluviatile</i>	IV ³	IV ²	IV ⁵	V ³	II ³	V⁴⁰	II ³	III ⁵	III ³	II ¹	V ²²	III ⁺	IV ⁴	V ⁸	V³⁵	III ³	III ¹
<i>Filipendula ulmaria</i>	III ¹	III ⁺	I ⁺	I ¹	V³⁶	II ⁺	II ⁺	II ⁺	II ⁺	II ⁺	III ²	I ⁺	II ⁺	II ⁺	I ⁺	I ⁺	I ⁺
<i>Galium palustre</i>	III ¹	II ⁺	II ⁺	III ⁺	V ⁺	II ⁺	III ⁺	III ⁺	IV ⁺	III ⁺	III ⁺	III ⁺	II ⁺	–	II ⁺	I ⁺	III ⁺
<i>Menyanthes trifoliata</i>	I ⁺	I ⁺	–	I ⁺	–	I ¹	–	–	I ⁺	–	V²⁹	I ⁺	–	–	II ²	I ⁺	III ³
<i>Phragmites australis</i>	I ¹	V⁴⁶	II ¹	–	I ⁺	I ⁺	I ⁺	I ⁺	–	I ⁺	–	–	I ⁺	–	–	I ⁺	–
<i>Scirpus sylvaticus</i>	V⁴³	III ⁶	II ⁺	II ²	III ⁶	III ¹	II ²	III ¹	II ¹	I ¹	I ⁺	I ⁺	II ³	–	–	I ⁺	–
<i>Thyselium palustre</i>	I ⁺	III ⁺	I ⁺	I ⁺	III ⁺	III ⁺	I ⁺	I ⁺	III ⁺	I ⁺	IV ⁺	–	–	–	I ⁺	–	II ⁺
<i>Typha latifolia</i>	III ⁴	II ¹	V³⁸	I ¹	I ⁺	III ⁴	I ¹	II ¹	III ²	–	I ⁺	I ⁺	I ⁺	–	I ⁺	II ¹	III ⁴
Мхи Mosses																	
<i>Calliergon cordifolium</i>	I ⁺	II ⁺	II ⁵	III ⁶	I ³	II ⁴	II ³	III ³	IV ⁷	III ¹	III ⁶	II ¹	II ²	II ⁶	II ¹	I ⁺	I ⁺
<i>Sphagnum fallax</i>	I ⁺	–	I ⁺	–	–	I ⁺	I ⁺	I ⁺	–	I ²	I ¹¹	I ⁷	I ¹	III ¹⁰	III¹⁷	IV²³	–
<i>S. riparium</i>	I ⁺	I ³	I ⁴	–	I ⁺	I ⁺	I ¹	I ¹	–	I ⁺	II ¹¹	II ⁷	I ¹⁰	II ¹⁰	III²⁴	III²³	III⁵²
<i>S. squarrosum</i>	II ¹	–	II ²	III ⁴	I ⁺	II ³	II ⁵	II ²	I ²	II ⁸	II ²	III ⁴	III ⁸	III ²	III¹⁸	II ⁵	I ⁺
<i>S. warnstorffii</i>	–	–	–	–	–	–	I ⁺	I ⁺	I ¹	–	III ¹⁷	–	–	–	–	–	–
<i>Warnstorfia exannulata</i>	–	–	–	–	–	I ²	I ⁺	–	I ⁺	–	III ⁺	I ⁺	I ¹	–	I ⁺	I ²	–

Примечание / Note. Ассоциации / Associations: 1) Salicetum spp. – Herbae, 2) Scirpetum sylvatici, 3) Phragmitetum australis, 4) Typhetum latifoliae, 5) Caricetum acutae, 6) Filipenduletum ulmariae, 7) Equisetetum fluviatilis, 8) Caricetum rostratae, 9) Comaretum palustris, 10) Caricetum canescentis – elongatae, 11) Caricetum vesicariae, 12) Caricetum rhynchophysae, 13) Menyanthetum trifoliatae, 14) Caricetum aquatilis, 15) Comareto – Sphagnetum, 16) Equiseto fluviatilis – Sphagnetum, 17) Cariceto rostratae – Sphagnetum.

Грунт: Г – глина, П – песок, Т – торф / Substrate: C – clay, S – sand, P – peat.

В таблицу не включены виды, имеющие постоянство ниже III в синтаксонах / The table does not include species with a constancy below III in syntaxa.

Жирным выделены доминантные виды ассоциаций / Dominant associations are given in bold.

Таблица 2. Значение экологических факторов, рассчитанных для ассоциаций придорожных подтопленных участков, в баллах по шкалам Х. Элленберга

Table 2. The value of environmental factors calculated for the associations of flooded roadside sites, in points according to Ellenberg scales

Кластеры Clusters	Ассоциации Association	Экологический фактор Ecological factor			
		L	F	R	N
I	2. Scirpetum sylvatici	7	8,2	5,3	4,5
	3. Phragmitetum australis	7	8,2	5,6	4,7
	4. Typhetum latifoliae	7,2	8,6	5,4	4,4
	5. Caricetum acutae	7,2	8,6	5,3	4,4
	6. Filipenduletum ulmariae	6,7	8,1	5,4	4,3
	7. Equisetetum fluviatilis	7,0	8,2	5,1	4,2
II	1. Salicetum spp. – Herbae	6,8	8,3	4,9	4,3
	8. Caricetum rostratae	7,1	8,6	5,1	4
	9. Comaretum palustris	6,9	8,5	5,2	4,3
	11. Caricetum vesicariae	7,0	8,6	4,9	4,1
	13. Menyanthetum trifoliatae	7,2	8,6	4,6	3,5
III	10. Caricetum canescentis – elongatae	6,7	8,1	4,4	3,7
	12. Caricetum rhynchophysae	6,7	8,3	4,9	4,2
	16. Equiseto fluviatilis – Sphagnetum	7,2	8,6	4,5	3,7
	17. Cariceto rostratae – Sphagnetum	7	8,4	4,5	3,7
	14. Caricetum aquatilis	7,2	8,9	4,5	3,3
IV	15. Comareto – Sphagnetum	7,5	9,0	4,1	3,5

Примечание. Экологический фактор: L – освещение, F – увлажнение почвы, R – кислотность почвы, N – богатство почвы азотом.

Note. Ecological factor: L – light; F – soil moisture; R – soil acidity; N – mineral nitrogen content in soil.

На придорожных участках обнаружен 251 вид высших растений (из них 198 видов сосудистых растений, 50 видов мхов и 3 печеночника). Формирование растительного покрова придорожных участков происходит в основном за счет активного расселения аборигенных видов растений (95%). Древесно-кустарниковый ярус отмечен в 80 % сообществах и представлен преимущественно ивами: *Salix phylicifolia* (встречается в 50 % сообществах), *S. myrsinifolia* (42 %), *S. cinerea* (40 %), *S. pentandra* (25 %), *S. aurita* (14 %), *S. caprea* (12 %), а также *Betula pubescens* (25 %) и *Alnus incana* (15 %), реже встречаются *Pinus sylvestris*, *Picea abies*, *Alnus glutinosa*.

В травяном ярусе наиболее часто встречающимся видом является *Equisetum fluviatile*, он отмечен в 66 % сообществах. Данный вид обладает широкой экологической пластичностью и встречается во всех ассоциациях. Кроме него в сообществах придорожных участков часто встречаются: *Comarum palustre* (в 52 % сообществах), *Carex rostrata* (50 %), *C. canescens* (40 %), *Galium palustre* (39 %), *Epilobium palustre* (35 %), *Scirpus sylvaticus* (33 %), *Typha latifolia* (33 %), *Calamagrostis purpurea* (28 %), *Filipendula ulmaria* (27 %). Мхи входят в состав всех ассоциаций. Наиболее часто встречающимися мхами

являются *Calliergon cordifolium* (обнаружен в 33 % сообществах), *Sphagnum squarrosum* (31 %), *S. riparium* (20 %), *S. fallax* (16 %), *Polytrichum commune* (13 %), *Warnstorfia fluitans* (10 %), *Sphagnum centrale* (9 %), *S. angustifolium* (7 %).

Большинство видов имеют широкую экологическую амплитуду, но в их составе практически нет кальцефильных видов, поэтому экологические показатели по азоту и кислотности не имеют резких различий.

С помощью неметрического шкалирования (NMS) была создана ординационная диаграмма распределения растительных сообществ придорожных подтопленных участков в экологическом пространстве (рис. 2).

В результате исследования выявлены связи между растительными сообществами ассоциаций и степенью влияния экологических факторов. Первая ось является основным градиентом и объясняет 42,5 % общей дисперсии, вторая – 33,9 %. С первой осью коррелируют факторы богатства почв минеральным азотом ($r = -0,795$) и кислотностью почв ($-0,787$) (табл. 3). Таким образом, ассоциации распределяются по первой оси вдоль градиента трофности от эвтрофных травяных сообществ (ассоциации 2, 3, 4, 5, 6, 7) на минеральных

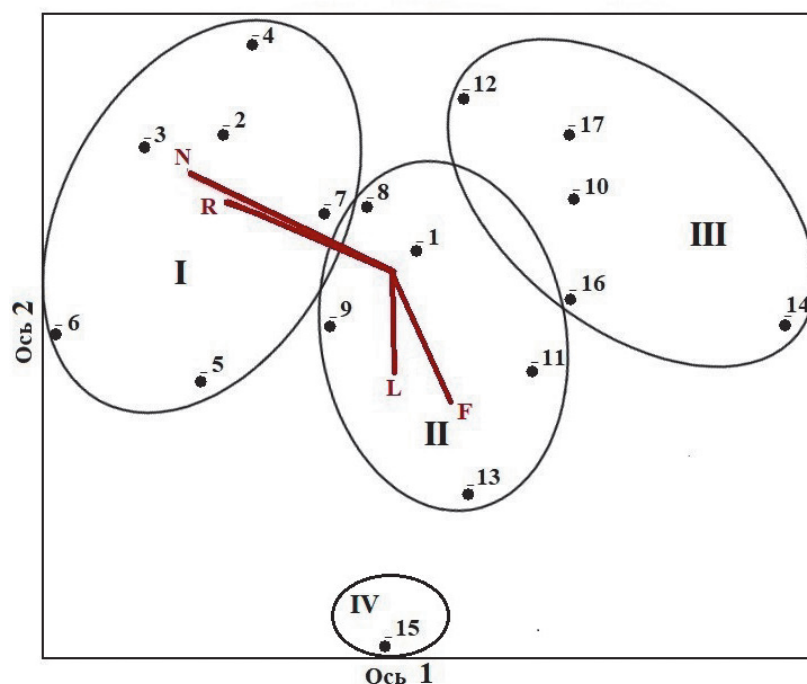


Рис. 2. Ординационная диаграмма ассоциаций на придорожных подтопленных участках Карелии по проективному покрытию видов: арабские цифры – номер ассоциации (см. табл. 1), римские цифры – кластеры; векторы экологических значений: L – освещение, F – увлажнение почвы, R – кислотность почвы, N – богатство почвы азотом

Fig. 2. Ordination diagram for associations in flooded roadside sites in Karelia based on species percentage covers:

Arabic numerals – association number (see Table 1), Roman numerals – clusters of associations; vectors of environmental variables: L – light, F – soil moisture, R – soil acidity, N – mineral nitrogen content in soil

(глинистых) грунтах до мезотрофных травяно-сфагновых сообществ как на торфяных отложениях и на минеральных (песчаных) грунтах (10, 12, 14), так и в сообществах исключительно на торфяных отложениях (ассоциации 15, 16, 17).

Таблица 3. Коэффициенты корреляции Пирсона (r) и Кендалла (τ) ординационных осей с факторами среды по экошкалам Элленберга

Table 3. Pearson (r) and Kendall (τ) correlation coefficients of ordination axes with environmental factors according to Ellenberg ecoscales

Экологический фактор Ecological factor	Ось 1 Axis 1		Ось 2 Axis 2	
	r	τ	r	τ
L	0,128	0,056	-0,509	-0,282
F	-0,417	0,287	-0,585	-0,318
R	-0,787	-0,753	0,476	0,175
N	-0,795	-0,662	0,496	0,221

Со второй ординационной осью коррелирует фактор увлажненности (-0,585) и освещенности (-0,509). Таким образом, на оси 2 ассоциации растительных сообществ придорожных подтопленных участков располагаются вдоль градиента освещенности от слабооблесенных сообществ с теневыносливыми видами (10, 12, 17 ассоциации) до сообществ с единично встречающимися видами деревьев и кустарников с преимущественно светолюбивыми видами растений (гелиофитов) (ассоциации 5, 14, 15). Все местообитания обильно увлажнены, поэтому фактор увлажнения прослеживается слабо. Ассоциации 2, 3, 4, 12 встречаются в условиях постоянного увлажнения с высоким уровнем воды на придорожных участках. В разных сообществах уровень почвенно-грунтовых вод (УПГВ) варьирует от +20 до +100 см. Для сообществ ассоциаций 9, 11, 13, 15, 16 характерен переменный режим увлажнения, УПГВ в сообществах от +10 до -30 см.

Ассоциации придорожных подтопленных участков распределились практически по всей ординационной диаграмме (см. рис. 2), при этом

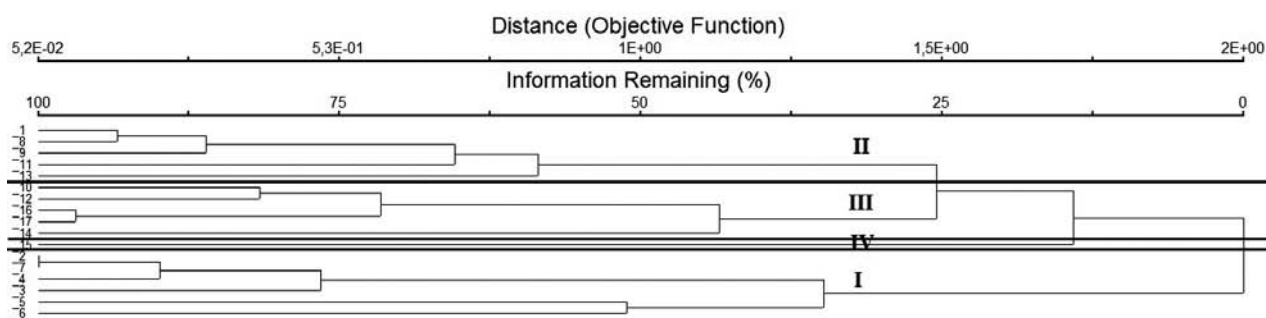


Рис. 3. Кластерная дендрограмма ассоциаций на придорожных подтопленных участках Карелии: арабские цифры – номер ассоциации (см. табл. 1), римские цифры – кластеры

Fig. 3. Cluster dendrogram of associations in flooded roadside sites in Karelia:

Arabic numerals – association number (see Table 1), Roman numerals – clusters of associations

ареалы кластеров почти не перекрываются, что согласуется с экологическими параметрами, отражаемыми осями. Степень экологической и флористической специфичности отдельных синтаксонов подтверждается рассчитанными значениями коэффициента сходства Сьеренсена и построенной на их основе кластерной дендрограммы. Ординация ассоциаций хорошо согласуется с дендрограммой сходства (рис. 3).

На ординационной диаграмме и по результатам кластерного анализа геоботанические описания образуют четыре кластера.

В первый кластер (I) входят ассоциации *Scirpetum sylvatici* (ассоциация № 2), *Phragmitetum australis* (№ 3), *Typhetum latifoliae* (№ 4), *Caricetum acutae* (№ 5), *Filipenduletum ulmariae* (№ 6), *Equisetetum fluviatilis* (№ 7). Сообщества данных ассоциаций являются эвтрофными и встречаются на минеральных глинистых грунтах. УПГВ в разных сообществах варьирует от +30 до +100 см. В данной группе ассоциаций древесный ярус представлен единичными деревьями, в основном *Alnus incana*, *A. glutinosa* и *Betula pubescens*, развит кустарниковый ярус из *Padus avium*, *Salix aurita*, *S. caprea*, *S. cinerea*, *S. myrsinifolia*, *S. pentandra*, *S. phylicifolia*, встречаемость их в сообществах частая. В травяном ярусе помимо доминантов ассоциаций наиболее часто встречаемыми видами являются: *Carex rostrata*, *C. canescens*, *C. elongata*, *Comarum palustre*, *Menyanthes trifoliata*, их проективное покрытие до 25%. Моховой ярус выражен слабо (до 15%) и образован преимущественно *Warnstorffia fluitans*, *Sphagnum squarrosum*, *S. girgensohnii*, *Calliergon cordifolium*, *Calliergonella cuspidata*.

Второй кластер (II) представлен ассоциациями *Salicetum* spp. – *Herbae* (№ 1), *Caricetum rostratae* (№ 8), *Comaretum palustris* (№ 9),

Caricetum vesicariae (№ 11), *Menyanthetum trifoliatae* (№ 13). Сообщества этих ассоциаций являются мезоэвтрофными и встречаются на минеральных грунтах. В сообществах данных ассоциаций древесно-кустарниковый ярус представлен ивами *Salix cinerea*, *S. myrsinifolia*, *S. phylicifolia* и *S. pentandra*. В сообществах эти виды встречаются довольно часто, но проективное покрытие низкое, кроме ассоциации *Salicetum* spp. – *Herbae*, где *Salix cinerea* и *S. phylicifolia* являются доминантами, проективное покрытие которых колеблется в разных сообществах ассоциации от 25 до 50%. В травяном ярусе помимо доминантов каждой ассоциации довольно часто встречаются *Galium palustre*, *Equisetum fluviatile*, *Juncus filiformis*, *Epilobium palustre*, *Typha latifolia*, *Thyselium palustris*, *Scirpus sylvaticus*. Проективное покрытие этих видов в среднем для ассоциации не превышает 5%. В моховом ярусе каждой ассоциации встречается от 13 видов (ассоциация *Caricetum vesicariae*) до 27 видов (ассоциация *Salicetum* spp. – *Herbae*). Во всех ассоциациях постоянны *Calliergon cordifolium*, *Sphagnum angustifolium*, *S. fallax*, *S. squarrosum*, *S. riparium*, их проективное покрытие в ассоциациях до 25%. УПГВ в разных сообществах от 0 до +60 см. По характеру микрорельефа и степени увлажнения сообщества данных ассоциаций представлены ровными влажными или заболоченными придорожными участками с однородным растительным покровом вдоль автомобильных дорог без видимых нарушений грунта.

Третий кластер (III) включает в себя ассоциации: *Caricetum canescentis* – *elongatae* (№ 10), *Caricetum rhynchophysae* (№ 12), *Caricetum aquatilis* (№ 14), *Equiseto fluviatilis* – *Sphagnetum* (№ 16) и *Cariceto rostratae* – *Sphagnetum* (№ 17). Сообщества данных ассоциаций

являются мезотрофными и встречающимися в основном на торфяных отложениях (мощность торфа в сообществах от 50 до 260 см), немногочисленные сообщества встречаются также на минеральных (песчаных) грунтах. Уровень почвенно-грунтовых вод в разных сообществах ассоциаций от +20 см до –30 см. Отдельные виды деревьев и кустарников встречаются во всех ассоциациях в низком обилии. Кустарниковый ярус в ассоциациях в основном представлен: *Salix aurita*, *S. cinerea*, *S. phylicifolia*, *S. myrsinifolia*. В травяном ярусе в сообществах каждой ассоциации встречается *Comarum palustre*, проективное покрытие которого в разных сообществах не превышает 40%. Довольно часто также встречаются *Galium palustre*, *Equisetum fluviatile*, *Carex canescens*, *C. rostrata*, *Typha latifolia*, *Oxycoccus palustris*. Проективное покрытие этих видов в среднем для ассоциации не превышает 5%. Постоянными видами мхов в сообществах ассоциации являются *Sphagnum riparium*, *S. fallax*, *S. squarrosum*, *Calliergon cordifolium*, их проективное покрытие от 20 до 95%. В сообществах ассоциации *Caricetum rhynchophysae* был обнаружен редкий для Карелии вид *Carex riparia*, занесенный в Красную книгу Республики Карелия [2020]. В ассоциации *Equisetum fluviatile* – *Sphagnetum* в кустарниковом ярусе (покрытие 5%) встречается 6 видов ив, наиболее обильны из них *Salix cinerea* и *S. phylicifolia*. В травяном ярусе кроме *Equisetum fluviatile* часто встречаются *Carex rostrata*, проективное покрытие которой в разных сообществах не превышает 15%, *Carex canescens* (7%), *Comarum palustre* (15%). Мхов в ассоциации 11 видов, из них доминантами мохового яруса являются *Sphagnum squarrosum*, *S. fallax*, *S. riparium*, их проективное покрытие в сообществах может достигать 95%. Сообщества ассоциации *Caricetum rostratae* – *Sphagnetum* представлены коврами с доминированием в травяном ярусе *Carex rostrata* и с содоминированием в некоторых сообществах *Equisetum fluviatile*, реже *Menyanthes trifoliata*. В составе сообществ ассоциации из древесных пород встречаются *Alnus incana*, *Betula pubescens*, из кустарников наиболее часто встречаются *Salix phylicifolia*, *S. myrsinifolia*, *S. cinerea*, из кустарничков *Chamaedaphne calyculata*, *Oxycoccus palustris*, их обилие низкое. Сфагновый покров сплошной, образован различными видами, преимущественно *Sphagnum riparium*, *S. fallax*, *S. squarrosum*, их проективное покрытие в некоторых сообществах может достигать 80–95%.

В четвертый кластер (IV) вошел четко обособленный синтаксон 15 – ассоциация *Comareto* –

Sphagnetum. Для ассоциации характерно низкое видовое разнообразие. Кустарниковый ярус представлен *Salix aurita*, *S. myrsinifolia*, *S. pentandra*, *S. phylicifolia*, их проективное покрытие до 10%, в сообществах встречаются редко. В травяном ярусе проективное покрытие *Comarum palustre* в разных сообществах не превышает 35%, довольно часто также встречаются *Carex rostrata*, *C. canescens*, *Typha latifolia*. Проективное покрытие этих видов в среднем для ассоциации не превышает 5%. Из сфагновых мхов в сообществах ассоциации чаще встречаются *Sphagnum riparium*, *S. obtusum*, их проективное покрытие от 70 до 95%. УПГВ – 20 до 0 см.

При сравнении полученных данных с опубликованными данными по другим регионам можно отметить, что детальных характеристик растительности на уровне ассоциаций по подтопленным придорожным участкам в других работах почти нет. Существующие работы по изучению растительного покрова вдоль автодорог выполнены на дренированных автотрофных местообитаниях или содержат неполные данные состава сообществ.

Ассоциации придорожных подтопленных участков Карелии довольно близки к естественным болотным и встречаются в таежной зоне европейской части России, некоторые ассоциации являются редкими для региона – *Scirpetum sylvatici*, *Typhetum latifoliae*. Доминанты ассоциаций не являются в Карелии редкими, но сформированные ими ассоциации приурочены ко вторичным местообитаниям, в этом состоит специфика их состава. В естественных условиях некоторые из них не выступают или редко выступают в роли доминантов.

Заключение

На основе обобщенной характеристики растительного покрова подтопленных придорожных участков, NMS-ординации и кластерного анализа при помощи экошкал Элленберга выявлены факторы дифференциации растительного покрова (освещенность, кислотность почвы, богатство почвы минеральным азотом, увлажнение). Первая ось является основным градиентом, с ней коррелируют факторы богатства почв минеральным азотом и кислотность почв от эвтрофных сообществ (ассоциации 2, 3, 4, 5, 6, 7) на минеральных глинистых грунтах, мезоэвтрофных сообществ на минеральных (глинистых и песчаных) грунтах (ассоциации 1, 8, 9, 11, 13) до мезотрофных сообществ как на минеральных песчаных грунтах и торфяных отложениях (10, 12, 14),

так и в сообществах исключительно на торфяных отложениях (ассоциации 15, 16, 17). Со второй ординационной осью коррелируют факторы освещенности и увлажнения, они прослеживаются в сообществах, но не преобладают.

Автор выражает благодарность главному научному сотруднику д. б. н. О. Л. Кузнецову за ценные рекомендации при написании статьи и научному сотруднику к. б. н. С. И. Грабовик за помощь в полевых исследованиях.

Литература

- Дегтева С. В., Новаковский А. Б. Эколого-ценотические группы сосудистых растений в фитоценозах ландшафтов бассейна Верхней и Средней Печоры. Екатеринбург: УрО РАН, 2012. 183 с.
- Инвазивные растения и животные Карелии: научно-популярное иллюстрированное издание / Ред. О. Н. Бахмет, А. В. Кравченко, О. Л. Кузнецов, Н. В. Михайлова, А. В. Полевой. Петрозаводск: ПИН, Марков Н. А., 2021. 223 с.
- Канцеров Л. В. Классификация растительности придорожных подтопленных участков Карелии // V всерос. геоботаническая школа-конференция с междунар. участием: Тез. докл. Всерос. конф. (Санкт-Петербург, 4–9 окт. 2015 г.). СПб., 2015. С. 81.
- Канцеров Л. В. Разнообразие и сукцессии растительных сообществ на трансформированных придорожных участках Карелии // Труды Карельского научного центра РАН. 2012. № 13. С. 48–55.
- Канцеров Л. В. Разнообразие растительных сообществ на придорожных участках Карелии // III Междунар. науч. семинар: Материалы Междунар. конф. (Минск – Гродно, Беларусь, 26–28 сент. 2018 г.). Минск, 2018. С. 61–65.
- Канцеров Л. В., Кузнецов О. Л. Динамика растительности подтопленных придорожных участков Южной Карелии // Учен. зап. Петрозаводского гос. ун-та. 2012. № 4 (125). С. 25–28.
- Корчагин А. А. Видовой состав растительных сообществ и методы его изучения. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1964. Т. 3. С. 39–62.
- Кравченко А. В. Конспект флоры Карелии. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2007. 403 с.
- Красная книга Республики Карелия / Ред. О. Л. Кузнецов. Белгород: Константа, 2020. 448 с.
- Миляева Е. В., Вишнякова Е. К. Сукцессии растительности болотных экосистем при изменении гидрологического режима // Методы дистанционного зондирования Земли и фотограмметрия, мониторинг окружающей среды, геоэкология: Труды 10-й Междунар. конф. (Новосибирск, 8–18 апр. 2014 г.). Новосибирск, 2014. Т. 2. С. 161–165.
- Миляева Е. В., Махатков И. Д., Ермолов Ю. В., Кирпотин С. Н. Развитие подтоплений вдоль насыпных дорог в условиях лесотундры Западной Сибири // Вестник Томского гос. ун-та. 2012. № 365. С. 206–219.
- Миронов А. А. Влияние строительства нефтепромысловых дорог на лесные и болотные биогеоценозы // Проектирование, строительство, ремонт и содержание транспортных сооружений в условиях Сибири / Ред. С. П. Крысина. Томск: Томский гос. ун-т, 1997. С. 20–25.
- Миронычева-Токарева Н. П., Михайлова Е. В., Вишнякова Е. К. Трансформация растительного покрова болотных экосистем при строительстве дорожного полотна (на примере таежной зоны Западной Сибири) // Вестник Оренбургского гос. ун-та. 2017. № 12 (212). С. 55–59.
- Михайлова Е. В., Махатков И. Д., Миронычева-Токарева Н. П., Коронатова Н. Г. Антропогенная нагрузка на тундровые экосистемы при прокладке линейных сооружений // Дистанционные методы зондирования Земли и фотограмметрия, мониторинг окружающей среды, геоэкология: Материалы 13-й Междунар. конф. (Новосибирск, 17–21 апр. 2014 г.). Новосибирск, 2017. Т. 2. С. 175–179.
- Парфенов В. И., Ким Г. А., Рыковский Г. Ф. Антропогенные изменения границ ареалов, динамика и растительность под влиянием прокладки транспортных путей // Антропогенные изменения флоры и растительности Белоруссии. Минск: Наука и техника, 1985. С. 193–200.
- Полкошников О. В. Влияние автомобильных дорог на растительность верховых болот Среднего Приобья. М.: Наука и техника, 1982. 24 с.
- Уланова Н. Г., Жмылев П. Ю., Федосов В. Э. Эколого-ценотический биоморфологический анализ растительного покрова. Учебное пособие. М.: Биофак МГУ, 2017. 68 с.
- Филиппов И. В., Филиппова Н. В., Лапшина Е. Д. Влияние дорожной сети на растительность болот природного парка «Кондинские озера» // Западно-Сибирские торфяники и цикл углерода: прошлое и настоящее: Материалы 3-го Междунар. полевого симпози. (Ханты-Мансийск, 24 июня – 5 июля 2011 г.). Новосибирск, 2011. С. 206–207.
- Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб.: Наука, 1995. 992 с.
- Шавалда Е. С., Комар А. Ю., Голованов Я. М., Судник А. В. Экологические особенности придорожных фитоценозов автомобильных дорог г. Минска и Минской области // Ботаника. Исследования. 2024. № 54. С. 241–253.
- Шавалда Е. С., Степанович И. М. Флористический состав и пространственные изменения придорожной растительности в экспозиции «выемка» на примере автомобильных дорог г. Минска и Минской области // Журнал Белорусского гос. ун-та. Экология. 2022. Вып. 2. С. 26–38. doi:10.46646/2521-683X/2022-2-26-38
- Юрковская Т. К. Высшие единицы классификации растительности болот // Ботанический журнал. 1995. Т. 80, № 11. С. 28–33.
- Buckley D. S., Crow T. R., Nauertz E. A., Schulz K. E. Influence of skid trails and haul roads on understory plant richness and composition in managed forest landscapes in Upper Michigan // Forest Ecology and Management. 2003. Vol. 175. P. 509–520. doi: 10.1016/S0378-1127(02)00185-8

Ellenberg H., Leuschner C. Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. Stuttgart: Ulmer, 2010. 1334 p.

Forman R. T., Alexander L. E. Roads and their major ecological effects // *Annual Review of Ecology and Systematics*. 1998. Vol. 29. P. 207–231.

Ignatov M. S., Afonina O. M., Ignatova E. A. et al. Check-list of mosses of East Europe and North Asia // *Arctoa*. 2006. Vol. 15. P. 1–130. doi: 10.15298/arctoa.15.02

Kantserova L. V. Vegetation diversity in inundated and paludal sites along motor roads in Karelia // *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science*. Collection of conference materials. Khanty-Mansiysk, 2022. 012030. doi:10.1088/17551315/1093/1/012030

Kenkel N. C. Trends and interrelationship in boreal wetland vegetation // *Can. J. Bot.* 1987. Vol. 65. P. 12–22.

Kruskal J. B., Wish M. Multidimensional Scaling. Sage University Paper series on Quantitative Applications in the Social Sciences. 1978. No. 07–011. 93 p.

Lance G. N., Williams W. T. A general theory of classification sorting strategies. I. Hierarchical systems // *Computer Journal*. 1967. Vol. 9. P. 373–380.

McCune B., Mefford M. J. PC-ORD. Multivariate Analysis of Ecological Data. Version 6.12. Gleneden Beach. Oregon: MjM Software, 2011.

Rentch J. S., Fortney R. H., Stephenson S. L., Adams H. S., Grafton W. N., Anderson H. S. Vegetation-site relationships of roadside plant communities in West Virginia, USA // *Journal of Applied Ecology*. 2005. Vol. 42. P. 129–138. doi: 10.1111/J.1362664.2004.00993.X

Tichý L., Axmanová I., Dengler J., Guarino R., Jansen F., Midolo G., Nobis M. P., Van Meerbeek K., Attorre F., Chytrý M. Ellenberg-type indicator values for European vascular plant species // *Journal of Vegetation Science*. 2023. Vol. 34. e13168. doi: 10.1111/jvs.13168

Trombulak S. C., Frissell C. A. Review of ecological effects of roads on terrestrial and aquatic communities // *Conservation Biology*. 2000. Vol. 14. P. 18–30. doi: 10.1046/J.1523-1739.2000.99084.X

References

Bakhmet O. N., Kravchenko A. V., Kuznetsov O. L., Mikhailova N. V., Polevoi A. V. (eds.). Invasive plants and animals of Karelia. Petrozavodsk: PIN; 2021. 223 p. (In Russ.)

Buckley D. S., Crow T. R., Nauertz E. A., Schulz K. E. Influence of skid trails and haul roads on understory plant richness and composition in managed forest landscapes in Upper Michigan. *Forest Ecology and Management*. 2003;175:509–520. doi: 10.1016/S0378-1127(02)00185-8

Czerepanov S. K. Vascular plants of Russia and adjacent states (within the former USSR). St. Petersburg: Nauka; 1995. 992 p. (In Russ.)

Degteva S. V., Novakovskii A. B. Ecological and coenotic groups of vascular plants in the phytocenoses of the Upper and Middle Pechora basin. Yekaterinburg: UrO RAN; 2012. 183 p. (In Russ.)

Ellenberg H., Leuschner C. Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. Stuttgart: Ulmer; 2010. 1334.

Filippov I. V., Filippova N. V., Lapshina E. D. Road network effects on mire vegetation in the Kondinskies Oзера Nature Park. *Zapadno-Sibirskie torfyaniki i tsikl ugleroda: proshloe i nastoyashchee: Mat-ly 3-go Mezhdunar. polevogo simp. (Khanty-Mansiysk, 24 iyunya – 5 iyulya 2011 g.) = West-Siberian peatland and the carbon cycle (Khanty-Mansiysk, June 24 – July 5, 2011)*. Novosibirsk; 2011. P. 206–207. (In Russ.)

Forman R. T., Alexander L. E. Roads and their major ecological effects. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 1998;29:207–231.

Ignatov M. S., Afonina O. M., Ignatova E. A. et al. Check-list of mosses of East Europe and North Asia. *Arctoa*. 2006;15:1–130. doi: 10.15298/arctoa.15.02

Kantserova L. V. Classification of roadside flooded habitat vegetation in Karelia. *V vserossiiskaya geobotanicheskaya shkola-konferentsiya s mezhdunarod. uchastiyem: Tezisy dokl. Vseros. konf. (Sankt-Peterburg, 4–9 okt. 2015 g.) = V All-Russian geobotanical school-conf. with int. part.: Proceed. of the All-Russ. conf. (St. Petersburg, Oct. 4–9, 2015)*. St. Petersburg; 2015. P. 81. (In Russ.)

Kantserova L. V. Diversity of plant communities in roadside areas of Karelia. *III Mezhdunarod. nauch. seminar: Mat-ly Mezhdunar. konf. (Minsk – Grodno, Belarus', 26–28 sent. 2018 g.) = III International scientific seminar: Proceed. Int. conf. (Minsk – Grodno, Belarus, Sept. 26–28, 2018)*. Minsk, 2018. P. 61–65. (In Russ.)

Kantserova L. V. The diversity and successions of plant communities in transformed roadside habitats in Karelia. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of Karelian Research Centre RAS*. 2012;13:48–55. (In Russ.)

Kantserova L. V. Vegetation diversity in inundated and paludal sites along motor roads in Karelia. *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science*. Collection of conference materials. Khanty-Mansiysk. 2022. Art. 012030. doi: 10.1088/17551315/1093/1/012030

Kantserova L. V., Kuznetsov O. L. Vegetation dynamics in inundated roadside sites in southern Karelia. *Uchenye zapiski Petrozavodskogo gos. universiteta = Proceedings of Petrozavodsk State University*. 2012;4 (125):25–28. (In Russ.)

Kenkel N. C. Trends and interrelationship in boreal wetland vegetation. *Can. J. Bot.* 1987;65:12–22.

Korchagin A. A. Species composition of plant communities and method for its study. Moscow; Leningrad: AN SSSR; 1964. Vol. 3. P. 39–62. (In Russ.)

Kravchenko A. V. A compendium of flora (vascular plants) of Karelia. Petrozavodsk: KarRC RAS; 2007. 403 p. (In Russ.)

Kruskal J. B., Wish M. Multidimensional scaling. Sage University Paper series on Quantitative Applications in the Social Sciences. 1978;07–011:93.

Kuznetsov O. L. (ed.). Red Data Book of the Republic of Karelia. Belgorod: Konstanta; 2020. 448 p. (In Russ.)

Lance G. N., Williams W. T. A general theory of classification sorting strategies. I. Hierarchical systems. *Computer Journal*. 1967;9:373–380.

McCune B., Mefford M. J. PC-ORD. Multivariate Analysis of Ecological Data. Version 6.12. Gleneden Beach. Oregon: MjM Software; 2011.

Mikhailova E. V., Makhatkov I. D., Mironycheva-Tokareva N. P., Koronatova N. G. Anthropogenic pressure on tundra ecosystems during construction of linear facilities. *Distantionnye metody zondirovaniya Zemli i fotogrammetriya, monitoring okruzhayushchei sredy, geoekologiya: Mat-ly 13-i Mezhdunar. konf. (Novosibirsk, 17–21 apr. 2017 g.) = Methods of the Earth remote sensing and photogrammetry, environmental monitoring, geoecology: Proceed. of XIII Int. conf. (Novosibirsk, Apr. 17–21, 2017)*. Novosibirsk; 2017. Vol. 2. P. 175–179. (In Russ.)

Milyaeva E. V., Makhatkov I. D., Ermolov Yu. V., Kirpotin S. N. Inundation along causeways in West Siberian forest-tundra. *Vestnik Tomskogo gos. universiteta = Tomsk State University Journal*. 2012;365:206–219. (In Russ.)

Milyaeva E. V., Vishnyakova E. K. Vegetation succession in wetlands ecosystems with hydrological regime change. *Metody distantionnogo zondirovaniya Zemli i fotogrammetriya, monitoring okruzhayushchei sredy, geoekologiya: Trudy 10-i Mezhdunar. konf. (Novosibirsk, 8–18 apr. 2014 g.) = Methods of the Earth remote sensing and photogrammetry, environmental monitoring, geoecology (Novosibirsk, Apr. 8–18, 2014)*. Novosibirsk; 2014. P. 161–165. (In Russ.)

Mironov A. A. Effects of oil field road construction on forest and mire ecosystems. Design, construction, repair and maintenance of transportation facilities in Siberia. Tomsk: TGU; 1997. P. 20–25. (In Russ.)

Mironycheva-Tokareva N. P., Mikhailova E. V., Vishnyakova E. K. Transformation of the vegetation cover of wetland ecosystems during road construction (case of the taiga zone of Western Siberia). *Vestnik Orenburgskogo gos. universiteta = Vestnik of the Orenburg State University*. 2017;12(212):55–59. (In Russ.)

Parfenov V. I., Kim G. A., Rykovskii G. F. Man-induced alteration of range limits, dynamics and vegetation under the effect of transportation route construction. *Antropogennye izmeneniya flory i rastitel'nosti Belorussii =*

Anthropogenic changes in the flora and vegetation of Belarus. Minsk: Nauka i tekhnika; 1985. P. 193–200. (In Russ.)

Polkoshnikova O. V. Motor road effects on raised bog vegetation in the Middle Ob region. Moscow: Nauka; 1982. 24 p. (In Russ.)

Rentch J. S., Fortney R. H., Stephenson S. L., Adams H. S., Grafton W. N., Anderson H. S. Vegetation-site relationships of roadside plant communities in West Virginia, USA. *Journal of Applied Ecology*. 2005;42:129–138. doi: 10.1111/J.1362664.2004.00993.X

Shavald E. S., Komar A. Yu., Golovanov Ya. M., Sudnik A. V. Environmental features of roadside phytocoenoses of highways in Minsk and the Minsk Region. *Botanika. Issledovaniya = Botany. Research*. 2024;54:241–253. (In Russ.)

Shavald E. S., Stepanovich I. M. Floristic composition and spatial changes of roadside vegetation in the “excavation” exposition on the example of highways in Minsk and the Minsk Region. *Zhurnal Belorusskogo gos. universiteta. Ekologiya = Journal of the Belarusian State University. Ecology*. 2022;2:26–38. (In Russ.). doi: 10.46646/2521-683X/2022-2-26-38

Tichý L., Axmanová I., Dengler J., Guarino R., Jansen F., Midolo G., Nobis M. P., Van Meerbeek K., Attorre F., Chytrý M. Ellenberg-type indicator values for European vascular plant species. *Journal of Vegetation Science*. 2023;34: e13168. doi: 10.1111/jvs.13168

Trombulak S. C., Frissell C. A. Review of ecological effects of roads on terrestrial and aquatic communities. *Conservation Biology*. 2000;14:18–30. doi: 10.1046/J.1523-1739.2000.99084.X

Ulanova N. G., Zhmylev P. Yu., Fedosov V. E. Ecological and cenotic biomorphological analysis of the vegetation cover: a tutorial. Moscow: Biofak MGU; 2017. 68 p. (In Russ.)

Yurkovskaya T. K. Top units of the mire vegetation classification. *Botanicheskii Zhurnal = Botanical Journal*. 1995;80(11):28–33. (In Russ.)

Поступила в редакцию / received: 30.03.2026; принята к публикации / accepted: 20.05.2026.
Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов / The authors declare no conflict of interest.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРЕ:

Канцерова Любовь Викторовна

канд. биол. наук, научный сотрудник

e-mail: Kancerova.L@mail.ru

CONTRIBUTOR:

Kantserova, Lubov

Cand. Sci. (Biol.), Researcher

УДК 574.34

АНАЛИЗ ИЗМЕНЧИВОСТИ МОРФОМЕТРИЧЕСКИХ ПАРАМЕТРОВ И ВИТАЛИТЕТ *CYPRIPEDIUM CALCEOLUS* L. В ЮЖНО-ТАЕЖНОЙ ПОДЗОНЕ

Ю. В. Гудовских*, Т. Л. Егошина, Е. А. Лугинина, А. А. Сорокина

ВНИИ охотничьего хозяйства и звероводства им. проф. Б. М. Житкова
(ул. Преображенская, 79, Киров, Россия, 610000),
*gudovskih.yulia@mail.ru

Cypripedium calceolus L. (Венерин башмачок настоящий) является одним из наиболее редких и уязвимых представителей сем. *Orchidaceae* в сообществах надпойменных лесов в южно-таежной подзоне (Слободской район, Кировская область). Вид включен в Красную книгу РФ и Красную книгу Кировской области. В работе приведены результаты сравнительного анализа изменчивости и фитоценотической пластичности морфометрических признаков. Определена динамика виталитетной структуры семи ценопопуляций (ЦП) *C. calceolus* за трехлетний период наблюдений (2021–2023 гг.). Установлено, что погодные условия текущего вегетационного периода статистически достоверно влияют на большинство морфологических параметров растения, за исключением числа цветков. Морфологические признаки *C. calceolus* в районе исследований проявляют изменчивость в широком диапазоне – от низкого до высокого уровня, однако наиболее характерным (преобладающим) в динамике остается средний уровень. Максимальные показатели фитоценотической пластичности зафиксированы для высоты надземного побега и ширины стаминодия цветка. Наименьшие значения пластичности отмечены для числа цветков и листьев, а также для размерных параметров губы и околоцветника. В виталитетной структуре исследуемых ЦП *C. calceolus* в условиях южно-таежной подзоны в течение периода наблюдений преобладали процветающие виталитетные типы, в отдельные годы исследований ЦП 2, 2а, 5 и 6а проявляли черты депрессивности. Выявлена зависимость индекса виталитета IVC от среднесезонного числа осадков текущего вегетационного периода.

Ключевые слова: Венерин башмачок настоящий; изменчивость морфометрических параметров; Кировская область; виталитетная структура; жизненность

Для цитирования: Гудовских Ю. В., Егошина Т. Л., Лугинина Е. А., Сорокина А. А. Анализ изменчивости морфометрических параметров и виталитет *Cypripedium calceolus* L. в южно-таежной подзоне // Труды Карельского научного центра РАН. 2026. № 7. С. 108–125. doi: 10.17076/eco2076

Yu. V. Gudovskikh*, T. L. Egoshina, E. A. Luginina, A. A. Sorokina.
VARIABILITY ANALYSIS OF MORPHOMETRIC PARAMETERS AND VITALITY
OF *CYPRIPEDIUM CALCEOLUS* L. IN THE SOUTHERN TAIGA SUBZONE

Russian Research Institute of Game Management and Fur Farming
(79 Preobrazhenskaya St., 610000 Kirov, Russia), *gudovskikh.yulia@mail.ru

Cypripedium calceolus L. (European yellow lady's slipper) is one of the rarest and most vulnerable members of the family Orchidaceae in river-terrace forest communities of the southern taiga subzone (Slobodskoy District, Kirov Region). The species is included in the Red Data Book of the Russian Federation and the Red Data Book of the Kirov Region. The paper presents the results of a comparative analysis of the variability and phytocoenotic plasticity of morphometric parameters. The vitality structure dynamics of 7 coenopopulations (CPs) of *C. calceolus* were determined over a 3-year observation period (2021–2023). It has been established that the weather conditions during the current growing season have a statistically significant effect on most of the plants' morphological parameters except for the number of flowers. The scope of variability in the morphological parameters of *C. calceolus* in the study area varies widely, from low to high, but the average level remains the most characteristic (predominant) in the dynamics. The highest phytocoenotic plasticity was exhibited by the aboveground shoot height and the flower staminode width. The lowest plasticity was observed for the number of flowers and leaves, as well as for the dimensions of the labellum and perianth. The vitality structure of the studied *C. calceolus* CPs in the southern taiga subzone during the study period was dominated by prosperous vitality types, but in some years CPs 2.2a, 5, and 6a showed depression signs. The vitality index (IVC) was found to depend on the season-averaged precipitation in the current growing season.

Keywords: European yellow lady's slipper; variability of morphometric parameters; Kirov Region; vitality structure; vitality

For citation: Gudovskikh Yu. V., Egoshina T. L., Luginina E. A., Sorokina A. A. Variability analysis of morphometric parameters and vitality of *Cypripedium calceolus* L. in the southern taiga subzone. *Trudy Karelskogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2026. No. 7. P. 108–125. doi: 10.17076/eco2076

Введение

Ключевым этапом защиты редких видов выступает всесторонняя оценка их современного состояния – как на уровне отдельных организмов, так и на популяционном. Одним из наиболее ценных видов, нуждающихся в сохранении генофонда и мониторинге его состояния, является *Cypripedium calceolus* L. (Венерин башмачок настоящий) (сем. *Orchidaceae*). Вид имеет довольно обширный ареал, но является повсеместно редким (охраняется на всей территории России и практически во всех странах Европы). В России отмечается по всей лесной зоне европейской части России, Западной и Восточной Сибири, в Якутии, на Дальнем Востоке и по южной границе – в подзоне лесостепи, где биотопические условия его произрастания разнообразны [Флора Сибири, 1987; Татаренко, 1996; Ишмуратова и др., 2005; Вахрамеева и др., 2014; Zheleznaia et al., 2023].

Особенности фенотипической изменчивости, в том числе закономерности влияния внешних факторов на морфоструктуру вида,

исследованы достаточно хорошо как в России [Ишмуратова и др., 2003; Михальчук, 2003; Vakhrameeva et al., 2008; Кириллова и др., 2012; Кириллова, 2016; Пучнина, 2017; Kirillova, Kirillov, 2019; Фардеева и др., 2020; Герасимович, 2021; Кириллова, Кириллов, 2021], так и за рубежом [Kull, 1999; Brzosko et al., 2002; Shefferson et al., 2006]. Изучена структура популяций вида по демографическим и виталитетным характеристикам [Ишмуратова и др., 2005, 2019; Фардеева, Лукоянова, 2011].

В Кировской области известно свыше 50 местонахождений *C. calceolus* [Чиркова и др., 2011; Егорова и др., 2020; Егорова, Сулейманова, 2021; Гудовских и др., 2024]. Вид включен в Красную книгу РФ [2024] и Кировской области [2014]. Однако в регионе проведения исследования сведения по биологии и экологии *C. calceolus* фрагментарны.

Цель настоящей работы – изучение особенностей варьирования и фитоценотической пластичности морфометрических параметров особей и виталитетной структуры ЦП *C. calceolus* в пределах южно-таежного фрагмента ареала.

Материалы и методы

C. calceolus – многолетний травянистый короткокорневищный поликарпик с горизонтальным корневищем [Блинова, 2003]. Особи проходят длительный, более 10–15 лет, онтогенез [Блинова, 2009]. Бореальный евразийский вид с тенденцией к циркумполярному распространению [Hultén, Fries, 1986; Аверьянов, 1999].

Исследования проводили в полевые сезоны 2021–2023 гг. на территории Слободского района Кировской области. Климат на территории Кировской области умеренно континентальный с продолжительной умеренно холодной зимой и коротким, относительно теплым летом. На территории Слободского района метеоусловия вегетационного периода (с мая по июль) в 2021 г. были достаточно теплыми (среднемесячная температура в вегетационный период составила 17,4 °C) и влажными (сумма осад-

ков составила 376 мм). 2022 год характеризовался более низкими (14,3 °C), по сравнению со среднемноголетними значениями, температурами (15,1 °C) и относительно умеренным уровнем влажности (сумма осадков 212 мм). Гидротермический режим вегетационного сезона 2023 г. отличался недостаточным увлажнением (сумма осадков 150 мм) и средними температурными значениями (15,1 °C).

В Кировской области массовое цветение *C. calceolus* начинается в конце мая и продолжается весь июнь. Плодоношение происходит с июля по август. Размножение смешанное – семенное и вегетативное.

В районе исследований данный вид встречается на пологих облесенных участках склонов (на выходах известковых пород) надпойменной террасы р. Вятки в диапазонах высот от 153 до 238 м н.у. м. (табл. 1). Исследуемые ЦП располагались в пихтовых,

Таблица 1. Характеристика сообществ с участием *Cypripedium calceolus* L.

Table 1. Description of the studied habitats of *Cypripedium calceolus* L.

№ ЦП No. of CP	Места произрастания, высота над уровнем моря Places of growth and altitude	Местообитание Habitat
1	Вершина крутого склона юго-западной экспозиции надпойменной террасы р. Вятки (окр. д. Успенское) / N 58.888° с.ш.; E 50.332° в.д.; h = 191 м Top of a steep slope of southwestern exposure on the floodplain terrace of the Vyatka River (near the village of Uspenskoye) / N 58.888° N; E 50.332° E; h = 191 m	Елово-пихтовый зеленомошно-костянично-разнотравный лес Spruce-fir forest with green mosses, stone bramble, and various herbs
2	Вершина склона юго-восточной экспозиции надпойменной террасы р. Вятки (окр. д. Успенское) / N 58.893° с.ш.; E 50.402° в.д.; h = 238 м Top of a slope of southeastern exposure on the floodplain terrace of the Vyatka River (near the village of Uspenskoye) / N 58.893° N; E 50.402° E; h = 238 m	Елово-пихтовый зеленомошный лес Spruce-fir forest with green mosses
2a	Вершина склона юго-восточной экспозиции надпойменной террасы р. Вятки, край зарастающего поля (окр. д. Успенское) / N 58.908° с.ш.; E 50.184° в.д.; h = 153 м Top of a slope of southeastern exposure on the floodplain terrace of the Vyatka River, edge of an overgrown field (near the village of Uspenskoye) / N 58.908° N; E 50.184° E; h = 153 m	Пихтовый мертвopoкpoвный лес с примесью рябины Fir forest with a litter floor and admixture of rowan
3	Пологий склон юго-восточной экспозиции надпойменной террасы р. Вятки (окр. д. Бакули) / N 58.723° с.ш.; E 50.217° в.д.; h = 185 м Gentle slope of southeastern exposure on the floodplain terrace of the Vyatka River (near the village of Bakuli) / N 58.723° N; E 50.217° E; h = 185 m	Еловый разнотравный лес Spruce forest with various herbs
4	Пологий склон юго-восточной экспозиции надпойменной террасы р. Вятки (окр. д. Бакули) / N 58.741° с.ш.; E 50.297° в.д.; h = 172 м Gentle slope of southeastern exposure on the floodplain terrace of the Vyatka River (near the village of Bakuli) / N 58.741° N; E 50.297° E; h = 172 m	Сосново-еловый разнотравный лес с примесью пихты Pine-spruce forest with various herbs and admixture of fir
5	Холмы техногенного характера, образовавшиеся на известковых обнажениях надпойменной террасы р. Вятки (окр. д. Бакули) / N 58.758° с.ш.; E 50.234° в.д.; h = 180 м Technogenic hills formed on limestone outcrops on the floodplain terrace of the Vyatka River (near the village of Bakuli) / N 58.758° N; E 50.234° E; h = 180 m	Сосновый разнотравный лес с примесью ивы козьеi и березы повислой Pine forest with various herbs, admixture of goat willow and silver birch
6a	Крутые холмы техногенного характера, образовавшиеся на известковых обнажениях надпойменной террасы р. Вятки (окр. д. Бакули) / N 58.753° с.ш.; E 50.269° в.д.; h = 166 м Steep technogenic hills formed on limestone outcrops on the floodplain terrace of the Vyatka River (near the village of Bakuli) / N 58.753° N; E 50.269° E; h = 166 m	Елово-сосновый разнотравно-зеленомошный лес Spruce-pine forest with various herbs and green mosses

еловых, сосновых, елово-пихтовых, елово-сосновых и сосново-еловых разнотравно-зеленомошных, зеленомошных и зеленомошно-мертвопокровных лесах. Почвенный покров сформирован дерново-подзолистыми почвами, которые характеризуются легким и средним суглинистым гранулометрическим составом и залегают на карбонатных отложениях. Приуроченность вида к богатым минеральными веществами известняковым склоновым элементам надпойменных террас также отмечена в различных частях ареала [Фардеева, Лукьянова, 2011; Хапугин и др., 2014; Пучнина, 2017; Ишмуратова и др., 2019; Фардеева и др., 2020; Zheleznyaya et al., 2023].

В Кировской области нами обследовано семь ценопопуляций (ЦП) *C. calceolus* (см. табл. 1) и проведены обмеры вегетативной части и цветков. За счетную фитоценотическую единицу принята особь – надземный парциальный побег. Ежегодно в период массового цветения вида (конец мая – июнь) в каждой ЦП измеряли комплекс морфометрических параметров надземных побегов (рис. 1): высота (см),

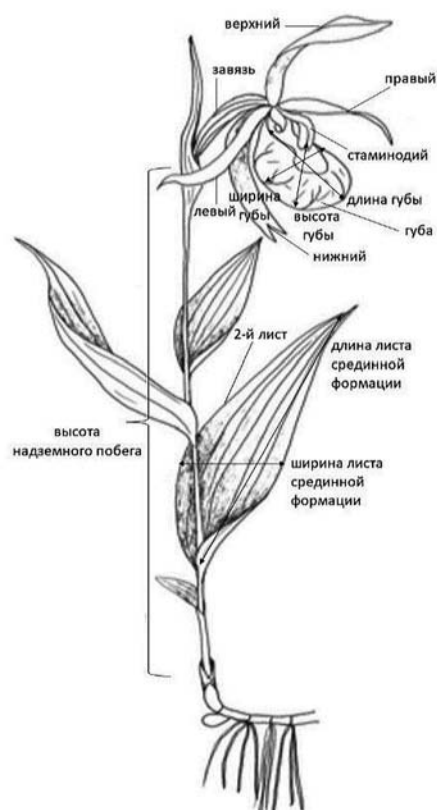


Рис. 1. Схема морфометрических параметров генеративного побега *Cypripedium calceolus* L., принятых для изучения в данной работе

Fig. 1. Scheme of morphometric parameters of *Cypripedium calceolus* L. generative shoots

число цветков (шт.), число листьев срединной формации (шт.); длина и ширина 2-го листа срединной формации (см) (от основания побега). На цветке определяли: длину и ширину завязи (мм); длину и ширину нижнего, верхнего и двух боковых лепестков (мм) околоцветника; длину, ширину и высоту губы (мм); длину и ширину стаминодия (мм). Всего измерено 519 надземных генеративных побегов.

Для оценки пластичности и морфологической интеграции (скоррелированности) *C. calceolus* использовали индексы фитоценотической пластичности (I_p) и морфологической интеграции (I) [Злобин, 1989], которые рассчитывали для каждого морфометрического признака (во всех исследуемых ЦП) в динамике по годам. Значения индекса I_p , приближенные к 1, свидетельствуют о значительной изменчивости признака под влиянием экологических факторов. Индекс I (%) отражает степень взаимосвязанности (скоррелированности) морфологических признаков особи в зависимости от различных факторов.

Жизненностью (виталитетом) особей часто называют характеристику жизненного состояния растений, выполненную на основе морфометрических параметров, оценивающих рост и формирование растений [Злобин, 1989]. Жизненность особей является важнейшим адаптивным механизмом, работающим на популяционном уровне [Заугольнова и др., 1993; Блинова, 2008].

Современная оценка жизненности ЦП проводится на основании характеристик как особи, так и популяции [Злобин, 1980, 1989; Блинова, 2008]. Виталитетная структура всей ЦП раскрывает соотношения особей разного виталитета. На ее основе вычисляется виталитетный спектр ЦП, выраженный в абсолютных числах или в относительных частотах (долях от единицы).

Для определения виталитетного типа исследуемых ЦП использовали методический подход, предложенный Ю.А. Злобиным [1989]. Оценку виталитета генеративных особей проводили по комплексу морфометрических параметров (см. рис. 1): высота надземного побега, длина и ширина 2-го листа срединной формации (снизу от основания побега), длина и ширина губы цветка. Всего в каждой ЦП проанализировано по 25 особей. Для ЦП 2а и ЦП 4 в 2022 г. приведены фактические значения численности (20 и 24 побега, соответственно).

Полученные по каждому признаку морфометрические параметры особей были распределены по классам виталитета: высшему (а), среднему (б) и низшему (с). Определение границ классов виталитета особей производилось

с учетом средних арифметических значений каждого признака по следующей формуле:

$$\bar{X}_r = \bar{X}_i \pm t_{0,05} S_{\bar{x}},$$

где $\bar{X}_r$ – среднее арифметическое, $S_{\bar{x}}$ – ошибка среднего арифметического, $t_{0,05}$ – значение критерия Стьюдента.

Индекс виталитетности (обобщенный индекс качества) ЦП определялся по формуле $Q = 1/2 (a + b)$, где a , b и c – доля особей высшего, среднего и низшего классов виталитета. В соответствии с данным показателем Ю.А. Злобин [1989] выделяет три основных виталитетных типа ЦП. Для процветающих ЦП характерно преобладание особей высшего класса виталитета и соотношение $Q = 1/2 (a + b) > c$, для депрессивных – низшего и соотношение $Q = 1/2 (a + b) < c$. Равновесные представлены равной встречаемостью растений низшего, среднего и высшего классов виталитета. Критическое условие их выделения $Q = 1/2 (a + b) \approx c$.

Для количественной оценки жизненного состояния отдельных ЦП А.Р. Ишбирдиным и М.М. Ишмуратовой [2004] предложен индекс IVC (коэффициент виталитета), рассчитываемый выравниванием методом взвешивания средних значений морфологических параметров генеративных растений для каждой ЦП.

Для оценки степени процветания или депрессивности ЦП рассчитывали индекс качества ЦП – I_Q [Ишбирдин и др., 2005]. В связи с тем, что в ряде случаев при сравнении ЦП в отдельных из них доля особей класса «с» оказалась равна 0, использовали отношение:

$$I_Q = (a + b) / 2c + 1,$$

где a , b и c – показатели высшего, среднего и низшего классов виталитета, соответственно.

При этом значения больше 1 соответствуют процветающему состоянию, меньше 1 – депрессивному, а степень отклонения от 1 (равновесное состояние) отражает степень процветания или депрессии.

В качестве оценки размерной пластичности рассчитывали отношение максимального значения IVC к минимальному, в пределах исследованных популяций (размерная пластичность вида – ISP).

Полевые данные статистически обработаны с использованием пакетов программ STATISTICA 12.0 и MICROSOFT EXCEL. Для сравнения средних значений морфометрических параметров особей вида (во всех исследуемых ЦП) в межгодовой динамике применяли непараметрический Н-критерий Краскела – Уоллиса. Морфологическую изменчивость признаков особей изучали путем подсчета коэффициента

вариации (CV,%). Для оценки морфологической изменчивости использовали шкалу уровней изменчивости С.А. Мамаева, Н.М. Чуйко [1975]: очень низкий – меньше 7%; низкий – 7–15%; средний – 16–25%; повышенный – 26–35%; высокий – 36–50%; очень высокий – больше 50%.

Индекс морфологической интеграции (скоррелированности) (I) [Злобин, 1989] признаков вида определяли как отношение числа статистически значимых корреляционных связей (при $P \leq 0,05$) в матрице признаков к общему количеству измеренных морфологических параметров.

Индекс фитоценотической пластичности (I_p) рассчитывали по формуле, предложенной Ю.А. Злобиным [1989]:

$$I_p = (A - B) / A,$$

где A – максимальное значение признака; B – минимальное значение признака.

Для проверки соответствия эмпирических распределений нормальному применяли критерий Колмогорова – Смирнова (K–S test). Взаимосвязь между признаками анализировали с применением корреляционного (Пирсона или Спирмена – в зависимости от типа распределения) и однофакторного регрессионного анализов с построением соответствующего уравнения регрессии. Результаты считали статистически значимыми при достижении уровня значимости $P \leq 0,05$.

Результаты и обсуждение

C. calceolus в южно-таежной подзоне приурочен к хвойным лесам, преимущественно соснякам и ельникам, произрастающим по склонам и вершинам боровой террасы р. Вятки.

В исследуемом районе высота генеративных побегов варьирует от 27,00 до 50,25 см, составляя в среднем $38,76 \pm 1,36$ см (рис. 2) и в целом не выходит за пределы нормы для этого вида, описанных исследователями других регионов [Kull, 1999; Ишмуратова и др., 2003; Михальчук, 2003; Кириллова, 2016; Герасимович, 2021], в том числе вблизи северного [Блинова, 2003] и южного [Фатерыга, 2019] пределов его произрастания. В центральной части ареала высота генеративных растений может достигать 55–60 см [Фардеева, Лукоянова, 2011; Хапугин и др., 2014; Марков, Тихомирова, 2016].

Число листьев – достаточно стабильный и генетически закрепленный признак на протяжении всего ареала вида [Blinova, 2002; Блинова, 2009; Хапугин и др., 2014; Фатерыга, 2019]. На генеративном побеге в районе исследований формируется 4–5 листьев срединной

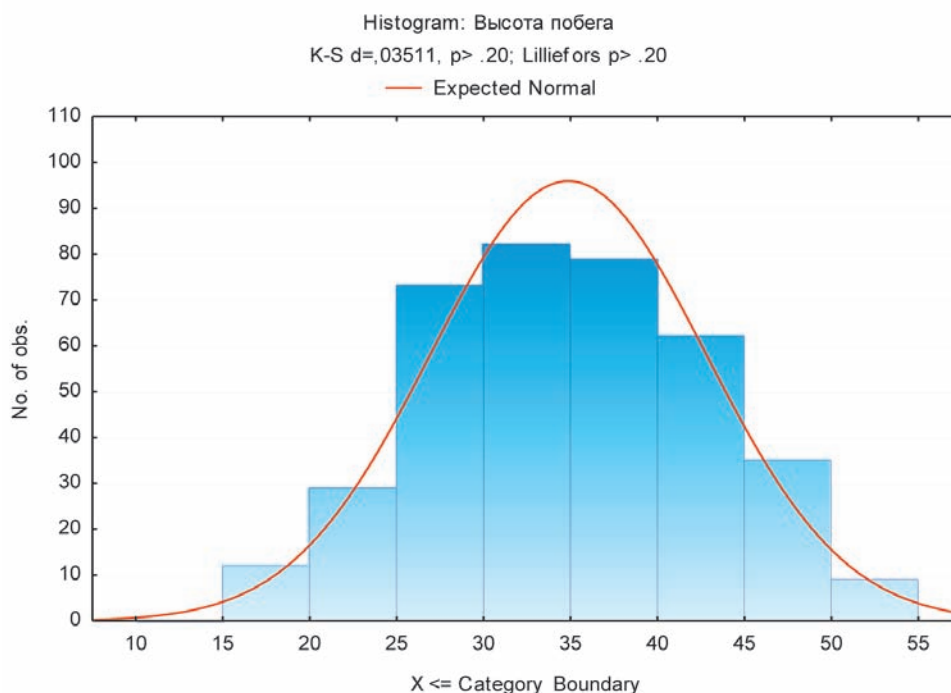


Рис. 2. Гистограмма распределения по классам высоты генеративного побега в популяциях *Cypripedium calceolus* L. за весь период наблюдений (n = 519), см

По оси ординат: число наблюдений; по оси абсцисс – высота побегов *Cypripedium calceolus* L., см

Fig. 2. Histogram of distribution of generative shoot height classes in *Cypripedium calceolus* L. populations over the entire observation period (n = 519), cm

Ordinate axis: number of observations; abscissa axis: height of shoots of *Cypripedium calceolus* L., cm

формации (реже – 3). Линейные параметры 2-го листа срединной формации варьируют в относительно узких диапазонах: ширина от 6,15 до 9,33 см (в среднем $7,75 \pm 0,21$ см), длина – от 10,47 до 17,14 см (в среднем $14,36 \pm 0,39$ см). Это в целом аналогично данным, полученным в республиках Мордовия [Хапугин и др., 2014] и Алтай [Герасимович, 2021], в Тверской области [Марков, Тихомирова, 2016], и несколько выше показателей, приводимых для Архангельской области и Республики Коми [Пучнина, 2017; Кириллова, Кириллов, 2021].

В изученных популяциях на генеративном побеге чаще закладывается 1 цветок, реже – 2. На северном пределе распространения – европейском Северо-Востоке России – чаще встречаются одноцветковые растения [Блинова, 2003; Кириллова и др., 2012; Кириллова, Кириллов, 2021]. При продвижении на юг – к центральным и южным частям ареала – данное соотношение постепенно изменяется и в большей мере зависит от экологических условий местообитания [Blinova, 2002; Кириллова и др., 2012; Хапугин и др., 2014; Фатерыга, 2019; Герасимович, 2021].

Длина листочков околоцветника в среднем изменяется от 37,68 до 65,94 мм, а ширина – от 6,13 до 27,23 мм. Губа длиной 27,75–

36,80 мм (в среднем $33,33 \pm 0,59$ мм), шириной 17,86–24,02 мм ($20,74 \pm 0,36$ мм), высотой 17,26–22,26 мм ($18,99 \pm 0,31$ мм). На территории Южного Тимана (европейский Северо-Восток России) и Западной Сибири получены близкие значения параметров губы и листочков околоцветника [Кириллова, 2016; Герасимович, 2021]. Завязь в среднем в длину составляет $27,03 \pm 0,38$ мм (23,66–29,15 мм), а в ширину – $3,91 \pm 0,10$ мм (3,28–5,12 мм). Длина стаминодия в исследуемых ЦП изменяется от 10,44 до 15,53 мм ($13,29 \pm 0,41$ мм), ширина – от 3,91 до 7,25 мм ($5,26 \pm 0,26$ мм).

Общая изменчивость морфометрических признаков растения варьирует в диапазоне от низкого до высокого уровня (табл. 2). Высоким уровнем изменчивости характеризуется длина 2-го листа срединной формации (CV = 41%). Несколько ниже вариабельность ширины завязи (CV = 39%) и ширина стаминодия (CV = 27%). В среднем диапазоне изменчивости варьируют большинство длин околоцветника, высота надземного побега, ширина 2-го листа срединной формации, длина завязи, ширина губы и длина стаминодия (CV = 16–24%). Наиболее стабильны число цветков и листьев, параметры губы цветка (длина и высота),

Таблица 2. Индивидуальная изменчивость и пластичность морфометрических параметров *Cypripedium calceolus* L. (n = 519) в Кировской области (южно-таежные леса)

Table 2. Individual variability and plasticity of morphometric parameters of *Cypripedium calceolus* L. (n = 519) in the Kirov Region (southern taiga forests)

Параметры, ед. изм. Parameters, units of measurement		$M \pm m$ min-max	CV, %	Уровень варьирования признака Level of the parameter variation	Индекс фитоценоотической пластичности (Ip) Index of phytocenotic plasticity (Ip)
Параметры побега Parameters of the shoot					
Высота надземного побега, см Height of the above-ground shoot, cm		$38,76 \pm 1,36$ 27,00–50,25	23	Средний Medium	0,46
Число листьев, шт. Number of leaves, pcs.		$4,64 \pm 0,07$ 3,89–5,25	14	Низкий Low	0,26
Параметры 2-го листа срединной формации Parameters of the 2 nd leaf of the median formation	Длина, см Length, cm	$14,36 \pm 0,39$ 10,47–17,14	41	Высокий High	0,39
	Ширина, см Width, cm	$7,75 \pm 0,21$ 6,15–9,33	24	Средний Medium	0,34
Параметры цветка Parameters of the flower					
Длина завязи, мм Ovary length, mm		$27,03 \pm 0,38$ 23,66–29,15	16	Средний Medium	0,19
Ширина завязи, мм Ovary width, mm		$3,91 \pm 0,10$ 3,28–5,12	39	Высокий High	0,36
Число цветков, шт. Number of flowers, pcs.		$1,21 \pm 0,02$ 1,05–1,40	15	Низкий Low	0,25
Параметры околоцветника Perianth parameters	Длина 1-го лепестка, мм Length of the 1 st petal, mm	$44,11 \pm 0,81$ 37,68–49,53	18	Средний Medium	0,24
	Ширина 1-го лепестка, мм The width of the 1 st petal, mm	$16,30 \pm 0,34$ 13,06–19,72	24	Средний Medium	0,34
	Длина 2-го лепестка, мм Length of the 2 nd petal, mm	$55,01 \pm 1,11$ 48,38–65,94	17	Средний Medium	0,27
	Ширина 2-го лепестка, мм The width of the 2 nd petal, mm	$6,83 \pm 0,08$ 6,18–7,50	22	Средний Medium	0,18
	Длина 3-го лепестка, мм Length of the 3 rd petal, mm	$51,39 \pm 0,85$ 45,73–58,05	15	Низкий Low	0,21
	Ширина 3-го лепестка, мм The width of the 3 rd petal, mm	$21,66 \pm 0,50$ 18,86–27,23	21	Средний Medium	0,31
	Длина 4-го лепестка, мм Length of the 4 th petal, mm	$53,82 \pm 1,13$ 46,99–61,82	20	Средний Medium	0,24
	Ширина 4-го лепестка, мм The width of the 4 th petal, mm	$6,71 \pm 0,06$ 6,13–7,14	22	Средний Medium	0,14
Длина губы, мм Flower lip length, mm		$33,33 \pm 0,59$ 27,75–36,80	15	Низкий Low	0,25
Ширина губы, мм The width of the flower lip, mm		$20,74 \pm 0,36$ 17,86–24,02	17	Средний Medium	0,26
Высота губы, мм Flower lip height, mm		$18,99 \pm 0,31$ 17,26–22,26	14	Низкий Low	0,22
Длина стаминодия, мм Staminodium length, mm		$13,29 \pm 0,41$ 10,44–15,53	18	Средний Medium	0,33
Ширина стаминодия, мм Width of the staminodium, mm		$5,26 \pm 0,26$ 3,91–7,25	27	Повышенный Higher	0,46

Примечание. $M \pm m$ – среднее арифметическое $\pm$ ошибка среднего арифметического / min-max – минимальные и максимальные значения; CV – коэффициент вариации параметра (%).

Note. $M \pm m$ – arithmetic mean $\pm$ error of the arithmetic mean / min-max – minimum and maximum values; CV – coefficient of the parameter variation (%).

коэффициенты вариации которых составляют 15, 14, 15 и 14%, соответственно. Подобные особенности изменчивости признаков *C. calceolus* отмечены вблизи северной границы произрастания [Кириллова, 2016].

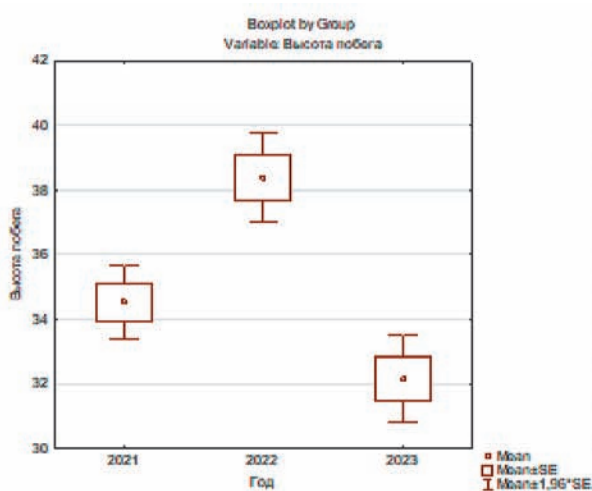
Климатические характеристики (температура и влажность) являются одними из важнейших факторов, влияющих на изменчивость морфологических структур растения [Blinova, 2002; Фардеева, Лукьянова, 2011; Blinova, Chmielewski, 2013; Кириллова, 2016; Кириллова, Кириллов, 2021]. Согласно литературным данным, оптимальные температуры в центральных частях ареала обеспечивают Орхидным более высокие значения морфологических параметров (в частности – высоты надземного побега); на периферии размер растений уменьшается [Blinova, 2002; Blinova, Chmielewski, 2013]. В работах многих авторов показано, что погодные условия вегетационного периода текущего и предыдущего вегетационных периодов имеют важное значение в формировании побегов *C. calceolus* [Blinova, 2002; Ишмуратова и др., 2005; Блинова, 2009; Кириллова и др., 2012; Кириллова, Кириллов, 2021; Герасимович, 2021].

В исследуемых местообитаниях погодные условия текущего вегетационного периода влияют на морфометрическую структуру *C. calceolus*, за исключением числа цветков ($H = 2,07$ при $p > 0,05$). Так, в условиях умеренно влажного и теплого вегетационного периода

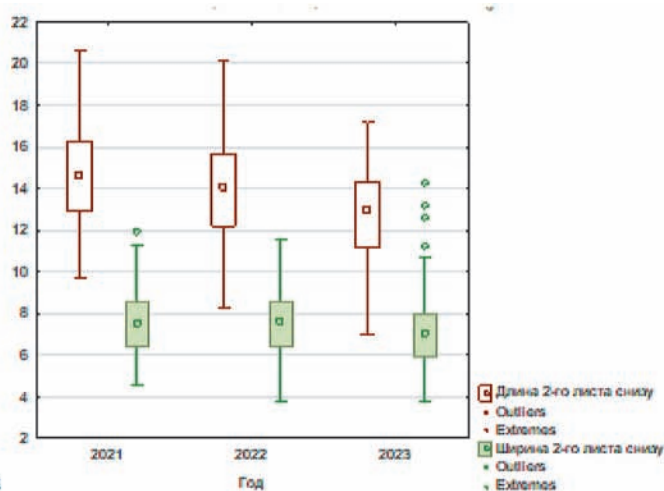
2022 г. растения в изученных ЦП были выше с более крупными цветками и вытянутой губой: средняя высота надземных побегов составляла $38,39 \pm 0,72$ см ($H = 36,02$ при $p < 0,05$) (рис. 3), а средние значения длины и ширины лепестков в цветке варьировали от $42,83 \pm 0,51$ до $54,55 \pm 0,92$ мм ($H = 6,15$ – $34,47$ при $p < 0,05$) и от $5,51 \pm 0,11$ до $21,65 \pm 0,31$ мм ($H = 66,47$ – $86,33$ при $p < 0,05$), соответственно. Длина и ширина губы цветка в среднем составили $33,68 \pm 0,42$ ($H = 76,59$ при $p < 0,05$) и $20,39 \pm 0,25$ мм ($H = 87,58$ при $p < 0,05$).

Динамика линейных параметров 2-го листа срединной формации характеризовалась неравномерностью изменений. В условиях достаточно теплых и влажных в 2021 г. зафиксированы наиболее высокие значения длины листа – в среднем $14,56 \pm 0,23$ см ($H = 28,15$ при $p < 0,05$) (рис. 3). В вегетационный период 2023 г. в условиях дефицита влаги отмечены достоверно более низкие показатели ширины листа – $7,24$ см ($H = 10,55$ при $p < 0,05$). Аналогичная тенденция увеличения размеров листа *C. calceolus* при высоких показателях осадков текущего года была отмечена в Республике Алтай [Герасимович, 2021].

Максимальные размеры завязи сформировались в условиях недостаточного увлажнения и умеренно теплой температуры в 2023 г.: длина составила $27,97 \pm 0,37$ мм, ширина – $4,16 \pm 0,35$ мм ($H = 31,58$ и $64,02$ при $p < 0,05$, соответственно).



A



B

Рис. 3. Варьирование высоты надземного побега (A) ($n = 519$) и размерных параметров 2-го листа срединной формации (длины и ширины) (B) ($n = 519 + 519 = 1038$) *Cypripedium calceolus* L. в 2021–2023 гг.

Fig. 3. Variation of the aboveground shoot height (A) ($n = 519$) and the dimensional parameters of the 2nd leaf of the median formation (length and width) (B) ($n = 519 + 519 = 1038$) of *Cypripedium calceolus* L. in 2021–2023

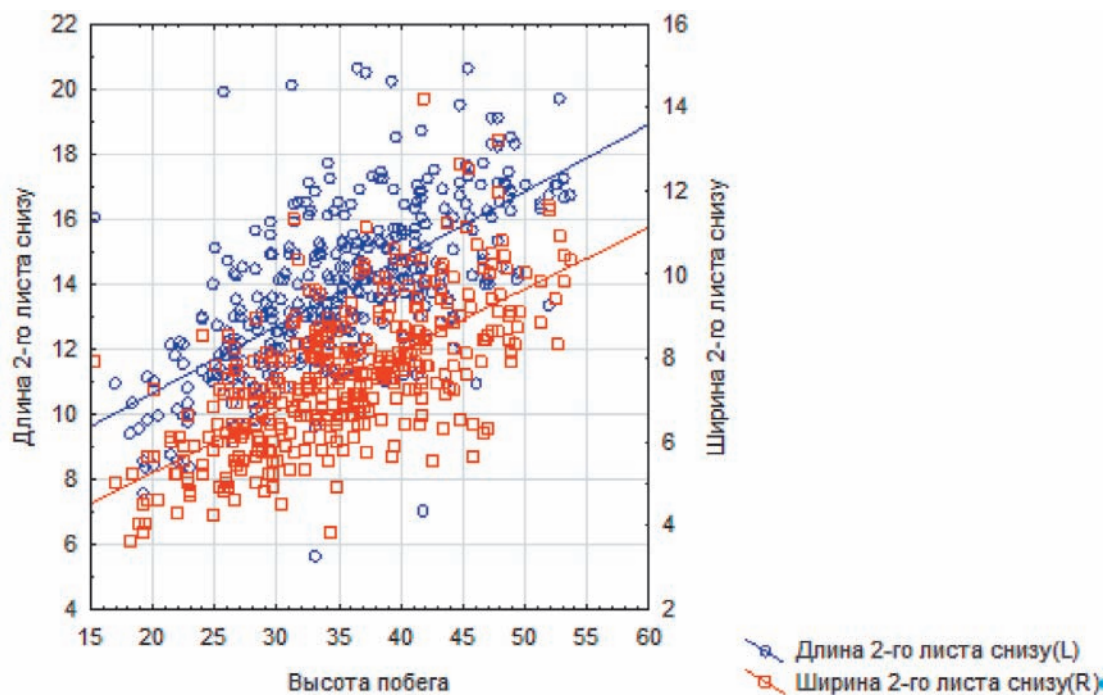


Рис. 4. Взаимосвязь между высотой побега и параметрами 2-го листа срединной формации ($n = 519$) у особей *Cypripedium calceolus* L.

Fig. 4. Relationship between shoot height and the 2nd leaf of the median formation in individuals of *Cypripedium calceolus* L. ($n = 519$)

Оценка фитоценотической пластичности (I_p), которая характеризует обратимые изменения при воздействии новых условий среды [Злобин, 1989], позволила условно ранжировать признаки по степени варибельности параметра: высокая пластичность ($I_p > 0,40$); средняя пластичность ($I_p = 0,30-0,39$) и низкая пластичность ($I_p < 0,30$). Выявлено, что наиболее пластичными параметрами среди исследуемых являются высота надземного побега и ширина стаминодия цветка ($I_p = 0,46$ для каждого признака). Показатели пластичности параметров 2-го листа срединной формации и длина стаминодия цветка варьируют в среднем диапазоне. Наименьшие значения показателя фитоценотической пластичности отмечены для числа цветков и листьев, параметров губы, ряда размеров лепестков околоцветника. Подобные результаты получены в Республике Коми, хотя в целом максимальный показатель фитоценотической пластичности в этом фрагменте ареала был выше ($I_p > 0,60$) [Кириллова, 2016].

Величина индекса морфологической интеграции (I) особей изменялась по сезонам незначительно и достигала несколько больших значений в прохладном и относительно влажном вегетационном сезоне 2022 г. ($I = 54\%$), меньших – в условиях теплого и достаточно влажного начала лета 2021 г. ($I = 43\%$). Можно

предположить, что относительно благоприятные погодные условия (температура и влажность) текущего вегетационного сезона способствуют большей морфологической интеграции (скоррелированности) у генеративных растений. За трехлетний период наблюдений установлены наиболее тесные и стабильные корреляционные взаимосвязи между размерными параметрами листа (длиной и шириной) и высотой растения ($r = 0,63-0,64$; $r = 0,66-0,68$; $r = 0,72-0,74$ при $p < 0,05$, соответственно) (рис. 4); а также между высотой растения, длиной и шириной губы цветка ($r = 0,69$; $0,66$; $0,60$ при $p < 0,05$, соответственно).

Размеры листа, наряду с площадью листовой поверхности, являются весьма информативными морфологическими параметрами: эти признаки отвечают за фотосинтез и продуктивность особей, соответственно, повышают их конкурентоспособность [Фардеева, Лукоянова, 2011]. Вблизи северной границы ареала вида И.А. Кирилловой и Д.В. Кирилловым [2021] установлены статистически достоверные взаимосвязи между погодными условиями (температура и количество осадков мая текущего вегетационного периода) и размерными параметрами листьев. Корреляционный анализ данных в районе исследований показал, что линии зависимости длины и ширины листа

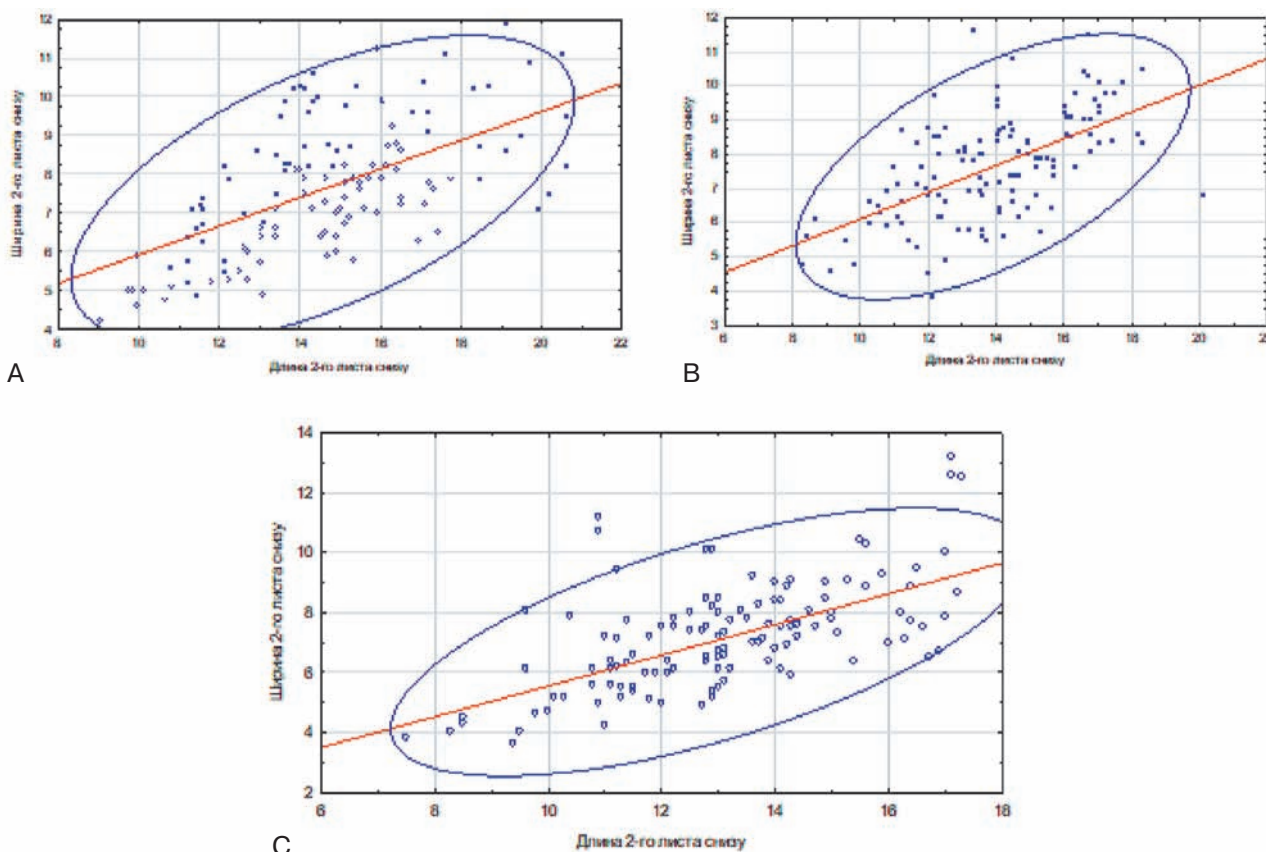


Рис. 5. Отношения длины к ширине 2-го листа срединной формации *Cypripedium calceolus* L. в различные годы исследований (А – в 2021 г. (n = 175); В – в 2022 г. (n = 169); С – в 2023 г. (n = 175))

Эллипсы охватывают 95 % наблюдаемых значений в пределах выборок исследуемых видов

Fig. 5. The length to width ratio of the 2nd leaf of the median formation of *Cypripedium calceolus* L. in different years of study (A, in 2021 (n = 175); B, in 2022 (n = 169); C, in 2023 (n = 175))

Ellipses cover 95 % of the observed values within samples of the studied species

не совпадают по годам, это свидетельствует о вариабельности соотношения этих параметров, в том числе в зависимости от погодных условий вегетационного периода (рис. 5). Наряду с полученными показателями скоррелированности, это позволяет подтвердить адаптивную фитоценотическую пластичность листа башмачка настоящего: в ответ на изменения окружающей среды растение адаптирует размеры и пропорции своей листовой пластинки.

В исследованных ЦП *C. calceolus* морфологические признаки в разные годы наблюдений характеризуются преимущественно средней степенью изменчивости (табл. 3). Наиболее вариабельными признаками являются размерные параметры 2-го листа срединной формации, размах варьирования которых в 2021 и 2022 гг. имеет средний уровень, а в 2023 г. колеблется в широком диапазоне (CV = 66–141 %). В этом году отмечены минимальные средние значения параметров листа. Среди характеристик генератив-

ной сферы растения наиболее изменчивыми оказались параметры завязи. При этом длина завязи демонстрирует умеренную вариабельность (CV = 15–17 %), тогда как у ширины в 2021 и 2023 гг. высокие показатели изменчивости (CV = 68–102 %).

Параметры околоцветника, стаминодия и числа листьев изменяются по годам преимущественно в низком и средних диапазонах (CV = 13–29, 7–24 и 12–18 %, соответственно). Признаки, характеризующиеся относительно высокой стабильностью и низкой вариативностью, – число цветков и параметры губы (CV = 8–12 и 8–12 %). Относительная стабильность вариабельности ряда признаков генеративной сферы обусловлена генетически [Blinova, Chmielewski, 2013]. Стоит отметить, что характер изменчивости морфометрических показателей отразился в следующих соотношениях (средний : повышенный : низкий уровни изменчивости): в 2021 г. – 10 : 1 : 9, в 2022 г. – 13 : 0 : 7, а в 2023 г. – 9 : 4 : 7, соответственно.

Таблица 3. Изменчивость морфометрических параметров *Cypripedium calceolus* L. в различные годы исследований

Table 3. Variability of morphometric parameters of *Cypripedium calceolus* L. in different years of study

Параметры, ед. изм. Parameters, units of measurement		M ± m (2021) (n=175)	CV,%	M ± m (2022) (n=169)	CV,%	M ± m (2023) (n=175)	CV,%	H-test Kruskal– Wallis	p
Параметры побега Parameters of the shoot									
Высота надземного побега, см Height of the above-ground shoot, cm		34,98 ± 0,75	24	38,39 ± 0,72	21	32,19 ± 0,69	25	36,02	<0,05
Число листьев, шт. Number of leaves, pcs.		4,47 ± 0,05	13	4,70 ± 0,05	12	4,33 ± 0,06	18	21,82	<0,05
Параметры 2-го листа срединной формации Parameters of the 2 nd leaf of the median formation	Длина, см Length, cm	14,56 ± 0,23	18	13,91 ± 0,21	17	12,74 ± 0,75	66	28,15	<0,05
	Ширина, см Width, cm	7,60 ± 0,14	22	7,63 ± 0,14	20	7,24 ± 1,05	141	10,55	<0,05
Параметры цветка Parameters of the flower									
Длина завязи, мм Ovary length, mm		25,40 ± 0,39	17	27,68 ± 0,34	15	27,97 ± 0,37	16	31,58	<0,05
Ширина завязи, мм Ovary width, mm		3,67 ± 0,22	68	3,96 ± 0,05	15	4,16 ± 0,35	102	64,02	<0,05
Число цветков, шт. Number of flowers, pcs.		1,28 ± 0,04	8	1,21 ± 0,04	12	1,18 ± 0,03	10	2,07	>0,05
Параметры околоцветника Perianth parameters	Длина 1-го лепестка, мм Length of the 1 st petal, mm	44,06 ± 0,81	20	43,43 ± 0,71	20	42,83 ± 0,51	14	6,15	<0,05
	Ширина 1-го лепестка, мм The width of the 1 st petal, mm	15,34 ± 0,29	21	16,26 ± 0,22	17	12,52 ± 0,30	29	82,82	<0,05
	Длина 2-го лепестка, мм Length of the 2 nd petal, mm	52,43 ± 0,69	15	54,55 ± 0,92	21	50,78 ± 0,58	14	34,47	<0,05
	Ширина 2-го лепестка, мм The width of the 2 nd petal, mm	6,49 ± 0,10	16	6,86 ± 0,10	19	5,51 ± 0,11	25	86,33	<0,05
	Длина 3-го лепестка, мм Length of the 3 rd petal, mm	49,58 ± 0,59	13	51,11 ± 0,71	17	48,00 ± 0,58	14	25,53	<0,05
	Ширина 3-го лепестка, мм The width of the 3 rd petal, mm	20,13 ± 0,30	17	21,65 ± 0,31	18	17,56 ± 0,34	24	76,81	<0,05
	Длина 4-го лепестка, мм Length of the 4 th petal, mm	51,52 ± 0,81	17	53,40 ± 1,00	23	50,19 ± 0,71	17	26,73	<0,05
	Ширина 4-го лепестка, мм The width of the 4 th petal, mm	6,47 ± 0,10	17	6,74 ± 0,11	20	5,52 ± 0,12	25	66,47	<0,05
Длина губы, мм Flower lip length, mm		31,75 ± 0,42	15	33,68 ± 0,42	15	29,90 ± 0,32	13	76,59	<0,05
Ширина губы, мм The width of the flower lip, mm		20,36 ± 0,27	15	20,39 ± 0,25	15	17,37 ± 0,24	14	87,58	<0,05
Высота губы, мм Flower lip height, mm		17,82 ± 0,21	13	19,08 ± 0,20	13	20,37 ± 0,23	14	69,00	<0,05
Длина стаминодия, мм Staminodium length, mm		10,77 ± 0,07	7	14,48 ± 0,19	16	13,47 ± 0,14	12	229,14	<0,05
Ширина стаминодия, мм Width of the staminodium, mm		4,02 ± 0,05	14	5,63 ± 0,11	24	6,39 ± 0,09	17	202,27	<0,05

Примечание. M ± m – среднее арифметическое ± ошибка среднего арифметического; CV – коэффициент вариации параметра (%).

Note. M ± m – arithmetic mean ± error of the arithmetic mean; CV – coefficient of the parameter variation (%).

Жизненное состояние популяций растений является одной из важных диагностических характеристик в оценке общего состояния вида [Фардеева, Лукоянова, 2011; Ишмуратова и др., 2019]. В зональных условиях южно-таежных лесов (в пределах Кировской области) индексы виталитета ЦП *C. calceolus* в динамике

по годам относительно высокие и варьируют незначительно: в 2021 г. диапазон значений показателя IVC изменяется в пределах от 0,91 до 1,06, в 2022 г. – от 0,93 до 1,12, в 2023 г. – от 0,92 до 1,09.

Оценка виталитета ЦП *C. calceolus* (с использованием индекса IVC) (табл. 4) показывает,

Таблица 4. Виталитетная структура ценопопуляций *Cypripedium calceolus* L.

Table 4. Vitality structure of coenopopulations of *Cypripedium calceolus* L.

№ ЦП No. of CP	Год наблюдения Year of observation	Доля особей по классам виталитета, абс. число, частота Share of individuals by vitality classes, absolute number, frequency						$lq = (a + b) / (2c)$	$Q = 1/2 (a+b)$	Виталитет- ный тип ЦП Vitality type of CP	Индекс виталитета ЦП (IVC) Vitality index (IVC)
		a, n	W	b, n	W	c, n	W				
1	2021	7	0,28	11	0,44	7	0,28	1,29	0,36	Процветающая Prosperous	0,94
	2022	8	0,32	10	0,4	7	0,28	1,29	0,36	Процветающая Prosperous	0,98
	2023	4	0,16	14	0,56	7	0,28	1,29	0,36	Процветающая Prosperous	0,95
2	2021	1	0,04	16	0,64	8	0,32	1,06	0,34	Процветающая Prosperous	0,94
	2022	8	0,32	8	0,32	9	0,36	0,89	0,32	Депрессивная Depressed	0,99
	2023	0	0	25	1	0	0	1,00	0,50	Процветающая Prosperous	0,92
2a	2021	7	0,28	10	0,4	8	0,32	1,06	0,34	Процветающая Prosperous	1,06
	2022	1	0,04	7	0,28	12	0,48	0,33	0,16	Депрессивная Depressed	0,97
	2023	7	0,28	12	0,48	6	0,24	1,58	0,38	Процветающая Prosperous	1,06
3	2021	9	0,36	10	0,4	6	0,24	1,58	0,38	Процветающая Prosperous	1
	2022	0	0	24	0,96	1	0,04	12,00	0,48	Процветающая Prosperous	1,12
	2023	8	0,32	10	0,4	7	0,28	1,29	0,36	Процветающая Prosperous	1,04
4	2021	6	0,24	12	0,48	7	0,28	1,29	0,36	Процветающая Prosperous	1,03
	2022	7	0,28	9	0,36	8	0,32	1,00	0,32	Равновесная Equilibrium	1
	2023	6	0,24	13	0,52	7	0,28	1,36	0,38	Процветающая Prosperous	1,05
5	2021	9	0,36	9	0,36	7	0,28	1,29	0,36	Процветающая Prosperous	0,91
	2022	7	0,28	10	0,4	8	0,32	1,06	0,34	Процветающая Prosperous	0,93
	2023	7	0,28	4	0,16	14	0,56	0,39	0,22	Депрессивная Depressed	1,09
6a	2021	9	0,36	7	0,28	9	0,36	0,89	0,32	Депрессивная Depressed	1
	2022	9	0,36	8	0,32	8	0,32	1,06	0,34	Процветающая Prosperous	1
	2023	9	0,36	8	0,32	8	0,32	1,06	0,34	Процветающая Prosperous	0,94

что в наиболее оптимальных для реализации ростовых потенциалов условиях произрастают растения в ЦП 3 (индекс IVC по градиенту года варьирует в диапазоне от 1 до 1,12), расположенной в еловом разнотравном лесу, и ЦП 4 – в сосново-еловом с пихтой разнотравном лесу (индекс IVC варьирует в диапазоне от 1 до 1,05). Это, вероятно, может быть обусловлено невысоким уровнем антропогенного воздействия (слабая рекреация, отсутствие рубок и следов механизированной техники) в сочетании с благоприятными эдафическими параметрами биотопа (преобладание легких суглинков в гранулометрическом составе почвы). Сформировавшиеся склоны существуют в естественном состоянии на протяжении длительного времени. Анализ жизненности ЦП *C. calceolus* в районах Поволжья продемонстрировал похожие, достаточно высокие значения данного показателя в местообитаниях с невысокой антропогенной нагрузкой (северо-западный склон ООПТ «Семиозерка») [Фардеева, Лукоянова, 2011].

В верхней же части склонов надпойменной террасы (ЦП 1, 2, 2а), где свет проникает активнее (вследствие слабой сомкнутости древесного яруса) и отмечается более сильная антропогенная нагрузка (проложены биатлонные трассы и пешеходные тропы) и плотная гранулометрическая структура почвы (среднесуглинистая), ЦП имеют несколько сниженную жизненность (по изученным параметрам). Для ЦП 5 и 6а, заложенных в хвойном лесу на холмах техногенного характера, также отмечены невысокие значения индекса IVC. Популяции *C. calceolus* в данных местообитаниях имеют низкую плотность; расположены куртинами, занимающими сравнительно ограниченную площадь; либо произрастают единично вдоль открытых участков биатлонных трасс. В целом размерная пластичность вида за весь период исследований изменялась незначительно ($ISP = 1,15–1,18$).

Нами установлено, что виталитетные типы в большинстве исследуемых ЦП относятся к категории «процветающие». Некоторые ЦП (2, 2а, 5 и 6а) только в отдельные годы (2022 и 2023) демонстрируют признаки депрессивности в связи с тем, что в их виталитетном составе преобладают особи низшего класса жизненности «с» (их доля варьирует в пределах $W = 0,36–0,56$) либо минимальна доля особей среднего класса «b» (ЦП 6а; $W = 0,28$). ЦП 4 в 2022 г. характеризуется как равновесная: виталитетный спектр данной ЦП имеет центрированный характер распределения, приближенный

к нормальному. Это связано с перемещением части особей из высшего класса виталитета «а» в средний «b». Можно предположить, что замедление развития побегов обусловлено низкими температурами (в том числе кратковременными заморозками) ранней весной текущего года либо в период заложения почек в предыдущем вегетационном периоде [Blinova, 2002; Ишмуратова и др., 2005; Кириллова и др., 2012; Герасимович, 2021; Jakubska-Busse et al., 2021; Кириллова, Кириллов, 2025]. В Слободском районе среднемесячная температура в мае составила 8 °C, что существенно ниже аналогичных показателей, полученных в 2021 и 2023 гг. (14,7 и 13,3 °C, соответственно).

Как видно из табл. 4, использование различных методических подходов в оценке жизненности особей и популяций (обобщенного индекса качества – Q и индекса виталитета – IVC) в целом дает сходные результаты: ЦП 3 и 4 в период исследований характеризуются как стабильно процветающие либо равновесные; индекс $IVC \geq 1$.

В регионе исследования выявлена зависимость индекса виталитета IVC от среднесезонного числа осадков текущего вегетационного периода, которая хорошо аппроксимируется степенной функцией ($r = 0,67$; $y = 277,69x^{5,47}$, $r^2 = 0,60$). Оптимальными для реализации ростовых потенциалов и развития вида являются теплые и умеренно влажные условия вегетационного сезона 2022 г. В условиях недостаточного увлажнения в 2023 г. виталитет ЦП снижен (зафиксированы наименьшие значения индекса IVC).

Выводы

1. Исследования, выполненные в 2021–2023 гг. в южно-таежных фитоценозах надпойменных лесов в пределах Слободского района Кировской области, показали, что в целом морфологическая структура надземных побегов *C. calceolus* в изученном фрагменте ареала характеризуется общей изменчивостью в диапазоне от низкого до высокого уровня. Наиболее стабильными являются число цветков и листьев, параметры губы цветка (длина и высота) (коэффициент вариации признака (CV) варьирует в пределах от 14 до 15%). Средние и высокие показатели изменчивости отмечены для большинства длин лепестков околоцветника, параметров стаминодия и завязи цветка, а также вегетативной сферы растения (CV = 14–41%).

2. Большинство морфологических параметров надземного побега *C. calceolus* связаны

с погодными условиями вегетационного периода ($N = 6,15-229,14$ при $p < 0,05$). Изменчивость признаков в динамике по годам варьирует преимущественно в среднем диапазоне ($CV = 16-25\%$). Установлено, что в изученной части ареала наиболее пластичные признаки – высота надземного побега и ширина стаминодия цветка ($Ip > 0,40$), это может свидетельствовать о механизмах экологической адаптации вида. Число цветков и листьев, параметры губы и большинство линейных параметров лепестков околоцветника ($Ip < 0,30$) являются более устойчивыми и генетически закрепленными чертами морфологии вида.

3. В зональных условиях южно-таежных лесов ЦП *S. calceolus* в динамике по годам находятся преимущественно в процветающем состоянии (согласно методическому подходу, предложенному Ю.А. Злобиным [1989]). ЦП 2, 2а, 5 и 6а в отдельные годы исследований проявляют черты депрессивности. Выявлена зависимость индекса IVC от среднесезонного числа осадков текущего вегетационного периода ($r = 0,67$; $y = 277,69x^{5,47}$, $r^2 = 0,60$).

Литература

- Аверьянов Л.В. Род Башмачок *Cypripedium* (Orchidaceae) на территории России // Turczaninowia. 1999. Вып. 2. С. 5–40.
- Блинова И.В. Биология орхидных на северо-востоке Фенноскандии и стратегии их выживания на северной границе распространения: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 2009. 44 с.
- Блинова И.В. Онтогенетическая структура и динамика популяций *Cypripedium calceolus* L. (Orchidaceae) в разных частях ареала вида // Ботанический журнал. 2003. Т. 88 (6). С. 36–47.
- Блинова И.В. Что понимать под жизненностью видов у орхидных и приживется ли в России термин «фитнес» (fitness)? // Вестник Тверского государственного университета. Сер. Биология и экология. 2008. № 8. С. 100–104.
- Вахрамеева М. Г., Варлыгина Т. И., Татаренко И. В. Орхидные России (Биология, экология и охрана). М.: Тов. науч. изд. КМК, 2014. 437 с.
- Герасимович Л.В. Морфометрическая изменчивость видов рода *Cypripedium* в коллекции Центрального сибирского ботанического сада СО РАН // Экосистемы. 2021. № 25. С. 82–91. doi: 10.37279/2414-4738-2021-25-82-91
- Гудовских Ю.В., Егошина Т.Л., Бушуева Ю.О., Лугинина Е.А., Сорокина А.А. Динамика демографической структуры и типов ценопопуляций *Cypripedium calceolus* L. в южнотаежной подзоне // Вестник Поволжского государственного технологического университета. Сер. Лес. Экология. Природопользование. 2024. № 4 (64). С. 22–35. doi: 10.25686/2306-2827.2024.4.22
- Егорова Н.Ю., Сулейманова В.Н. Особенности изменчивости морфологических структур *Cypripedium calceolus* (Orchidaceae) и их биотопическая обусловленность в лесных экосистемах южной тайги (Россия) // Nature Conservation Research. Заповедная наука. 2021. Т. 6, № 1. С. 28–41. doi: 10.24189/ncr.2021.006
- Егорова Н.Ю., Сулейманова В.Н., Егошина Т.Л. Динамика демографической структуры ценопопуляций *Cypripedium calceolus* L. (ORCHIDACEAE) в долине реки Вятка // Бюллетень МОИП. Отд. биол. 2020. № 2. С. 51–59.
- Заугольнова Л.Б., Никитина С.В., Денисова Л.В. Подходы к оценке состояния ценопопуляций растений // Бюллетень МОИП. 1993. Т. 98, № 5. С. 100–108.
- Злобин Ю.А. О неравноценности особей в ценопопуляциях растений // Ботанический журнал. 1980. Т. 65, № 3. С. 311–322.
- Злобин Ю.А. Принципы и методы изучения ценоотических популяций растений. Казань: Изд-во Казанского университета, 1989. 146 с.
- Ишбирдин А.Р., Ишмуратова М.М. Адаптивный морфогенез и эколого-ценотические стратегии выживания травянистых растений // Методы популяционной биологии: Сборник материалов VII Всерос. популяционного семинара (Сыктывкар, 16–21 февр. 2004 г.). Ч. 2. Сыктывкар, 2004. С. 113–120.
- Ишбирдин А.Р., Ишмуратова М.М., Жирнова Т.В. Стратегии жизни ценопопуляции *Serphalanthra rubra* (L.) Rich. на территории Башкирского государственного заповедника // Вестн. Нижегородского ун-та им. Н.И. Лобачевского: Материалы VIII Всерос. популяционного семинара «Популяции в пространстве и времени». 2005. Вып. 1. С. 85–98.
- Ишмуратова М.М., Жирнова Т.В., Ишбирдин А.Р., Суюндуков И.В., Магафуров А.М. Антэкология, фенология и консорты *Cypripedium calceolus* L. и *Cypripedium guttatum* Sw. на Южном Урале // Бюллетень МОИП. Отд. биол. 2005. Т. 110, вып. 6. С. 40–46.
- Ишмуратова М.М., Ишбирдин А.Р. Об онтогенетических аспектах эколого-ценотических стратегий травянистых растений // Методы популяционной биологии: Сборник материалов VII Всерос. популяционного семинара (Сыктывкар, 16–21 февр. 2004 г.). Ч. 1. Сыктывкар, 2004. С. 98–99.
- Ишмуратова М.М., Суюндуков И.В., Ишбирдин А.Р., Барлыбаева М.Ш., Набиуллин М.И., Кривошеев М.М. Орхидные (Orchidaceae Juss.) на Южном Урале: эколого-фитоценотические и популяционные характеристики, антропополютерантность, антэкология // Вестник ПГУ. Биология. 2019. № 3. С. 240–257. doi: 10.17072/1994-9952-2019-3-240-257
- Ишмуратова М.М., Суюндуков И.В., Ишбирдин А.Р., Жирнова Т.В., Набиуллин М.И. Состояние ценопопуляций некоторых видов сем. Orchidaceae на Южном Урале. Сообщение 2. Корневищные виды // Растительные ресурсы. 2003. Т. 39, вып. 2. С. 18–37.
- Кириллова И.А. Фенотипическая изменчивость *Cypripedium calceolus* L. (Orchidaceae) на северном

пределе распространения // Известия Коми НЦ УрО РАН. 2016. № 4 (28). С. 46–54.

Кириллова И. А., Кириллов Д. В. Динамика популяций, репродуктивный успех и сезонное развитие *Cypripedium calceolus* в разных условиях произрастания как ответ на действие погодных факторов // Сибирский экологический журнал. 2021. Т. 28, № 5. С. 590–602. doi: 10.15372/SEJ20210508

Кириллова И. А., Кириллов Д. В. Структура популяций и репродуктивный успех *Cypripedium calceolus* (Orchidaceae, Liliopsida) на карстовых ландшафтах Южного Тимана (Республика Коми): влияние экспозиции склона // Поволжский экологический журнал. 2025. № 1. С. 18–30. doi: 10.35885/1684-7318-2025-1-18-30

Кириллова И. А., Тетерюк Л. В., Пестов С. В., Кириллов Д. В. Репродуктивная биология *Cypripedium calceolus* (Orchidaceae) на европейском северо-востоке России // Ботанический журнал. 2012. Т. 97, № 12. С. 1516–1532.

Красная книга Кировской области: Животные, растения, грибы. 2-е изд. / Ред. О. Г. Баранова и др. Киров: Кировская обл. тип., 2014. 336 с.

Красная книга Российской Федерации. Растения и грибы. Изд. 2-е / Ред. Д. В. Гельтман. М.: ВНИИ «Экология», 2024. 944 с.

Мамаев С. А., Чуйко Н. М. Индивидуальная изменчивость признаков листьев у дикорастущих видов костяники // Индивидуальная и эколого-географическая изменчивость растений: труды института экологии растений и животных УНЦ АН СССР. Свердловск: УрНЦ АН СССР, 1975. С. 114–118.

Марков М. В., Тихомирова Е. Д. Оценка состояния популяции редкой уязвимой орхидеи башмачка настоящего в Старицком районе Тверской области // Вестник Тверского государственного университета. Сер. География и геоэкология. 2016. № 2. С. 176–192.

Михальчук Н. В. К вопросу о выделении онтогенетических групп в ценопопуляциях *Cypripedium calceolus* L. // Биологический вестник. 2003. Т. 7, № 12. С. 46–48.

Пучнина Л. В. Состояние популяций *Calypso bulbosa* и *Cypripedium calceolus* (Orchidaceae) в Пинежском заповеднике // Nature Conservation Research. Заповедная наука. 2017. № 2 (Приложение 1). С. 125–150. doi: 10.24189/ncr.2017.023

Татаренко И. В. Орхидные России: жизненные формы, биология, вопросы охраны. М.: Аргус, 1996. 206 с.

Фардеева М. Б., Лукоянова С. В. Виталитетная структура и различные подходы к ее изучению на примере *Cypripedium calceolus* L. // Филология и культура. 2011. № 2 (24). С. 60–65.

Фардеева М. Б., Лукьянова Ю. А., Шафигуллина Н. Р. Особенности местообитаний и состояние популяций редких орхидей (Orchidaceae) национального парка «Нижняя Кама» и сопредельных территорий на севере Татарстана (Европейская Россия) // Экосистемы. 2020. № 23 (53). С. 166–182. doi: 10.37279/2414-4738-2020-23-166-182

Фатерыга В. В. Современное состояние ценопопуляции *Cypripedium calceolus* (Orchidaceae) в Крыму // Экосистемы. 2019. № 20 (50). С. 76–81.

Флора Сибири: Т. 4. Araceae-Orchidaceae / Ред. Л. И. Малышева, Г. А. Пешкова. Новосибирск: Наука, 1987. 246 с.

Хапугин А. А., Семчук А. А., Силаева Т. Б., Чугунов Г. Г. Сравнительная характеристика ценопопуляций *Cypripedium calceolus* L. (Orchidaceae, Monocotyledones) в Республике Мордовия // Поволжский экологический журнал. 2014. № 3. С. 403–410.

Чиркова Н. Ю., Сулейманова В. Н., Егошина Т. Л., Лугинина Е. А. Эколого-фитоценотическая и демографическая характеристика ценопопуляций *Cypripedium calceolus* (Orchidaceae) в условиях южнотаежных лесов Кировской области // Вестник Тверского государственного университета. Сер. Биология и экология. 2011. № 24. С. 117–126.

Blinova I. V. A northernmost population of *Cypripedium calceolus* L. (Orchidaceae): demography, flowering, pollination // Selbyana. 2002. Vol. 23, no. 1. P. 111–120.

Blinova I. V., Chmielewski F. M. Does climate influence the variation in traits of terrestrial orchids (Orchidaceae) symmetrically in various functional groups across European latitudes? // J. Eur. Orch. 2013. Vol. 45 (2–4). P. 255–284.

Brzosko E., Wroblewska A., Ratkiewicz M. Spatial genetic structure and clonal diversity of island populations of lady's slipper (*Cypripedium calceolus*) from the Biebrza National Park (northeast Poland) // Molecular Ecology. 2002. Vol. 11, no. 12. P. 2499–2509. doi: 10.1046/j.1365-294X.2002.01630.x

Hultén E., Fries M. Atlas of North European vascular plants. Koenigstein. 1986. Vol. I. P. 268–295; Vol. III. P. 1022–1025.

Jakubska-Busse A., Tsiptsis S., Śliwiński M., Křenová Z., Djordjević V., Steiu C., Kolanowska M., Efimov P., Hennigs S., Lustyk P., Kreutz K. C. How to protect natural habitats of rare terrestrial orchids effectively: A comparative case study of *Cypripedium calceolus* in different geographical regions of Europe // Plants. 2021. Vol. 10, no. 2. Art. 404. doi: 10.3390/plants10020404

Kirillova I. A., Kirillov D. V. Effect of lighting conditions on the reproductive success of *Cypripedium calceolus* L. (Orchidaceae, Liliopsida) // Biology Bulletin. 2019. Vol. 46, no. 10. P. 1317–1324. doi: 10.1134/S1062359019100157

Kull T. *Cypripedium calceolus* L. // Journal of Ecology. Biological flora of the British Isles. 1999. Vol. 87, no. 5. P. 913–924.

Shefferson R. P., Kull T., Tali K. Demographic response to shading and defoliation in two woodland orchids // Folia Geobotanica. 2006. Vol. 41, no. 1. P. 95–106. doi: 10.1007/BF02805264

Vakhrameeva M. G., Tatarenko I. V., Varlygina T. I., Torosyan G. K., Zagulskii M. N. Orchids of Russia and adjacent countries (within the borders of the former USSR). Konigstein: A.R.G. Gantner Verlag K. G., 2008. 690 p.

Zheleznaya E. L., Zverev A. A., Stepanтова N. V. Habitats and population structure of rare orchids from the genus *Cypripedium* in Siberia // *Botanica Pacifica: a Journal of Plant Science and Conservation*. 2023. Vol. 12, no. 2. P. 64–72. doi: 10.17581/bp.2023.12s04

References

- Aver'yanov L. V. The genus *Cypripedium* (Orchidaceae) in Russia. *Turczaninowia*. 1999;2:5–40. (In Russ.)
- Baranova O. G. (ed.). Red Data Book of the Kirov Region: Animals, plants, fungi. 2nd ed. Kirov: Kirovskaya oblastnaya tipografiya; 2014. 336 p. (In Russ.)
- Blinova I. V. A northernmost population of *Cypripedium calceolus* L. (Orchidaceae): demography, flowering, pollination. *Selbyana*. 2002;23(1):111–120.
- Blinova I. V. Ontogenetic structure and population dynamics of *Cypripedium calceolus* L. (Orchidaceae) in different parts of the species range. *Botanicheskii zhurnal = Botanical Journal*. 2003;88(6):36–47. (In Russ.)
- Blinova I. V. What is meant by the vitality of orchid species, and will the term 'fitness' be accepted in the Russian botanical terminology? *Vestnik Tverskogo gos. universiteta. Ser. Biologiya i ekologiya = Herald of Tver State University. Series: Biology and Ecology*. 2008;8:100–104. (In Russ.)
- Blinova I. V. Orchid biology in northeastern Fennoscandia and their survival strategies at the northern limit of their habitat: Summary of DSc (Dr. of Biol.) thesis. Moscow; 2009. 44 p. (In Russ.)
- Blinova I. V., Chmielewski F. M. Does climate influence the variation in traits of terrestrial orchids (Orchidaceae) symmetrically in various functional groups across European latitudes? *J. Eur. Orch.* 2013;45 (2–4):255–284.
- Brzosko E., Wroblewska A., Ratkiewicz M. Spatial genetic structure and clonal diversity of island populations of lady's slipper (*Cypripedium calceolus*) from the Biebrza National Park (northeast Poland). *Molecular Ecology*. 2002;11(12):2499–2509. doi: 10.1046/j.1365-294X.2002.01630.x
- Chirkova N. Yu., Suleimanova V. N., Egoshina T. L., Luginina E. A. Ecological phytocenosis and demographic characteristics of *Cypripedium calceolus* (Orchidaceae) coenopopulations in conditions of southern taiga forests in the Kirov Region. *Vestnik Tverskogo gos. universiteta. Ser. Biologiya i ekologiya = Herald of Tver State University. Series: Biology and Ecology*. 2011;24 (32):112–126. (In Russ.)
- Egorova N. Yu., Suleimanova V. N. Variability of morphological structures in *Cypripedium calceolus* (Orchidaceae) and their relationship with the habitat conditions in the southern taiga ecosystems, Russia. *Nature Conservation Research*. 2021;6(1):28–41. (In Russ.). doi: 10.24189/ncr.2021.006
- Egorova N. Yu., Suleimanova V. N., Egoshina T. L. The dynamics of the demographic structure of coenopopulations of *Cypripedium calceolus* L. (Orchidaceae) in the valley of the Vyatka River. *Byull. Moskovsk. obshch. isp. prirodoz. Otd. biol. = Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biol. Series*. 2020;125(2):51–59. (In Russ.)
- Fardeeva M. B., Lukyanova S. V. Vitality structure and different approaches to its study on the example of *Cypripedium calceolus* L. *Filologiya i kul'tura = Philology and Culture*. 2011;2(24):60–65. (In Russ.)
- Fardeeva M. B., Luk'yanova Yu. A., Shafigullina N. R. Rare orchids in the Nizhnyaya Kama National Park and adjacent territories in the north of Tatarstan (European part of Russia), their habitats and state of populations. *Ekosistemy*. 2020;23:166–182. (In Russ.). doi: 10.37279/2414-4738-2020-23-166-182.
- Fateryga V. V. Modern state of the coenopopulation of *Cypripedium calceolus* (Orchidaceae) in the Crimea. *Ekosistemy*. 2019;20 (50):76–81. (In Russ.)
- Gel'tman D. V. (ed.). Red Data Book of the Russian Federation. Plants and fungi. 2nd ed. Moscow: VNIi Ekologiya; 2024. 944 p. (In Russ.)
- Gerasimovich L. V. The genus *Cypripedium* in the collection of the Central Siberian Botanical Garden of the Siberian Branch Russian Academy of Sciences. *Ekosistemy*. 2021;25:82–91. (In Russ.). doi: 10.37279/2414-4738-2021-25-82-91
- Gudovskikh Yu. V., Egoshina T. L., Bushueva Yu. V., Luginina E. A., Sorokina A. A. Dynamics of the demographic structure and types of *Cypripedium calceolus* L. cenopopulations in the southern taiga subzone. *Vestnik of Volga State University of Technology. Ser.: Forest. Ecology. Nature Management*. 2024;4(64):22–35. (In Russ.). doi: 10.25686/2306-2827.2024.4.22
- Hultén E., Fries M. Atlas of North European vascular plants. Koenigstein. 1986. Vol. I. P. 268–295; Vol. III. P. 1022–1025.
- Ishbirdin A. R., Ishmuratova M. M. Adaptive morphogenesis and life strategy of herbaceous plants. *Metody populyatsionnoi biologii: Sbornik mat. VII Vseros. populyatsionnogo seminar (Syktyvkar, 16–21 fevr. 2004 g.)*. Ch. 2. = *Methods of population biology: Proceed. VII All-Russ. population seminar (Syktyvkar, Feb. 16–21, 2004). Part 2*. Syktyvkar; 2004. P. 113–120. (In Russ.)
- Ishbirdin A. R., Ishmuratova M. M., Zhirnova T. V. Vital strategy of *Cephalanthera rubra* (L.) Rich. coenopopulations in the Bashkir State Reserve. *Vestn. Nizhegorodskogo un-ta im. N. I. Lobachevskogo: mat-ly VIII Vseros. populyatsionnogo seminar «Populyatsii v prostranstve i vremeni» = Vestnik of Lobachevsky University of Nizhni Novgorod. Proceed. VIII All-Russ. population seminar 'Populations in Space and Time'*. 2005;1:85–98. (In Russ.)
- Ishmuratova M. M., Ishbirdin A. R. On ontogenetic aspects of ecological and cenotic strategies of herbaceous plants. *Metody populyatsionnoi biologii: Sbornik mat. VII Vseros. populyatsionnogo seminar (Syktyvkar, 16–21 fevr. 2004 g.)*. Ch. 1. = *Methods of population biology: Proceed. VII All-Russ. population seminar (Syktyvkar, Feb. 16–21, 2004). Part 1*. Syktyvkar; 2004. P. 98–99. (In Russ.)
- Ishmuratova M. M., Suyundukov I. V., Ishbirdin A. R., Zhirnova T. V., Nabiullin M. I. The state of coenopopulations of some types of families *Orchidaceae* in the Southern Urals. Report 2. Rhizome species.

Rastitel'nye resursy = *Vegetation Resources*. 2003;39 (2):18–37. (In Russ.)

Ishmuratova M. M., Suyundukov I. V., Ishbirdin A. R., Barlybaeva M. Sh., Nabiullin M. I., Krivosheev M. M. Orchids (*Orchidaceae* Juss.) in the Southern Urals: ecological-phytocoenotic and population characteristics, anthropotolerance, antecology. *Vestnik Permskogo universiteta. Biologiya* = *Bulletin of Perm University. Biology*. 2019;3:240–257. (In Russ.). doi: 10.17072/1994-9952-2019-3-240-257

Ishmuratova M. M., Zhirnova T. V., Ishbirdin A. R., Suyundukov I. V., Magafurov A. M. Anthecology, phenology and consorts of *Cypripedium calceolus* L. and *Cypripedium guttatum* Sw. in the Southern Urals. *Byull. Moskovsk. obshch. isp. prir. Otd. biol.* = *Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biol. Series*. 2005;110 (6):40–46. (In Russ.)

Jakubská-Busse A., Tsiftsis S., Śliwiński M., Křenová Z., Djordjević V., Steiu C., Kolanowska M., Efimov P., Hennigs S., Lustyk P., Kreutz K. C. How to protect natural habitats of rare terrestrial orchids effectively: A comparative case study of *Cypripedium calceolus* in different geographical regions of Europe. *Plants*. 2021;10(2):404. doi: 10.3390/plants10020404

Khapugin A. A., Semchuk A. A., Silaeva T. B., Chugunov G. G. A comparative characteristics of *Cypripedium calceolus* L. (*Orchidaceae*, *Monocotyledones*) coenopopulations in the Republic of Mordovia. *Biology Bulletin*. 2014;3:403–410. (In Russ.)

Kirillova I. A. Phenotypic variability of *Cypripedium calceolus* L. (*Orchidaceae*) on its northern distribution bound. *Izvestiya Komi Nauchnogo Centra UrO RAN* = *Proceed. of the Komi Science Centre of the Ural Division of the RAS*. 2016;4(28):46–54. (In Russ.)

Kirillova I. A., Kirillov D. V. Effect of lighting conditions on the reproductive success of *Cypripedium calceolus* L. (*Orchidaceae*, *Liliopsida*). *Biology Bulletin*. 2019;46(10):1317–1324. doi: 10.1134/S1062359019100157

Kirillova I. A., Kirillov D. V. Population dynamics, reproductive success, and seasonal development of *Cypripedium calceolus* under different growing conditions as a response to weather factors. *Contemporary Problems of Ecology*. 2021;28(5):590–602. (In Russ.). doi: 10.15372/SEJ20210508

Kirillova I. A., Kirillov D. V. Population structure and reproductive success of *Cypripedium calceolus* (*Orchidaceae*, *Liliopsida*) on karst landscapes of Southern Timan (Komi Republic): slope exposure influence. *Povolzhskiy Journal of Ecology*. 2025;1:18–30. (In Russ.). doi: 10.35885/1684-7318-2025-1-18-30

Kirillova I. A., Teteryuk L. V., Pestov S. V., Kirillov D. V. Reproduction biology of *Cypripedium calceolus* (*Orchidaceae*) in the European north-east of Russia. *Bot. Journ.* 2012;97(12):1516–1532. (In Russ.)

Kull T. *Cypripedium calceolus* L. *Journal of Ecology. Biological flora of the British Isles*. 1999;87(5):913–924.

Malysheva L. I., Peshkova G. A. (eds.). *Flora of Siberia*. Vol. 4. *Araceae-Orchidaceae*. Novosibirsk: Nauka. 1987. 246 p. (In Russ.)

Mamaev S. A., Chuiko N. M. Individual variability of leaf characteristics in wild boneberry species. *Individual'naya i ekologo-geograficheskaya izmenchivost' rastenii: trudy instituta ekologii rastenii i zhivotnykh UNTs AN SSSR* = *Individual and Ecological-Geographical Variability of Plants: Proceed. of the Institute of Plant and Animal Ecology of the USSR Academy of Sciences*. 1975; 94:114–118. (In Russ.)

Markov M. V., Tikhomirova E. D. Population analysis of the rare endangered orchid species *Cypripedium calceolus* in the Staritsa District of the Tver Region. *Vestnik Tverskogo gos. universiteta. Ser. Geografiya i geoekologiya* = *Herald of Tver State University. Series: Geography and Geoecology*. 2016;2:176–192. (In Russ.)

Mikhal'chuk N. V. On the issue of the allocation of ontogenetic groups in cenopopulations of *Cypripedium calceolus* L. *Biologicheskii vestnik*. 2003;7(12):46–48. (In Russ.)

Puchnina L. V. Status of *Calypso bulbosa* and *Cypripedium calceolus* (*Orchidaceae*) populations in the Pinega State Nature Reserve. *Nature Conservation Research*. 2017;2(Suppl. 1):125–150. (In Russ.). doi: 10.24189/ncr.2017.023

Shefferson R. P., Kull T., Tali K. Demographic response to shading and defoliation in two woodland orchids. *Folia Geobotanica*. 2006;41(1):95–106. doi: 10.1007/BF02805264

Tatarenko I. V. *Orchids of Russia: life forms, biology, and conservation issues*. Moscow: Argus; 1996. 206 p. (In Russ.)

Vakhrameeva M. G., Varlygina T. I., Tatarenko I. V. *Orchids of Russia (biology, ecology, and protection)*. Moscow: KMK; 2014. 437 p. (In Russ.)

Vakhrameeva M. G., Tatarenko I. V., Varlygina T. I., Torosyan G. K., Zagulskii M. N. *Orchids of Russia and adjacent countries (within the borders of the former USSR)*. Königstein: A.R.G. Gantner Verlag K. G.; 2008. 690 p.

Zaugol'nova L. B., Nikitina S. V., Denisova L. V. Approaches to assessing the state of plant cenopopulations. *Byull. Moskovsk. obshch. isp. prir.* = *Bulletin of Moscow Society of Naturalists*. 1993;98(5):100–108. (In Russ.)

Zheleznaya E. L., Zverev A. A., Stepantsova N. V. Habitats and population structure of rare orchids from the genus *Cypripedium* in Siberia. *Botanica Pacifica: a Journal of Plant Science and Conservation*. 2023;12 (2):64–72. doi: 10.17581/bp.2023.12s04

Zlobin Yu. A. On the non-equivalence of individuals in plant cenopopulations. *Bot. Journ.* 1980;65(3):311–322. (In Russ.)

Zlobin Yu. A. *Principles and methods of studying coenotic plant populations*. Kazan': KFU; 1989. 146 p. (In Russ.)

Поступила в редакцию / received: 26.03.2025; принята к публикации / accepted: 12.03.2026.
Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов / The authors declare no conflict of interest.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Гудовских Юлия Владимировна

канд. биол. наук, старший научный сотрудник
отдела экологии и ресурсосведения растений

e-mail: gudovskih.yulia@mail.ru

Егошина Татьяна Леонидовна

д-р биол. наук, профессор, заведующая
отделом экологии и ресурсосведения растений

e-mail: etl@inbox.ru

Лугинина Екатерина Андреевна

научный сотрудник
отдела экологии и ресурсосведения растений

e-mail: e.luginina@gmail.com

Сорокина Анастасия Андреевна

младший научный сотрудник
отдела экологии и ресурсосведения растений

e-mail: anastasya.nastaj@yandex.ru.

CONTRIBUTORS:

Gudovskikh, Yulia

Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher

Egoshina, Tatiana

Dr. Sci. (Biol.), Professor, Head of Department

Luginina, Ekaterina

Researcher

Sorokina, Anastasia

Junior Researcher

УДК 598.288.4:591.16

ВРЕМЕННАЯ ДИНАМИКА ГИБЕЛИ ГНЕЗД БЕЛОБРОВИКА И ЕЕ СВЯЗИ С ХАРАКТЕРОМ ВЕСНЫ

М. В. Яковлева

Государственный природный заповедник «Кивач» (ул. Заповедная, 14, пос. Кивач, Кондопожский р-н, Республика Карелия, Россия, 186215)

Для открытогнездящихся воробьиных птиц наиболее существенным и широко варьирующим фактором, снижающим продуктивность размножения, является разорение гнезд хищниками. Проанализировано разорение гнезд белобровика *Turdus iliacus* в заповеднике «Кивач» (южная Карелия) в 1972–2024 гг. (771 гнездо). Большая продолжительность сезона размножения вида и высокая межгодовая изменчивость весенних температур определяют разнообразие условий, в которых проходит размножение в разных гнездах. С помощью программы MARK сравнивались модели ежедневной выживаемости гнезд. Проверены гипотезы: постоянной выживаемости гнезд, зависимости ее от календарных сроков, возраста гнезда (числа дней, прошедших со времени начала откладки), а также характеристик весны в год размножения. В качестве характеристик весны использованы средняя температура мая и дата устойчивого перехода среднесуточных температур через барьер +5°. Наибольшую поддержку данными получила аддитивная зависимость выживаемости от календарных сроков и средней температуры мая; возраст гнезда влияния не оказывал. Выживаемость гнезд быстро возрастала от начала к середине сезона; дальнейшие изменения были незначительными. Согласно лучшей модели, для гнезд с началом откладки 10.05 общая выживаемость была в 1,7 раза ниже, чем с началом откладки 15.06 (соответственно, 25,1 и 43,2%). Высокие майские температуры способствовали лучшей выживаемости гнезд. Определение механизмов обнаруженной связи требует дополнительных исследований, но наиболее вероятным представляется увеличение численности альтернативных жертв и улучшение маскировки гнезд от весны к лету, чему способствуют и высокие майские температуры.

Ключевые слова: выживаемость гнезд; белобровик *Turdus iliacus*; весенние температуры

Для цитирования: Яковлева М. В. Временная динамика гибели гнезд белобровика и ее связи с характером весны // Труды Карельского научного центра РАН. 2026. № 7. С. 126–136. doi: 10.17076/eco2247

M. V. Yakovleva. THE TEMPORAL DYNAMICS OF REDWING NEST FAILURE AND ITS RELATIONSHIP WITH CHARACTERISTICS OF THE SPRING

Kivach State Nature Reserve (14 Zapovednaya St., 186215 Kivach Vlg., Kondopozhsky District, Karelia, Russia)

In open-nesting passerines, nest predation is the most significant and variable factor limiting breeding productivity. Predation on Redwing *Turdus iliacus* nests in the Kivach Nature Reserve (southern Karelia) was analyzed of the 1972–2024 period (771 nests in total). Due to the species' long breeding season and high interannual variability of spring temperatures, the conditions for breeding at different nests are highly variable. The MARK program was used to compare daily nest survival models. The hypotheses tested included constant nest survival, its dependence on calendar dates, nest age (number of days since the onset of egg laying), and spring characteristics in the breeding year. The average May temperature and the date of average daily temperatures steadying above +5° were used as the spring characteristics. The data provided the greatest support for the model of nest survival additive dependence on calendar dates and average May temperature, while nest age had no effect. Nest survival increased rapidly from early to mid-season; further changes were insignificant. According to the best model, overall survival for nests with the onset of egg laying on May 10 was 1.7 times lower than for nests with the onset of egg laying on June 15 (25.1 % and 43.2 %, respectively). High May temperatures enhanced nest survival. Determining the mechanisms behind the observed relationships requires further research, but the most likely explanation is an increase in the abundance of alternative prey and improved nest camouflage towards the summer, to which high May temperatures contribute.

Keywords: nest survival; Redwing *Turdus iliacus*; spring temperatures

For citation: Yakovleva M.V. The temporal dynamics of Redwing nest failure and its relationship with characteristics of the spring. *Trudy Karelskogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2026. No. 7. P. 126–136. doi: 10.17076/eco2247

Введение

Разорение гнезд – один из наиболее значимых факторов, влияющих на продуктивность размножения открытогнездящихся птиц. Поэтому сведения о масштабах гибели гнезд от хищников, ее зависимости от факторов среды имеют большое значение как с природоохранной точки зрения, так и для понимания многих аспектов экологии и эволюции [Conway, Martin, 2000; Thompson, 2007]. В последние годы новые подходы и технические средства обеспечили широкие возможности для анализа величины гибели гнезд и причин, ее определяющих [Dinsmore et al., 2002; Dinsmore, Dinsmore, 2007; Weidinger, 2009 и др.], с чем связано появление массы публикаций, посвященных этой теме. Но целостная картина пока остается неполной и иногда противоречивой. Это касается, в частности, изменения выживаемости гнезд во времени – как в ходе сезона размножения, так и в течение гнездового цикла от откладки яиц до вылета [Grant et al., 2005; Dinsmore, Dinsmore, 2007; Демидова, 2012; Borgman et al., 2013; Weiser, 2021 и др.].

Степень влияния на успех гнездования отдельных факторов зависит от ситуации в конкретной точке – биотопических условий, численности и разнообразия хищников и их альтернативных жертв, плотности гнездования и прочего, что обуславливает необходимость дальнейшего накопления эмпирических данных и их анализа [Cox et al., 2012; Шитиков, 2019].

Поскольку степень ущерба от хищников может значительно различаться у одного и того же вида в разных условиях [Newton, 1998 и др.], птицы, природная обстановка в сезон размножения которых широко варьирует, представляют в этом отношении особый интерес. К их числу относится белобровик (*Turdus iliacus* L.) – бициклический вид с продолжительным сезоном размножения, который являлся объектом долговременных эколого-популяционных исследований в заповеднике «Кивач» (южная Карелия). В ходе их была дана предварительная оценка уровня разорения гнезд этого вида в зависимости от сроков размножения, а также от их расположения и стадии гнездового цикла [Яковлева, Хохлова, 2008]. Однако использованная в этой работе методика Мэйфилда [Mayfield, 1975]

позволяет проводить сравнения лишь между группами гнезд (например, начатыми в первой и второй половине сезона гнездования или между гнездами с кладками и с птенцами). Выживаемость же гнезд внутри этих групп считается постоянной, что может приводить к искаженным оценкам [Klett, Johnson, 1982; Grant et al., 2005].

Около 60% кладок белобровики начинают в мае, а пик приходится на первые 10 дней после начала размножения в данном году [Яковлева, 2020]. Поэтому условия в начале сезона очень важны для успешной репродукции вида. Для климата заповедника характерна высокая межгодовая изменчивость сроков смены сезонов: так, амплитуда времени наступления весны составляет 65 дней, а лета – 45 дней [Скорохова, 2008]. Широкие вариации природной обстановки весной, в том числе вариации температур, могут влиять и на степень разорения гнезд. Поэтому в предлагаемой работе была поставлена задача с помощью современной методики, позволяющей моделировать ежедневную выживаемость гнезд как функцию одного или нескольких факторов [Dinsmore et al., 2002; Rotella, 2022], не только проверить сделанные ранее выводы о характере изменчивости степени разорения гнезд белобровика во времени, но и оценить влияние на этот показатель характеристик весны.

Материалы и методы

Материал собран в 1982–2024 гг. в Карелии, в заповеднике «Кивач» (координаты центра – 62°16' с. ш., 33°59' в. д.). Поиск гнезд проводили в основном в местообитаниях с высокой плотностью населения вида – в лиственных и смешанных лесах, а также в приопушечных частях ельников. Данные автора дополнены материалами, полученными Л.С. Захаровой в 1972–1990 гг. (архив заповедника). Найденные гнезда проверяли повторно до вылета птенцов или разорения; гнезда, погибшие по другим причинам (в основном брошенные родителями кладки), не принимались во внимание.

Для корректного использования в анализе фактора «возраст гнезда» (числа дней, прошедших с начала откладки) использованы данные только по гнездам ($n = 771$), где этот показатель был определен уже со дня находки [Rotella, 2022]. Для гнезд, найденных с полной кладкой, степень насиженности определяли методом просвечивания яиц [Lokemoen, Koford, 1996]. Медиана интервала между проверками составила четыре дня. Успешным считали гнездо, из которого вылетел хотя бы один птенец. Птенцы белобровика обычно покидают гнездо

на 12-й день, а при беспокойстве могут выскочить уже на 9–11-й день [Захарова, Хохлова, 1987]. Если по достижении птенцами 8–11 дней гнездо обнаруживали пустым и при этом отсутствовали признаки их успешного вылета (беспокоящиеся взрослые птицы, не вынесенный помет), его считали разоренным.

Данные за все годы были суммированы. Первым днем гнездового сезона считали наиболее раннюю дату, когда было найдено гнездо белобровика с содержимым (5.05), последним – дату наиболее поздней проверки гнезда (31.07). Таким образом, общая продолжительность периода наблюдений составила 88 дней. Температурные данные получены на метеостанции заповедника. В качестве характеристик весны в данном году взяты средняя температура мая и дата устойчивого перехода среднесуточных температур воздуха через барьер +5 °С. Последний показатель отражает сроки перехода биоты весной к активному состоянию, влияя на сроки развития феноявлений [Шульц, 1981].

При анализе использован информационно-теоретический метод [Burnham, Anderson, 2002] для одновременной оценки относительной поддержки конкурирующих моделей, описывающих зависимость ежедневной выживаемости гнезд от представляющих интерес переменных. Вычисления проведены с помощью соответствующего модуля программы MARK (версия 9.0) [Dinsmore et al., 2002; Rotella, 2022]; в русскоязычной литературе его использование довольно подробно описано Д.А. Шитиковым [2019]. Для сравнения моделей, объясняющих ежедневную выживаемость гнезд, использован информационный критерий Акаике, скорректированный для малых выборок (AIC_c), и их нормализованный вес w_i – вероятность того, что модель является лучшей среди рассмотренных [Burnham, Anderson, 2002]. Лучшими считались модель с минимальным показателем AIC_c или отличающиеся от нее не более чем на 2 единицы AIC_c . Эффекты переменных в модели считались значимыми, когда 95% доверительный интервал для коэффициента (β) при переменной не включал нуль [Arnold, 2010].

Рассмотрены гипотезы: постоянной суточной сохраняемости гнезд, ее зависимости от календарных сроков (параметр «ДАТА»), возраста гнезда (параметр «ВОЗРАСТ»), а также средней температуры мая в данном году («ТЕМПЕРАТУРА») и даты устойчивого перехода через порог +5° («ПЕРЕХОД»). Средние температуры мая в годы исследований варьировали от 4,4 до 12,5°; даты переходы через барьер +5° изменялись от 15.04 (день перехода = 1)

до 27.05 (день перехода = 43) [Скороходова, 2006, 2008, с дополнениями].

Вначале проанализировано влияние на сохраняемость гнезд зависимых от времени переменных – даты и возраста гнезда. Поскольку ежедневная выживаемость в течение сезона может не только монотонно возрастать или снижаться, но и проходить через максимум или минимум, а также расти или снижаться с возрастом гнезда в зависимости от стадии гнездового цикла – откладки, насиживания или выкармливания [Grant et al., 2005; Dinsmore, Dinsmore, 2007; Borgman et al., 2013; Шитиков, 2019 и др.], были рассмотрены не только линейная, но и квадратичная зависимость выживаемости от сроков, линейная, квадратичная и кубическая зависимость от возраста гнезда. «Квадратичной» моделью назван полином, включающий параметр в первой и второй степени, «кубической» – в первой, второй и третьей степени. Затем к лучшим моделям, полученным на данном этапе, добавлены параметры «ТЕМПЕРАТУРА» или «ПЕРЕХОД».

От начала откладки до достижения птенцами 11 дней, когда они обычно покидают гнездо,

проходит около 27 дней [Захарова, Хохлова, 1987]. Выживаемость за весь период гнездования рассчитана как произведение ежедневной выживаемости за 27 последовательных дней.

Результаты

Из 771 гнезда 296 разорили хищники. Ежедневная выживаемость гнезд в модели, в которых этот параметр предполагался постоянным, составила 0,962 (95 % доверительный интервал 0,958–0,966). Среди моделей, включавших параметры, зависящие от времени, – календарную дату и возраст гнезда, наибольшей поддержкой пользовались линейная и квадратичная зависимости от даты (табл. 1). Модели зависимости выживаемости от «возраста» гнезда поддерживались данными значительно хуже, хотя и лучше, чем «константная» модель. Поскольку 95 % доверительный интервал для коэффициента при параметре «Возраст» включал 0, влияние этого фактора следует считать недоказанным.

Таблица 1. Результаты выбора моделей ежедневной сохраняемости гнезд белобровика

Table 1. Results of the models selection for the redwing daily nest survival

Модель Model	AIC _c	ΔAIC _c	Вес/Weight w _i	k	Отклонение Deviance
ДАТА + ТЕМПЕРАТУРА DATE + TEMPERATURE	1747,546	0,000	0,360	3	1741,543
ДАТА ² + ТЕМПЕРАТУРА DATE ² + TEMPERATURE	1747,860	0,314	0,308	4	1739,855
ДАТА + ПЕРЕХОД DATE + TRANSITION	1750,124	2,578	0,099	3	1744,121
ДАТА ² + ПЕРЕХОД DATE ² + TRANSITION	1750,313	2,767	0,090	4	1742,308
ДАТА DATE	1750,705	3,159	0,074	2	1746,703
ДАТА ² DATE ²	1750,849	3,303	0,069	3	1744,846
ВОЗРАСТ AGE	1765,538	17,992	0,000	2	1761,536
ВОЗРАСТ ² AGE ²	1766,975	19,429	0,000	3	1760,971
ВОЗРАСТ ³ AGE ³	1768,164	20,618	0,000	4	1760,159
Постоянная выживаемость Constant survival	1771,266	23,720	0,000	1	1769,266

Примечание. AIC_c – информационный критерий Акаике, скорректированный для малых выборок; ΔAIC_c – разница между AIC_c данной модели и лучшей в данном наборе; w_i – нормализованный вес модели; k – число параметров.

Note. AIC_c – Akaike information criterion corrected for small samples; ΔAIC_c – the difference between the AIC_c of this model and the best one in this set; w_i – normalized model weight; k – number of parameters.

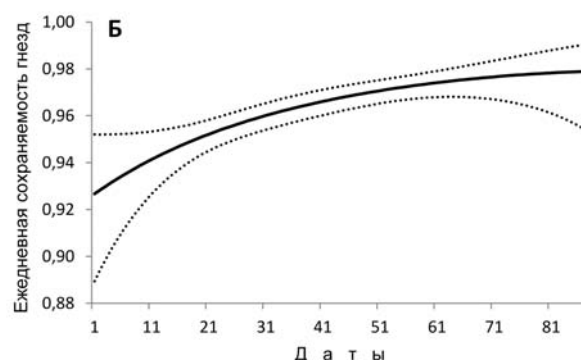
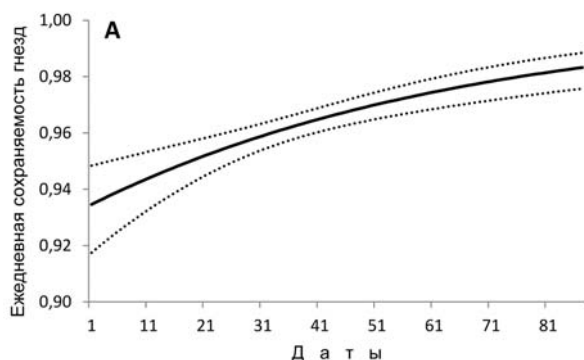


Рис. 1. Сезонная динамика ежедневной сохраняемости гнезда согласно линейной модели (А) и усреднению линейной и квадратичной моделей (Б). Точечными линиями обозначен 95 % доверительный интервал. День 1 = 5 мая

Fig. 1. Seasonal dynamics of nest survival rate according to linear model (A) and the result of averaging of the linear and quadratic models (B). The dotted lines indicate the 95 % confidence interval. Day 1 = May 5

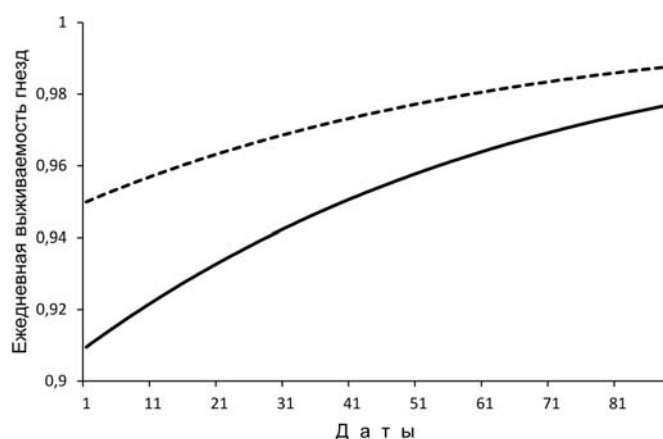


Рис. 2. Динамика ежедневной выживаемости гнезд в течение сезона в годы с наиболее холодными (средняя температура мая +4,4°, сплошная линия) и наиболее теплыми (температура мая +12,5°, штриховая линия) веснами

Fig. 2. Dynamics of daily survival rate of nests during the season in years with the coldest (the average May temperature +4,4°, solid line) and the warmest (May temperature +12,5°, dashed line) springs

Добавление к лучшим моделям параметров, характеризующих весну в данном году, улучшало их качество. Наиболее низкий AIC_c имели модели зависимости от времени (линейной и квадратичной) и майских температур. Они имели практически одинаковую поддержку данными. Согласно «линейной» модели, выживаемость гнезд быстро возрастала в начале сезона размножения и медленнее – во второй его половине; примерно такую же картину дает усреднение обеих моделей (рис. 1). Но в «квадратичной» модели 95 % доверительный интервал при параметре «Дата²» включал 0, и, следовательно, влияние этого параметра маловероятно (табл. 2). Для параметра «ТЕМПЕРАТУРА» коэффициенты в лучших моделях были положительны и значимо отличались от 0. В годы с теплым маем выживаемость гнезд была выше, чем для лет с холодными веснами; различия особенно выражены для ранних гнезд (рис. 2).

Таблица 2. Коэффициенты (β) для параметров двух лучших моделей суточной выживаемости гнезд: $\beta_0 + \beta_1^* (\text{ДАТА}) + \beta_2^* (\text{ТЕМПЕРАТУРА})$ и $\beta_0 + \beta_1^* (\text{ДАТА}) + \beta_2^* (\text{ДАТА}^2) + \beta_3 (\text{ТЕМПЕРАТУРА})$

Table 2. Coefficients β for the parameters of the two best models of daily nest survival: $\beta_0 + \beta_1^* (\text{DATE}) + \beta_2^* (\text{TEMPERATURE})$ and $\beta_0 + \beta_1^* (\text{DATE}) + \beta_2^* (\text{DATE}^2) + \beta_3 (\text{TEMPERATURE})$

ДАТА+ТЕМПЕРАТУРА / DATE + TEMPERATURE	
β_0	1,946 (1,290–2,603)
β_1	0,016 (0,010–0,023)
β_2	0,078 (0,011–0,146)
ДАТА ² +ТЕМПЕРАТУРА / DATE ² + TEMPERATURE	
β_0	1,685 (0,925–2,445)
β_1	0,034 (0,007–0,062)
β_2	–0,0002 (–0,001–0,0001)
β_3	0,077 (0,010–0,145)

Примечание. В скобках – 95 % доверительные интервалы для β .

Note. In brackets – 95 % confidence intervals for β .

Обсуждение

Изменение степени разорения в ходе сезона. Белобровик в Карелии имеет два нормальных цикла размножения в сезоне, а период возможного начала откладки составляет более 2,5 месяца (28.04–17.07) [Захарова, Хохлова, 1987; Яковлева, Сухов, 2020]. Суточная сохранимость гнезд быстро растет от начала к середине сезона, но в дальнейшем изменяется слабо. Согласно линейной модели ее зависимости от календарных сроков (рис. 1, А), для гнезд с началом откладки 10.05 общая выживаемость в течение гнездового цикла была в 1,7 раза ниже, чем с началом откладки 15.06 (соответственно, 25,1 и 43,2%). Эта тенденция подтверждает результаты, полученные ранее по методу Мэйфилда: успешность размножения белобровика в «Киваче» для гнезд, начатых в более поздние сроки, была выше, чем для ранних кладок [Яковлева, Хохлова, 2008]. Но в других областях наблюдали иной характер сезонной динамики выживаемости гнезд: в Норвегии она снижалась [Bjerke et al., 1985], а в Центральной Сибири вероятность гибели гнезд дроздов, в том числе белобровика, значительно повышалась не только в начале, но и в конце сезона размножения [Демидова, 2012].

Влияние календарных сроков на выживаемость гнезд может отражать изменения численности хищников и их альтернативных жертв, причем временные вариации разорения гнезд зависят от видового состава основных хищников [Grant et al., 2005; Thompson, 2007; Cox et al., 2012]. В районе исследования видовой состав разорителей гнезд белобровика очень разнообразен, но основной ущерб наносили куницы, прежде всего лесная куница *Martes martes*, хищные птицы (осоед *Pernis apivorus*, перепелятник *Accipiter nisus*, канюк *Buteo buteo*), сойка *Garrulus glandarius*. Более половины гнезд разоряли хищники, опирающиеся в поиске добычи на зрение, прежде всего хищные птицы [Яковлева, 2025]. Следовательно, большое значение для успешности размножения имеет степень маскировки гнезд. Расположение гнезд белобровика в Карелии широко варьирует [Хохлова, Яковлева, 2009]. Обычно они размещаются на небольшой высоте, на опорах разнообразного типа – хвойных и лиственных породах, ветровале, пнях, корневых выворотнях или на земле. В «Киваче» белобровики приступают к гнездованию еще до или в самом начале разворачивания листьев на деревьях и кустарниках; травянистая растительность в это время также еще почти отсутствует. В ходе сезона размножения значительно

улучшается маскировка гнезд, устроенных на земле или в сплетении ветвей лиственных кустарников. Это влияет на выбор птицами места их расположения [Зимин, 1974 и др.], и доля наземных гнезд белобровика к концу сезона резко возрастает. Заметность гнезд, построенных на других опорах, изменяется слабее, но тоже может снижаться по мере распускания листвы на окружающих деревьях. Рост выживаемости гнезд белобровика в течение сезона согласуется с результатами исследований, в которых обнаружено увеличение этого показателя по мере развития растительности и улучшения укрытости гнезд [Martin, Roper, 1988; Hoover, Brittingham, 1998; Borgman et al., 2013 и др.].

Свой вклад в изменение выживаемости гнезд по календарным срокам могут вносить также колебания численности хищников и их жертв [Grant et al., 2005; Thompson, 2007; Cox et al., 2012]. Снижение численности хищников в «Киваче» от мая к июлю маловероятно, поскольку и у птиц, и у млекопитающих в это время сезон размножения, когда они ведут оседлый образ жизни. Наоборот, происходит рост пищевых потребностей хищников по мере появления и роста потомства. Но в течение сезона возможно изменение численности их альтернативных жертв, что может изменить поисковую стратегию хищника [Newton, 1998] и повлиять на пресс хищничества, поскольку ни для одного из видов яйца и гнездовые птенцы не являлись преобладающим летним кормом. Например, очень уязвимы нелетные или плохо летающие птенцы, обычно появляющиеся в массе с конца мая. Переключение на другой корм несомненно в отношении осоеда, который разорил в «Киваче» более трети гнезд с птенцами в мае – второй декаде июня [Яковлева, 2025]. Известно, что этот вид выкармливает птенцов главным образом личинками перепончатокрылых, но в предгнездовой и в начале гнездового сезона, когда этого корма недостаточно, в его рационе чаще встречаются позвоночные [Itämes, Mikkola, 1972]. На ущерб гнездам птиц, наносимый куницами, влияет обилие их основного корма – мелких млекопитающих: отмечали, что разорение птичьих гнезд горностаем и куницей снижалось в годы обилия мелких грызунов [Newton, 1998 и др.]. В Карелии расселение молодняка рыжей полевки *Clethrionomys glareolus* – наиболее многочисленного вида мышевидных грызунов заповедника – начинается в среднем со второй половины июня [Ивантер, 2020], из-за чего пресс хищничества на птичьи гнезда может снижаться.

С ростом числа гнезд видов-жертв отмечали как случаи увеличения их гибели вследствие переключения хищников на разорение, так и снижение пресса разорителей, когда рост числа жертв превышает потребности хищников [Newton, 1998; Sofaer et al., 2014]. В «Киваче» однозначная связь изменений численности гнезд белобровика в течение сезона со степенью их гибели отсутствовала. Доля разоренных гнезд была максимальна в начале – середине мая, когда птицы только приступали к размножению, быстро снижалась к началу июня, когда не только число жилых гнезд белобровика было максимально, но и приступали к размножению поздно гнездящиеся виды. Однако в июле, когда число размножающихся пар снижается не только у белобровика, но и у подавляющего большинства видов птиц в Карелии [Зимин, 1988], она все еще оставалась низкой.

Несмотря на повышенное разорение в начале сезона, белобровики приступают к гнездованию одними из первых среди перелетных птиц заповедника. Очевидно, для птиц важнее иметь шанс предпринять наибольшее число попыток размножения за сезон, чем повышенный риск неудачи в начале сезона.

Весенние температуры. Из двух исследованных характеристик весны – средней температуры мая и даты устойчивого перехода через барьер +5 °C – более важное значение для сохранности гнезд имели майские температуры. В годы с холодными веснами сохранность была ниже, прежде всего для ранних гнезд (см. табл. 1–2, рис. 2). Температуры могут вызывать рост степени разорения гнезд хищниками, поскольку в холодную погоду насиживающая самка вынуждена чаще сходить с гнезда для кормежки, а с увеличением частоты прилетов к гнезду растет риск его обнаружения хищниками [Conway, Martin, 2000]. С другой стороны, воздействие температур может быть обусловлено теми же механизмами, что и влияние календарных дат, поскольку низкие температуры задерживают развитие весенних фенологических явлений в растительном и животном мире [Шульц, 1981; Соколов, 2010]. Для птиц годовая изменчивость сроков значительно ниже, чем для растений; при этом различаются и периоды, условия которых оказывают влияние на фенологию этих групп [Скороходова, 2006; Ovaskainen et al., 2013]. Так, например, начало распускания почек березы повислой (*Betula pendula*) в одни годы наблюдали раньше начала кладок белобровика (до 12 дней), в другие – позднее (до 19 дней) [Скороходова, 2006]. В результате в разные годы в период начала и даже пика размножения

белобровика фенологическая ситуация, по крайней мере степень развития растительности, может сильно различаться. Задержка развития растительности может обусловить плохую маскировку гнезд многих видов и повышенную их уязвимость для хищников. Так, гнезда луговых птиц гибли чаще в годы с более холодной и сухой погодой в мае, что связывают с медленным развитием травяного покрова в эти весны и вследствие этого повышенным разорением плохо укрытых гнезд врановыми птицами [Grudinskaya et al., 2022].

Пресс хищников на птиц, рано начинающих размножение, в поздние холодные весны может быть выше из-за ограниченного спектра пищевых объектов и медленного увеличения кормовой базы разорителей. Например, у рыжей полевки – массового корма многих наземных хищников – в Карелии в годы с ранней теплой и дружной весной размножение начиналось на 2–3 недели раньше, чем при позднем наступлении весенних явлений [Ивантер, 2020]. Температуры влияют на сроки развития насекомых [Соколов, 2010], служащих кормом для осоеда.

В последние десятилетия весенние температуры в «Киваче», как и во многих регионах, растут; при этом весенние фенодаты для растений и беспозвоночных сдвигаются на ранние сроки более существенно, чем сроки размножения птиц [Скороходова, Щербаков, 2011; Ovaskainen et al., 2013; Яковлева, 2020]. Однако говорить однозначно о том, что условия для размножения белобровика становятся более благоприятными без проведения соответствующих сравнений нельзя, поскольку перестройка климата сопровождается и изменениями биоты заповедника – например, появился и стал обычным видом разорителей гнезд осоед [Яковлева, Сухов, 2020].

Влияние возраста гнезда. Многими исследованиями обнаружена зависимость сохранности гнезд от их возраста или стадии гнездового цикла, однако характер этой связи мог сильно различаться; показано и отсутствие такого влияния [Weiser, 2021]. Так, у белобровика в Центральной Сибири отмечено повышенное разорение незаконченных кладок, тогда как на стадиях насиживания и выкармливания ежедневная выживаемость гнезд была примерно одинакова [Демидова, 2011]. В Псковской области гнезда белобровика значительно чаще разоряли в период откладки и насиживания, чем в период выкармливания [Головань, 2006]. В «Киваче» моделирование в программе MARK не подтвердило влияния параметра «Возраст» на ежедневную выживаемость гнезд белобровика.

На степени разорения гнезд на разных этапах размножения может сказываться изменение поведения родителей в течение гнездового цикла. После вылупления гнезда могут становиться более заметными для хищников из-за криков птенцов, усиления запахов и увеличения активности родителей, приносящих им корм [Briskie et al., 1999; Martin et al., 2000]. Кроме того, разные хищники могут предпочитать в качестве корма либо яйца, либо птенцов, что отражается на степени гибели гнезд от хищников на разных стадиях [Cox et al., 2012; Шитиков, 2019]. Например, повышенное разорение хищными птицами и змеями уменьшает выживаемость гнезд на стадии птенцов [Cox et al., 2012]. Большинство гнезд лесных птиц в «Киваче» гибло от хищников, поедающих как яйца, так и птенцов. Но довольно часто их разоряли канюк и перепелятник, которых относят к видам, не разоряющим кладки [Maag et al., 2022; Яковлева, 2025]. Поэтому не вполне понятно, почему разоряемость гнезд не росла после вылупления. Возможно, это связано с более частым разорением кладок обычной в заповеднике белкой (*Sciurus vulgaris*), которая ни разу не была зарегистрирована у гнезд с птенцами. Однако это предположение нуждается в проверке.

Возможны и другие механизмы, способствующие более высокому разорению гнезд на ранних стадиях гнездового цикла. Так, предполагается, что более уязвимые гнезда – хуже замаскированные, устроенные в более доступных для хищников местах, разоряются уже на ранних этапах цикла гнездования, т.е. во время откладки и инкубации, а оставшиеся, расположенные более удачно, реже обнаруживаются хищниками [Martin, Roper, 1988; Martin et al., 2000]. Кроме того, взрослые птицы обычно более активно защищают птенцов, чем кладки [Bjerke et al., 1985]. Благодаря активной защите гнезд певчим *T. philomelos* и черным *T. merula* дроздами их гнезда погибали реже, чем у овсянок и славков, из-за нападения соек, которых птицам, очевидно, в большинстве случаев удавалось прогнать [Weidinger, 2009]. Правда, белобровик имеет более мелкие размеры, чем певчий и черный дрозды, и похищение сойками его птенцов в заповеднике было довольно обычно [Яковлева, 2025].

Заключение

Проведенный анализ выживаемости гнезд с использованием программы MARK показал увеличение выживаемости гнезд белобровика в ходе сезона размножения и в годы с теплой весной. Очевидно, что обнаруженная

зависимость от дат и, скорее всего, от весенних температур лишь отражает вариации других факторов. Но о конкретных механизмах этого влияния в настоящее время можно говорить лишь предположительно из-за недостатка данных о численности и видовом составе хищников в разные годы, способах поиска ими корма и обнаружения гнезд. Наиболее вероятным представляется увеличение численности альтернативных жертв и улучшение маскировки гнезд от весны к лету, чему способствуют и высокие майские температуры, ускоряющие развитие растительности.

Выражаю искреннюю признательность анонимным рецензентам за конструктивную критику, способствовавшую улучшению структуры рукописи.

Литература

Головань В.И. Продуктивность и успешность размножения трех видов дроздов рода на юго-западе Псковской области // Русский орнитологический журнал. 2006. Т. 15, экспресс-выпуск № 313. С. 255–263.

Демидова Е. Ю. Жизненные циклы дроздов (роды *Turdus*, *Zoothera*) енисейской средней тайги: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2012. 24 с.

Демидова Е. Ю. Репродуктивные параметры четырех видов дроздов Центральной Сибири // Известия РАН. Сер. Биологическая. 2011. № 5. С. 593–602.

Захарова Л. С., Хохлова Т. Ю. Сезонные изменения в репродуктивном цикле дрозда-белобровика в южной Карелии // Орнитология. 1987. Т. 22. С. 76–83.

Зимин В. Б. Особенности гнездостроения откритогнездящихся дендрофильных птиц южной Карелии // Вопросы экологии животных. Петрозаводск: КФ АН СССР, 1974. С. 7–32.

Зимин В. Б. Экология воробьиных птиц Северо-Запада СССР. Л.: Наука, 1988. 183 с.

Ивантер Э. В. К экологии размножения рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Schreb.) на северной периферии ареала. Сообщение 1. Половые циклы, ход, сроки и интенсивность репродукции // Известия РАН. Сер. Биологическая. 2020. № 5. С. 548–560. doi:10.31857/S0002332920050045

Скороходова С. Б. Календарь природы заповедника «Кивач» (1966–2005 гг.) // Труды государственного природного заповедника «Кивач». 2006. № 3. С. 48–79.

Скороходова С. Б. О климате заповедника «Кивач» // Труды государственного природного заповедника «Кивач». 2008. № 4. С. 3–34.

Скороходова С. Б., Щербаков А. Н. Тренды наступления фенологических событий в заповеднике «Кивач» за 1966–2005 годы // Труды государственного природного заповедника «Кивач». 2011. № 5. С. 207–221.

Соколов Л. В. Климат в жизни растений и животных. СПб.: ТЕССА, 2010. 344 с.

Хохлова Т.Ю., Яковлева М.В. Экологическая пластичность гнездостроительного поведения белобровика *Turdus iliacus* L. в Карелии (по данным индивидуального мечения) // Экология. 2009. № 2. С. 133–139.

Шитиков Д.А. Успешность размножения открытогнездящихся воробьиных птиц: межвидовые различия, временная изменчивость и влияние погодных условий // Зоологический журнал. 2019. Т. 98, № 12. С. 1408–1419. doi:10.1134/S0044513419120122

Шульц Г.Э. Общая фенология. Л.: Наука, 1981. 188 с.

Яковлева М.В. Многолетние изменения сроков размножения рябинника и белобровика в заповеднике «Кивач» (южная Карелия) на фоне потепления климата // Летопись природы: фенология, отклики биоты на изменение климата: Материалы II Междунауч. конф. (Центрально-лесной гос. прир. заповедник, 10–14 авг. 2020 г.). М., 2020. С. 76–81.

Яковлева М.В. О разорителях гнезд лесных открытогнездящихся воробьиных птиц в заповеднике «Кивач» // Русский орнитологический журнал. 2025. Т. 34, № 2502. С. 727–734.

Яковлева М.В., Сухов А.В. Птицы заповедника «Кивач» и его окрестностей. Петрозаводск, 2020. 383 с.

Яковлева М.В., Хохлова Т.Ю. О влиянии хищников на продуктивность гнездования белобровика и певчего дрозда в южной Карелии // Труды государственного природного заповедника «Кивач». 2008. № 4. С. 135–146.

Arnold T.W. Uninformative parameters and model selection using Akaike's information criterion // Journal of Wildlife Management. 2010. Vol. 74, no. 6. P. 1175–1178. doi: 10.2193/2009-367

Bjerke T., Espmark Y., Fonstad T. Nest defense and parental investment in the Redwing *Turdus iliacus* // Ornithologia Scandinavica. 1985. Vol. 16. P. 14–19. doi: 10.2307/3676569

Borgmann K.L., Conway C.J., Morrison M.L. Breeding phenology of birds: mechanisms underlying seasonal declines in the risk of nest predation // PLOS ONE. 2013. Vol. 8, iss. 6. e65909. doi:10.1371/journal.pone.0065909

Briskie J.V., Martin P.R., Martin T.E. Nest predation and evolution of nestling begging calls // Proceedings of the Royal Society B: Biological sciences. 1999. Vol. 266. P. 2153–2159. doi: 10.1098/rspb.1999.0902

Burnham K.P., Anderson D.R. Model selection and inference: a practical information theoretic approach. New York: Springer, 2002. 487 p.

Conway C.J., Martin T.E. Evolution of passerine incubation behavior influence of food, temperature, and nest predation // Evolution. 2000. Vol. 54, no. 2. P. 670–685.

Cox W.A., Thompson F.R., Faaborg J. Species and temporal factors affect predator-specific rates of nest predation for forest songbirds in the Midwest // The Auk. 2012. Vol. 129, no. 1. P. 147–155. doi: 10.1525/auk.2012.11169

Dinsmore S.J., Dinsmore J.J. Modeling Avian nest survival in program MARK // Studies in Avian Biology. 2007. No. 34. P. 73–83.

Dinsmore S.J., White G.C., Knopf F.L. Advanced techniques for modeling avian nest survival // Ecology. 2002. Vol. 83, no. 12. P. 3476–3488.

Grant T.A., Shaffer T.L., Madden E.M., Pietz P.J. Time-specific variation in passerine nest survival: new insight into old question // The Auk. 2005. Vol. 122, no. 2. P. 661–672. doi: 10.1642/0004-8038(2005)122[0661: TVIPNS] 2.0.CO;2

Grudinskaya V., Samsonov S., Galkina E., Grabovsky A., Makarova T., Vaytina T., Fedotova S., Shitikov D. Effects of spring weather on laying dates, clutch size, and nest survival of ground-nesting passerines in abandoned fields // Avian Conservation and Ecology. 2022. Vol. 17, no. 2. doi: 10.5751/ACE-02215-170208

Hoover J.P., Brittingham M.C. Nest-site selection and nesting success of Wood Thrushes // Wilson Bulletin. 1998. Vol. 110, no. 3. P. 375–383.

Itämes J., Mikkola H. The diet of Honey Buzzards *Pernis apivorus* in Finland // Ornithologia Fennica. 1972. Vol. 49, no. 1. P. 7–10.

Klett A.T., Johnson D.H. Variability in nest survival rates and implications to nesting studies // The Auk. 1982. Vol. 99. P. 77–87. doi: 10.2307/4086023

Lokemoen J.T., Koford R.R. Using candlers to determine the incubation stage of passerine eggs // Journal of Field Ornithology. 1996. Vol. 67, no. 4. P. 660–668.

Maag N., Mallord J.W., Burgess M.D., Lüpold S., Cristinacce A., Arlettaz R., Carlotti S., Davis T.M., Grendelmeier A., Orsman C.J., Riess M., Stelbrink P., Pasinelli G. Accounting for predator species identity reveals variable relationships between nest predation rate and habitat in a temperate forest songbird // Ecology and Evolution. 2022. Vol. 12. e9411. doi: 10.1002/ece3.9411

Martin T.E., Roper J.J. Nest predation and nest site selection of a western population of the Hermit Thrush // The Condor. 1988. Vol. 90, no. 1. P. 51–57. doi: 10.2307/1368432

Martin T.E., Scott J., Menge C. Nest predation increases with parental activity: separating nest site and parental activity effects // Proceedings of the Royal Society B. Biological sciences. 2000. Vol. 267, no. 1459. P. 2287–2293. doi: 10.1098/rspb.2000.1281

Mayfield H.F. Suggestion for calculation nest success // Wilson Bull. 1975. Vol. 87, no. 4. P. 456–466.

Newton I. Population Limitation in Birds. London: Acad. Press, 1998. 297 p.

Ovaskainen O., Skorokhodova S., Yakovleva M., Sukhov A., Kutenkov A., Kutenkova N., Shcherbakov S., Meyke E., Delgado M. Community-level phenological response to climate change // Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. 2013. Vol. 110, no. 33. P. 13434–13439. doi:10.1073/pnas.1305533110

Rotella J. Nest survival models // Cooch E., White G. (eds.). Program MARK. A Gentle introduction. 13th edition. URL: www.phidot.org/software/mark/docs/book/ (дата обращения: 15.04.2022).

Sofaer H.R., Sillett T.S., Langin K.M., Morrison S.A., Ghalambor C.K. Partitioning the sources of demographic variation reveals density-dependent nest predation in an island bird population // Ecology and Evolution. 2014. Vol. 4, no. 13. P. 2738–2748. doi: 10.1002/ece3.1127

Thompson F.R. Factors affecting nest predation on forest songbirds in North America // *Ecology and Evolution*. 2007. Vol. 149, Suppl. 2. P. 98–109. doi: 10.1111/j.1474-919X.2007.00697.x

Weidinger K. Nest predators of woodland open-nesting songbirds in central Europe // *Ecology and Evolution*. 2009. Vol. 151, no. 2. P. 352–360. doi: 10.1111/j.1474-919X.2009.00907.x

Weiser E.L. Fully accounting for nest age reduces when quantifying nest survival // *Ornithological Applications*. 2021. Vol. 123, no. 3. P. 1–23. doi: 10.1093/ornithapp/duab030

References

Arnold T.W. Uninformative parameters and model selection using Akaike's information criterion. *Journal of Wildlife Management*. 2010;74(6):1175–1178. doi: 10.2193/2009-367

Bjerke T., Espmark Y., Fonstad T. Nest defense and parental investment in the redwing *Turdus iliacus*. *Ornis Scandinavica*. 1985;16:14–19. doi: 10.2307/3676569

Borgmann K.L., Conway C.J., Morrison M.L. Breeding phenology of birds: mechanisms underlying seasonal declines in the risk of nest predation. *PLoS ONE*. 2013;8(6):e65909. doi: 10.1371/journal.pone.0065909

Briskie J.V., Martin P.R., Martin T.E. Nest predation and evolution of nestling begging calls. *Proceedings of the Royal Society B: Biological sciences*. 1999;266:2153–2159. doi: 10.1098/rspb.1999.0902

Burnham K.P., Anderson D.R. Model selection and inference: a practical information theoretic approach. New York: Springer; 2002. 487 p.

Conway C.J., Martin T.E. Evolution of passerine incubation behavior influence of food, temperature, and nest predation. *Evolution*. 2000;54(2):670–685.

Cox W.A., Thompson F.R., Faaborg J. Species and temporal factors affect predator-specific rates of nest predation for forest songbirds in the Midwest. *The Auk*. 2012;129(1):147–155. doi: 10.1525/auk.2012.11169

Demidova E. Yu. Life cycles of thrushes (genera *Turdus*, *Zoothera*) of the Yenisei middle taiga. Summary of PhD (Cand. of Biol.) thesis. Moscow, 2012. 24 p. (In Russ.)

Demidova E. Yu. Reproductive parameters of four thrush species of Central Siberia. *Biology Bulletin*. 2011;38(5):509–517. doi: 10.1134/S1062359011050049

Dinsmore S.J., Dinsmore J.J. Modeling avian nest survival in program MARK. *Studies in Avian Biology*. 2007;34:73–83.

Dinsmore S.J., White G.C., Knopf F.L. Advanced techniques for modeling avian nest survival. *Ecology*. 2002;83(12):3476–3488.

Golovan' V.I. Productivity and breeding success of three species of thrushes of the genus *Turdus* in the southwest of the Pskov Region. *Russkii ornitologicheskii zhurnal = The Russian Journal of Ornithology*. 2006;15(313):255–263. (In Russ.)

Grant T.A., Shaffer T.L., Madden E.M., Pietz P.J. Time-specific variation in passerine nest survival: new insight into old question. *The Auk*. 2005;122(2):661–

672. doi: 10.1642/0004-8038(2005)122 [0661: TVIPNS] 2.0.CO;2

Grudinskaya V., Samsonov S., Galkina E., Grabovskaya A., Makarova T., Vaytina T., Fedotova S., Shitikov D. Effects of spring weather on laying dates, clutch size, and nest survival of ground-nesting passerines in abandoned fields. *Avian Conservation and Ecology*. 2022;17(2):8. doi: 10.5751/ACE-02215-170208

Hoover J.P., Brittingham M.C. Nest-site selection and nesting success of wood thrushes. *Wilson Bull.* 1998;110(3):375–383.

Itämiä J., Mikkola H. The diet of Honey Buzzards *Pernis apivorus* in Finland. *Ornis Fenn.* 1972;49(1):7–10.

Ivanter E.V. On reproduction ecology of bank vole *Myodes (Clethrionomys glareolus)* Schreb.) at north periphery area. Information I. Sex cycles, course, dates and intensive reproduction. *Biology Bulletin* 2020;47(5):535–547. doi: 10.1134/S1062359020050040

Khokhlova T. Yu., Yakovleva M. V. Ecological plasticity of nest-building behavior of the redwing (*Turdus iliacus* L.) in Karelia according to individual marking data. *Russian Journal of Ecology*. 2009;40:121–127.

Klett A.T., Johnson D.H. Variability in nest survival rates and implications to nesting studies. *The Auk*. 1982;99:77–87. doi: 10.2307/4086023

Lokemoen J.T., Koford R.R. Using candlers to determine the incubation stage of passerine eggs. *Journal of Field Ornithology*. 1996;67(4):660–668.

Maag N., Mallord J.W., Burgess M.D., Lüpold S., Cristinacce A., Arlettaz R., Carlotti S., Davis T.M., Grendelmeier A., Orsman C.J., Riess M., Stelbrink P., Pasinelli G. Accounting for predator species identity reveals variable relationships between nest predation rate and habitat in a temperate forest songbird. *Ecology and Evolution*. 2022;12:e9411. doi: 10.1002/ece3.9411

Martin T.E., Roper J.J. Nest predation and nest site selection of a western population of the Hermit Thrush. *The Condor*. 1988;90(1):51–57. doi: 10.2307/1368432

Martin T.E., Scott J., Menge C. Nest predation increases with parental activity: separating nest site and parental activity effects. *Proceedings of the Royal Society B. Biological sciences*. 2000;267(1459):2287–2293. doi: 10.1098/rspb.2000.1281

Mayfield H.F. Suggestion for calculation nest success. *Wilson Bull.* 1975;87(4):456–466.

Newton I. Population limitation in birds. London: Acad. Press; 1998. 297 p.

Ovaskainen O., Skorokhodova S., Yakovleva M., Sukhov A., Kutenkov A., Kutenkova N., Shcherbakov S., Meyke E., Delgado M. Community-level phenological response to climate change. *PNAS*. 2013;110(33):13434–13439. doi:10.1073/pnas.1305533110

Rotella J. Nest survival models. Cooch E., White G. (eds.). Program Mark. A Gentle Introduction. 13th edition. URL: www.phidot.org/software/mark/docs/book/ (accessed: 15.04.2022).

Shitikov D.A. Nest survival of open-nesting passerines species differences, temporal variability and the impact of weather conditions. *Zoologicheskii zhurnal = Russian Journal of Zoology*. 2019;98(12):1408–1419. (In Russ.). doi:10.1134/S0044513419120122

Shul'ts G.E. General phenology. Leningrad: Nauka; 1981. 188 p. (In Russ.)

Skorokhodova S. B. Nature calendar (1966–2005) of the Kivach Reserve. *Trudy gos. prirodnogo zapovednika 'Kivach' = Transactions of the Kivach State Nature Reserve*. 2006;3:48–79. (In Russ.)

Skorokhodova S. B. On the climate of the Kivach Reserve. *Trudy gos. prirodnogo zapovednika 'Kivach' = Transactions of the Kivach State Nature Reserve*. 2008;4:3–34. (In Russ.)

Skorokhodova S. B., Shcherbakov A. N. Trends of phenological phenomena in the Kivach Reserve in 1966–2005. *Trudy gos. prirodnogo zapovednika 'Kivach' = Transactions of the Kivach State Nature Reserve*. 2011;5:207–221. (In Russ.)

Sofaer H. R., Sillett T. S., Langin K. M., Morrison S. A., Ghalambor C. K. Partitioning the sources of demographic variation reveals density-dependent nest predation in an island bird population. *Ecology and Evolution*. 2014;4(13):2738–2748. doi: 10.1002/ece3.1127

Sokolov L. V. Climate in the life of plants and animals. St. Petersburg: Tessa; 2010. 344 p. (In Russ.)

Thompson F. R. Factors affecting nest predation on forest songbirds in North America. *Ecology and Evolution*. 2007;149(suppl.2):98–109. doi: 10.1111/j.1474-919X.2007.00697.x

Weidinger K. Nest predators of woodland open-nesting songbirds in central Europe. *Ecology and Evolution*. 2009;151(2):352–360. doi: 10.1111/j.1474-919X.2009.00907.x

Weiser E. L. Fully accounting for nest age reduces when quantifying nest survival. *Ornithological Applications*. 2021;123(3):1–23. doi: 10.1093/ornithapp/duab030

Yakovleva M. V. On nest predators of open-nesting forest birds in the Kivach Nature Reserve. *Russkii ornitologicheskii zhurnal = The Russian Journal of Ornithology*. 2025;34(2502):727–734. (In Russ.)

Yakovleva M. V. Long-term changes of breeding time in redwing and fieldfare in the Kivach Reserve (South Karelia) in climate warming. *Letopis' prirody: fenologiya, otkliki bioty na izmenenie klimata: Materialy II Mezhdunar. nauch. konf. (Tsentral'no-lesnoi gos. prir. zapovednik, 10–14 avg. 2020 g.) = Chronicle of nature: phenology, biota responses to climate change. Proceed. II int. scientific conf. (Central Forest State Reserve, Aug. 10–14, 2020)*. Moscow, 2020. P. 76–81. (In Russ.)

Yakovleva M. V., Khokhlova T. Yu. The influence of nest predation on the breeding productivity of redwing (*Turdus iliacus*) and song thrush (*T. philomelos*) in Southern Karelia. *Trudy gos. prirodnogo zapovednika 'Kivach' = Transactions of the Kivach State Nature Reserve*. 2008;4:135–144. (In Russ.)

Yakovleva M. V., Sukhov A. V. Birds of the Kivach Nature Reserve and its environs. Petrozavodsk. 2020. 383 p. (In Russ.)

Zakharova L. S., Khokhlova T. Yu. Seasonal changes in reproductive cycle of the redwing (*Turdus iliacus*) in Southern Karelia. *Ornitologiya = Ornithology*. 1987;22:76–83. (In Russ.)

Zimin V. B. Ecology of passerine birds of the North-West of the USSR. Leningrad: Nauka Publ.; 1988. 183 p. (In Russ.)

Zimin V. B. Peculiarities of nest-building of open nesting forest birds in South Karelia. *Voprosy ekologii zhivotnykh = Issues of Animal Ecology*. Petrozavodsk: Karel. fil. AN SSSR; 1974. P. 7–32. (In Russ.)

Поступила в редакцию / received: 31.10.2025; принята к публикации / accepted: 19.02.2026.
Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов / The author declares no conflict of interest.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРЕ:

Яковлева Марина Владимировна

канд. биол. наук, старший научный сотрудник

e-mail: kivach-bird@rambler.ru

CONTRIBUTOR:

Yakovleva, Marina

Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher

УДК 598.243.1:591.555.32 (470.22)

ВЛИЯНИЕ ТРАНСФОРМАЦИИ МЕСТООБИТАНИЙ НА ВЕРНОСТЬ ДУПЕЛЯ (*GALLINAGO MEDIA*) ТОКОВОЙ ТЕРРИТОРИИ

А. В. Артемьев*, Т. Ю. Хохлова

Институт биологии КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН»
(ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910),
*ficedul@gmail.com

Приведены результаты мониторинга дупелиного тока в угодьях агроландшафта Карелии в 2021–2025 гг. Обсуждена реакция птиц на изменения токовой территории в ходе сельскохозяйственной мелиорации заброшенных полей, зарастающих древесно-кустарниковой растительностью. На току, известном с 1996 г., в 2021–2022 гг. скапливались 8–15 самцов. С осени 2022 до лета 2023 г. на токовище и в его окрестностях вели интенсивные работы по удалению деревьев и кустарников, прокладке новых мелиоративных канав, выравниванию и перепаживанию полей. Проведение этих работ совпало с периодом токовой активности птиц, и весной 2023 г. дупеля не собирались на токовище. Мелиоративные работы существенно изменили облик ландшафта. На месте тока через 25–30 м были выкопаны новые мелиоративные канавы, исчезли деревья и кустарники, изменились состав и плотность травяного покрова. Несмотря на это, в последующие годы птицы вернулись на место тока, а их численность осталась на уровне прежних лет. Этому способствовал довольно высокий уровень филопатрии птиц: 24 % от помеченных в 2021–2024 гг. самцов вернулись на токовище в последующие годы. По уровню численности птиц в течение последних 5 лет этот ток можно отнести к стабильным ключевым токовым участкам (key lek area), нуждающимся в охране и ведении ежегодного мониторинга. В перспективе возможно сокращение численности птиц в связи с изменением гидрологического режима и снижения увлажненности почвы на этой территории.

Ключевые слова: дупель; Республика Карелия; токовая территория; изменение ландшафта

Для цитирования: Артемьев А. В., Хохлова Т. Ю. Влияние трансформации местобитаний на верность дупеля (*Gallinago media*) токовой территории // Труды Карельского научного центра РАН. 2026. № 7. С. 137–145. doi: 10.17076/eco2294

Финансирование. Работа выполнена в рамках государственного задания КарНЦ РАН (ИБ КарНЦ РАН, № FMEN-2022-0003).

A. V. Artemyev*, T. Yu. Khokhlova. IMPACT OF HABITAT TRANSFORMATION ON GREAT SNIPE (*GALLINAGO MEDIA*) LEK-SITE FIDELITY

Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences
(11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia), *ficedul@gmail.com

We present the results of monitoring Great Snipe lekking in an agricultural landscape of Karelia during 2021–2025. The response of birds to the landscape alteration during agricultural reclamation of abandoned fields overgrown with trees and shrubs is discussed. In 2021–2022, 8–15 males gathered at the lek site known since 1996. From the autumn of 2022 to the summer of 2023, intensive work was carried out in and around the lek site to remove trees and shrubs, dig new drainage ditches, and level and plow the fields. These activities coincided with the lekking period, so in the spring of 2023, no Great Snipes assembled at the lek site. The reclamation work significantly altered the landscape. New drainage ditches were excavated at 25–30 m intervals across the lek site, trees and shrubs disappeared, and the composition and density of the ground vegetation changed. Despite this, the birds returned to the lek site in subsequent years, and their numbers remained comparable to those observed in previous years. This return was facilitated by a relatively high level of philopatry among the birds: 24 % of the males ringed in 2021–2024 returned to the same lek site in subsequent years. Based on the bird numbers recorded over the past five years, this site can be classified as a stable key lek area, which requires protection and annual monitoring. In the long term, there is a risk of a decline in the bird numbers due to changes in the hydrological regime and reduced soil moisture at the site.

Keywords: Great Snipe; Republic of Karelia; lek site; landscape alteration

For citation: Artemyev A.V., Khokhlova T.Yu. Impact of habitat transformation on Great Snipe (*Gallinago media*) lek-site fidelity. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2026. No. 7. P. 137–145. doi: 10.17076/eco2294

Funding. The study was carried out under state assignment to the Karelian Research Centre RAS (FMEN-2022-0003).

Введение

Дупель (*Gallinago media* L.) – вид, сокращающий численность на большей части своего ареала, состояние мировой популяции которого МСОП оценивает как близкое к угрожаемому – NT [Bird..., 2021]. К числу наиболее значимых угроз относят утрату местообитаний в результате антропогенной деятельности и в первую очередь из-за осушения заболоченных территорий и преобразования земель в ходе интенсивного сельского хозяйства [Kålås, 2004; Монгин, Давыденко, 2021; Bird..., 2021; Buckley, 2022].

На территории Карелии в настоящее время дупель очень редок, спорадично встречается только в ее южной половине и внесен в региональную Красную книгу как редкий уязвимый вид (3 VU) [Артемьев, 2022]. С 2021 г. на полях Олонецкого района под контролем находится один из немногих известных в настоящее время токов, который сохранился с 1996 г. Проведенная там в последние годы масштабная рекультивация сельскохозяйственных угодий кардинальным образом изменила обстановку

на окружающих полях, включая место токовища. Цель данного сообщения – охарактеризовать влияние на дупелей сельскохозяйственной мелиорации, существенно изменившей их токовую территорию, а также оценить возможные последствия таких преобразований в условиях Карелии, что важно для планирования природоохранных мероприятий по сохранению вида.

Материалы и методы

Дупелиный ток, на котором проводили исследования, находится в Олонецком районе Республики Карелия в угодьях агроландшафта близ поймы р. Кукас на восстанавливаемых полях АО «Племсовхоз „Мегрега“» [Артемьев, Хохлова, 2022]. В 2021–2025 гг. в середине – конце мая здесь ежегодно учитывали токующих птиц, отлавливали их паутинными сетями и метили стандартными кольцами. Для отлова в центре и по периферии тока к 19–21 часу выставляли от 4 до 8 сетей с ячейей 28 мм и размерами 8×2,5 м и экспонировали их от 2 до 7 часов. Сети проверяли каждые 30–40 минут, пойманных

птиц обрабатывали и выпускали в 400 м от места отлова. У пойманных дупелей визуально оценивали жировые запасы, мышечный индекс, размеры клоакального выступа и брали обычные промеры, используемые при работе с этим видом [Höglund et al., 1990; Devort, 2000]. Для определения пола использовали промер от затылка до кончика клюва (голова + клюв); особей с длиной головы более 96 мм относили к самкам, 95 мм и менее – к самцам [Debayle et al., 2017]. Помимо этого, при определении пола обращали внимание на их вес, степень развития клоакального выступа и размер белых пятен на рулевых перьях.

Результаты и обсуждение

В мае 2021 и 2023 гг. мы провели целенаправленный поиск дупелиных токов, во время которого была обследована значительная часть полей в окрестностях г. Олонца, в том числе проверены 5 участков, на которых финские коллеги регистрировали токующих птиц в 1996–2003 гг. [Kontio Korpi, 2006]. В ходе этих поисков выяснилось, что до настоящего времени сохранился только ток, найденный в 1996 г. на полях с посевами многолетних трав близ поймы р. Кукас [Артемьев, Хохлова, 2022]. При первом посещении 5 мая 1996 г. на нем нашли 3 токующих самцов, а при повторных проверках 9 и 10 мая 2003 г. наблюдали 3 и 4 самцов [Kontio Korpi, 2006]. Точное местоположение тока финские коллеги не зафиксировали, но позднее Я. Конттикорпи любезно указал участок

полей, на котором он располагался. При обследовании этого участка полей в дневное время 2 мая 2006 г. А. В. Кондратьев и Х. Крюкенберг зарегистрировали 3 токующих самцов [Iljinsky et al., 2006].

Мы впервые посетили эти угодья вечером 14 мая 2021 г. На участке, указанном А. В. Кондратьевым, птиц не нашли, но примерно в 200 м от него обнаружили не менее 7 активно токующих самцов. Отлов птиц был организован при теплой и ясной погоде 25 мая. В тот день первые дупеля начали токовать еще за светло, при этом некоторые из них, вылетев с окрестных полей, поодиночке подавали голоса около участка, указанного А. В. Кондратьевым, но в сумерках все переместились на ток, найденный 10 дней назад.

Токовище находилось на поле с вырождающимися посевами многолетних трав, большая часть которого долгое время не эксплуатировалась и заросла деревьями и кустарниками. По полю через каждые 230 м были проложены мелиоративные каналы глубиной около 1,4 м, окаймленные кустами ивы, березами и осинами. Ток располагался в наименее заросшей деревьями части поля, где еще 4–5 лет назад вели выборочную заготовку сена. Он занимал сильно закороченный луговой участок, площадью около 0,15 га, и был покрыт довольно высокой для весны травяной растительностью (20–25 см) с небольшими рединами и вытоптанностями пятнами. По периферии ток окаймляли редкие кусты ивы и неплотные заросли молодых берез высотой до 5–6 м (рис. 1).



Рис. 1. Токовая территория 25 мая 2021 г.

Fig. 1. Lekking site on May 25, 2021



Рис. 2. Токовая территория 28 мая 2024 г.

Fig. 2. Lekking site on May 28, 2024

В таком состоянии токовище оставалось и весной 2022 г., тогда как на соседних полях началось восстановление сельскохозяйственных угодий, все кусты и деревья там были удалены, и в 1–2 км от тока до темноты работала техника. На поле с дупелиным током мелиоративные работы начались осенью 2022 г. и продолжались до лета 2023 г. В ходе работ были обновлены старые дренажные каналы, а через каждые 25–30 м выкопаны новые, глубиной около 1,5 м. Поля выравнивали, засыпали слоем торфа и распахали. Во время их обследования 15 мая 2023 г. территория тока представляла собой грубо вспаханное поле без какой-либо растительности, а рядом с ним даже ночью интенсивно работали тракторы и экскаваторы. Из-за беспокойства дупелей на месте тока не было, но в его окрестностях мы слышали голоса 2 одиночных самцов. Весной 2024 г. на месте тока поднялась невысокая травяная растительность, чередующаяся с незаросшими участками почвы (рис. 2). К осени поле вновь перепахали, но сельскохозяйственных культур высевать не стали, поэтому к весне 2025 г. состояние токовой площадки мало изменилось, лишь растительность стала менее плотной.

Число токующих дупелей на контролируемом поле в период стремительной трансформации угодий варьировало по годам от 2 до 15 особей (табл.). Но на их численности и активности сказывались не столько изменения обстановки, сколько деятельность людей и техники в непосредственной близости от тока и погодные

условия. В 2021 г. при отсутствии беспокойства здесь собиралось до 15 самцов, половина которых была отловлена и помечена стандартными кольцами. В 2022 г., когда поблизости началась масштабная восстановительная мелиорация и техника на соседних полях работала даже ночью, на току наблюдали до 10 птиц. Весной 2023 г. работы шли на поле с токовищем, и на токовой арене птицы не собирались, но в 200–300 м от нее изредка подавали голоса 2 одиночных самца. При этом других токующих дупелей не удалось обнаружить и на прилегающих участках полей, как не затронутых, так и ранее пройденных мелиорацией. В 2024 г., несмотря на кардинальное преобразование ландшафта, птицы вернулись на прежнюю территорию: до 15 самцов собирались практически на том же участке полей, переместившись всего на несколько метров (рис. 3, 4). В 2025 г. ток был проверен 25 мая при крайне неблагоприятной ветреной и дождливой погоде, что отразилось на активности птиц. Пока шел дождь, дупеля молчали, а после его прекращения в 19:30 иногда подавали голоса 3 самца, хотя, как показал отлов, на току их было не менее 8.

За 5 лет наблюдений на данном току было отловлено и помечено кольцами 29 дупелей (см. табл.). Среди них преобладали самцы, что отмечали и при отловах на токах в других частях ареала [Карпович, 1962; Höglund, Robertson, 1990; Sviridova et al., 2018; Бажанова и др., 2019 и др.]. Ни одна из окольцованных нами самок на контролируемой территории больше не встречена,

тогда как у самцов отмечен довольно высокий уровень филопатрии: около четверти окольцованных в 2021–2024 гг. самцов (24%; $n = 21$) ловили здесь и в последующие годы. Четыре из них были пойманы через год после мечения, один, окольцованный 25 мая 2021 г., – через 3 года – 21 мая 2025 г., еще один, окольцованный в 2021 г., попадался в сети в 2022 и 2024 гг. Такие самцы-резиденты составили 27% среди самцов, отловленных в 2022–2025 гг. ($n = 22$).

Показатель возврата дупелей на место мечения во многом зависит от выживаемости птиц и полноты их контроля отловами. Помимо этого, на его величину влияют и другие факторы, в том числе присутствие самцов пролетных популяций на токовище и доля птиц локальной популяции со слабыми территориальными связями, меняющих место тока как в течение сезона, так и в разные годы [Панченко, 1971; Höglund, Robertson, 1990; Korniluk, Chylarecki, 2023;

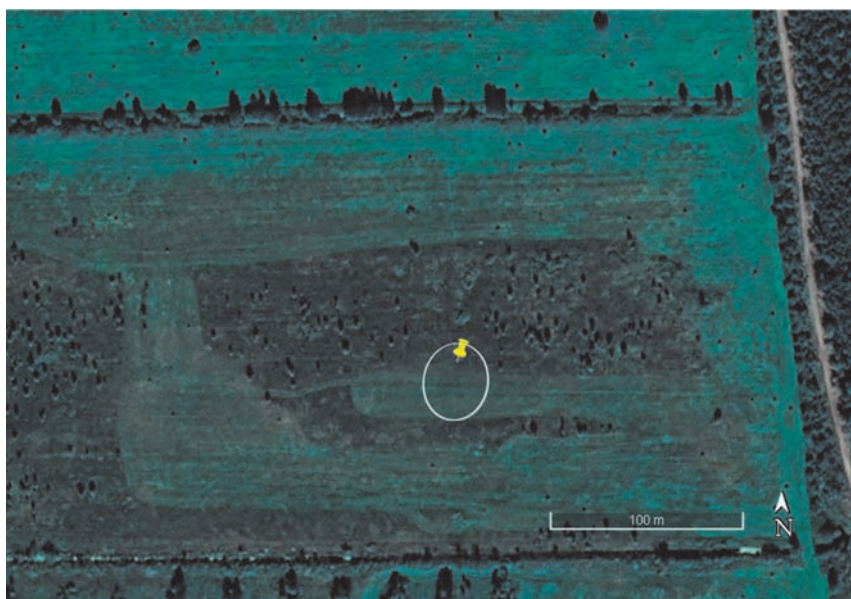


Рис. 3. Местоположение тока в 2021–2022 гг. (карта Google от 6.08.2020)

Fig. 3. Lek location in 2021–2022 (Google map as of August 6, 2020)



Рис. 4. Местоположение тока в 2024–2025 гг. (карта Google от 16.05.2025)

Fig. 4. Lek location in 2024–2025 (Google map as of May 16, 2025)

Год Year	Дата отлова Date of capture	Число токую- щих самцов Number of lekking males	Отловлено Caught			
			самцов males			самок females
			новых new	вернувшихся returning	всего total	
2021	25 и 27.05	14–15	8		8	–
2022	23.05	8–10	2	3	5	1
2023	15.05	2	–	–	–	–
2024	14 и 26.05	13–15	11	1	12	2
2025	21.05	8	3	2	5	2
Всего Total			24	6	30	5

Sviridova et al., 2026]. Доля птиц, вернувшихся на наш ток в Карелии, оказалась близкой к показателям, полученным в других частях ареала. В Швеции на места прежнего токования возвращалось около 30% самцов [Höglund, Robertson, 1990], в Беларуси в долине р. Припяти – около 23% [Witkowska et al., 2024], а на территории Окского заповедника – не более 20% [Панченко, 1971]. Привязанность значительной части птиц к определенным токовищам во многом обеспечивает их длительное существование. На контролируемых полях в Карелии связь дупелей с токовым участком не ослабла даже после серьезной трансформации угодий и пропуска весеннего сезона 2023 г. При этом данный ток остался привлекательным и для особей со слабыми территориальными связями, о чем свидетельствует преобладание в отловах новых птиц.

Известно, что при выборе мест токования и гнездования для дупеля большое значение имеет структура растительного покрова и увлажненность почвы [Korniluk, Pies, 2016; Sviridova et al., 2018; Свиридова и др., 2019 и др.]. Тем не менее места токования дупелей очень постоянны и долго сохраняются даже при значительной трансформации местообитаний. В Ленинградской области был известен ток, который существовал более 20 лет, несмотря на изменения растительного покрова и хозяйственного использования земель, и исчез только после полного осушения этих угодий [Мальчевский, Пукинский, 1983]. Наряду с постоянными, дупеля могут образовывать и временные тока, нестабильность которых во времени и пространстве особенно хорошо заметна в пойменных местообитаниях, где даже постоянные токовища могут смещаться на сотни метров [Карпович, 1962; Никифоров и др., 1986; Korniluk, Pies, 2016; Монгин, Давыденко, 2021]. Лесная и сельскохозяйственная мелиорация, как и деградация луговых

угодий из-за зарастания древесно-кустарниковой растительностью, входят в число основных причин утраты местообитаний дупеля на всем пространстве видового ареала [Kålås, 2004; Bird..., 2021; Buckley, 2022]. На негативные последствия восстановительной мелиорации, ведущие к исчезновению постоянных токов дупеля, указывали и коллеги, исследовавшие этих птиц на территории Беларуси [Монгин, Давыденко, 2021]. Однако в Карелии после мелиоративных работ, остановивших лесную сукцессию и предотвративших зарастание полей в районе тока, сохранился «луговой» облик местообитания. Несмотря на пропуск одного сезона и существенные изменения токовища и его ближайших окрестностей, оно не потеряло своей привлекательности для птиц, и благодаря высокому уровню филопатрии самцы продолжили токовать на прежнем участке.

Заключение

Контролируемый ток, обнаруженный еще в 1996 г., сохранялся на одном и том же участке полей не менее 30 лет, несмотря на трансформацию угодий, вызванную неоднократным изменением форм и интенсивности их хозяйственного использования. Работы, проведенные в последние пять лет, показали, что он поддерживался за счет довольно высокого уровня филопатрии самцов и постоянного притока новых птиц. При этом даже рекультивация сельскохозяйственных угодий, в том числе на месте токовища, не повлияла на тесную связь дупелей с токовой территорией.

Судя по уровню численности птиц на току, не показавшей заметного падения даже после проведения мелиорации, его можно отнести к стабильным ключевым токовым участкам (key lek area), на которых, в соответствии с планом

сохранения вида, рекомендовано проведение ежегодного мониторинга и специальные меры охраны [Buckley, 2022]. Однако пока неизвестно, насколько сильно повлияет на птиц изменение гидрологического режима почвы из-за прокладки новых мелиоративных канав, а также дальнейшая эксплуатация полей. В настоящее время обширные угодья, окружающие место тока, заняты многолетними травами, и существует вероятность, что при негативных изменениях обстановки на месте токовища птицы просто переместятся на соседние поля. Мы планируем продолжить мониторинг и проследить реакцию птиц на дальнейшее изменение местообитаний в ходе сельскохозяйственных работ.

Литература

- Артемов А. В. Изменения области распространения и статуса дупеля (*Gallinago media*, Charadriiformes, Scolopacidae) на северо-западе России за последние 150 лет // Зоологический журнал. 2022. Т. 101, № 5. С. 556–567. doi: 10.31857/S0044513422050038
- Артемов А. В., Хохлова Т. Ю. О морфометрических характеристиках дупеля *Gallinago media* Карелии // Русский орнитологический журнал. 2022. Т. 31, № 2160. С. 668–675.
- Бажанова А. А., Свиридова Т. В., Соловьев С. М. Активность и динамика численности дупелей на токах северного Подмоскovie // Орнитология. Вып. 43. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2019. С. 74–88.
- Карпович В. Н. Изучение природы дупелиного тока методом кольцевания // Труды Окского гос. заповедника. Вып. 4. Вологда, 1962. С. 185–191.
- Мальчевский А. С., Пукинский Ю. Б. Птицы Ленинградской области и сопредельных территорий: история, биология, охрана. Т. 1. Л.: ЛГУ, 1983. 480 с.
- Монгин Э. А., Давыденко Е. О. Мониторинговые исследования и некоторые аспекты биологии дупеля (*Gallinago media*) в период гнездования на территории Беларуси // Subbuteo. 2021. Т. 13. С. 90–102.
- Никифоров Л. П., Гибет Л. А., Кузьмин И. Ф. Перемещение токов дупеля под влиянием паводка // Изучение птиц СССР, их охрана и рациональное использование: Тез. докл. I съезда Всесоюз. орнитол. о-ва и IX Всесоюз. орнитол. конф., 16–20 дек. 1986 г. Т. 2. Л., 1986. С. 110–111.
- Панченко В. Г. Некоторые материалы по экологии дупеля *Gallinago media* в Окском заповеднике, полученные при его отлове и кольцевании // Труды Окского гос. заповедника. Вып. 8. М., 1971. С. 231–233.
- Свиридова Т. В., Бажанова А. А., Соловьев С. М., Соловьев М. Ю., Карелин Д. В. Влияние растительности и кормовых ресурсов на распределение дупеля (*Gallinago media*) в районах гнездования // Актуальные вопросы изучения куликов Северной Евразии: Материалы XI междунар. науч.-практ. конф. (Минск, 29 янв. – 2 февр. 2019 г.). Минск: БГУ, 2019. С. 248–256.
- Bird Life International. Great Snipe *Gallinago media*. The IUCN Red List of Threatened Species. 2021: e.T22693093A205592142. doi: 10.2305/IUCN.UK.2021-3.RLTS.T22693093A205592142.en
- Buckley P. Conservation Brief for the AEWA International single species action plan for the conservation of the Great Snipe (*Gallinago media*) // AEWA Technical Committee. Doc. AEWA/MOP8 Inf. 13. 2022. 24 p. URL: https://www.unep-aewa.org/sites/default/files/document/aewa_mop8_inf_13_issap_cons_brief_great_snipe.pdf (дата обращения: 10.02.2026).
- Debayle E. J. M., Devort M., Klaassen R. H. G., Lindström Å. Great Snipes in sub-Saharan Africa: seasonal patterns of abundance, moult and body mass in relation to age and sex // Wader Study. 2017. Vol. 124 (3). P. 186–196. doi: 10.18194/ws.00084
- Devort M. Some methodological aspects of snipes research: the contribution of long term wings collection and analysis of Common Snipe (*Gallinago gallinago*), Jack Snipe (*Lymnocyrtus minimus*) and Great Snipe (*Gallinago media*) to the monitoring of their populations // Newsletter Migratory Birds of the Western Palearctic OMPO. 2000. Spec. Iss. 21. P. 5–24.
- Höglund J., Kålås J. A., Lofaldli Ü. Sexual dimorphism in the lekking Great Snipe // Ornis Scandinavica. 1990. Vol. 21 (1). P. 1–6.
- Höglund J., Robertson J. G. M. Spacing of leks in relation to female home ranges, habitat requirements and male attractiveness in the Great Snipe (*Gallinago media*). // Behavioral Ecology and Sociobiology. 1990. Vol. 26 (3). P. 173–180. doi: 10.1007/BF00172084
- Ilijinsky I. V., Golovan V. I., Kondratyev A. V. Great Snipe (*Gallinago media* Latham, 1787) in the Leningrad region: modern state and notes on ecology // Ornis Karelica. 2006. Vol. 30. P. 38–41.
- Kålås J. A. International single species action plan for the conservation of the Great Snipe *Gallinago media* // AEWA Technical Series No. 5. Bonn, Germany, 2004. 42 p.
- Kontio Korpi J. Uudemmat suomalaiset Heinäkurppahavainnot Luoteis-Venäjällä // Ornis Karelica. 2006. Vol. 30. P. 39.
- Korniluk M., Chylarecki P. Intra-seasonal lek changes of Great Snipe *Gallinago media* males in the Northeast of Poland // Acta Ornithol. 2023. Vol. 58 (1). P. 91–112. doi: 10.3161/00016454AO2023.58.1.007
- Korniluk M., Piec D. Krajowy program ochrony Dubelta *Gallinago media*. (The National action plan for the conservation of the Great Snipe *Gallinago media* in Poland). Natura International Polska. Białystok, 2016. 131 p. doi: 10.13140/RG.2.2.32217.72804
- Sviridova T. V., Bazhanova A. A., Soloviev S. M., Zöckler C. The satellite tracking of Great Snipes from European Russia reveals low migratory connectivity // Avian Research. 2026. Vol. 17 (1). 100317. doi: 10.1016/j.avrs.2025.100317
- Sviridova T. V., Soloviev M. Yu., Bazhanova A. A., Soloviev S. M. Influence of the vegetation structure on the numbers of great snipes (*Gallinago media*) (Scolopacidae, Aves) at leks // Biol. Bull. Russ. Acad. Sci. 2018. Vol. 45. P. 1308–1315. doi: 10.1134/S1062359018100266
- Witkowska M., Pinchuk P., Meissner W., Karlionova N. Body size constrains the annual apparent survival of lekking Great Snipe *Gallinago media* males of eastern, lowland population // Journal of Ornithology. 2024. Vol. 165 (1). P. 169–178. doi: 10.1007/s10336-023-02091-7

References

- Artem'ev A. V. Changes in the distribution and status of the great snipe (*Gallinago media*, Charadriiformes, Scolopacidae) in the northwest of Russia over the past 150 years. *Biology Bulletin*. 2022;49(9):1614–1625. doi: 10.1134/S1062359022090047
- Artem'ev A. V., Khokhlova T. Yu. On the morphometric characteristics of the great snipe *Gallinago media* in Karelia. *Russkii ornitologicheskii zhurnal = The Russian Journal of Ornithology*. 2022;31(2160):668–675. (In Russ.)
- Bazhanova A. A., Sviridova T. V., Solov'ev S. M. Activity and dynamics of numbers of the great snipe (*Gallinago media*) at leks in the north of the Moscow Region. *Ornitologiya = Ornithology*. Iss. 43. Moscow: KMK; 2019. P. 74–88. (In Russ.)
- Bird Life International. Great snipe *Gallinago media*. The IUCN Red List of Threatened Species. 2021: e.T22693093A205592142. doi: 10.2305/IUCN.UK.2021-3.RLTS.T22693093A205592142.en
- Buckley P. Conservation brief for the AEWA International Single Species Action Plan for the Conservation of the Great Snipe (*Gallinago media*). AEWA Technical Committee. Doc. AEWA/MOP8 Inf. 13. 2022. 24 p. URL: https://www.unep-aewa.org/sites/default/files/document/aewa_mop8_inf_13_issap_cons_brief_great_snipe.pdf (accessed:10.02.2026).
- Debayle E. J. M., Devort M., Klaassen R. H. G., Lindström Å. Great snipes in sub-Saharan Africa: seasonal patterns of abundance, moult and body mass in relation to age and sex. *Wader Study*. 2017;124(3):186–196. doi: 10.18194/ws.00084
- Devort M. Some methodological aspects of snipes research: the contribution of long term wings collection and analysis of common snipe (*Gallinago gallinago*), jack snipe (*Limnocryptes minimus*) and great snipe (*Gallinago media*) to the monitoring of their populations. *Newsletter Migratory Birds of the Western Palearctic OMPO*. 2000. Spec. Iss. 21. P. 5–24.
- Höglund J., Kålås J. A., Lofaldli Ü. Sexual dimorphism in the lekking great snipe. *Ornis Scandinavica*. 1990;21(1):1–6.
- Höglund J., Robertson J. G. M. Spacing of leks in relation to female home ranges, habitat requirements and male attractiveness in the great snipe (*Gallinago media*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 1990;26(3):173–180. doi: 10.1007/BF00172084
- Iljinsky I. V., Golovan V. I., Kondratyev A. V. Great snipe (*Gallinago media* Latham, 1787) in the Leningrad Region: modern state and notes on ecology. *Ornis Karelica*. 2006;30:38–41.
- Kålås J. A. International single species action plan for the conservation of the great snipe *Gallinago media*. AEWA Technical Series № 5. Bonn, Germany; 2004. 42 p.
- Karpovich V. N. Studying the nature of the great snipe lek by the ringing method. *Trudy Oskogo gos. zapovednika = Proceedings of the Oka State Nature Reserve*. Iss. 4. Vologda; 1962. P. 185–191. (In Russ.)
- Kontiokorpi J. Uudemmat suomalaiset Heinäkurppahavainnot Luoteis-Venäjällä. *Ornis Karelica*. 2006;30:39.
- Korniluk M., Chylarecki P. Intra-seasonal lek changes of great snipe *Gallinago media* males in the North-east of Poland. *Acta Ornithol.* 2023;58(1):91–112. doi: 10.3161/00016454AO2023.58.1.007
- Korniluk M., Piec D. Krajowy program ochrony Dubelta *Gallinago media* (The National action plan for the conservation of the great snipe *Gallinago media* in Poland). *Natura International Polska*. Białystok, 2016. 131 p. doi: 10.13140/RG.2.2.32217.72804
- Mal'chevskii A. S., Pukinskii Yu. B. Birds of the Leningrad Region and adjacent territories: history, biology, and conservation. Vol. 1. Leningrad.: LGU; 1983. 480 p. (In Russ.)
- Mongin E. A., Davidyonok E. O. Monitoring and some aspects of great snipe (*Gallinago media*) biology during breeding season in Belarus. *Subbuteo*. 2021;13:90–102. (In Russ.)
- Nikiforov L. P., Gibet L. A., Kuz'min I. F. Dislocation of the great snipe *Gallinago media* leks due to flood. *Izuchenie ptits SSSR, ikh okhrana i ratsional'noe ispol'zovanie. Tez. dokl. I s"ezda Vsesoyuz. ornitol. o-va i IX Vsesoyuz. ornitol. konf.*, 16–20 dek. 1986 g. = *Study of birds of the USSR, their protection and rational use: Proceed. of the 1st Congress of the All-Union Ornithol. Society and the 9th All-Union Ornithol. Conf.*, Dec. 16–20, 1986. Vol. 1. Leningrad; 1986. P. 110–111. (In Russ.)
- Panchenko V. G. Some materials on the ecology of the great snipe *Gallinago media* in the Oka Reserve, obtained during its capture and ringing. *Trudy Oskogo gos. zapovednika = Proceedings of the Oka State Nature Reserve*. Iss. 8. Moscow; 1971. P. 231–233. (In Russ.)
- Sviridova T. V., Bazhanova A. A., Solov'ev S. M., Solov'ev M. Yu., Karelin D. V. Influence of vegetation and food resources on the distribution of the great snipe (*Gallinago media*) in breeding areas. *Aktual'nye voprosy izucheniya kulikov Severnoi Evrazii: materialy XI mezhdunar. nauch. – prakt. konf. (Minsk, 29 yanv. – 2 fevr. 2019 g.) = Current issues of wader studies in Northern Eurasia. Proceed. of the XI int. scientific and practical conf. (Minsk, Jan. 29 – Feb. 2, 2019)*. Minsk: BSU; 2019. P. 248–256. (In Russ.)
- Sviridova T. V., Bazhanova A. A., Soloviev S. M., Zöckler C. The satellite tracking of great snipes from European Russia reveals low migratory connectivity. *Avian Research*. 2026;17(1):100317. doi: 10.1016/j.avrs.2025.100317
- Sviridova T. V., Soloviev M. Yu., Bazhanova A. A., Soloviev S. M. Influence of the vegetation structure on the numbers of great snipes (*Gallinago media*) (Scolopacidae, Aves) at leks. *Biol. Bull. Russ. Acad. Sci.* 2018;45:1308–1315. doi: 10.1134/S1062359018100266
- Witkowska M., Pinchuk P., Meissner W., Karlionova N. Body size constrains the annual apparent survival of lekking great snipe *Gallinago media* males of eastern, lowland population. *Journal of Ornithology*. 2024;165(1):169–178. doi: 10.1007/s10336-023-02091-7

Поступила в редакцию / received: 23.01.2026; принята к публикации / accepted: 12.03.2026.
 Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов / The authors declare no conflict of interest.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:**Артемьев Александр Владимирович**

д-р биол. наук, доцент, ведущий научный сотрудник

*e-mail: ficedul@gmail.com***Хохлова Татьяна Юрьевна**

д-р биол. наук, старший научный сотрудник

*e-mail: t.hokhlova@mail.ru***CONTRIBUTORS:****Artemyev, Alexander**

DSc (Biol.), Associate Professor, Leading Researcher

Khokhlova, Tatyana

DSc (Biol.), Senior Researcher

УДК 595.799

ТАКСОЦЕНЫ ШМЕЛЕЙ НА УЧАСТКАХ С РАЗНОЙ СТЕПЕНЬЮ АНТРОПОГЕННОЙ НАГРУЗКИ НА СОЛОВЕЦКОМ АРХИПЕЛАГЕ

Г. С. Потапов*, Г. В. Бовыкина, Ю. С. Колосова, М. Ю. Гофаров

Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики
имени академика Н. П. Лаверова УрО РАН (пр. Никольский, 20, Архангельск, Россия, 163020),
*grigorij-potapov@yandex.ru

В статье представлены результаты исследований, посвященных изучению таксоценов шмелей на территории Соловецкого архипелага. Группировки шмелей изучались на трех участках, ранжированных согласно степени воздействия антропогенной нагрузки на экосистемы. Для выявления долгосрочных трендов в таксоценох шмелей Соловецких островов проведено сравнение с данными, полученными на ключевых участках в 2000-е гг. В составе группировки, расположенной на участке с низкой антропогенной нагрузкой, в 2025 г. выявлено четыре вида шмелей. Основу данного таксоценона составляли *Bombus jonellus* и *B. pascuorum*, которые являются наиболее широко распространенными на территории Соловецкого архипелага. Изменения в изучаемой группировке за 20-летний период незначительны. Различия показателей относительного обилия *B. jonellus* и *B. pascuorum* за исследуемый период объясняются межгодовой динамикой численности данных видов шмелей, связанной с вариациями погодных-климатических условий. На участке со средней степенью антропогенной нагрузки наблюдалось резкое доминирование в выборке *B. jonellus*, другие виды, в том числе и *B. pascuorum*, малочисленны. За прошедший 20-летний период уровень видового богатства в группировке шмелей стал ниже, т. е. упал с 11 до 6 видов. В 2025 г. здесь не встречались такие малочисленные виды в локальной фауне шмелей Соловецкого архипелага, как, например, *B. distinguendus*. Вероятная причина этого – изменение спектра кормовых энтомофильных растений в исследуемом растительном сообществе. Структура таксоценов шмелей в местообитаниях с высокой степенью воздействия антропогенной нагрузки характеризуется значительной изменчивостью в уровне видового богатства и показателях обилия видов. Это свидетельствует о достаточно нестабильной структуре группировок шмелей на участках с высокой степенью влияния антропогенного фактора.

Ключевые слова: шмели; Европейский Север России; острова Белого моря; группировки; межгодовая динамика

Для цитирования: Потапов Г. С., Бовыкина Г. В., Колосова Ю. С., Гофаров М. Ю. Таксоцены шмелей на участках с разной степенью антропогенной нагрузки на Соловецком архипелаге // Труды Карельского научного центра РАН. 2026. № 7. С. 146–154. doi: 10.17076/eco2289

Финансирование. Исследование выполнено в рамках темы НИР «Состояние природной среды Большого Соловецкого острова (по материалам комплексного мониторинга 2024–2026 гг.)» № FUUW-2024-0011.

G. S. Potapov*, G. V. Bovykina, Yu. S. Kolosova, M. Yu. Gofarov.
BUMBLEBEE COMMUNITIES IN AREAS WITH DIFFERENT DEGREES
OF ANTHROPOGENIC IMPACT ON THE SOLOVETSKY ARCHIPELAGO

N. Laverov Federal Center for Integrated Arctic Research, Ural Branch, Russian Academy of Sciences (20 Nikolskiy Ave., 163020 Arkhangelsk, Russia),
**grigorij-potapov@yandex.ru*

This article presents the results of research on bumblebee communities on the Solovetsky Archipelago. Bumblebee communities were studied at three sites, ranked according to the degree of anthropogenic impact on the ecosystems. To identify long-term trends in the bumblebee assemblages of the Solovetsky Islands, a comparison was made with data obtained at key sites in the 2000s. In the community located at the site with low anthropogenic impact in 2025, four bumblebee species were found. The core of this assemblage consisted of *Bombus jonellus* and *B. pascuorum*, which are the most widespread species on the Solovetsky Archipelago. Changes in the studied community over the 20-year period were minor. Differences in the relative abundance of *B. jonellus* and *B. pascuorum* during the study period are explained by interannual population dynamics of these bumblebee species, associated with variations in weather and climatic conditions. At the site with a moderate degree of anthropogenic impact, a dominance of *B. jonellus* was observed, while other species, including *B. pascuorum*, were scanty. Over the past 20-year period, the species richness level in the bumblebee community has decreased, falling from 11 to 6 species. In 2025, species that are rare in the local bumblebee fauna of the Solovetsky Archipelago, such as *B. distinguendus*, were absent. The probable reason for this is a change in the spectrum of entomophilous food plants in the studied plant community. The structure of bumblebee assemblages in habitats with the high degree of anthropogenic impact is characterized by significant variability in species richness levels and relative abundance. This indicates a rather unstable structure of bumblebee communities in areas with a high degree of anthropogenic impact.

Keywords: bumblebees; Northern European Russia; islands of the White Sea; assemblages; long-term dynamic

For citation: Potapov G. S., Bovykina G. V., Kolosova Yu. S., Gofarov M. Yu. Bumblebee communities in areas with different degrees of anthropogenic impact on the Solovetsky Archipelago. *Trudy Karelskogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2026. No. 7. P. 146–154. doi: 10.17076/eco2289

Funding. This research was supported by the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation, “The natural environment of the Bolshoy Solovetsky Island (based on the materials of integrated monitoring 2024–2026)” (no. FUUV-2024-0011).

Введение

Соловецкий архипелаг является одной из наиболее интересных территорий Европейского Севера России не только по причине богатого исторического наследия, но и благодаря уникальному сочетанию природных комплексов. Кроме зональных северотаежных сообществ, на Соловецком архипелаге представлены биоценозы, не характерные для данной природной зоны. К ним относятся приморские вороничные тундры, еловые и смешанные леса разнотравного типа [Природная среда..., 2007]. Антропогенно-трансформированные сообщества, несмотря на многовековую хозяйственную деятельность, занимают лишь небольшую часть территории архипелага и сконцентрированы в основном в пос. Соловецкий и около скитов на о. Большой Соловецкий [Природная

среда..., 2007]. К таким природным комплексам относятся луга, ранее использовавшиеся как сенокосные угодья. Здесь характерно высокое видовое богатство сосудистых растений, в том числе и энтомофильных видов, которые играют ведущую роль в поддержании стабильного существования насекомых-опылителей на территории Соловецкого архипелага, и прежде всего шмелей (Hymenoptera: Apidae: *Bombus* Latreille 1802) [Подболоцкая, 2009].

Изучение фауны и экологии шмелей на территории Соловецких островов проводилось в 2000-е гг. и в последующем было обобщено в ряде работ [Болотов, Подболоцкая, 2003; Подболоцкая, 2009; Колосова, Подболоцкая, 2010; Болотов и др., 2013]. За время проведения данных исследований была изучена локальная фауна шмелей Соловецкого архипелага, детально охарактеризованы таксоцены

шмелей в различных типах местообитаний, проанализирована многолетняя динамика обилия шмелей, связанная с вариациями погодноклиматических условий. В дальнейшем работы, касающиеся фауны и экологии шмелей Соловецкого архипелага, не проводились.

В настоящее время основной акцент наших исследований сделан на изучении таксоценов шмелей на участках с разной степенью воздействия антропогенной нагрузки на территории Соловецкого архипелага для дальнейшей разработки рекомендаций по охране островных природных комплексов. Кроме того, с учетом имеющегося обширного материала по экологии шмелей, собранного в 2000-х гг., нами проанализированы изменения в таксоценох шмелей на ключевых участках, произошедшие за 20-летний период.

Материалы и методы

Исследования проводились в ходе экспедиционных работ на о. Большой Соловецкий в период с 10 по 20 июля 2025 г. Применялась методика безвыборочного вылова всех встреченных особей шмелей в исследуемых местообитаниях с помощью энтомологического сачка, что позволяет сделать корректные выводы о соотношениях видов в составе группировок [Песенко, 1972; Подболоцкая, 2009]. Проведение сборов в июле определялось тем, что на этот период приходится пик численности рабочих особей шмелей в Северной Европе и на Европейском Севере России [Prŷs-Jones, Corbet, 1987; Подболоцкая, 2009]. Для устранения различий в объеме выборок продолжительность сборов на каждом местообитании составляла два часа. Сборы шмелей были сделаны в трех местообитаниях (табл. 1). Их выбор определялся расположением указанных местообитаний

на участках, ранжированных согласно степени воздействия антропогенной нагрузки на экосистемы (рис.).

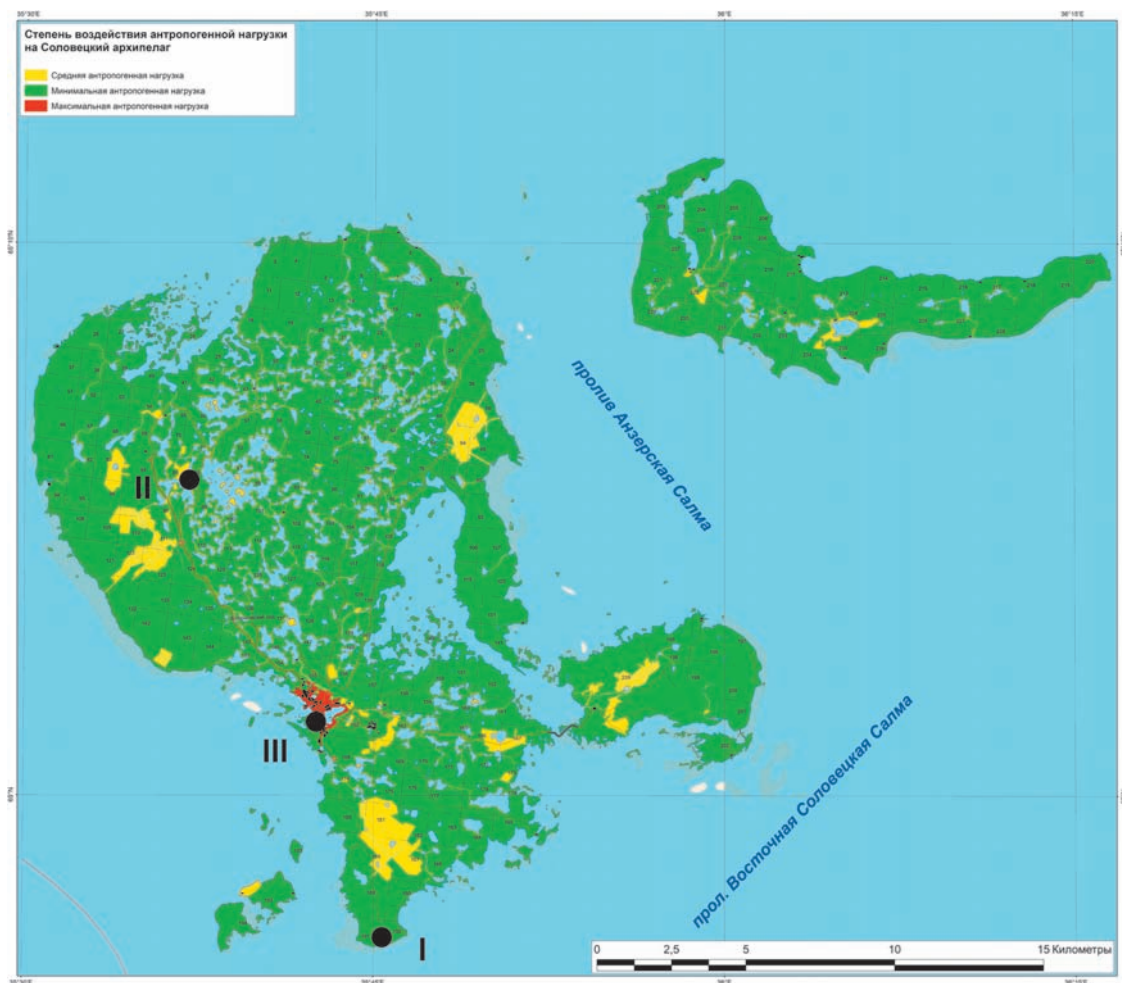
Согласно материалам Фонда по сохранению и развитию Соловецкого архипелага, территория островов на основе изучения комплекса факторов разделена на три зоны, т.е. с высокой, средней и низкой степенью воздействия антропогенного фактора [Отчет..., 2024]. Максимальная антропогенная нагрузка характерна для пос. Соловецкий. К зоне со средним уровнем воздействия относится часть территории архипелага за пределами поселка. Большая часть Соловецких островов подвергается низкому антропогенному воздействию. В ходе проведения настоящих исследований сбор материала проводился на участках, ранжированных в соответствии с данной классификацией территории Соловецкого архипелага, так как на основе полученных материалов предполагается в будущем разработать рекомендации по охране островных природных комплексов.

Участок с низкой антропогенной нагрузкой в ходе наших исследований располагался у мыса Печак, со средней – у скита Исаково, с наиболее высокой – в пос. Соловецкий (см. рис.). При выборе участков для исследований учитывалась не только антропогенная нагрузка, но и расстояние между участками. Оно должно быть довольно значительным и составлять не меньше чем 3–4 км. Известно, что дистанция фуражировки рабочих особей шмелей от гнезда до кормового участка расположена в пределах 500 м – 3 км [Goulson, 2010]. Соответственно, при более близком расположении изучаемых участков возможно свободное перемещение рабочих особей шмелей между ними. Расстояние от мыса Печак до пос. Соловецкий составляет около 7 км, от пос. Соловецкий до скита Исаково – около 8 км.

Таблица 1. Характеристика исследованных местообитаний на о. Большой Соловецкий

Table 1. The studied habitats on the Bolshoy Solovetsky Island

Код Code	Координаты Coordinates	Местообитание Habitat	Степень антропогенного воздействия Degree of anthropogenic transformation	Кормовые растения для шмелей Food plants for bumblebees
I	64°57'28.8"N 35°45'50.2"E	Березняк кустарничковый у мыса Печак Birch forest near the cape of Pechak	Низкая Low	<i>Melampyrum sylvaticum</i>
II	65°05'41.9"N 35°36'56.5"E	Злаково-разнотравный луг у скита Исаково Meadow near the monastic community of Isakovo	Средняя Middle	<i>Trifolium repens, Rubus idaeus, Geranium sylvaticum</i>
III	65°01'19.5"N 35°42'33.2"E	Клеверный луг в пос. Соловецкий Clover meadow in the village of Solovetsky	Высокая High	<i>Trifolium repens, Trifolium pratense</i>



Карта Соловецкого архипелага с обозначением точек сбора материала (●):

I – мыс Печак, II – скит Исаково, III – пос. Соловецкий

Map of the Solovetsky Archipelago. The studied localities are shown as black dots (●):

I – the cape of Pechak, II – the monastic community of Isakovo, III – the village of Solovetsky

Для выявления долгосрочных трендов в таксомах шмелей о. Большой Соловецкий проведено сравнение с данными, полученными за период 2001–2006 гг. [Подболоцкая, 2009]. Для сравнения использовались материалы 2004 г., поскольку, как и в 2025 г., сборы этого года были приурочены к июлю – периоду, на который приходится пик развития шмелиных семей [Prŷs-Jones, Corbet, 1987], что позволило получить сравнимые данные. Исследования на мысе Печак (местообитание I) и у скита Исаково (местообитание II) проводились на тех же самых участках, что и в 2004 г. Участок в пос. Соловецкий, где проводились исследования в 2004 г. (у дизельной электростанции), в настоящее время исчез, в связи со строительными работами. По этой причине исследования проводились на новом участке в поселке (местообитание III). Расстояние от него до участка 2004 г. – около 300 м. Новый

участок представляет собой характерный для пос. Соловецкий клеверный луг с доминированием в составе травостоя клевера ползучего (*Trifolium repens*) и клевера лугового (*Trifolium pratense*), а также с наличием высокого уровня воздействия антропогенного фактора [Подболоцкая, 2009].

Шмели идентифицированы на основе работ Панфилова [1978], Løken [1973, 1984] и Rasmont et al. [2021]. Использовался стереомикроскоп Solo 2070 (Carton Optical Co., Ltd.). Статус таксонов принят по Williams [1998]. Собранный материал хранится в Российском музее центров биологического разнообразия Федерального исследовательского центра комплексного изучения Арктики имени академика Н.П. Лаврова УрО РАН (ФИЦКИА УрО РАН). Относительное обилие шмелей оценивалось по доле особей в выборках. Для оценки видового разнообразия применялся индекс

разнообразия Шеннона и доминирования Бергера-Паркера [Мэгарран, 1992]. Значимость различий между выборками оценивалась на основе парного теста Манна-Уитни (*U*-тест). Статистический анализ проводился в программе Past Version 2.17. Идентификация видов растений проводилась с помощью определительных ключей Киселевой и др. [2005].

Результаты и обсуждение

На Соловецком архипелаге, по данным многолетних исследований, зарегистрировано 13 видов шмелей [Болотов, Подболоцкая, 2003; Подболоцкая, 2009; Колосова, Подболоцкая, 2010; Болотов и др., 2013]. Не подтвердилось наличие в локальной фауне *Bombus lucorum*, так как среди криптических видов *B. lucorum*-complex на островах Соловецкого архипелага был зарегистрирован только *B. cryptarum* [Bovykina et al., 2024]. Ранее, до начала широкого применения молекулярно-генетических методов, виды данного комплекса на Европейском Севере России идентифицировали как *B. lucorum*. В дальнейшем было установлено, что ареал *B. lucorum* не включает в себя наиболее северные локалитеты региона и острова Белого моря, в частности, Соловецкий

архипелаг, где встречается только *B. cryptarum* [Bovykina et al., 2024]. Соответственно, все более ранние указания на наличие *B. lucorum* на островах Соловецкого архипелага следует относить к *B. cryptarum*. В целом изучаемая островная фауна шмелей достаточно обедненная по сравнению с материковой частью Архангельской области [Potapov, Kolosova, 2016]. Это обусловлено островной изоляцией, приводящей к выпадению ряда видов из локальной фауны [Болотов, Подболоцкая, 2003].

Таксоцены шмелей в различных типах местообитаний Соловецких островов ранее были детально изучены [Подболоцкая, 2009]. Обилие доминирующих видов на Соловецком архипелаге (*B. jonellus*, *B. pascuorum*, *B. pratorum*, *B. cryptarum* и *B. sporadicus*) имеет выраженную циклическую межгодовую динамику и связано с вариациями погодно-климатических условий [Болотов и др., 2013]. Наиболее широко распространенными на островах Соловецкого архипелага среди вышеуказанных видов являются *B. jonellus* и *B. pascuorum*. Они присутствуют во всех рассмотренных группировках шмелей [Подболоцкая, 2009].

Все изученные нами в 2025 г. выборки имеют невысокий уровень видового богатства, т.е. от 4 до 7 видов (табл. 2). Значения индекса

Таблица 2. Относительное обилие (%) видов шмелей и параметры разнообразия в выборках на о. Большой Соловецкий по материалам 2004 и 2025 гг.

Table 2. Relative abundance (%) and diversity parameters of bumblebee assemblages from the Bolshoy Solovetsky Island based on materials from 2004 and 2025

Вид Species	Местообитание Habitat					
	I		II		III	
	2025	2004	2025	2004	2025	2004
<i>Bombus (Subterraneobombus) distinguendus</i> Morawitz, 1869	–	–	–	0,2	–	–
<i>B. (Thoracobombus) pascuorum</i> (Scopoli, 1763)	36,7	19,8	4,4	33,6	9,1	71,0
<i>B. (Psithyrus) bohemicus</i> Seidl, 1837	–	–	–	0,2	1,5	–
<i>B. (Ps.) flavidus</i> Eversmann, 1852	–	–	–	1,7	–	–
<i>B. (Ps.) norvegicus</i> (Sparre-Schneider, 1918)	–	–	–	2,6	–	–
<i>B. (Ps.) sylvestris</i> (Lepelletier, 1832)	–	–	–	1,7	–	–
<i>B. (Pyrobombus) hypnorum</i> (Linnaeus, 1758)	–	–	1,9	2,1	1,5	–
<i>B. (Pr.) pratorum</i> (Linnaeus, 1761)	9,2	1	1,9	3,8	1,5	1,3
<i>B. (Pr.) jonellus</i> (Kirby, 1802)	51,4	76	84,4	46,6	76,5	26,4
<i>B. (Bombus) sporadicus</i> Nylander, 1848	–	–	3,7	5,4	2,3	–
<i>B. (Bo.) cryptarum</i> (Fabricius, 1775)	2,7	3,2	3,7	2,1	7,6	1,3
Объем выборки, экз. / Number of specimens	109	96	160	423	132	155
Число видов / Number of species	4	4	6	11	7	4
Индекс Шеннона (H') / Shannon index	1,03	0,69	0,68	1,43	0,89	0,71
Индекс Бергера-Паркера (d),% / Berger-Parker index	51,4	76	84,4	46,6	76,5	71

Примечание. I – березняк кустарничковый у мыса Печак, II – злаково-разнотравный луг у скита Исаково, III – клеверный луг в пос. Соловецкий.

Note. I – birch forest near the cape of Pechak, II – meadow near the monastic community of Isakovo, III – clover meadow in the vil-lage of Solovetsky.

Шеннона достаточно низкие и не превышают 1,03. Для северной тайги это невысокие показатели [Болотов, Колосова, 2006]. Показатели индекса Бергера-Паркера свидетельствуют о наличии в составе таксоценов видов-доминантов. Различия между изучаемыми выборками во всех случаях статистически незначимы (U -тест. I–II: $p=0,75$; II–III: $p=0,9$; I–III: $p=0,61$), что может свидетельствовать об их принадлежности к одной совокупности. Однако расстояние между сравниваемыми таксоценонами значительно и находится в пределах 7–8 км, что препятствует свободному перемещению шмелей между изучаемыми участками, так как дистанция фуражировки рабочих особей шмелей не превышает 3 км [Goulson, 2010]. По этой причине рассматривать изученные выборки как одну совокупность представляется необоснованным.

В составе группировки I (березняк кустарничковый у мыса Печак) в 2004 г. присутствовали те же четыре вида, что и в 2025 г., – *B. jonellus*, *B. pascuorum*, *B. cryptarum* и *B. pratorum* [Подболоцкая, 2009]. Численно преобладающими являлись *B. jonellus* (76%) и *B. pascuorum* (19,8%), малочисленными – *B. cryptarum* и *B. pratorum*. Значения индекса Шеннона и Бергера-Паркера составляли 0,69 и 76%, соответственно. Следовательно, изменение количественных параметров изучаемой группировки за 20-летний период незначительно. Различия показателей относительного обилия *B. jonellus* и *B. pascuorum* за исследуемый период объясняются межгодовой динамикой численности данных видов шмелей, связанной с вариациями погодно-климатических условий [Болотов и др., 2013]. В целом исследования 2000-х гг. показывают, что структура таксоценов шмелей в лесных местообитаниях на Соловецком архипелаге достаточно сходна на разных участках [Подболоцкая, 2009].

В группировке II (злаково-разнотравный луг у скита Исаково) за 20-летний период выявлены более значительные изменения в таксоценонах шмелей. В 2025 г. наблюдалось резкое доминирование в выборке *B. jonellus* (84,4%), обилие других видов незначительно. В 2004 г. доминантами в составе таксоценона являлись *B. jonellus* и *B. pascuorum* с более низкими показателями относительного обилия, 46,6 и 33,6%, соответственно. Уровень видового богатства был выше и составлял 11 видов, это максимальный показатель для группировок шмелей на Соловецком архипелаге. Малочисленными видами в составе данного таксоценона являлись *B. bohemicus*, *B. flavidus*, *B. sylvestris*, *B. distinguendus*. В 2025 г. вышеуказанные

малочисленные виды на исследуемом участке у скита Исаково не были зарегистрированы. Данная территория рассматривалась как наиболее благоприятная для заселения шмелями благодаря высокому обилию кормовых энтомофильных растений и непрерывной их смене в течение вегетационного сезона [Подболоцкая, 2009]. Подобные луговые сообщества в центральной части о. Большой Соловецкий имеют антропогенное происхождение и сформированы чаще всего на месте вырубленных лесов [Подболоцкая, 2009].

B. distinguendus примечателен тем, что на Соловецком архипелаге он встречается единично и, вероятно, является недавним вселенцем [Болотов и др., 2013]. По своей биотопической приуроченности *B. distinguendus* принадлежит к категории луговых видов и относится к южному фаунистическому элементу на Европейском Севере России, так как данный вид не характерен для плакорных ландшафтов тайги [Болотов, Колосова, 2006]. Следует отметить, что численность *B. distinguendus* в Европе неуклонно снижается, в некоторых регионах он полностью вымер [Phelan et al., 2021]. На территории Архангельской области состояние популяций *B. distinguendus* стабильное, хотя вид повсеместно немногочислен [Потапов, Колосова, 2023]. Отсутствие *B. distinguendus* в сборах 2025 г. не свидетельствует о его исчезновении с исследуемого участка на о. Большой Соловецкий, так как ранее данный вид обнаруживался на территории архипелага лишь в отдельные годы [Болотов и др., 2013].

Изменения, произошедшие за более чем 20-летний период в структуре группировки шмелей злаково-разнотравного луга у скита Исаково, вероятно, связаны с изменением спектра кормовых энтомофильных растений в исследуемом растительном сообществе. Возможная причина таких изменений в растительности связана с нерегулярностью покосов на данном участке, так как он в настоящее время практически не используется в хозяйственной деятельности. Ранее здесь были широко представлены бобовые и сложноцветные, такие как бодяк разнолистный (*Cirsium heterophyllum*), горошек мышиный (*Vicia cracca*), чина луговая (*Lathyrus pratensis*) [Подболоцкая, 2009]. В 2025 г. эти растения здесь были малочисленны, шмели фуражировали почти исключительно на малине (*Rubus idaeus*) и клевере ползучем (*Trifolium repens*). Соответственно, в таксоценоне стал резко доминировать *B. jonellus*, фуражировавший на указанных двух видах растений. Отсутствие в сборах 2025 г. малочисленных видов, которые были

зарегистрированы в 2004 г., вероятно, как и для доминирующих видов шмелей, объясняется влиянием погодных-климатических условий. Дальнейшие исследования позволят выявить наличие или отсутствие данных малочисленных видов на изучаемом участке в настоящее время.

Участок в пос. Соловецкий, т.е. группировка III (клеверный луг), характеризуется наиболее высокой степенью антропогенной нагрузки. На участке сборов 2004 г. присутствовало только четыре вида, доминировал *B. pascuorum* (71%), обилие *B. jonellus* составляло 26,4%. В 2025 г. в изучаемой выборке численно преобладал *B. jonellus* (76,5%), обилие *B. pascuorum* было значительно ниже и составляло 9,1%. Материалы исследований 2004 г. на нескольких участках в пос. Соловецкий показывают, что структура таксоценов шмелей характеризовалась здесь достаточно большой изменчивостью [Подболоцкая, 2009]. Ядро группировок составляли *B. jonellus* и *B. pascuorum*, однако показатели обилия данных двух видов варьировались в существенных пределах. Значительная изменчивость в уровне видового богатства и показателях обилия видов в пос. Соловецкий свидетельствует о достаточно нестабильной структуре таксоценов шмелей на участках с высокой степенью воздействия антропогенного фактора.

Заключение

Структура таксоценов шмелей на Соловецком архипелаге наиболее стабильна на участках с низким уровнем воздействия антропогенного фактора. Численно преобладающими на данных типах местообитаний являются *B. jonellus* и *B. pascuorum*. Различия показателей относительного обилия данных видов в разные годы исследований объясняются межгодовой динамикой численности *B. jonellus* и *B. pascuorum*, связанной с вариациями погодных-климатических условий. При увеличении антропогенной нагрузки на о. Большой Соловецкий, связанной чаще всего с вырубкой лесов, формируются различные типы злаково-разнотравных сообществ. За счет высокого обилия энтомофильных растений и непрерывной их смены в течение вегетационного сезона данные типы участков наиболее благоприятны для шмелей. При высокой степени антропогенной нагрузки в условиях населенного пункта структура таксоценов шмелей становится нестабильной, что проявляется в значительной изменчивости в уровне видового богатства и показателях обилия видов.

Литература

- Болотов И. Н., Колосова Ю. С. Закономерности формирования топических комплексов шмелей (Hymenoptera, Apidae: Bombini) в условиях северо-таежных карстовых ландшафтов на западе Русской равнины // Экология. 2006. № 3. С. 173–183.
- Болотов И. Н., Колосова Ю. С., Подболоцкая М. В., Потапов Г. С., Грищенко И. В. Механизм компенсации плотностью населения в островных таксоценох шмелей (Hymenoptera, Apidae, *Bombus*) и представления о резервных компенсаторных видах // Известия РАН. Сер. Биологическая. 2013. № 3. С. 357–367. doi: 10.7868/S000233291303003X
- Болотов И. Н., Подболоцкая М. В. Локальные фауны шмелей (Hymenoptera: Apidae, Bombini) Европейского Севера России. Соловецкие острова // Вестник Поморского университета. Сер. Естественные и точные науки. 2003. № 1 (3). С. 74–87.
- Киселева К. В., Новиков В. С., Октябрева Н. Б., Черенков А. В. Определитель сосудистых растений Соловецкого архипелага. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2005. 175 с.
- Колосова Ю. С., Подболоцкая М. В. Популяционная динамика шмелей (Hymenoptera, Apidae, *Bombus* Latr.) на Соловецком архипелаге: итоги 10-летнего мониторинга // Труды Русского энтомологического общества. 2010. Т. 81, № 2. С. 135–141.
- Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир, 1992. 184 с.
- Отчет о научно-исследовательской работе «Состояние природной среды Большого Соловецкого острова (по материалам комплексного мониторинга 2024–2026 гг.)». Архангельск: ФИЦКИА УрО РАН, 2024. 133 с.
- Панфилов Д. В. Сем. Apidae – Апины // Определитель насекомых европейской части СССР / Ред. Г. С. Медведева. Л.: Наука, 1978. Т. 3, ч. 1. С. 508–519.
- Песенко Ю. А. К методике количественных учетов насекомых-опылителей // Экология. 1972. Т. 3, № 1. С. 88–95.
- Подболоцкая М. В. Фауна и экология шмелей (Hymenoptera: Apidae, *Bombus*) Соловецких островов: Дис. ... канд. биол. наук. Архангельск, 2009. 152 с.
- Потапов Г. С., Колосова Ю. С. *Bombus distinguendus* Morawitz, 1869 (Hymenoptera: Apidae) на территории Архангельской области: распространение, экология и охрана // Амурский зоологический журнал. 2023. Т. 15, № 3. С. 573–583. doi: 10.33910/2686-9519-2023-15-3-573-583
- Природная среда Соловецкого архипелага в условиях меняющегося климата / Ред. Ю. Г. Шварцман, И. Н. Болотов. Екатеринбург: Уральское отделение РАН, 2007. 184 с.
- Bovykina G. V., Potapov G. S., Kolosova Yu. S., Kondakov A. V. RCR-RFLP approach for identification of cryptic species of *Bombus lucorum*-complex in Northern European Russia // Ecologica Montenegrina. 2024. Vol. 77. P. 132–145. doi: 10.37828/em.2024.77.14
- Goulson D. Bumblebees. Behaviour, ecology and conservation. Oxford: Oxford University Press, 2010. 330 p.

Løken A. Scandinavian species of the genus *Psithyrus* Lepeletier (Hymenoptera, Apidae) // *Entomologica Scandinavica*. 1984. Vol. 23. P. 1–45.

Løken A. Studies of Scandinavian bumblebees (Hymenoptera, Apidae) // *Norsk Entomologisk Tidsskrift*. 1973. Vol. 20, no. 1. P. 1–218.

Phelan N., Suddaby D., Stanley D.A. Investigating the ecology of the Great Yellow Bumblebee (*Bombus distinguendus*) within the wider bumblebee community in North-West Ireland // *Journal of Insect Conservation*. 2021. Vol. 25. P. 297–310. doi: 10.1007/s10841-021-00299-7

Potapov G.S., Kolosova Yu.S. Fauna of bumblebees (Hymenoptera: Apidae: *Bombus* Latr.) in the mainland part of Arkhangelsk Region, NW Russia // *Annales de la Société entomologique de France (N.S.)*. 2016. Vol. 52, no. 3. P. 150–160. doi: 10.1080/00379271.2016.1217167

Prýs-Jones O.E., Corbet S.A. Bumblebees. New York: Cambridge University Press, 1987. 86 p.

Rasmont P., Ghisbain G., Terzo M. Hymenoptera of Europe 3. Bumblebees of Europe and neighbouring regions. Verrières-le-Buisson: N.A.P Editions, 2021. 631 p.

Williams P.H. An annotated checklist of bumble bees with an analysis of patterns of description (Hymenoptera: Apidae, Bombini) // *Bulletin of the Natural History Museum, Entomology Series*. 1998. Vol. 67. P. 79–152.

References

Bolotov I.N., Kolosova Yu. S. Trends in the formation of biotopic complexes of bumblebees (Hymenoptera, Apidae: Bombini) in northern taiga karst landscapes of the Western Russian Plain. *Ekologia = Russian Journal of Ecology*. 2006;3:173–183. (In Russ.)

Bolotov I.N., Kolosova Yu. S., Podbolotskaya M.V., Potapov G.S., Grishchenko I.V. Mechanism of density compensation in island bumblebee assemblages (Hymenoptera, Apidae, *Bombus*) and the notion of reserve compensatory species. *Izvestiya RAN. Seriya Biologicheskaya = Biology Bulletin*. 2013;3:357–367. (In Russ.). doi: 10.7868/S000233291303003X

Bolotov I.N., Podbolotskaya M.V. Local fauna of bumblebees (Hymenoptera: Apidae, Bombini) in the European North of Russia: the Solovetsky Islands. *Vestnik Pomorskogo universiteta. Seriya Estestvennye i tochnye nauki = Vestnik of Pomor University. Ser. Natural and Exact Sciences*. 2003;1(3):74–87. (In Russ.)

Bovykina G.V., Potapov G.S., Kolosova Yu.S., Kondakov A.V. RCR-RFLP approach for identification of cryptic species of *Bombus lucorum*-complex in Northern European Russia. *Ecologica Montenegrina*. 2024;77:132–145. doi: 10.37828/em.2024.77.14

Goulson D. Bumblebees. Behaviour, ecology and conservation. Oxford: Oxford University Press, 2010. 330 p.

Kiseleva K. V., Novikov V. S., Oktyabreva N. B., Cherenkov A. V. A key to vascular plants of the Solovetsky Archipelago. Moscow: KMK; 2005. 175 p. (In Russ.)

Kolosova Yu. S., Podbolotskaya M.V. Population dynamics of bumblebees (Hymenoptera: Apidae, *Bombus* Latr.) on the Solovetskiy Archipelago: results of 10-year monitoring. *Trudy Russkogo entomologicheskogo obshchestva = Proceedings of the Russian Entomological Society*. 2010;81(2):135–141. (In Russ.)

Løken A. Scandinavian species of the genus *Psithyrus* Lepeletier (Hymenoptera, Apidae). *Entomologica Scandinavica*. 1984;23:1–45.

Løken A. Studies of Scandinavian bumblebees (Hymenoptera, Apidae). *Norsk Entomologisk Tidsskrift*. 1973;20(1):1–218.

Magurran A. Ecological diversity and its measurement. Moscow: Mir; 1992. 184 p. (In Russ.)

Panfilov D.V. Family Apidae. *Opredelitel' nasekomykh evropeiskoi chasti SSSR = A key to insects of the European part of the USSR*. Leningrad: Nauka; 1978;3(1):508–519. (In Russ.)

Pesenko Yu.A. On the methodology of quantitative accounting of insect pollinators. *Ekologia = Russian Journal of Ecology*. 1972;3(1):88–95. (In Russ.)

Phelan N., Suddaby D., Stanley D.A. Investigating the ecology of the Great Yellow Bumblebee (*Bombus distinguendus*) within the wider bumblebee community in North-West Ireland. *Journal of Insect Conservation*. 2021;25:297–310. doi: 10.1007/s10841-021-00299-7

Podbolotskaya M.V. Fauna and ecology of bumblebees (Hymenoptera: Apidae, *Bombus*) of the Solovetsky Islands: PhD (Cand. of Biol.) thesis. Arkhangel'sk; 2009. 152 p. (In Russ.)

Potapov G.S., Kolosova Yu. S. *Bombus distinguendus* Morawitz, 1869 (Hymenoptera: Apidae) in Arkhangelsk Oblast, Russia: distribution, ecology and conservation. *Amurskii zoologicheskii zhurnal = Amurian Zoological Journal*. 2023;15(3):573–583. (In Russ.). doi: 10.33910/2686-9519-2023-15-3-573-583

Potapov G.S., Kolosova Yu. S. Fauna of bumblebees (Hymenoptera: Apidae: *Bombus* Latr.) in the mainland part of Arkhangelsk Region, NW Russia. *Annales de la Société entomologique de France (N.S.)*. 2016;52(3):150–160. doi: 10.1080/00379271.2016.1217167

Prýs-Jones O.E., Corbet S.A. Bumblebees. New York: Cambridge University Press; 1987. 86 p.

Rasmont P., Ghisbain G., Terzo M. Hymenoptera of Europe 3. Bumblebees of Europe and neighbouring regions. Verrières-le-Buisson: N.A.P Editions; 2021. 631 p.

Report on the research *The state of the natural environment of the Bolshoy Solovetsky Island (based on the materials of the integrated monitoring in 2024–2026)*. Arkhangel'sk: FITSKIA UrO RAN; 2024. 133 p. (In Russ.)

The natural environment of the Solovetsky Archipelago in a changing climate. Eds. Yu. G. Shvartsman, I.N. Bolotov. Ekaterinburg: UrO RAN; 2007. 184 p. (In Russ.)

Williams P.H. An annotated checklist of bumble bees with an analysis of patterns of description (Hymenoptera: Apidae, Bombini). *Bulletin of the Natural History Museum, Entomology Series*. 1998;67:79–152.

Поступила в редакцию / received: 20.01.2026; принята к публикации / accepted: 31.03.2026.
Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов / The authors declare no conflict of interest.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Потапов Григорий Сергеевич

канд. биол. наук, ведущий научный сотрудник
лаборатории приарктических лесных экосистем

e-mail: grigorij-potapov@yandex.ru

Бовыкина Галина Владимировна

младший научный сотрудник лаборатории
молекулярной экологии и биогеографии

e-mail: galka.bovickina@gmail.com

Колосова Юлия Сергеевна

канд. биол. наук, ведущий научный сотрудник
Российского музея центров биологического разнообразия

e-mail: kolosova_arkh@mail.ru

Гофаров Михаил Юрьевич

канд. геогр. наук, заведующий лабораторией
молекулярной экологии и биогеографии

e-mail: zubr3@yandex.ru

CONTRIBUTORS:

Potapov, Grigory

Cand. Sci. (Biol.), Leading Researcher

Bovykina, Galina

Junior Researcher

Kolosova, Yulia

Cand. Sci. (Biol.), Leading Researcher

Gofarov, Mikhail

Cand. Sci. (Geog.), Head of Laboratory

УДК 574.587

СТРУКТУРА И ДИНАМИКА ЗООБЕНТОСА НИЖНЕГО ТЕЧЕНИЯ РЕКИ СЕВЕРНОЙ ДВИНЫ ПРИ ЗАГРЯЗНЕНИИ ДОННЫХ ОТЛОЖЕНИЙ НЕФТЕПРОДУКТАМИ

М. В. Бурмагин*, Н. В. Климовский

*Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики имени академика Н. П. Лаврова УрО РАН (пр. Никольский, 20, Архангельск, Россия, 163020),
98maxbur12@gmail.com

В рамках настоящего исследования в нижнем течении р. Северной Двины за летние периоды 2023–2025 гг. приведены результаты анализа количественных (численность и биомасса) и качественных (таксономический состав) показателей зообентоса, а также содержание нефтепродуктов в донных отложениях. Всего в таксономическом составе зообентоса за периоды исследований было обнаружено 28 видовых и надвидовых таксонов донных беспозвоночных. Наибольшие доли по численности и биомассе имели представители олигохет, личинок хирономид, двустворчатых и брюхоногих моллюсков. За периоды исследований и среди всех изученных участков р. Северной Двины максимальные значения количественных показателей были отмечены в черте г. Новодвинска летом 2023 г. за счет большого количества двустворчатых моллюсков. У железнодорожного моста максимальные количественные значения за три года были отмечены летом 2024 г., в районе д. Гневашево и в приустьевом взморье – летом 2023 г., в с. Усть-Пинега – летом 2025 г. Наибольшие концентрации нефтепродуктов в донных отложениях были зафиксированы в 2024 г. на участке приустьевого взморья (28,3 мг/кг) и в 2025 г. в районе железнодорожного моста (25,3 мг/кг). С 2023 по 2025 г. связь между количественными показателями зообентоса и концентрацией нефтепродуктов практически отсутствует.

Ключевые слова: нижнее течение р. Северной Двины; зообентос; таксономический состав; численность; биомасса; донные отложения; нефтепродукты

Для цитирования: Бурмагин М. В., Климовский Н. В. Структура и динамика зообентоса нижнего течения реки Северной Двины при загрязнении донных отложений нефтепродуктами // Труды Карельского научного центра РАН. 2026. № 7. С. 155–166. doi: 10.17076/eco2308

Финансирование. Исследования проведены в ходе выполнения работ по теме ФНИР «Изучение экосистем бассейнов речных систем, а также водоемов особо охраняемых природных территорий (ООПТ) Европейского Севера России в условиях климатических сукцессий и воздействия антропогенных факторов» (№ гос. регистрации 125021902575-3).

M. V. Burmagin*, N. V. Klimovskiy. STRUCTURE AND DYNAMICS OF ZOOBENTHOS IN THE LOWER REACHES OF THE NORTHERN DVINA RIVER UNDER OIL POLLUTION OF SEDIMENTS

N. Laverov Federal Center for Integrated Arctic Research, Ural Branch, Russian Academy of Sciences (20 Nikolskiy Ave., 163020 Arkhangelsk, Russia),
*98maxbur12@gmail.com

The article reports the results regarding zoobenthos quantities (abundance and biomass) and taxonomic composition, as well as the oil pollution of sediments in the lower reaches of the Northern Dvina River from surveys carried out in the summer periods of 2023–2025. A total of 28 species and supraspecific taxa of benthic invertebrates were identified in the taxonomic composition of zoobenthos during the study periods. Representatives of oligochaetes, chironomid larvae, bivalves, and gastropods had the largest shares in abundance and biomass. The highest quantities across the survey periods and the studied sections of the Northern Dvina were recorded within the city of Novodvinsk in the summer of 2023 due to high abundance of bivalves. At the railway bridge, zoobenthos quantities were the highest in the summer of 2024, in the Gnevashevo village area and in the estuarine coastal area – in the summer of 2023, and in the village of Ust-Pinega – in the summer of 2025. The highest concentrations of oil products in sediments were recorded in 2024 in the estuarine area (28.3 mg/kg) and in 2025 near the railway bridge (25.3 mg/kg). Between 2023 and 2025, there was practically no correlation between zoobenthos quantities and the concentration of oil products.

Keywords: Lower reaches of the Northern Dvina River; zoobenthos; taxonomic composition; abundance; biomass; bottom sediments; oil products

For citation: Burmagin M. V., Klimovskiy N. V. Structure and dynamics of zoobenthos in the lower reaches of the Northern Dvina river under oil pollution of sediments. *Trudy Karelskogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2026. No. 7. P. 155–166. doi: 10.17076/eco2308

Funding. The research was conducted as part of the Federal Research and Development Program “Study of the Ecosystems of River Basins and Reservoirs of Protected Areas (PAs) in northern European Russia under Climate Successions and Anthropogenic Impact” (No. 125021902575-3).

Введение

Река Северная Двина, одна из крупнейших водных артерий Европейского Севера России, играет ключевую роль в формировании экосистемы Белого моря. Нижнее течение и устьевая область данной реки испытывают значительную антропогенную нагрузку, связанную с гидромеханизированными работами, судоходством, лесосплавом, трансграничным переносом (перенос веществ по воздуху и их оседание) загрязняющих веществ и т.д. [Никаноров и др., 2010; Кузнецов, Федоров, 2014; Новоселов, Студенов, 2014]. Особую экологическую проблему представляет загрязнение водной среды нефтепродуктами, которые, обладая высокой устойчивостью и токсичностью, аккумулируются в донных отложениях, становясь постоянным источником вторичного загрязнения и оказывая долгосрочное воздействие на донные сообщества [Галинуров и др., 2011]. Загрязнение водоемов нефтепродуктами как таковое

представляет собой комплексный процесс поступления, трансформации и накопления в водной среде и донных отложениях смеси углеводородов, приводящий к стойким негативным изменениям физико-химических свойств [Коршунова, Логинов, 2019].

Донные отложения водоемов выполняют ключевую роль в функционировании водных экосистем, выступая как депо для биогенных элементов, так и средой обитания для гидробионтов. Таким образом, донные отложения под воздействием нефтепродуктов преобразуются в постоянный источник токсикантов для всей водной толщи, определяя хронический характер воздействия на экосистему [Томилина и др., 2009].

Существует несколько путей воздействия нефтепродуктов на зообентос. Например, полициклические ароматические углеводороды (ПАУ), попадая в водоемы, сорбируются взвешенными частицами, оседают и накапливаются в донных отложениях, что способствует включению этих соединений в трофические цепи

гидробионтов. Присутствие ПАУ в грунте и пище вызывает у донных организмов нарушения метаболизма, функций нервной системы и репродукции. Это приводит к снижению жизнеспособности гидробионтов и к вторичному загрязнению вод водоемов [Никаноров, Страдомская, 2008].

Влияние нефтепродуктов может выражаться в упрощении структуры зообентосных сообществ: снижается общее видовое богатство и таксономическое разнообразие, исчезают наиболее чувствительные виды (ручейники, моллюски). К примеру, по данным А.Ю. Клишина [Клишин, 2016], у моллюсков рода *Unio* под воздействием нефти происходили изменения внутренних органов, а именно нарушения строения эпителиальной ткани жабр, кишечника, почечного мешка. Соответственно, их место занимают таксоны, более устойчивые к загрязнению, такие как олигохеты и хирономиды [Холмогорова, 2007]. Это ведет к тому, что происходит деградация донных сообществ – снижаются их количественные показатели (численность и биомасса), нарушаются трофические связи и пространственное распределение [Константинов, 1986]. Отметим также, что согласно исследованию И.Е. Липпо [Липпо, 2025], фильтрационная способность двусторчатых моллюсков изменяется в зависимости от вида и возраста, и наибольшей устойчивостью к воздействию нефтепродуктов среди изученных видов двусторчатых моллюсков обладала *Dreissena polymorpha*.

Ухудшение состояния зообентоса происходит как при непосредственном контакте

с нефтепродуктами, накапливающимися в донных осадках, так и вследствие токсического воздействия веществ, растворенных в воде [Кириевская, 2017].

Однако, несмотря на аккумуляцию загрязнителей в грунте, донные сообщества проявляют более высокую толерантность к нефтяному загрязнению (за счет своей фильтрационной активности) по сравнению с планктоном и рыбами [Воробьев, 2006; Ларин и др., 2009].

Целью данного исследования является оценка качественных и количественных параметров сообществ зообентоса нижнего течения р. Северной Двины в условиях различной степени загрязненности донных отложений нефтепродуктами.

Отметим, что полученные результаты по оценке качественных и количественных показателей донных организмов за летний период 2023 г. в нижнем течении р. Северной Двины уже были опубликованы в рамках предыдущей статьи [Бурмагин, Матвеев, 2024]. Мы продолжили мониторинг, и в данной статье отражена динамика за 2024–2025 гг., а также оценено влияние нефтепродуктов на зообентос.

Материалы и методы

Пробы грунта отбирались с 2023 по 2025 г. в летний период (август–сентябрь) на пяти участках нижнего течения р. Северной Двины. С каждой точки брали по одной пробе, за период исследований всего отобрано и проанализировано 30 проб (рис. 1).

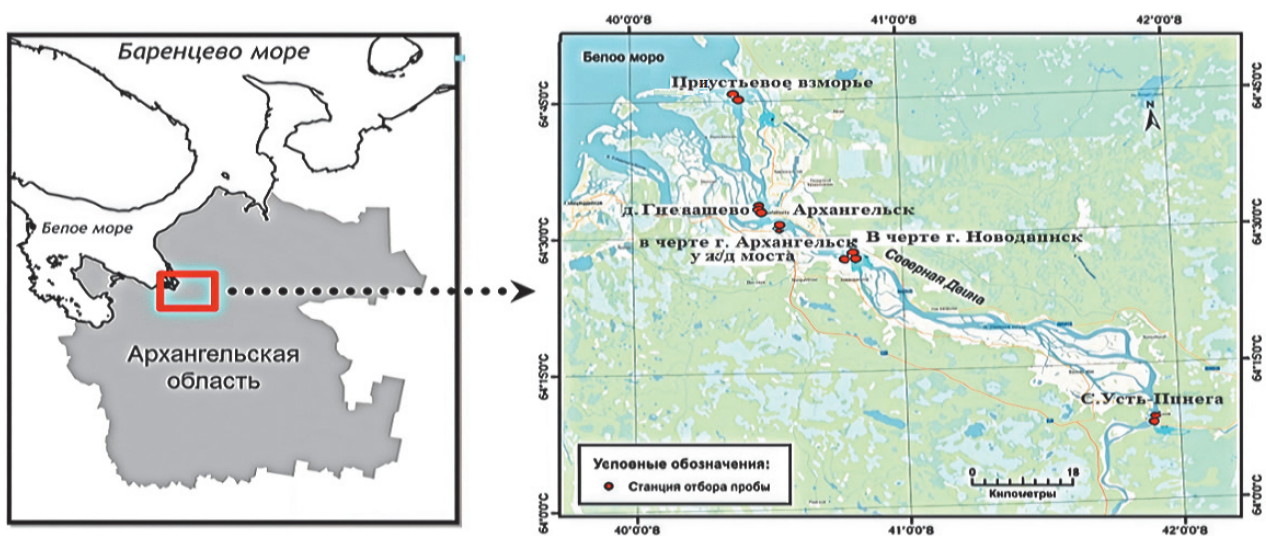


Рис. 1. Схема участков отбора проб: нижнее течение р. Северной Двины (Архангельская область)

Fig. 1. Scheme of sampling sites: lower reaches of the Northern Dvina River (Arkhangelsk Region)

Пробы грунта отбирались дночерпателем Петерсена с площадью захвата 0,025 м². Промывка проводилась через мельничный газ № 23 с длиной стороны ячейки 0,333 мм. Отобранные организмы зообентоса фиксировались 4%-ным раствором формалина, нейтрализованным тетраборатом натрия (для большей сохранности донных организмов, имеющих кальциевые скелетные элементы). Камеральная обработка собранного материала осуществлялась в соответствии со стандартными методами [Руководство..., 1992]. Для таксономического определения организмов был использован стереоскопический микроскоп МБС-12, взвешивание каждой группы организмов проводилось на электронных весах KERN EW. В работе по определению донных животных использовались общепринятые определители [Чертопруд, Чертопруд, 2011; Определитель..., 2016]. Частоту встречаемости зообентоса в грунте определяли по методике А. И. Баканова [Баканов, 2005]. При выделении преобладающих видов учитывались численность и биомасса гидробионтов. Классификацию грунтов определяли в соответствии с ГОСТ [ГОСТ 25100-2020]. Определение массовой концентрации нефтепродуктов в донных отложениях выполняли согласно ПНД Ф 14.1:2:4.128-98; Ф 16.1:2.21-98 [Методика..., 2012а, б]. Связь численности и биомассы зообентоса с концентрацией нефтепродуктов оценивали с помощью коэффициента корреляции Спирмена (r) и рассчитывали его стандартную ошибку (m).

Результаты и обсуждение

Качественный состав зообентоса

В летние периоды 2023–2025 гг. в таксономическом составе зообентоса нижнего течения р. Северной Двины было обнаружено 28 видовых и надвидовых таксонов донных организмов. Наибольшее число таксонов зообентоса было отмечено летом 2023 г. (табл. 1).

Таксономический состав донных организмов в периоды отбора был представлен тремя группами: тип Annelida (30,4% всех обнаруженных видов – 2023 г.; 31,2% – 2024 г.; 26,3% – 2025 г.), тип Arthropoda (30,4% – 2023 г.; 20% – 2024 г.; 31,6% – 2025 г.) и тип Mollusca (39,2% – 2023 г.; 43,8% – 2024 г.; 42,1% – 2025 г.).

По частоте встречаемости зообентоса в грунте летом 2023 г. к константным таксонам (встречаемость более 50%) относились олигохеты (присутствовавшие в 100% проанализированных проб) и двустворчатые моллюски

(77,8%). Личинки хирономид (44,4%) и брюхоногие моллюски (33,3%) относились к второстепенным группам (частота встречаемости в пробах 25–50%). Мокрецы (22,2%), бокоплавы (22,2%), ручейники (11,1%) и пиявки (11,1%) относились к случайным группам зообентоса (частота встречаемости менее 25%). В летний период 2024 г. к константным таксонам относились хирономиды (90,9%), олигохеты (72,7%) и двустворчатые моллюски (54,5%). Во второстепенную группу входили только мокрецы (27,3%). К случайным группам зообентоса относились брюхоногие моллюски (18,2%), бокоплавы (9,1%) и пиявки (9,1%). Летом 2025 г. константные таксоны были представлены в основном олигохетами (100,0%) и хирономидами (80,0%), второстепенные группы – двустворчатыми (60,0%) и брюхоногими (30,0%) моллюсками, а также мокрецами (30,0%), случайные группы – ручейниками (20,0%), бокоплавами (10,0%) и пиявками (10,0%).

Полученные данные по изучению таксономического состава зообентоса в нижнем течении р. Северной Двины согласуются с результатами ранее проведенных исследований 2019 г. [Новоселов и др., 2022], где зообентос р. Северной Двины был представлен тремя крупными таксономическими группами: Arthropoda (37,5% всех обнаруженных видов), Mollusca (36,0%) и Annelida (21,3%), а также с работой по обобщению данных экологического мониторинга р. Северной Двины, проведенного с 1996 по 2019 г. [Студенова и др., 2023], где в нижнем течении р. Северной Двины олигохеты и личинки хирономид встречались в пробах ежегодно (кроме 1998 г.), и их частота встречаемости составляла 94,7%.

Количественный состав зообентоса

При анализе количественных показателей отобранные пробы зообентоса были подразделены на четыре района в 2023 г. и на пять районов в 2024–2025 гг. (добавили с. Усть-Пинега).

В летние периоды 2023–2025 гг. в черте г. Новодвинска максимальные средние значения численности (1930 экз./м²) и биомассы (1160,9 г/м²) были получены летом 2023 г. за счет двустворчатых моллюсков (в основном *Dreissena polymorpha*), численность которых от общей доли составляла 53,4%, а биомасса – 86,5% [Бурмагин, Матвеев, 2024]. Летом 2024 г. основу выборки по численности составляли олигохеты (67,4% – 440 экз./м²), по биомассе – двустворчатые моллюски (87,7% – 5,7 г/м²). Летом 2025 г. наиболее многочисленной группой являлись хирономиды (62,3% – 696 экз./м²),

Таблица 1. Таксономический состав зообентоса нижнего течения р. Северной Двины в летние периоды 2023–2025 гг.

Table 1. Taxonomic composition of zoobenthos in the lower reaches of the Northern Dvina River in the summer periods of 2023–2025

№ п/п No.	Таксономические группы / Taxonomic groups	Летний период / Summer period		
		2023	2024	2025
Тип Кольчатые черви (Annelida)				
Класс Малощетинковые черви (Oligochaeta)				
1	<i>Oligochaeta</i> sp.	+	+	+
2	<i>Tubifex newaensis</i> (Michaelsen, 1903)	+	–	+
3	<i>Tubifex</i> sp.	+	+	+
4	<i>Haplotaxis gordioides</i> (Hartmann, 1821)	–	–	+
5	<i>Tubificidae</i> sp.	+	+	–
6	<i>Naididae</i> sp.	+	+	–
7	<i>Limnodrilus</i> sp.	+	–	–
Класс Поясковые (Clitellata)				
8	<i>Hirudinea</i> sp.	+	+	–
9	<i>Glossiphonia complanata</i> (Linnaeus, 1758)	–	–	+
Тип Моллюски (Mollusca)				
Класс Двустворчатые (Bivalvia)				
10	<i>Sphaeriidae</i> sp.	+	–	+
11	<i>Anodonta anatina</i> (Linnaeus, 1758)	+	–	–
12	<i>Dreissena polymorpha</i> (Pallas, 1771)	+	+	+
13	<i>Pisidium amnicum</i> (O. F. Muller, 1774)	+	+	–
14	<i>Sphaerium rivicola</i> (Lamarck, 1818)	+	–	–
15	<i>Unio pictorum</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	–
16	<i>Euglesa</i> sp.	–	+	+
Класс Брюхоногие (Gastropoda)				
17	<i>Lymnaea</i> sp.	–	–	+
18	<i>Valvata</i> sp.	+	+	+
19	<i>Viviparus</i> sp.	+	–	+
20	<i>Viviparus viviparus</i> (Linnaeus, 1758)	–	+	+
21	<i>Bithynia tentaculata</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+
Тип Членистоногие (Arthropoda)				
Класс Высшие раки (Malacostraca)				
Отряд Бокоплавы (Amphipoda)				
22	<i>Gammarus</i> sp.	+	–	+
Класс Насекомые (Insecta)				
Отряд Двукрылые (Diptera)				
Семейство Комары-звонцы (Chironomidae)				
23	Chironomidae sp. lv.	+	+	+
24	<i>Chironomus plumosus</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+
Семейство Мокрецы (Ceratopogonidae)				
25	Ceratopogonidae sp. lv.	+	+	+
Отряд Ручейники (Trichoptera)				
26	<i>Sericostoma personatum</i> (Kirby & Spence, 1826)	+	–	+
27	Polycentropodidae sp. lv.	+	–	+
28	Sericostomatidae sp. lv.	+	–	–
Всего таксонов / Total		23	15	19

основу биомассы составляли брюхоногие моллюски (84,2% – 88,8 г/м²), главным образом за счет *Viviparus viviparus*. Средние значения зообентоса за летние периоды составляли: численность – 887 экз./м², биомасса – 56,0 г/м². Отметим, что при расчете средних значений не учитывались данные за лето 2023 г. по причине экстремально высоких величин численности и биомассы, формируемых в основном за счет моллюсков *Dreissena polymorpha*, для которых характерно образование плотных скоплений на дне водоема и обрастание на различных субстратах, в том числе и на технических сооружениях.

В районе железнодорожного моста в летний период 2024 г. были отмечены максимальные количественные показатели (2103 экз./м² и 922,5 г/м²), где по численности преобладали олигохеты (37,8% – 568 экз./м²) и по биомассе (92,8% – 855,9 г/м²) – двустворчатые моллюски. В летние периоды 2023 и 2025 гг. основу по численности зообентоса формировали олигохеты (47,1% – 270 экз./м² и 31,5% – 312 экз./м², соответственно). По биомассе в 2023 г. преобладали брюхоногие моллюски (66,9% – 177,5 г/м²) [Бурмагин, Матвеев, 2024], тогда как в 2025 г. – двустворчатые моллюски (56,5% – 34,9 г/м²). Средние значения зообентоса составляли: численность – 1192 экз./м², биомасса – 416,5 г/м².

В районе д. Гневашево наибольшие показатели численности (1280 экз./м²) и биомассы (11,4 г/м²) отмечены летом 2023 г., где преобладающими по численности группами были олигохеты (65,6% – 672 экз./м²) и хирономиды (22,6% – 415 экз./м²), по биомассе превалировали двустворчатые моллюски (65,8% – 7,5 г/м²) [Бурмагин, Матвеев, 2024]. Летом 2024 г. по численности преобладали хирономиды (64,7% – 350 экз./м²), по биомассе (80,0% – 3,2 г/м²) – двустворчатые моллюски. Летом 2025 г. по численности (56,5% – 682 экз./м²) и биомассе (58,1% – 1,8 г/м²) доминировали хирономиды. Средние значения зообентоса составляли: численность – 1040 экз./м², биомасса – 8,4 г/м².

В районе приустьевого взморья р. Северной Двины максимальные значения численности (1742 экз./м²) и биомассы (44,9 г/м²) были получены летом 2023 г., где наибольшие доли по численности составляли олигохеты (54,4% – 947 экз./м²), по биомассе – двустворчатые моллюски (59,4% – 26,7 г/м²) [Бурмагин, Матвеев, 2024]. В летний период 2024 г. хирономиды преобладали по численности (39,4% – 682 экз./м²), а олигохеты – по биомассе (39,0% – 4,8 г/м²). Летом

2025 г. основу по численности составляли хирономиды (40% – 284 экз./м²) и олигохеты (36,1% – 256 экз./м²), по биомассе преобладали ручейники (45,0% – 2,7 г/м²). Средние значения зообентоса составляли: численность – 1463 экз./м², биомасса – 29,8 г/м².

В районе с. Усть-Пинега максимальные показатели численности (1549 экз./м²) и биомассы (3,7 г/м²) зообентоса были отмечены летом 2025 г. На данной станции в основном доминировали хирономиды, которые являлись преобладающей группой по численности (86,2% и 74,3%) и по биомассе (88,9% и 56,8%) в 2024–2025 гг. Средние значения зообентоса составляли: численность – 1390 экз./м², биомасса – 3,7 г/м² (рис. 2).

Значения численности по станциям в летний период 2023–2025 гг. варьировали в пределах от 482 экз./м² (лето 2023 г., в черте у ж/д моста) до 1930 экз./м² (лето 2023 г., район в черте г. Новодвинска). Значения биомассы изменялись от 3,1 г/м² (лето 2025 г., район д. Гневашево) до 1491,6 г/м² (лето 2023 г., район в черте г. Новодвинска).

Таким образом, наибольшие значения численности и биомассы в нижнем течении р. Северной Двины в летние периоды 2023–2025 гг. по всем исследованным станциям были отмечены в черте г. Новодвинска летом 2023 г. за счет большого количества двустворчатых моллюсков. У железнодорожного моста максимальные значения количественных показателей за периоды исследований наблюдались летом 2024 г., в районе д. Гневашево – летом 2023 г., в приустьевом взморье – летом 2023 г. и в с. Усть-Пинега – летом 2025 г.

В целом наибольшие доли по численности и биомассе за весь период исследований имели представители олигохет, личинок хирономид, двустворчатых и брюхоногих моллюсков.

Данные результаты сопоставляются с работами М.А. Студеновой и др. [Студенова и др., 2021, 2023] по изучению дельты и русла р. Северной Двины, где в дельте реки численность беспозвоночных с 2012 по 2018 г. варьировала в пределах от 640 экз./м² (2018 г.) до 16573 экз./м² (2014 г.), а биомасса – от 0,29 (2017 г.) до 25,3 г/м² (2014 г.). В русле р. Северной Двины (в низовьях) за период с 1996 по 2019 г. численность варьировала от 50 экз./м² (1998 г.) до 10840 экз./м² (2007 г.), биомасса от 0,01 г/м² (1998 г.) до 4,92 г/м² (1995 г.). Согласно обоим исследованиям, как по численности, так и по биомассе основную часть зообентоса составляли олигохеты и личинки хирономид.

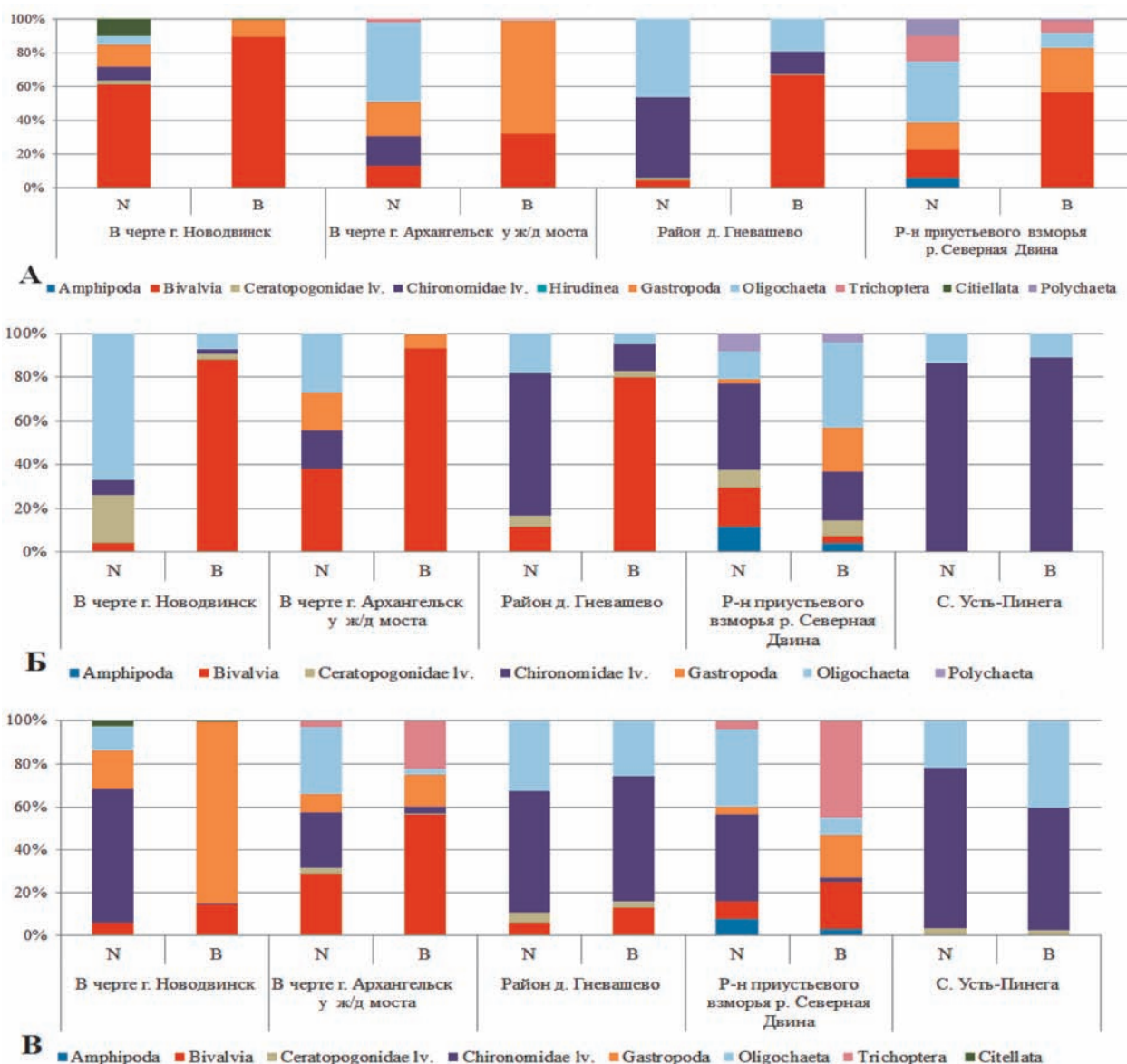


Рис. 2. Численность (N) и биомасса (B) зообентоса по станциям в нижнем течении р. Северной Двины за летние периоды 2023 (А), 2024 (Б), 2025 (В) гг.

Fig. 2. Abundance (N) and biomass (B) of zoobenthos by stations in the lower reaches of the Northern Dvina River for the summer periods of 2023 (A), 2024 (B), and 2025 (B)

Концентрация нефтепродуктов в донных отложениях

Как установлено в работах [Климовский, Быков, 2020; Климовский, Матвеев, 2023], в донных отложениях нижнего течения р. Северной Двины преобладают песчаные фракции.

Донные отложения на участке в районе с. Усть-Пинега представлены однокомпонентными песчаными грунтами (содержание песка более 70%) светло-коричневого цвета. В районе г. Новодвинска грунты имеют двухкомпонентный песчано-алевритовый состав, где

содержание каждой из групп превышает 30%. На участке в районе железнодорожного моста донные отложения были представлены в виде илистого песка серого цвета [Климовский, Быков, 2020].

Следует отметить, что содержание нефтепродуктов в донных отложениях российскими нормативными документами не регламентируется. Согласно литературным источникам [Никаноров, Страдомская, 2008], сублетальные и пороговые эффекты для гидробионтов проявляются при их концентрации в воде от 1 мкг/л; в донных отложениях – от 10 до 100 мкг/г.

Пространственное распределение нефтепродуктов в донных отложениях р. Северной Двины неоднородно. Как показали исследования, способность донных отложений к адсорбции нефти зависит от их гранулометрического состава, степени плотности, дисперсности и связности частиц [Климовский и др., 2020].

Исходя из полученных данных в 2023 г. содержание нефтепродуктов в исследуемых пробах изменялось незначительно – от 0,5 до 1,9 мг/кг.

По результатам 2024 г. концентрация данного загрязняющего вещества повысилась, и диапазон составил от 7,5 до 28,3 мг/кг. Минимальные концентрации (7,5–9,3 мг/кг) отмечались на участке в районе д. Гневашево. Станции отбора образцов были расположены на песчаной косе, прилегающей к главному фарватеру р. Северной Двины. Этот участок, ничем не защищенный, во время весеннего таяния льда и подъема уровня воды сильно подвержен разрушительному физическому влиянию движущихся ледяных масс.

По данным 2025 г. содержание загрязняющего вещества в исследуемом объекте составляло в среднем 16,7 мг/кг. Распределение нефтепродуктов в донных отложениях было однородным. Максимальное значение (25,3 мг/кг) зафиксировано в черте г. Архангельска (железнодорожный мост). Максимальные значения в данном районе отмечались и в других работах [Климовский и др., 2020; Климовский, Матвеев, 2023]. Этот район подвержен значительному техногенному влиянию, связанному с судоходством и транспортировкой грузов. Согласно литературным данным [Климовский, 2021], максимальная аккумуляция нефтепродуктов свойственна илистым грунтам, тогда как минимальная характерна для галечно-гравийных песков. Однако в 2024 г. в зоне приустьевого взморья был зафиксирован случай, выбивающийся из этой закономерности: высокая сорбция наблюдалась в пробе крупнозернистого песка. Повышенные концентрации, возможно, связаны с интенсивным судоходством на данном участке (табл. 2).

Таблица 2. Концентрация нефтепродуктов в донных отложениях в нижнем течении р. Северной Двины в летний период 2023–2025 гг.

Table 2. Concentration of petroleum products in bottom sediments in the lower reaches of the Northern Dvina River in the summer periods of 2023–2025

Участок Location	№ п/п No.	Глубина, м Depth, m	Тип грунта (донные отложения) Type of bottom	Летний период / Summer period		
				2023	2024	2025
				Концентрация нефтепродуктов, мг/кг Concentration of petroleum products, mg/kg		
В черте г. Новодвинска The city of Novodvinsk	1	14	Илистый песок Silty sand	0,7	15,4	14,4
	2	7,5	Песок Sand	0,7	12,3	16,9
	3	5,5		1,0	–	–
Железнодорожный мост Railway bridge	1	12	Илистый песок Silty sand	1,9	12,1	25,3
В районе д. Гневашево The village of Gnevashevo	1	5,8	Илистый песок Silty sand	1,0	7,5	18,9
	2	2,3		0,6	8,3	19,8
	3	1,3	Песок Sand	0,9	9,3	14,8
Район приустьевого взморья The area of the pre-estuary coast	1	7,2	Крупнозернистый песок Coarse-grained sand	0,5	28,3	14,1
	2	1,6	Ил Silt	0,8	15,0	15,1
С. Усть-Пинега Ust-Pinega village	1	1,9	Илистый песок Silty sand	–	22,4	13,0
	2	11,1	Илистый песок Silty sand		12,9	–
	3	21,8	Глина-песок Clay-sand		13,2	14,9

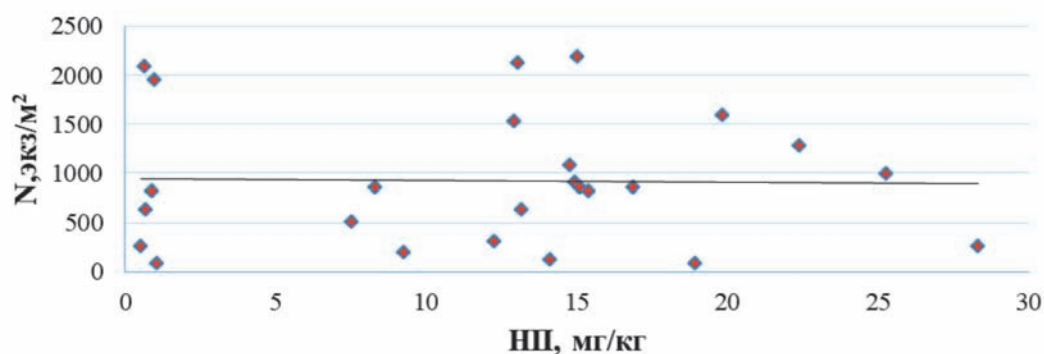


Рис. 3. Связь численности зообентоса (экз./м²) в нижнем течении р. Северной Двины с содержанием нефтепродуктов (мг/кг) в донных отложениях (2023–2025 гг.)

Fig. 3. Relationship between zoobenthos abundance (ind./m²) and petroleum products (mg/kg) in bottom sediments of the lower reaches of the Northern Dvina River (2023–2025)

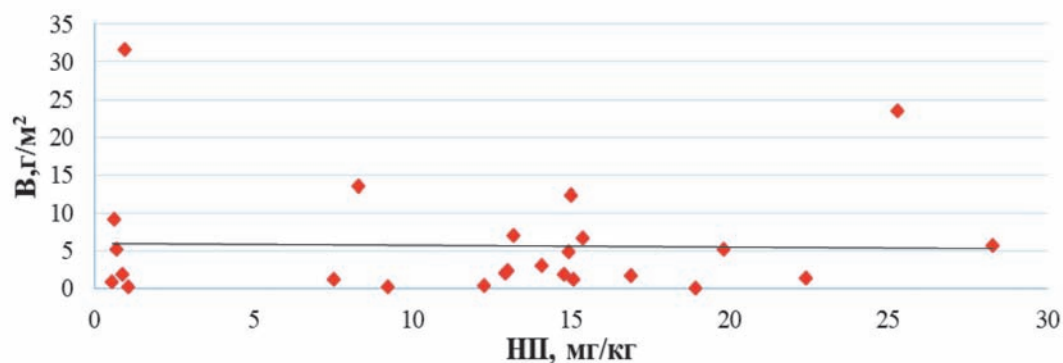


Рис. 4. Связь биомассы зообентоса (г/м²) в нижнем течении р. Северной Двины с содержанием нефтепродуктов (мг/кг) в донных отложениях (2023–2025 гг.)

Fig. 4. Relationship between zoobenthos biomass (g/m²) and petroleum products (mg/kg) in bottom sediments of the lower reaches of the Northern Dvina River (2023–2025)

Графики отражают связь количественных показателей зообентоса и содержания нефтепродуктов в донных отложениях в нижнем течении р. Северной Двины за летний период 2023–2025 гг. Отметим, что на графиках из 30 точек для анализа были отобраны 25, так как значения на 5 исключенных точках не являлись репрезентативными для большинства исследованных участков. Коэффициент корреляции Спирмена по численности составлял 0,097, его стандартная ошибка – 0,208 (рис. 3), а по биомассе – 0,103, стандартная ошибка – 0,207 (рис. 4).

Общий тренд на графиках свидетельствует о том, что за летние периоды 2023–2025 гг. практически отсутствует связь между количественными показателями зообентоса и нефтепродуктами. Отсутствие зависимости численности и биомассы зообентоса от концентрации нефтепродуктов может объясняться такими

причинами, как различная скорость ответной реакции организмов зообентоса на воздействие загрязнителя или смена с увеличением содержания нефтепродуктов в донных отложениях преобладающих групп зообентоса в составе донных биоценозов, выражающаяся в изменении численности и биомассы донных организмов. На обследованных участках по численности в основном преобладают олигохеты и личинки хирономид, согласно ранее приведенным литературным источникам, данные гидробионты более приспособлены к загрязнению нефтепродуктами, чем другие. Однако, исходя из графиков (см. рис. 3–4), даже при повышенной концентрации нефтепродуктов по биомассе преобладали моллюски, которые менее устойчивы к загрязнению, чем олигохеты и хирономиды. *Dreissena polymorpha*, как мы указывали ранее, проявляет наибольшую толерантность к воздействию

нефтепродуктов в донных отложениях, чем другие двустворчатые моллюски, но по биомассе заметную долю среди моллюсков также играли и моллюски *Unio pictorum* и *Viviparus viviparus*. Возможно, преобладание моллюсков по биомассе обусловлено типом грунта р. Северной Двины, где преобладают песчаные фракции. Данные типы субстрата являются оптимальными для прикрепления и закапывания моллюсков, а также им свойственна низкая аккумуляция нефтепродуктов.

Заключение

В нижнем течении р. Северной Двины за летние периоды 2023–2025 гг. в таксономическом составе зообентоса всего было обнаружено 28 видовых и надвидовых таксонов донных беспозвоночных (2023 г. – 23 таксона, 2024 г. – 15 таксонов, 2025 г. – 19 таксонов). Таксономический состав – три группы: Annelida, Arthropoda, Mollusca. Среди данных групп наибольшие доли по численности и биомассе за весь период исследований имели представители олигохет (также присутствовавшие в 100 % проанализированных проб в 2023 г., 72,7 % – 2024 г., 100 % – 2025 г.), личинок хирономид (44,4 % – 2023 г., 90,9 % – 2024 г., 80,0 % – 2025 г.), двустворчатых (77,8 % – 2023 г., 54,5 % – 2024 г., 60,0 % – 2025 г.) и брюхоногих (33,3 % – 2023 г., 18,2 % – 2024 г., 30,0 % – 2025 г.) моллюсков.

Значения численности по станциям варьировали в пределах от 482 экз./м² (лето 2023 г., у железнодорожного моста) до 1930 экз./м² (лето 2023 г., район в черте г. Новодвинска). Значения биомассы изменялись от 3,1 г/м² (лето 2025 г., район д. Гневашево) до 1160,9 г/м² (лето 2023 г., район в черте г. Новодвинска). Максимальные значения численности и биомассы по всем исследованным станциям были зафиксированы в черте г. Новодвинска летом 2023 г. за счет большого количества двустворчатых моллюсков. У железнодорожного моста максимальные значения количественных показателей за периоды исследований были отмечены летом 2024 г., в районе д. Гневашево – летом 2023 г., в приустьевом взморье – летом 2023 г. и в с. Усть-Пинега – летом 2025 г. Исходя из полученных данных, максимальные концентрации нефтепродуктов в донных отложениях отмечались в 2024 г. на участке приустьевого взморья (28,3 мг/кг) и 2025 г. – в районе железнодорожного моста (25,3 мг/кг). Данные участки расположены на песчаной косе и подвержены значительному техногенному влиянию, связанному с судоходством и транспортировкой грузов.

С 2023 по 2025 г. наблюдается практически полное отсутствие связи между количественными показателями зообентоса и концентрацией нефтепродуктов.

Литература

- Баканов А. И. Количественная оценка доминирования в экологических сообществах // Количественные методы экологии и гидробиологии: Сб. науч. трудов / Ред. Г. С. Розенберг. Тольятти: СамНЦ РАН, 2005. С. 37–68.
- Бурмагин М. В., Матвеев Н. Ю. Качественный и количественный состав зообентоса низовьев реки Северная Двина в 2023 году // Труды Карельского научного центра РАН. 2024. № 3. С. 86–96. doi: 10.17076/есo1880
- Воробьев Д. С. Влияние нефти и нефтепродуктов на макрозообентос // Известия Томского политехнического университета. 2006. Т. 309, № 3. С. 42–45.
- Галинуров И. Р., Сафаров А. М., Островская Ю. В., Смирнова Т. П., Хатмуллина Р. М., Сафарова В. И. Оценка отдаленных последствий нефтяного загрязнения паводково-пойменных комплексов малых рек // Электронный научный журнал Нефтегазовое дело. 2011. № 2. 152 с.
- ГОСТ 25100-2020. Грунты. Классификация. М., 2020. 41 с.
- Кириевская Д. В. Зообентос Чукотского моря: современное состояние и тенденции антропогенной нагрузки // Принципы экологии. 2017. № 2. С. 15–27.
- Климовский Н. В. Пространственная и сезонно-годовая динамика поллютантов в воде и донных отложениях Белого моря: Дис. ... канд. геогр. наук. М., 2021. 160 с.
- Климовский Н. В., Быков В. М. Гранулометрический состав донных отложений в нижнем течении р. Северная Двина // Астраханский вестник экологического образования. 2020. № 4 (58). С. 63–66. doi: 10.36698/2304-5957-2020-19-4-63-66
- Климовский Н. В., Матвеев Н. Ю. Характеристика загрязнения поверхностных вод и донных отложений нефтяными углеводородами нижнего течения р. Северная Двина // Экологическая химия. 2023. № 32 (4). С. 199–207.
- Климовский Н. В., Матвеев Н. Ю., Новоселов А. П. Современное экологическое состояние низовьев р. Северной Двины (по материалам гидрохимической съемки 2019 г.) // Вода и экология: проблемы и решения. 2020. № 2 (82). С. 79–92. doi: 10.23968/2305-3488.2020.25.2.79-92
- Клишин А. Ю. Нарушения органов и тканей моллюсков рода *Unio* под воздействием нефти // Труды ВНИРО. 2016. Т. 162. С. 82–86.
- Константинов А. С. Общая гидробиология. М.: Высшая школа, 1986. 472 с.
- Коршунова Т. Ю., Логинов О. Н. Нефтяное загрязнение водной среды: особенности, влияние на различные объекты гидросферы, основные методы очистки // Экобиотех. 2019. Т. 2, № 2. С. 157–174.

Кузнецов А. Н., Федоров Ю. А. Нефтяные компоненты в устьевой области р. Дон и в Азовском море (Результаты многолетних исследований) // Водные ресурсы. 2014. Т. 41, № 1. С. 49–59.

Ларин А. А., Павленко Л. Ф., Корпакова И. Г. Накопление загрязняющих веществ в моллюсках из юго-восточного района Азовского моря // Защита окружающей среды в нефтегазовом комплексе. 2009. № 1. С. 45–48.

Липпо И. Е. Основные аспекты использования двустворчатых моллюсков-фильтраторов в аквабиотехнологиях // Международный научно-исследовательский журнал. 2025. № 8 (158). С. 1–7. doi: 10.60797/IRJ.2025.158.49

Методика ПНД Ф 14.1:2.4.128-98. Методика измерений массовой концентрации нефтепродуктов в пробах природных, питьевых, сточных вод флуориметрическим методом на анализаторе жидкости «Флюорат-02». М., 2012а. 25 с.

Методика ПНД Ф 16.1:2.21-98. Методика выполнения измерений массовой доли нефтепродуктов в пробах почв и грунтов флуориметрическим методом на анализаторе жидкости «Флюорат-02». М., 2012б. 25 с.

Никаноров А. М., Соколова Л. П., Решетняк О. С., Кондакова М. Ю., Даниленко А. О. Антропогенная нагрузка на устьевую область р. Северная Двина // Метеорология и гидрология. 2010. № 4. С. 75–84.

Никаноров А. М., Страдомская А. Г. Проблемы нефтяного загрязнения пресноводных экосистем. Ростов-на-Дону: НОК, 2008. 222 с.

Новоселов А. П., Студенов И. И. Факторы техногенного воздействия на бассейн реки Северной Двины // Вестник Северного (Арктического) федерального университета. Сер. Естественные науки. 2014. № 2. С. 32–40.

Новоселов А. П., Имант Е. Н., Артемьев С. Н., Матвеев Н. Ю., Матвеева А. Д. Современное состояние планктонных и бентосных сообществ устьевой области реки Северная Двина // Экология. 2022. Т. 60, № 3. С. 32–40. doi: 10.31857/S0367059722030088

Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. Т. 2. Зообентос / Под ред. В. Р. Алексеева, С. Я. Цалолихина. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2016. 457 с.

Руководство по гидробиологическому мониторингу пресноводных экосистем / Под ред. В. А. Абакумова. СПб.: Гидрометеиздат, 1992. 319 с.

Студенова М. А., Студенов И. И., Чулов Д. В. Зообентос русла реки Северная Двина // Теоретическая и прикладная экология. 2023. № 2. С. 147–154. doi: 10.25750/1995-4301-2023-2-147-154

Студенова М. А., Студенов И. И., Чулов Д. В., Самодов А. С. Зообентос дельты реки Северная Двина // Теоретическая и прикладная экология. 2021. № 2. С. 60–65. doi: 10.25750/1995-4301-2021-2-060-065

Томилина И. И., Михайлова Л. В., Рыбина Г. Е., Акатьева Т. Г. Влияние загрязненных нефтепродуктами донных отложений на планктонных и бентосных ракообразных // Токсикологический вестник. 2009. № 2 (95). С. 28–31.

Холмогорова Н. В. Воздействие нефтяных углеводородов на сообщества донных беспозвоночных

малых рек Удмуртии // Вестник Удмуртского университета. Сер. Биология. Науки о Земле. 2007. № 10. С. 47–56.

Чертопруд М. В., Чертопруд Е. С. Краткий определитель беспозвоночных пресных вод центра Европейской России. 4-е изд., испр. и доп. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2011. 185 с.

References

Abakumov V. A. (ed.). Manual on hydrobiological monitoring of freshwater ecosystems. St. Petersburg: Gidrometeoizdat; 1992. 319 p. (In Russ.)

Alekseev V. R., Tsalolikhin S. Ya. (eds.). A key to zooplankton and zoobenthos of fresh waters of European Russia. Vol. 2. Zoobenthos. Moscow: KMK; 2016. 457 p. (In Russ.)

Bakanov A. I. Quantitative assessment of dominance in ecological communities. *Kolichestvennye metody ekologii i gidrobiologii = Quantitative methods in ecology and hydrobiology. Proceed.* Tolyatti: SamNTs RAN; 2005. P. 37–68. (In Russ.)

Burmagin M. V., Matveev N. Yu. Qualitative and quantitative composition of zoobenthos in the lower reaches of the Northern Dvina River in 2023. *Trudy Karelskogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS.* 2024;3:86–96. (In Russ.). doi: 10.17076/eco1880

Chertoprud M. V., Chertoprud E. S. A concise guide to freshwater invertebrates of central European Russia. 4th ed., rev. and enl. Moscow: KMK; 2011. 185 p. (In Russ.)

Galinurov I. R., Safarov A. M., Ostrovskaya Yu. V., Smirnova T. P., Khatmullina R. M., Safarova V. I. Assessment of long-term consequences of oil pollution in floodplain and terrace complexes of small rivers. *Oil and Gas Business: Electronic Scientific Journal.* 2011;2:152. (In Russ.)

GOST 25100-2020. Soils. Classification. Moscow; 2020. 41 p. (In Russ.)

Kholmogorova N. V. Impact of petroleum hydrocarbons on benthic invertebrate communities in small rivers of Udmurtia. *Bulletin of Udmurt University. Ser. Biology. Earth Sciences.* 2007;10:47–56. (In Russ.)

Kirievskaya D. V. Zoobenthos of the Chukchi Sea: current state and trends of anthropogenic impact. *Principles of Ecology.* 2017;2:15–27. (In Russ.)

Klimovskii N. V. Spatial and seasonal-interannual dynamics of pollutants in water and bottom sediments of the White Sea: PhD (Cand. of Geogr.) thesis. Moscow; 2021. 160 p. (In Russ.)

Klimovskii N. V., Bykov V. M. Grain-size composition of bottom sediments in the lower reaches of the Northern Dvina River. *Astrakhan Bulletin of Environmental Education.* 2020;4(58):63–66. (In Russ.). doi: 10.36698/2304-5957-2020-19-4-63-66

Klimovskii N. V., Matveev N. Yu. Characteristics of surface water and bottom sediment pollution by petroleum hydrocarbons in the lower reaches of the Northern Dvina River. *Ecological Chemistry.* 2023;32(4):199–207. (In Russ.)

Klimovskii N. V., Matveev N. Yu., Novoselov A. P. Current ecological state of the lower reaches of the

Northern Dvina River (based on hydrochemical survey data of 2019). *Water and Ecology: Problems and Solutions*. 2020;2(82):79–92. (In Russ.). doi: 10.23968/2305-3488.2020.25.2.79-92

Klishin A. Yu. Disorders of organs and tissues of bivalves of the genus *Unio* under oil exposure. *Proceedings of VNIRO*. 2016;162:82–86. (In Russ.)

Konstantinov A. S. General hydrobiology. Moscow: Vysshaya Shkola; 1986. 472 p. (In Russ.)

Korshunova T. Yu., Loginov O. N. Oil pollution of the aquatic environment: features, impact on various components of the hydrosphere, main remediation methods. *Ecobiotech*. 2019;2(2):157–174. (In Russ.)

Kuznetsov A. N., Fedorov Yu. A. Petroleum components in the Don River estuary and the Sea of Azov (results of long-term studies). *Water Resources*. 2014;41(1):49–59. (In Russ.)

Larin A. A., Pavlenko L. F., Korpakova I. G. Accumulation of pollutants in molluscs from the southeastern area of the Sea of Azov. *Environmental Protection in the Oil and Gas Sector*. 2009;1:45–48. (In Russ.)

Lippo I. E. Key aspects of using filter-feeding bivalves in aquabiotechnology. *International Research Journal*. 2025;8(158):1–7. (In Russ.). doi: 10.60797/IRJ.2025.158.49

Nikanorov A. M., Sokolova L. P., Reshetnyak O. S., Kondakova M. Yu., Danilenko A. O. Anthropogenic impact on the estuary of the Northern Dvina River. *Metecology and Hydrology*. 2010;4:75–84. (In Russ.)

Nikanorov A. M., Stradomskaya A. G. Problems of oil pollution of freshwater ecosystems. Rostov-on-Don: NOK; 2008. 222 p. (In Russ.)

Novoselov A. P., Studenov I. I. Factors of technogenic impact on the Northern Dvina River basin. *Bulletin of*

the Northern (Arctic) Federal University. Series "Natural Sciences". 2014;2:32–40. (In Russ.)

Novoselov A. P., Imant E. N., Artem'ev S. N., Matveev N. Yu., Matveeva A. D. Current state of planktonic and benthic communities in the estuary of the Northern Dvina River. *Russian Journal of Ecology*. 2022;60(3):32–40. (In Russ.). doi: 10.31857/S0367059722030088

Procedure PND F 14.1:2:4.128–98. Procedure for measuring the mass concentration of petroleum products in samples of natural, drinking, and waste water by the fluorimetric method using a Fluorat-02 liquid analyser. Moscow; 2012a. 25 p. (In Russ.)

Procedure PND F 16.1:2.21–98. Procedure for measuring the mass fraction of petroleum products in soil and sediment samples by the fluorimetric method using a Fluorat-02 liquid analyser. Moscow; 2012b. 25 p. (In Russ.)

Studenova M. A., Studenov I. I., Chupov D. V. Zoobenthos of the main channel of the Northern Dvina River. *Theoretical and Applied Ecology*. 2023;2:147–154. (In Russ.). doi: 10.25750/1995-4301-2023-2-147-154

Studenova M. A., Studenov I. I., Chupov D. V., Samodov A. S. Zoobenthos of the Northern Dvina River delta. *Theoretical and Applied Ecology*. 2021;2:60–65. (In Russ.). doi: 10.25750/1995-4301-2021-2-060-065

Tomilina I. I., Mikhailova L. V., Rybina G. E., Aka-tieva T. G. Effect of bottom sediments contaminated with petroleum products on planktonic and benthic crustaceans. *Toxicological Review*. 2009;2(95):28–31. (In Russ.)

Vorob'ev D. S. Effect of oil and petroleum products on macrozoobenthos. *Izvestiya Tomskogo politekhnicheskogo universiteta = Bulletin of Tomsk Polytechnic University*. 2006;309(3):42–45. (In Russ.)

Поступила в редакцию / received: 06.02.2026; принята к публикации / accepted: 14.04.2026.
Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов / The authors declare no conflict of interest.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Бурмагин Максим Валентинович

стажер-исследователь лаборатории
эволюционной экологии и геномики гидробионтов

e-mail: 98maxbur12@gmail.com

Климовский Николай Владимирович

канд. геогр. наук, старший научный сотрудник лаборатории
эволюционной экологии и геномики гидробионтов

e-mail: klimovskiy.nikolay@yandex.ru

CONTRIBUTORS:

Burmagin, Maksim

Trainee Researcher

Klimovskiy, Nikolai

Cand. Sci. (Geog.), Senior Researcher

УДК 579.695

НОВЫЕ КОНСОРЦИУМЫ МИКРООРГАНИЗМОВ ДЛЯ ПЕРЕРАБОТКИ ОСАДКОВ СТОЧНЫХ ВОД

Б. Р. Исламов*, Е. Ю. Шульга, И. А. Дегтярева,
Г. Ф. Рахманова, Ш. З. Валидов

Лаборатория молекулярно-генетических и микробиологических методов КазНЦ РАН,
ФИЦ «Казанский научный центр РАН» (ул. Оренбургский тракт, 20А, Казань,
Республика Татарстан, Россия, 420059), *bah-islam80@mail.ru

Из осадков сточных вод (ОСВ) выделены 35 штаммов бактерий, из которых семь изолятов относятся ко II группе риска, один – к I группе. Видовая идентификация бактерий определена на основании последовательности 16S рРНК. Затем непатогенные штаммы (по классификации DSMZ) проверены на наличие ферментативных активностей (амилазной, липазной, протеазной, фитазной, целлюлолитической). Из девяти перспективных по этим показателям штаммов созданы два консорциума для переработки ОСВ – МГ1 (на основе четырех штаммов: *Bacillus subtilis* штамм BAS21, *Priestia megaterium* штамм BAS22, *Pseudomonas baetica* штамм BAS23, *Streptomyces albidoflavus* штамм BAS24) и МГ2 (состав консорциума МГ1, к которому добавлены пять термотолерантных штаммов: *Bacillus subtilis* штамм BAS15, *Bacillus licheniformis* штамм BAS16, *Bacillus subtilis* штамм BAS17, *Caldibacillus kokeshiiformis* штамм BAS18, *Ureibacillus suwonensis* штамм BAS019). Сравнение новых консорциумов проведено с коммерческим препаратом Аквавицин-А. В контроле доля органического вещества в начале составляет 13,21 % и практически не изменяется к концу эксперимента – 13,05 %. В результате обработки в опытных вариантах наблюдается снижение количества этого показателя. Наилучшие результаты отмечены при использовании консорциума МГ1, где содержание органического вещества снижается до 9,04 %, при добавлении Аквавицина-А и МГ2 – уменьшение незначительно (11,16 и 11,59 %, соответственно). По двум показателям – численности микрофлоры и количества органического вещества – именно консорциум МГ1 заметно влияет на состав ОСВ и превосходит Аквавицин-А. При проведении анализа газов в образцах ОСВ установлено, что консорциум МГ1 в отличие от промышленного препарата полностью удаляет аммиак, метиламин и пирролидин. Полученные данные свидетельствуют о перспективности использования новых консорциумов в переработке ОСВ.

Ключевые слова: сточные воды; осадки; микроорганизмы; консорциум; ферментативная активность

Для цитирования: Исламов Б. Р., Шульга Е. Ю., Дегтярева И. А., Рахманова Г. Ф., Валидов Ш. З. Новые консорциумы микроорганизмов для переработки осадков сточных вод // Труды Карельского научного центра РАН. 2026. № 7. С. 167–177. doi: 10.17076/eco2251

Финансирование. Настоящее исследование выполнено в рамках гранта Министерства науки и высшего образования Российской Федерации № 075-15-2024-646 от 12 июля 2024 г.

**B. R. Islamov*, E. Yu. Shulga, I. A. Degtyareva, G. F. Rakhmanova,
Sh. Z. Validov. NEW MICROBIAL CONSORTIA FOR WASTEWATER
SLUDGE TREATMENT**

*Laboratory of Molecular Genetic and Microbiological Methods, Kazan Research Center,
Russian Academy of Sciences (20A Orenburgskii Trakt, 420059 Kazan, Tatarstan,
Russia), *bah-islam80@mail.ru*

Thirty-five bacterial strains were isolated from wastewater sludge, with seven of the isolates belonging to risk group II and one to group I. The bacteria were identified to species based on the 16S rRNA sequence. Then, non-pathogenic strains (according to the DSMZ classification) were tested for the presence of enzymatic activities (amylase, lipase, protease, phytase, cellulolytic). Proceeding from the findings, two consortia for wastewater treatment were created from nine strains that were regarded promising: MG1 (based on four strains: *Bacillus subtilis* strain BAS21, *Priestia megaterium* strain BAS22, *Pseudomonas baetica* strain BAS23, *Streptomyces albidoflavus* strain BAS24) and MG2 (MG1 consortium plus five thermotolerant strains: *Bacillus subtilis* strain BAS15, *Bacillus licheniformis* strain BAS16, *Bacillus subtilis* strain BAS17, *Caldibacillus kokeshiiformis* strain BAS18, *Ureibacillus suwonensis* strain BAS18). The new consortia were compared against the commercial Aquavacin-A product. In the control, the percentage of organic matter at the beginning was 13.21 % and remained practically unchanged by the end of the experiment – 13.05 %. The experimental treatments reduced this proportion. The best results were observed when using the MG1 consortium, where the organic matter content was reduced to 9.04 %; when adding Aquavacin-A and MG2, the reduction was insignificant (11.16 and 11.59 %, respectively). Two parameters of wastewater sludge – microbial numbers and the amount of organic matter – were significantly influenced by the MG1 consortium, which outperformed Aquavacin-A. The analysis of gases in sludge samples showed that the MG1 consortium, unlike the industrial product, completely removed ammonia, methylamine, and pyrrolidine. The findings indicate that the new consortia hold promise for wastewater sludge processing.

Keywords: wastewater; sludge; microorganisms; consortium; enzymatic activity

For citation: Islamov B. R., Shulga E. Yu., Degtyareva I. A., Rakhmanova G. F., Validov Sh. Z. New microbial consortia for wastewater sludge treatment. *Trudy Karelskogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2026. No. 7. P. 167–177. doi: 10.17076/eco2251

Funding. This study was carried out within a grant from the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation, No. 075-15-2024-646 dated July 12, 2024.

Введение

Для урбанизированных территорий очистка осадков сточных вод (ОСВ) и утилизация образующихся отходов являются глобальной проблемой [Anjum et al., 2016]. ОСВ – это источник загрязнения всех природных сред (атмосферного воздуха, поверхностных и грунтовых вод, почв). Они влияют на трофическую цепь, негативно воздействуя на окружающую среду и здоровье человека. В таких осадках отмечается высокое содержание солей тяжелых металлов, серосодержащих и хлорсодержащих соединений, различных поллютантов, вредных организмов, гельминтов, патогенной микрофлоры, что усложняет процессы их переработки и утилизации. Наиболее распространенной в практике очистки хозяйственно-бытовых и промышленных сточных вод является

биологическая очистка, которая сталкивается с проблемой, не позволяющей в большинстве случаев обеспечить требуемую степень ее эффективности.

Согласно отчету Европейской комиссии в 2008 г. в государствах – членах Европейского Союза произведено более 10 млн т сухих отходов ила, в 2020 г. количество этих отходов возросло до 13 млн т. При этом в Российской Федерации ежегодно необходимо утилизировать 3 млн т [Hudcova et al., 2019].

Осадки сточных вод можно переработать и использовать в качестве источника энергии и/или ресурсов [Tarpani, Azaragic, 2018]. Методы обработки и утилизации ОСВ важны для защиты окружающей среды из-за содержания остаточных органических загрязнителей, тяжелых металлов и патогенных микроорганизмов. Использование на очистных сооружениях

различных процессов обработки сточных вод (физических, механических, химических и биологических) представляется ключевым фактором для удаления загрязняющих веществ из осадка [Anjum et al., 2016] и соответствует строгим законодательным требованиям к сбросам или повторному использованию сточных вод [Hou et al., 2021]. В зависимости от качества сырого осадка сточных вод используемые технологии на очистных сооружениях могут влиять на конечные характеристики ОСВ [Turlej, Banaś, 2018].

Роль микроорганизмов в очистке ОСВ значима. Существуют два вида сбраживания при очистке ОСВ – анаэробное и аэробное. Анаэробное сбраживание считается высокоэффективной технологией из-за возможности совместного сбраживания с органическими отходами. Оно продолжает играть основополагающую роль, так как позволяет удалять патогены, преобразовывать летучие вещества в биогаз, получать стабильные твердые биоматериалы, а также обеспечивает рекуперацию энергии в виде метана с ограниченным воздействием на окружающую среду. Во многих странах и регионах именно анаэробное сбраживание применяется интенсивно. Так, в Калифорнии 82 % от общего числа очистных сооружений применяют эту технологию для стабилизации ила. На этапе гидролиза контролируется скорость анаэробного сбраживания [Pratap et al., 2024]. В целом метод состоит из нескольких биохимических процессов, таких как гидролиз, ацидогенез, ацетогенез и метаногенез [Shrestha et al., 2020].

Может быть применен ряд предварительных обработок, способствующих высвобождению внеклеточных и внутриклеточных органических соединений [Yang, Wang, 2020], что в дальнейшем приводит к ускоренной биологической обработке и меньшему времени удерживания твердого вещества, необходимого для процесса сбраживания осадка.

Микробное сообщество ОСВ характеризуется своими группами микроорганизмов и связанными с ними ферментами. Гидролитические ферменты, выделяемые этими микроорганизмами, необходимы для этапа гидролиза при обработке высокополимерных субстратов (целлюлоза, крахмал и белки), присутствующих в ОСВ. Особенно важны гидролазы – протеазы, фосфатазы, липазы и гликозидазы [Burgess, Pletschke, 2008].

Согласно различным исследованиям в ОСВ активно функционируют различные бактерии, в том числе диазотрофы [Соколова и др., 2016], актинобактерии, плесневые грибы, дрожжи,

водоросли, простейшие, личинки насекомых, рачков и др. [Сибиева и др., 2019].

Таким образом, изучение и применение консорциумов эффективных микроорганизмов имеет важное значение для решения вопросов не только удовлетворительной очистки сточных вод, но и утилизации осадков.

Цель работы – создание эффективных консорциумов микроорганизмов и их применение для переработки осадков сточных вод.

Задачи исследования: 1) выделение микроорганизмов из ОСВ; 2) создание консорциумов для переработки ОСВ; 3) проверка новых консорциумов на ОСВ и сравнение их с промышленным биопрепаратом.

Условия, материалы и методы

Объекты исследования. Отбор образцов ОСВ проводили из Васильевских отстойников Республики Татарстан 18 июня 2024 г. в герметичные пакеты и стерильные пробирки типа Falcon на 50 мл. Затем доставляли в лабораторию, где хранили при температуре +4 °С. ОСВ были черного цвета, при высыхании приобретали коричневый оттенок.

Содержание органического вещества в ОСВ составило 13,21%, влажность 81% в начале и 35–50% в конце эксперимента, соответственно.

Схема эксперимента: 1) контроль (ОСВ без обработки); 2) консорциум МГ1; 3) консорциум МГ2; 4) Аквавицин-А (коммерческий препарат для обработки сточных вод от ООО «МУЛЬТИЛАБ»). В модельном эксперименте 60 кг отобранного ОСВ помещали в пластиковые поддоны так, чтобы его глубина составляла 10 см, создавая моделирование ситуации в отстойнике по соотношению объема и поверхности. Излишки воды при этом испарялись. В процессе эксперимента определяли температуру и влажность образцов ОСВ; проводили их регулярное (ежедневное) перемешивание; инокулят вносили равномерно по объему, конечная концентрация клеток в ОСВ составляла $2,3 \times 10^9$ КОЕ/мл; проводили мониторинг состояния воздуха в помещении (температура 24 °С, влажность 60%) и исследование состава и количества микрофлоры ОСВ.

Содержание образующихся газов (азот, кислород, углекислый газ, аммиак, метиламин, пирролидин) определяли в конце эксперимента (на 30 сут) в пробах ОСВ из герметичных пакетов. Первично анализ газов проводили на приборе Agilent 7890A Agilent Technologies с использованием пламенно-ионизационного детектора и детектора по теплопроводности

(катарометр), а подтверждающий хромато-масс-спектрометрический анализ – на хромато-масс-спектрометре DFS Thermo Electron Corporation (США) производства Shimadzu (Япония). Температура интерфейса и источника ионов 250 °С. Колонка TG-5MS длиной 30 м, внутренний диаметр 0,25 мм, толщина пленки неподвижной фазы 0,25 мкм. Режим анализа: программирование температуры от 25 до 200 °С со скоростью 5 град/мин, газ-носитель – гелий (расход 2 мл/мин), деление потока при вводе проб 1 : 10, время отсечения растворителя 3 мин, температура испарителя 250 °С, объем дозируемой пробы 0,5 мкл. Данные были обработаны с помощью программы XCalibur. Образцы проб отбирали в 100 мл шприц (наполняли на 40% и после 12 ч исследовали газовый состав) по истечении эксперимента; сравнивали газовый состав контрольных и опытных образцов.

Влажность определяли по ГОСТ 28268-89.

При выделении микроорганизмов к 1 г конкретного образца ОСВ приливали 9 мл фосфатно-солевого буфера, перемешивали с помощью вортекса МХ-Е 1 мин. Для выделения бактериальных изолятов методом предельных разведений полученные суспензии поверхностно высевали на среду King B. В процессе компостирования ОСВ температура может подниматься, поэтому выделяли и термотолерантные бактерии. Выделение бактерий, устойчивых к повышенным температурам, проводили в соответствии с методикой [Методы..., 1991].

Определение ферментативной активности бактериальных изолятов проводили по [Валидов и др., 2024]: 1) способность к гидролизу крахмала определяли с использованием среды ААМ (amylase activity medium); 2) для определения наличия липаз выделенные изоляты пересеивали на среду с добавлением Tween 80; 3) протеолитическую активность выявляли, высевая изоляты на чашку Петри со средой ВМ (basal medium) с добавлением молочного белка; 4) фитазную активность определяли, высевая изоляты на чашку Петри со средой PSM (phytase screening medium); 5) целлюлолитическую активность выявляли, высаживая изоляты на среду ВМ с добавлением 1% карбоксиметилцеллюлозы. Целлюлолитическая активность, проверяемая на карбоксиметилцеллюлозе, показывает активность эндоглюканаза, но не подтверждает способность разлагать кристаллическую целлюлозу, что является ограничением этого метода.

Геномную ДНК выделяли стандартным методом из бактерий испытуемых штаммов [Gautam, 2022]. Далее проводили амплификацию

фрагмента гена 16S рПНК с использованием стандартных праймеров 27F (5'-gagtttgatcctggctcag-3') и 1492R (5'-taccttggtacgactt-3'). Полученные ПЦР-продукты очищали из агарозного геля с использованием набора Gel Extraction Kit (Thermo Scientific) и проводили секвенирование по Сэнгеру в компании «Евроген». Консенсусную нуклеотидную последовательность получали с использованием программы Clone Manager Professional 9.5 и загружали в базу данных NCBI для набора нуклеотидных кластов (https://blast.ncbi.nlm.nih.gov/Blast.cgi?PROGRAM=blastn&PAGE_TYPE=BlastSearch&LINK_LOC=blasthome).

Для проверки биосовместимости микроорганизмов в консорциумах МГ1 и МГ2 штаммы высевали на среду King B линиями перпендикулярно друг другу. Чашки Петри инкубировали в течение 2 сут при 30 °С в суховоздушном термостате ТС-1/20 СПУ. О несовместимости штаммов судили по зонам подавления роста [Валидов и др., 2024].

При создании консорциумов включали непатогенные бактерии по классификации DSMZ. Патогенность штаммов оценивали в соответствии с классификацией Технических правил по биологическим агентам Германии (TRBA 466), реализующих положения Директивы ЕС 2000/54/ЕС (проявляющие ферментативную активность – амилазную, липазную, протеазную, фитазную, целлюлолитическую).

Определение массовой доли органического вещества в образцах ОСВ проводили по ГОСТ 26213-2021 по формуле:

$$X = \frac{m \times K}{m_1} \times 100,$$

где m – масса органического вещества в анализируемой пробе, найденная по графику, мг; K – коэффициент поправки концентрации восстановителя; m_1 – масса пробы, мг; 100 – коэффициент пересчета в проценты.

Статистический анализ проводили с использованием пакета статистических программ OriginLab pro SR1 b9.5.1.195. Достоверную разницу между группами проверяли с использованием одностороннего ANOVA и апостериорного теста Тьюки на значимую разницу при $p < 0,05$.

Результаты и обсуждение

В процессе исследований из осадков сточных вод выделено 35 штаммов бактерий, из которых семь изолятов относится ко II группе риска, один изолят – к I группе риска, но является патогеном рыб, в связи с этим он исключен. Среди штаммов встречаются пять

термотолерантных изолятов. Итак, в процессе исследований из образцов ОCB выделено 27 непатогенных штаммов.

При этом к роду *Bacillus* относится больше всего изолятов, а именно 12. Это *B. cereus* strain FORC_086, шифр которого BAS1, имеет 100% идентичности в базе данных NCBI и 2 группы риска по DSMZ; *B. wiedmannii* strain AFS018385 (BAS3; 100% и 1), *B. subtilis* strain JX-7 (BAS15; 100% и 1), *B. licheniformis* strain HF-07107 (BAS16; 99,79% и 1), *B. subtilis* subsp. *subtilis* strain UCMB5021 (BAS17; 99,72% и 1), *B. halotolerans* strain 1 en (BAS20; 99,79% и 1), *B. subtilis* strain 3667 (BAS21; 100,00% и 1), *B. subtilis* strain HD-1 (BAS25; 100,00% и 1), *B. drentensis* strain T10-17 (BAS30; 99,79% и 1), *B. fusiformis* strain LQ88 (BAS31; 99,86% и 1), *B. mobilis* strain CNEB30 (BAS32; 100,00% и 1) и *B. safensis* subsp. *safensis* strain EGI26 (BAS33; 100,00% и 1).

Заметно меньше, а именно по три изолята относятся к двум родам *Acinetobacter* (*A. johnsonii* strain XAAS.lbx2.6 (BAS2; 99,57% и 2), *A. Iwoffii* strain CtST7.4 (BAS12; 99,86% и 2) и *A. Iwoffii* strain FDAARGOS (BAS14; 99,79% и 2)) и *Arthrobacter* (*A. chlorophenolicus* strain T29 (BAS27; 99,71% и 1), *A. globiformis* strain MA100 (BAS28; 99,93% и 1) и *A. humicola* strain CR60 (BAS29; 99,51% и 1)).

Четыре рода имеют по два изолята: *Comamonas* (*C. aquatica* strain HIW3200909 (BAS4; 9,32% и 2) и *C. aquatica* strain B1 (BAS5; 98,86% и 2)), *Pseudomonas* (*P. anguilliseptica* strain YSH-14 (BAS9; 99,86% и 1 патоген рыб) и *P. baetica* strain S26_BP1TU (BAS23; 100,00% и 1)), *Serratia* (*S. fonticola* strain BXC23 (BAS10; 99,86% и 1) и *S. marcescens* strain AS1 (BAS11; 100,00% и 2)) и *Stutzerimonas* (*S. stutzeri* strain CZW027 (BAS7; 99,93% и 1) и *S. stutzeri* strain DN36 (BAS8; 99,00% и 1)).

И, наконец, по одному изоляту относится к девяти родам: *Advenella* (*A. kashmirensis* strain IB-K1 (BAS26; 99,08% и 1), *Brevundimonas* (*B. terrae* strain KSL-145 (BAS6; 99,10% и 1), *Brucella* (*B. thiophenivorans* strain FL93 (BAS35; 99,93% и 1)), *Caldibacillus* (*C. kokeshiiformis* strain FJAT-47854 (BAS18; 99,86% и сведений о патогенности не обнаружено)), *Citricoccus* (*C. zhacaiensis* strain AS48 (BAS36; 99,65% и 1)), *Lysinibacillus* (*L. fusiformis* strain TZA38 (BAS37; 99,72% и 1)), *Priestia* (*P. megaterium* strain FDU301 (BAS22; 100,00% и 1)), *Streptomyces* (*S. albidoflavus* strain TN10 (BAS24; 99,79% и 1)), *Ureibacillus* (*U. suwonensis* strain FZWP-21 (BAS19; 99,84% и 1)).

В дальнейшем все выделенные изоляты качественно проанализированы на фермен-

тативные активности – амилазную, липазную, протеазную, фитазную, целлюлолитическую. Четыре изолята (BAS27, BAS33, BAS34 и BAS36) не проявляют ни одной ферментативной активности, что может указывать на их специализацию в других метаболических процессах.

Восемь штаммов способны проявлять только одну из исследуемых активностей, что демонстрирует их узкую метаболическую специализацию. Так, у штаммов BAS23 и BAS31 выявлена только протеазная активность, у BAS26, BAS28, BAS30 и BAS35 – фитазная активность, у BAS10 и BAS37 – только липазная активность.

По две активности отмечены у штаммов BAS8 (липазная и целлюлазная) и BAS19 (амилазная и протеазная). Три активности, а именно амилазную, липазную и целюлазную, проявляют изоляты BAS6 и BAS7, BAS20 и BAS21 – амилазную, липазную и протеазную, BAS22 и BAS25 – амилазную, протеазную и фитазную, BAS24 – липазную, протеазную, фитазную. Четыре из пяти ферментативных активностей (амилазная, липазная, протеазная и целлюлолитическая) проявляют семь штаммов – BAS3, BAS13, BAS15, BAS16, BAS17, BAS18, BAS21. Следовательно, наибольший интерес представляют штаммы, проявляющие несколько ферментативных активностей.

В процессе исследований подобраны штаммы, на основе которых созданы два консорциума МГ1 и МГ2. Первый состоит из четырех штаммов – *Bacillus subtilis* штамм BAS21, *Priestia megaterium* штамм BAS22, *Pseudomonas baetica* strain штамм BAS23 и *Streptomyces albidoflavus* штамм BAS24, активно разрушающих органические вещества в отходах. Второй создан на основе МГ1 с добавлением еще пяти термотолерантных штаммов (*Bacillus subtilis* штамм BAS15, *Bacillus licheniformis* штамм BAS16, *Bacillus subtilis* штамм BAS17, *Caldibacillus kokeshiiformis* штамм BAS18 и *Ureibacillus suwonensis* штамм BAS19), которые способны размножаться при 50 °C в условиях разогревающейся биомассы.

Выбор штамма *Pseudomonas baetica* BAS23, обладающего в качественных тестах лишь протеазной активностью, основан на результатах комплексной оценки, включавшей количественные тесты на протеазную активность, скорость роста, выживаемость в ОCB и, что наиболее важно, проверку на синергизм с другими штаммами консорциума МГ1. BAS23, будучи потенциально высокоактивным протеолитиком, мог взять на себя ключевую роль в первичном гидролизе белков – на лимитирующем этапе деструкции многих органических отходов.

После проверки штаммов на совместимость лизиса микроорганизмов в точках пересечений обнаружено не было. Микроорганизмы внутри консорциумов не подавляют рост друг друга, т.е. совместимы.

Считаем, что поиск, изучение и применение активных штаммов родов *Bacillus*, *Priestia*, *Pseudomonas* и *Streptomyces* для переработки ОСВ чрезвычайно важны, так как бактерии этих родов относят к числу наиболее подходящих и перспективных объектов экологической биотехнологии. Помимо широкого распространения в окружающей среде представители этих родов могут обладать одним или несколькими полезными свойствами, такими как способность к образованию биологически активных веществ, деструкции загрязнителей и подавлению фитопатогенов благодаря синтезу веществ бактерицидного и фунгицидного действия, а также индуцировать собственные механизмы защиты от различных неблагоприятных факторов.

При определении присутствия микроорганизмов в ОСВ установлено, что внесение консорциумов и препарата Аквавицин-А (10 мл культуры с плотностью $7-9 \times 10^9$ КОЕ) значительно увеличивает их численность по сравнению с контролем (рис. 1). Со временем этот показатель уменьшается и к концу четвертой недели достигает в контроле $1,9 \times 10^5$ КОЕ/мл, тогда как в ОСВ, обработанном препаратом МГ1, – $2,5 \times 10^5$ КОЕ/мл, что близко к допустимой верхней границе нормы (10^3-10^5 КОЕ/мл). Спустя месяц в образцах, где использован Аквавицин-А, обнаружено $2,3 \times 10^5$ КОЕ/мл, а в ОСВ после обработки консорциумом МГ2 – $2,1 \times 10^5$ КОЕ/мл.

Следовательно, количество микроорганизмов со временем снижается, что является

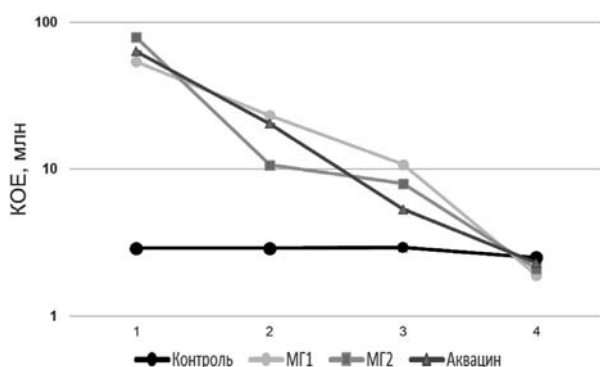


Рис. 1. Изменение численности микроорганизмов в процессе обработки ОСВ

Fig. 1. Changes in the number of microorganisms during processing OSV

естественным процессом изменения микрофлоры ОСВ. Более высокая выживаемость бактерий, входящих в консорциум МГ1, указывает на их лучшую адаптацию и высокую способность интеграции в существующее микробное сообщество.

Качественный состав микрофлоры тоже претерпевает изменения (рис. 2), происходящие за счет замещения изначальной флоры образцов ОСВ внесенными микроорганизмами.

Определение массовой доли органического вещества в ОСВ до и после обработки показало, что в контроле доля органики в начале составляет 13,21 % и практически не изменяется к концу эксперимента – 13,05^a %. В результате обработки ОСВ в опытных вариантах наблюдается снижение количества органического вещества. Наилучшие результаты отмечены при использовании консорциума МГ1, где этот показатель снижается до 9,04^c %, при добавлении Аквавицина-А и МГ2 уменьшение незначительно (11,16^b и 11,59^b %, соответственно). Следовательно, в ОСВ при обработке микроорганизмами отмечено снижение количества органики, при этом самое значительное при использовании консорциума МГ1. По двум показателям – численности микрофлоры и количества органического вещества – именно он заметно влияет на состав ОСВ и превосходит препарат Аквавицин-А.

При определении присутствия микроорганизмов в ОСВ установлено, что внесение консорциумов и препарата Аквавицин-А (10 мл культуры с плотностью $7-9 \times 10^9$ КОЕ/мл) статистически значимо увеличивает их общую численность по сравнению с контролем ($p < 0,05$, ANOVA, post-hoc тест Тьюки; рис. 3). Со временем этот показатель уменьшается. К концу четвертой недели значение в контроле составляет $1,9 \times 10^5$ КОЕ/мл, тогда как в ОСВ, обработанном консорциумом МГ1, – $2,5 \times 10^5$ КОЕ/мл ($p = 0,012$ по сравнению с контролем), что близко к верхней границе нормы (10^3-10^5 КОЕ/мл) [ГОСТ Р 59748-2021]. В образцах с Аквавицином-А обнаружено $2,3 \times 10^5$ КОЕ/мл ($p = 0,085$ против контроля), а с консорциумом МГ2 – $2,1 \times 10^5$ КОЕ/мл ($p = 0,210$ против контроля).

Итак, наиболее значительное содержание органического вещества при обработке консорциумом МГ1 демонстрирует его превосходство над коммерческим препаратом Аквавицин-А. Полученные результаты свидетельствуют о лучшей выживаемости консорциума МГ1 в ОСВ, что подтверждает важность длительного поддержания численности интродуцированных микроорганизмов.

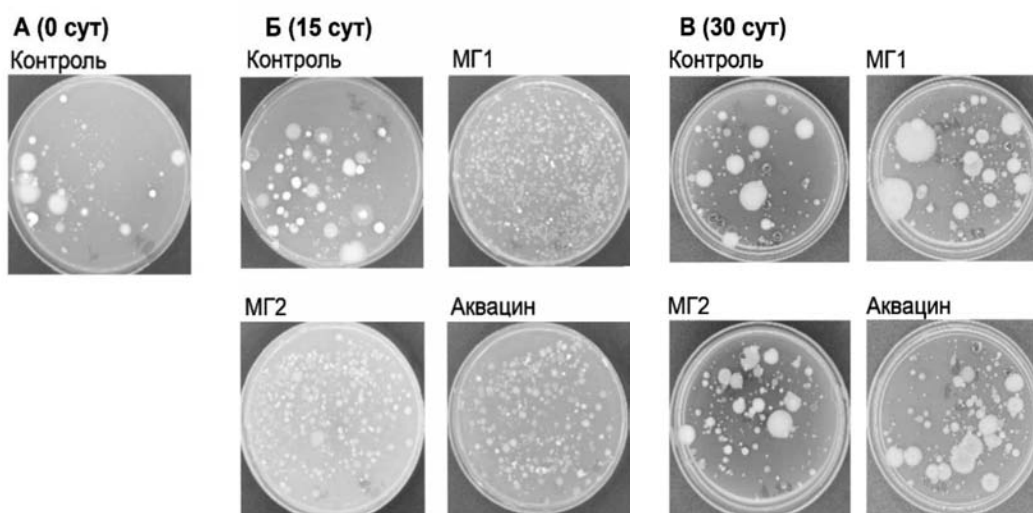


Рис. 2. Изменение видового состава в ОСВ за счет размножения микроорганизмов:

А – контроль (0 сут), Б – образцы, отобранные на 15 сут, В – образцы, отобранные на 30 сут культивирования (разведение 10^{-4})

Fig. 2. Changes in the species composition in the OSV due to microbial reproduction:

А – control (0 days), Б – samples taken at 15 days, В – samples taken at 30 days of cultivation (dilution 10^{-4})

Консорциум МГ1 является достаточно сложным для обеспечения синергии и широкого спектра действия, но достаточно простым для минимизации внутренней конкуренции и эффективной интеграции в среду. Его превосходство над МГ2 указывает на то, что добавление потенциально полезных штаммов (термотоле-

рантных) без создания для них специальных условий (температурного режима) и проверки синергии в полном составе может дать обратный эффект.

Многие газы (аммиак, метиламин, пирролин и др.) представляют опасность из-за своего едкого и токсичного действия, вызывая раз-

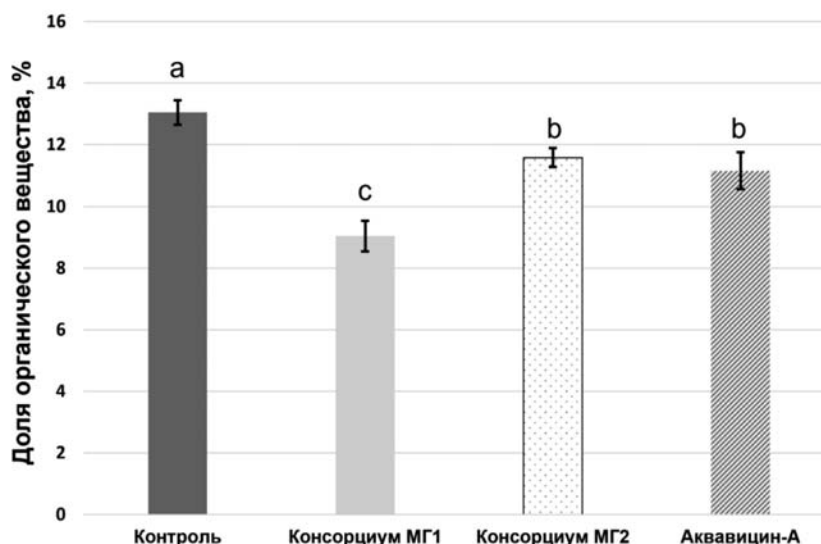


Рис. 3. Доля органического вещества в контрольных и испытуемых образцах. Здесь разными латинскими буквами отмечены статистически значимые отличия между средними значениями при $p < 0,05$

Fig. 3. The proportion of organic matter in control and test samples

Here, statistically significant differences between the mean values are marked with different Latin letters at $p < 0.05$

дражение и ожоги кожи и слизистых оболочек, поражение дыхательных путей, отеки легких, угнетающе действуют на центральную нервную систему. Поэтому проведен анализ состава газов, выделяемых образцами ОСВ.

В контроле наблюдается небольшое количество аммиака, который не детектируется в образце ОСВ после обработки МГ1. В других образцах, а именно в вариантах с внесением консорциума МГ2 и препарата Аквавицин-А, аммиак обнаружен в значительно меньшем количестве (0,0007 и 0,0009 %, соответственно), чем в контроле (0,0035 %).

Кроме того, метиламин и пирролидин, которые также являются продуктами, содержащими азот и обладающими неприятным запахом, обнаружены в контроле (0,0023 и 0,0008 %, соответственно), тогда как в ОСВ, обработанном консорциумом МГ1, отсутствуют. В остальных вариантах они выявлены в меньшем количестве. Так, в варианте с МГ2 метиламин и пирролидин содержатся в количестве 0,0005 и 0,0003 %, в варианте с препаратом Аквавицин-А – только метиламин (0,0013 %).

Азота больше в контроле (72,4725 %), а в вариантах с консорциумами МГ1, МГ2 и препаратом Аквавицин-А его меньше (71,3727; 72,1523 и 69,1349 %, соответственно). Подобная ситуация характерна и для кислорода, содержание которого выше в контроле (19,3665 %), а в опытных вариантах его меньше (МГ1–15,2113 %; МГ2–18,2319 и Аквавицин-А – 17,9315 %). Противоположная ситуация отмечена с CO_2 , максимальное количество которого содержится в вариантах с консорциумами МГ2 и МГ1 (4,2948 и 3,4852 %, соответственно), затем следуют варианты контрольный (2,5518) и с препаратом Аквавицин-А (0,3521 %).

Результаты анализа газов находятся в прямой корреляции с данными по деградации органики и подтверждают высокую метаболическую активность МГ1. Наиболее значительное снижение массовой доли органического вещества в варианте с МГ1 (до 9,04 %) согласуется с максимальным потреблением кислорода (падение до 15,21 % против 19,37 % в контроле) и максимальным выделением углекислого газа (рост до 3,49 %). Это указывает на интенсивное аэробное дыхание: консорциум активно окисляет органический углерод, используя его как источник энергии, с выделением CO_2 . Параллельно практически полное удаление аммиака и аминов при наиболее низком общем содержании азота в газовой фазе свидетельствует о сопряженном процессе – активной ассимиляции минерального азота в растущую микробную биомассу. Следовательно, газовая картина

является интегральным отражением успешной работы консорциума: интенсивное дыхание (потребление O_2 , выброс CO_2) подтверждает разрушение органического углерода, а утилизация азотсодержащих газов демонстрирует эффективное включение азота в клеточный цикл, что в совокупности и составляет суть процесса биологической трансформации осадка.

Итак, по сравнению с контрольным вариантом образцы ОСВ, обработанные консорциумами и препаратом Аквавицин-А, выделяют значительно меньшее количество аммиака, метиламина и пирролидина.

В научной литературе достаточно много информации о микробиологическом составе осадков сточных вод. На различных этапах анаэробного сбраживания осадков доминируют различные микроорганизмы. Так, гидролиз ОСВ осуществляют специфические анаэробные бактерии, относящиеся к родам *Enterobacterium* и *Streptococcus* [Krohn et al., 2022]. Бактерии родов *Clostridium*, *Micrococcus*, *Bacillus*, *Pseudomonas*, *Flavobacterium*, *Acetovibrio*, *Propionibacterium*, *Butyrivibrio* участвуют в ацидогенезе [Roychoudhury, Das, 2022], бактерии родов *Syntrophobacter* и *Syntrophomonas* – в ацетогенезе [Nozhevnikova et al., 2020], *Methanococcus vannielli* и *Methanococcus voltae* – в метаногенезе [Costa, Whitman, 2023].

Информация по микробному составу биопрепаратов является достаточно закрытой. Указывается, что основу микробиологических препаратов «Тамир» и «ЭКОМИК ПРО-В» составляют симбиотические группы эффективных природных микроорганизмов. Биопрепарат «ЭКОМИК ПРО-В» содержит в своем составе микроорганизмы родов *Bacillus*, *Lactobacillus* и *Candida* [Постников и др., 2016]. В «Средстве для биодеградации и обезвреживания навоза и помета (УФ-1)» для очистки и обеззараживания хозяйственно-бытовых стоков канализационных очистных сооружений основой являются почвенные микроорганизмы (*Actinomyces fradiae*-96 и *Candida krusei*-96) [Фомичева и др., 2019].

В консорциум МГ2 входят термофильные бактерии родов *Bacillus*, *Caldibacillus* и *Ureibacillus*. Про два последних нужно сказать особо. *Caldibacillus kokeshiiformis* (грамположительный) и *Ureibacillus suwonensis* (грамотрицательный) принадлежат к семейству *Bacillaceae*. Оптимальная температура их роста 50–55 °С. Они не только демонстрируют способность к разложению органических соединений и продуцированию внеклеточных ферментов, но и сохраняют активность в экстремальных условиях. Бактерии этих родов могут утилизировать широкий спектр углеводов и выдерживать

концентрацию NaCl до 3 %. Оба вида представляют значительный интерес для промышленной биотехнологии [Lee et al., 2022].

Оптимальность состава консорциума МГ1 обусловлена тем, что он представляет собой не случайный набор активных штаммов, а сбалансированное сообщество. Его размер (четыре штамма) минимизирует внутреннюю конкуренцию за ресурсы и пространство, позволяя каждому члену занять свою экологическую нишу. Ключевым фактором является не максимальное количество ферментативных активностей каждого отдельного изолята, а эффективное метаболическое взаимодействие самих штаммов. Предполагаем, что штаммы в МГ1 взаимодействуют таким образом, что продукты деятельности одних служат оптимальным субстратом для других, создавая последовательную и эффективную цепь деградации сложной органической матрицы осадков. Эта слаженность обеспечивает высокую скорость процессов и лучшую интеграцию в аутохтонное микробное сообщество ОСВ, что подтверждается данными о наибольшей их численности в течение эксперимента.

Разные роды микроорганизмов в составе МГ1 вносят уникальный и взаимодополняющий вклад, формируя функциональную полноту консорциума. *Bacillus subtilis* BAS21 и *Priestia megaterium* BAS22, будучи типичными представителями эффективных деструкторов, обеспечивают широкий спектр гидролаз и быстрый рост биомассы [Biedendieck et al., 2021]. *Pseudomonas baetica* BAS23, вероятно, выступает в роли высокоспециализированного и мощного протеолитика, инициируя распад белковых комплексов. Особую роль может играть *Streptomyces albidoflavus* BAS24. Актинобактерии рода *Streptomyces* известны не только способностью продуцировать комплекс внеклеточных ферментов (целлюлаз, хитиназ, протеаз), разлагающих трудноусвояемые полимеры, но и синтезом вторичных метаболитов с антимикробной активностью [Mezaache-Aichour et al., 2013; Janakiev et al., 2023]. Это может способствовать подавлению конкурентной или патогенной микрофлоры в ОСВ, создавая селективное преимущество для всего консорциума МГ1 и косвенно усиливая процессы деструкции за счет перераспределения ресурсов.

Таким образом, полученные данные свидетельствуют о перспективности использования новых консорциумов в переработке осадков сточных вод, так как они составлены из представителей нескольких родов *Bacillus*, *Priestia*, *Pseudomonas*, *Streptomyces*, *Caldibacillus*, *Ureibacillus*.

Выводы

1. Из осадков сточных вод выделены 27 непатогенных штаммов бактерий.
2. На основе скрининга выделено 9 штаммов с комплексом гидролитических активностей, которые использованы для создания консорциумов.
3. Созданы два консорциума для переработки осадков сточных вод. Основой МГ1 являются четыре штамма – *Bacillus subtilis* strain 3667, *Priestia megaterium* strain FDU301, *Pseudomonas baetica* strain S26_BP1TU и *Streptomyces albidoflavus* strain TN10. В состав консорциума МГ2 входят все микроорганизмы консорциума МГ1, а также *Bacillus subtilis* strain JX-7, *Bacillus licheniformis* strain HF-07107, *Bacillus subtilis* subsp. *subtilis* strain UCMB5021, *Caldibacillus kokeshiiformis* strain FJAT-47854 и *Ureibacillus suwonensis* strain FZWP-21.
4. В лабораторных условиях активный рост микрофлоры созданных консорциумов способствует переработке ОСВ и оптимизации их газового состава.

Литература

- Валидов Ш. З., Дегтярева И. А., Шульга Е. Ю., Рахманова Г. Ф., Исламов Б. Р. Селекция микроорганизмов – агентов биологической защиты растений. Казань: Центр инновационных технологий, 2024. 164 с.
- ГОСТ Р 59748-2021. Технические принципы обработки осадков сточных вод. М.: Российский институт стандартизации, 2021. 27 с.
- Методы почвенной микробиологии и биохимии / Под ред. Д. Г. Звягинцева. М.: МГУ, 1991. 304 с.
- Постников Д. А., Автухович И. Е., Таллер Е. Б., Николаев А. С., Федин А. А. О результатах применения микробиологических препаратов «Тамир» и «ЭКОМИК ПРО-В» в производственных условиях на очистных сооружениях // Международный научно-исследовательский журнал. 2016. Т. 5, № 47. Ч. 6. С. 45–48. doi: 10.18454/IRJ.2016.47.272
- Сибиева Л. М., Дегтярева И. А., Сироткин А. С., Бабынин Э. В. Состав микробного сообщества активного ила в процессах совместной биологической и реагентной очистки сточных вод // Известия вузов. Прикладная химия и биотехнология. 2019. Т. 9, № 2. С. 302–312. doi: 10.21285/2227-2925-2019-9-2-302-312
- Соколова Л. С., Кузнецов А. Е., Калёнов С. В. Активность азотфиксирующего сообщества гранулированного аэробного активного ила и отдельных его компонентов // Успехи в химии и химической технологии. 2016. Т. 30, № 9. С. 28–29.
- Фомичева Н. В., Рабинович Г. Ю., Молчанов В. П., Сульман Э. М. Современные технологии биопереработки возобновляемых сырьевых ресурсов // Вестник Тверского государственного университета. Сер. Биология и экология. 2018. № 2. С. 263–273.
- Anjum M., Al-Makishah N. H., Barakat M. A. Wastewater sludge stabilization using pre-treatment methods

// Process Saf. Environ. Prot. 2016. Vol. 102. P. 615–632. doi: 10.1016/j.psep.2016.05.022

Biedendieck R., Knuuti T., Moore S.J., Jahn D. The “beauty in the beast” – the multiple uses of *Priestia megaterium* in biotechnology // Applied microbiology and biotechnology. 2021. Vol. 105, no. 14. P. 5719–5737. doi: 10.1007/s00253-021-11424-6

Burgess J.E., Pletschke B.I. Hydrolytic enzymes in sewage sludge treatment: a mini-review // Water Sa. 2008. Vol. 34, no. 3. P. 343–350. doi: 10.4314/wsa.v34i3.180627

Costa K.C., Whitman W.B. Model organisms to study methanogenesis, a uniquely archaeal metabolism // J. Bacteriol. 2023. Vol. 205, no. 8. P. e00115–23. doi: 10.1128/jb.00115-23

Gautam A. Phenol-chloroform DNA isolation method // DNA and RNA isolation techniques for non-experts. Cham: Springer International Publishing, 2022. P. 33–39. doi: 10.1007/978-3-030-94230-4

Hou Y., Gan C., Chen R., Chen Y. Structural characteristics of aerobic granular sludge and factors that influence its stability: a mini review // Water. 2021. Vol. 13, no. 19. Art. 2726. doi: 10.3390/w13192726

Hudcova H., Vymazal J., Rozkosny M. Present restrictions of sewage sludge application in agriculture within the European Union // Soil and Water Research. 2019. Vol. 14, no. 2. P. 104–120. doi: 10.17221/36/2018-SWR

Janakiev T., Kruščić K., Dimkić I. Secondary metabolites of *Pseudomonas* and *Bacillus* species in plant disease management // Microbiology (Mikrobiologija). 2023. Vol. 44, no. 1. P. 10–19.

Krohn C., Khudur L., Dias D.A., van den Akker B. The role of microbial ecology in improving the performance of anaerobic digestion of sewage sludge // Front. Microbiol. 2022. Vol. 13. Art. 1079136. doi: 10.3389/fmicb.2022.1079136

Lee Y.J., Ganbat D., Oh D., Kim H., Jeong G.E., Cha I.-T., Kim S.-Bo., Nam G., Jung Y.-J., Lee S.-J. Isolation and characterization of thermophilic bacteria from hot springs in Republic of Korea // Microorganisms. 2022. Vol. 10, no. 12. Art. 2375. doi: 10.3390/microorganisms10122375

Mezaache-Aichour S., Guechi A., Zerroug M.M., Nicklin J., Strange R.N. Antimicrobial activity of *Pseudomonas* secondary metabolites // Pharmacognosy Communications. 2013. Vol. 3, no. 3. P. 259–264.

Nozhevnikova A.N., Russkova Y.I., Litti Y.V., Parshina S.N., Zhuravleva E.A., Nikitina A.A. Syntrophy and interspecies electron transfer in methanogenic microbial communities // Microbiology. 2020. Vol. 89, no. 2. P. 129–147. doi: 10.1134/S0026261720020101

Pratap V., Kumar S., Yadav B.R. Effect of low-temperature thermal-alkali pre-treatment on waste activated sludge solubilisation // Process Saf. Environ. Prot. 2024. Vol. 189. P. 530–540. doi: 10.1016/j.psep.2024.06.120

Roychoudhury A., Das N. Sewage sludge treatment and involvement of microbes // Sustainable management and utilization of sewage sludge. Cham: Springer, 2022. P. 165–181.

Shrestha B., Hernandez R., Fortela Dh.L.B., Sharp W. A review of pretreatment methods to

enhance solids reduction during anaerobic digestion of municipal wastewater sludges and the resulting digester performance: Implications to future urban biorefineries // Appl. Sci. 2020. Vol. 10, no. 24. Art. 9141. doi: 10.3390/app10249141

Tarpani R.R.Z., Azapagic A. Life cycle costs of advanced treatment techniques for wastewater reuse and resource recovery from sewage sludge // J. Clean. Prod. 2018. Vol. 204. P. 832–847. doi: 10.1016/j.jclepro.2018.08.300

Turlej T., Banaś M. Sustainable management of sewage sludge // E3S Web Conf. 2018. Vol. 49. Art. 00120. doi:10.1051/e3sconf/20184900120

Yang G., Wang J. Biohydrogen production from waste activated sludge pretreated by combining sodium citrate with ultrasonic: Energy conversion and microbial community // Energy Convers. Manag. 2020. Vol. 225. Art. 113436. doi: 10.1016/j.enconman.2020.113436

References

Anjum M., Al-Makishah N.H., Barakat M.A. Wastewater sludge stabilization using pre-treatment methods. Process Saf. Environ. Prot. 2016;102:615–632. doi: 10.1016/j.psep.2016.05.022

Biedendieck R., Knuuti T., Moore S.J., Jahn D. The “beauty in the beast” – the multiple uses of *Priestia megaterium* in biotechnology. Applied Microbiology and Biotechnology. 2021;105(14):5719–5737. doi: 10.1007/s00253-021-11424-6

Burgess J.E., Pletschke B.I. Hydrolytic enzymes in sewage sludge treatment: a mini-review. Water Sa. 2008;34(3):343–350. doi: 10.4314/wsa.v34i3.180627

Costa K.C., Whitman W.B. Model organisms to study methanogenesis, a uniquely archaeal metabolism. J. Bacteriol. 2023;205(8):e00115–23. doi: 10.1128/jb.00115-23

Fomicheva N.V., Rabinovich G.Yu., Molchanov V.P., Sul'man E.M. Modern technologies for bioprocessing of renewable raw materials. Herald of Tver State University. Series: Biology and Ecology. 2018;2:263–273. (In Russ.)

Gautam A. Phenol-chloroform DNA isolation method. DNA and RNA Isolation Techniques for Non-Experts. Cham: Springer International Publishing. 2022;33–39. doi: 10.1007/978-3-030-94230-4

GOST R 59748-2021. Technical principles of sewage sludge treatment. Moscow; 2021. 27 p. (In Russ.)

Hou Y., Gan C., Chen R., Chen Y. Structural characteristics of aerobic granular sludge and factors that influence its stability: a mini review. Water. 2021;13(19):2726. doi: 10.3390/w13192726

Hudcova H., Vymazal J., Rozkosny M. Present restrictions of sewage sludge application in agriculture within the European Union. Soil and Water Research. 2019;14(2):104–120. doi: 10.17221/36/2018-SWR

Janakiev T., Kruščić K., Dimkić I. Secondary metabolites of *Pseudomonas* and *Bacillus* species in plant disease management. Microbiology (Mikrobiologija). 2023;44(1):10–19.

Krohn C., Khudur L., Dias D.A., van den Akker B. The role of microbial ecology in improving the performance of anaerobic digestion of sewage sludge.

Front. Microbiol. 2022;13:1079136. doi: 10.3389/fmicb.2022.1079136

Lee Y.J., Ganbat D., Oh D., Kim H., Jeong G.E., Cha I.-T., Kim S.-Bo., Nam G., Jung Y.-J., Lee S.-J. Isolation and characterization of thermophilic bacteria from hot springs in the Republic of Korea. *Microorganisms*. 2022; 10(12): 2375. doi: 10.3390/microorganisms10122375

Mezaache-Aichour S., Guechi A., Zerroug M.M., Nicklin J., Strange R.N. Antimicrobial activity of *Pseudomonas* secondary metabolites. *Pharmacognosy Communications*. 2013;3(3):259–264.

Nozhevnikova A.N., Russkova Y.I., Litt Y.V., Parshina S.N., Zhuravleva E.A., Nikitina A.A. Syntrophy and interspecies electron transfer in methanogenic microbial communities. *Microbiology*. 2020;89(2):129–147. doi: 10.1134/S0026261720020101

Postnikov D.A., Avtukhovich I.E., Taller E.B., Nikolaev A.S., Fedin A.A. On the results of using microbiological preparations 'Tamir' and 'ECOMIC PRO-V' in production conditions at treatment facilities. *International Research Journal*. 2016;5(47):45–48. (In Russ.). doi: 10.18454/IRJ.2016.47.272

Pratap V., Kumar S., Yadav B.R. Effect of low-temperature thermal-alkali pre-treatment on waste activated sludge solubilisation. *Process Saf. Environ. Prot.* 2024;189:530–540. doi: 10.1016/j.psep.2024.06.120

Roychoudhury A., Das N. Sewage sludge treatment and involvement of microbes. Sustainable management and utilization of sewage sludge. Cham: Springer; 2022. P. 165–181.

Shrestha B., Hernandez R., Fortela Dh.L.B., Sharp W. A review of pretreatment methods to enhance solids reduction during anaerobic digestion of municipal

wastewater sludges and the resulting digester performance: Implications to future urban biorefineries. *Appl. Sci.* 2020;10(24):9141. doi: 10.3390/app10249141

Sibieva L.M., Degtyareva I.A., Sirotkin A.S., Baby-nin E.V. Composition of activated sludge microbial community used in the combined biological and chemical wastewater treatment. *Proceedings of Universities. Applied Chemistry and Biotechnology*. 2019;9(2):302–312. (In Russ.). doi: 10.21285/2227-2925-2019-9-2-302-312

Sokolova L.S., Kuznetsov A.E., Kalenov S.V. The activity of nitrogen-fixing community of granular aerobic activated sludge and its individual components. *Advances in Chemistry and Chemical Technology*. 2016;30(9):28–29. (In Russ.)

Tarpani R.R.Z., Azapagic A. Life cycle costs of advanced treatment techniques for wastewater reuse and resource recovery from sewage sludge. *J. Clean. Prod.* 2018;204:832–847. doi: 10.1016/j.jclepro.2018.08.300

Turlej T., Banaś M. Sustainable management of sewage sludge. *E3S Web Conf.* 2018;49:00120. doi: 10.1051/e3sconf/20184900120

Validov Sh. Z., Degtyareva I.A., Shul'ga E. Yu., Rakhamanova G.F., Islamov B.R. Selection of microorganisms – biological plant protection agents. Kazan: Tsentr innovatsionnykh tekhnologii; 2024. 164 p. (In Russ.)

Yang G., Wang J. Biohydrogen production from waste activated sludge pretreated by combining sodium citrate with ultrasonic: Energy conversion and microbial community. *Energy Convers. Manag.* 2020;225:113436. doi: 10.1016/j.enconman.2020.113436

Zvyagintsev D.G. (ed.). Methods of soil microbiology and biochemistry. Moscow: MGU; 1991. 304 p. (In Russ.)

Поступила в редакцию / received: 06.11.2025; принята к публикации / accepted: 12.02.2026.
Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов / The authors declare no conflict of interest.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Исламов Бахтияр Рамилович

канд. биол. наук, научный сотрудник

e-mail: bah-islam80@mail.ru

Шульга Елена Юрьевна

младший научный сотрудник

e-mail: e.shulga@knc.ru

Дегтярева Ирина Александровна

д-р биол. наук, главный научный сотрудник, доцент

e-mail: peace-1963@mail.ru

Рахманова Гульнара Фанисовна

канд. с.-х. наук, старший научный сотрудник

e-mail: gulnara_rakhamanova@mail.ru

Валидов Шамиль Завдатович

PhD, заведующий лабораторией

e-mail: sh.validov@knc.ru

CONTRIBUTORS:

Islamov, Bakhtiyar

Cand. Sci. (Biol.), Researcher

Shulga, Elena

Junior Researcher

Degtyareva, Irina

Dr. Sci. (Biol.), Chief Researcher, Associate Professor

Rakhamanova, Gulnara

Cand. Sci. (Agr.), Senior Researcher

Validov, Shamil

PhD, Head of Laboratory

УДК 574.52

МНОГОЛЕТНЯЯ ДИНАМИКА ОСНОВНЫХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ ЗООПЛАНКТОНА ОЗЕРА КАМЕННОГО (СЕВЕРНАЯ КАРЕЛИЯ)

Я. А. Кучко, Н. В. Ильмаст*

Институт биологии КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН»
(ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910),
*ilmast@mail.ru

В статье представлены результаты исследований зоопланктона оз. Каменного. Водоем относится к бассейну Белого моря и расположен на территории Костомукшского государственного заповедника. Озеро ледниково-тектонического происхождения и занимает пятую часть всей территории заповедника. Вода озера характеризуется малой минерализацией (9,5 мг/л) и низким содержанием органических соединений (общий азот – 0,41 мг/л, общий фосфор – 0,005 мг/л). Исследования проводились в рамках комплексной программы биологического мониторинга водных объектов Республики Карелия в период с 2010 по 2014 г., а также в 2024–2025 гг. Проведенные исследования показали, что сообщество зоопланктона оз. Каменного представлено обычными для карельских водоемов видами, имеющими широкое географическое распространение. Сравнение полученных результатов с данными 1972–1973 и 1992–1993 гг. свидетельствует о значительном сходстве качественного состава и количественных показателей зоопланктона на протяжении последних 50–60 лет. В результате можно сделать вывод, что экосистема озера близка к ненарушенным природным экосистемам. По уровню количественного развития зоопланктона оз. Каменное можно характеризовать как β -олиготрофный водоем со средней биомассой в летний период 0,3–0,7 г/м³. Средние величины индекса сапробности колебались в пределах 1,18–1,24, что соответствует классу олигосапробных водных объектов (чистые природные воды). Индекс видового разнообразия Шеннона составил 2,0–2,2 бит/экз. Отмеченные различия в показателях численности и биомассы не выходят за рамки естественных межгодовых колебаний. Таким образом, экосистема оз. Каменного сохраняет естественное состояние, что свидетельствует об эффективности природоохранного режима.

Ключевые слова: зоопланктон; видовой состав; биомасса; численность; мониторинг; водная экосистема

Для цитирования: Кучко Я. А., Ильмаст Н. В. Многолетняя динамика основных показателей зоопланктона озера Каменного (Северная Карелия) // Труды Карельского научного центра РАН. 2026. № 7. С. 178–186. doi: 10.17076/eco2411

Финансирование. Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН.

Y. A. Kuchko, N. V. Ilmast*. LONG-TERM DYNAMICS OF THE MAIN ZOOPLANKTON PARAMETERS IN LAKE KAMENNOYE, NORTH KARELIA

*Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences
(11 Pushkiskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia), *ilmast@mail.ru*

The article reports the results of studying zooplankton in Lake Kamennoye. The lake belongs to the White Sea drainage basin. It is located within the Kostomuksha State Nature Reserve. The lake is of glacio-tectonic origin. It occupies 1/5 of the reserve's area. Its water is poor in dissolved solids (9.5 mg/l) and contains low organic matter concentrations (0.41 mg/l total nitrogen, 0.005 mg/l total phosphorus). Surveys were conducted within an integrated program for biological monitoring of Karelia's water bodies in 2010–2012 and 2024–2025. The studies showed that the zooplankton community in Lake Kamennoye consists of species which commonly occur in Karelia and have a broad geographic distribution. A comparison of our results with data from 1972–1973 and 1992–1993 showed much consistency in the composition and abundance of zooplankton over the past 50–60 years. The results have led us to conclude that the lake is in a state similar to undisturbed natural ecosystems. Lake Kamennoye can be described as β -oligotrophic water body with an average biomass of 0.3–0.7 g/m³ in the summer season, based on the abundance of its zooplankton. Average saprobity index values of 1.18–1.24 correspond to oligosaprobic water bodies (clean natural water). Shannon's index of species diversity is 2.0–2.2 bit/individual. The variations in abundance and biomass are within the natural inter-annual fluctuation range. Thus, Lake Kamennoye ecosystem retains its natural state, indicating the efficiency of its conservation arrangements.

Keywords: zooplankton; species composition; biomass; abundance; monitoring; aquatic ecosystem

For citation: Kuchko Y.A., Ilmast N.V. Long-term dynamics of the main zooplankton parameters in Lake Kamennoye, North Karelia. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2026. No. 7. P. 178–186. doi: 10.17076/eco2411

Funding. The study was funded from the Russian federal budget through state assignment to the Karelian Research Centre RAS.

Введение

На состояние биологических ресурсов водоемов Европейского Севера России оказывает влияние ряд факторов, из которых все более значимую роль играют различные формы хозяйственной деятельности человека [Решетников и др., 1982; Алимов и др., 2000, 2004; Стерлигова и др., 2002; Криксунов и др., 2005; Шатуновский, Бобырев, 2005; Sterligova, Ilmast, 2009; Dgebuadze, 2014; Ilmast et al., 2021 и др.]. В последние десятилетия отмечается ускорение процесса антропогенного воздействия на водные экосистемы. Меняется гидрология и гидрохимия водоемов, структура и функционирование водных сообществ, что в итоге приводит к снижению биоразнообразия и другим негативным последствиям.

В этой связи проблема сохранения биологического разнообразия в настоящее время – это не только научная задача, а актуальный вопрос, который волнует все общество. Одним из эффективных способов справиться с данной

проблемой является создание и расширение сети особо охраняемых природных территорий (ООПТ), от небольших заказников до крупных биосферных заповедников. В этом плане особое внимание ученых привлекает экосистема оз. Каменного. Водоем уникален тем, что практически не испытал на себе разрушительного воздействия человека по причине малочисленности населения в окрестностях, сложности доступа и отсутствия рыболовецкого промысла. Сегодня оз. Каменное является частью государственного природного заповедника «Костомукшский» и входит в состав так называемого «Зеленого пояса Фенноскандии». Эта природная зона, протянувшаяся вдоль российско-финляндско-норвежской границы, играет важную роль в наблюдении за состоянием окружающей среды в приграничных регионах. Благодаря своей нетронутости оз. Каменное служит удобным объектом для проведения экологических исследований. Необходимо отметить, что озеро является источником водоснабжения г. Костомукши с населением около 28 тысяч человек.

Одним из критериев оценки состояния экосистемы водоема служит динамика таксономического состава, количественных и структурных показателей зоопланктона. Возможность временного (исторического) и ретроспективного (прогнозного) сравнения повышает ценность наблюдений и является положительным условием для объективной оценки протекающих в водоеме процессов [Андроникова, 1996].

Цель работы: дать оценку современного состояния сообщества зоопланктона оз. Каменного и сравнить с результатами более ранних исследований.

Материалы и методы

Озеро Каменное (64°28' с. ш., 30°13' в. д.) относится к бассейну р. Кеми (бас. Белого моря) и является верхним водоемом в системе р. Каменная – р. Чирка-Кемь. Озеро ледниково-тектонического происхождения и занимает пятую часть всей территории заповедника. Площадь составляет 105,5 км², наибольшая длина – 24,4 км, наибольшая ширина – 12,1 км [Лазаревская, Попенко, 1958; Ресурсы поверхностных вод СССР, 1972; Природные воды..., 1985]. Притоки озера – небольшие речки (Каранка-йоки, Люття-йоки, Мунанка, Лахти-йоки) и 42 ручья. Из водоема вытекает р. Каменная (Ногеус-йоки). Водосборная площадь озера составляет 652,9 км², средняя глубина – 8 м, максимальная – 26 м. Вода характеризуется высокой прозрачностью. В центральном плесе в летний период она достигает 5 м, зимой – 4 м. В губах колеблется от 0,7 до 2,8 м. Химический состав воды оз. Каменного формируется в условиях слабой растворимости пород коренного состава, значительного количества атмосферных осадков (среднее 566 мм в год), относительно большой высоты над уровнем моря (195 м). Эти факторы обуславливают его очень низкую минерализацию. В 1970-х гг. были проведены детальные гидрохимические исследования озера и его притоков [Природные воды..., 1985; Озера Карелии, 2013]. Сравнение этих данных с результатами, полученными нами в 2010, 2024–2025 гг., показало, что за прошедший период гидрохимия озера практически не изменилась. Вода характеризуется малой минерализацией (9,5 мг/л) и низким содержанием органических соединений (общий азот – 0,41 мг/л, общий фосфор – 0,005 мг/л). Содержание кислорода в летний период колеблется в пределах 80–100 % от насыщения, pH воды 6,5–6,8.

Материалом для написания настоящей работы послужили результаты комплексных гидробиологических исследований, проведенных в летний период (июль – август) 2024–2025 гг. Пробы отбирались на шести постоянных станциях, которые характеризуются сложным рельефом дна и большими глубинами (до 20 м). Отбор проб осуществлялся батометром Руттнера объемом 2 л. Интегрированные пробы (поверхность – дно) процеживались через газ № 70, концентрировались до 100 мм³ и фиксировались 4 % формалином. Камеральная обработка проводилась согласно общепринятым методикам гидробиологического мониторинга [Практическая гидробиология..., 2006; Кучко и др., 2016]. Биомасса зоопланктона определялась расчетным методом [Балушкина, Винберг, 1979], также рассчитывались индекс видового разнообразия [Shannon, Weaver, 1949] и индекс сапробности [Макрушин, 1974; Куликова, 1983]. Трофический статус водоема оценивался по шкале трофности по методике С.П. Китаева [2007]. Для анализа структуры зоопланктоценоза использовались следующие индикационные показатели: V_{Crus}/V_{Rot} , N_{Clad}/N_{Cyclop} , V_{Cycl}/V_{Cal} [Андроникова, 1988]. При определении низших ракообразных и коловраток использовался ряд руководств [Radwan et al., 2004; Определитель..., 2010].

Результаты и обсуждение

В 1972–1973 гг. Отделом водных проблем Карельского филиала АН СССР на водоемах бассейна р. Каменной проводились комплексные гидробиологические исследования с целью оценки природных ресурсов района в их естественном состоянии. Полученные данные, которые можно считать фоновыми, опубликованы в коллективной монографии [Природные воды..., 1985]. В работе приводятся данные о видовом составе, количественных показателях и особенностях горизонтального распределения зоопланктона озер бассейна р. Каменной, в том числе и оз. Каменного. Позднее, в 1992–1994 гг., Институтом водных проблем Севера КарНЦ РАН было проведено исследование планктонной фауны в северной части оз. Каменного в рамках программы биологического мониторинга водных объектов Республики Карелия [Современное..., 1998]. В работе отмечалась стабильность видового состава и количественных показателей зоопланктона на протяжении последних десятилетий, что свидетельствует о незначительной величине антропогенной нагрузки на водоем. По уровню

количественного развития авторы относили оз. Каменное к олиготрофному типу, а отдельные его участки (в первую очередь заливы) – к мезотрофному. Результаты исследований зоопланктона оз. Каменного за этот период приводятся и в сводке Т.П. Куликовой [2010]. Также изучение зоопланктона озера проводилось нами в рамках комплексной программы биологического мониторинга водных объектов Республики Карелия с 2010 по 2014 г.

Список планктонных организмов, отмеченных нами в 2010–2014 гг., насчитывает 43 вида, в 2025–2026 – 50 видов (табл. 1).

Зоопланктон оз. Каменного представлен обычными для карельских водоемов видами, имеющими широкое географическое распространение, из них на долю эврибионтных приходится до 53% от общего числа. Это главным образом литоральные и фитофильные формы, которым в большей степени, чем пелагическим, свойственны широкие ареалы распространения. Пелагический комплекс представлен северными видами – обитателями озер зоны тундры и тайги, их доля – 45%. Также в состав фауны входят космополиты и обитатели зоны смешанных лесов, число этих видов незначительно (табл. 2).

Таблица 1. Характеристика видового состава зоопланктона оз. Каменного
Table 1. Description of the species composition of zooplankton in Lake Kamennoye

Таксон Taxon	Годы Years			
	1972–1973	1992–1994	2010–2014	2024–2025
Коловратки Rotifera				
Отряды Taxonomy orders	Число видов Number of species			
<i>Saeptiramida</i>	5	9	5	4
<i>Saltiramida</i>	2	1	2	1
<i>Transversiramida</i>	3	8	3	4
<i>Protoramida</i>	1	3	1	2
<i>Paedotrochida</i>	1	–	–	–
Всего видов Rotifera по годам Total number of Rotifera species by year	17	21	11	11
Видов Rotifera всего Total Rotifera species	29			
Ракообразные Arthropoda				
Веслоногие ракообразные Copepoda				
Отряды Taxonomy orders	Число видов Number of species			
<i>Calaniformes</i>	4	4	4	4
<i>Cyclopiformes</i>	4	8	5	8
Всего видов Copepoda по годам Total number of Copepoda species by year	8	12	9	12
Видов Copepoda всего Total Copepoda species	14			
Ветвистоусые ракообразные Cladocera				
Отряды Taxonomy orders	Число видов Number of species			
<i>Ctenopoda</i>	4	4	4	4
<i>Anomopoda</i>	19	21	16	20
<i>Haplopoda</i>	1	1	1	1
<i>Onychopoda</i>	2	2	2	2
Всего видов Cladocera по годам Total number of Cladocera species by year	26	28	23	27
Видов Cladocera всего Total Cladocera species	31			
Видов Arthropoda всего Total Arthropoda species	45			
Общее число видов Total number of species	74			

Таблица 2. Биотопические характеристики, индикаторы зон сапробности, географическое распространение
Table 2. Biotopic characteristics, indicators of saprobity zones, geographic distribution

Показатель Indicator	Число видов Number of species	%
Характеристики (биотопические) Characteristics (biotopic)		
Планктонный Planktonic	22	30
Пелагический Pelagic	13	18
Прибрежный Coastal	15	20
Эвритопный Eurytopic	16	22
Водные растения Aquatic plants	7	9
Бентический Benthic	–	–
Придонный Bottom	1	1
Эпибионтный Epibiont	–	–
Всего Total	74	100
Индикаторы зоны сапробности по Пантле–Букк в модификации Сладечека Saprobic zone indicators according to Pantle-Bukk as modified by Sladeczek		
Олигосапробная (0,5–1,5) Oligosaprobic (0.5–1.5)	39	53
Олигосапробная – β-мезосапробная Oligosaprobic – β-mesosaprobic	21	28
β-мезосапробная – олигосапробная β-mesosaprobic – oligosaprobic	3	4
β-мезосапробная (1,5–2,5) β-mesosaprobic (1.5–2.5)	10	14
β-мезосапробная – α-мезосапробная β-mesosaprobic – α-mesosaprobic	1	1
α-мезосапробная (2,5–3,5) α-mesosaprobic (2.5–3.5)	–	–
Полисапробная Polysaprobic	–	–
Всего Total	74	100
Географическое распространение Geographic distribution		
Голарктический Holarctic	20	27
Космополит Cosmopolitan	34	46
Бореальный Boreal	9	12
Палеарктический Palearctic	11	15
Всего Total	74	100

Видовое разнообразие планктонной фауны достигается преимущественно за счет ветвистоусых ракообразных, что считается обычным явлением для водоемов Карелии. Большая высота теплоактивного слоя в заливах

обеспечивает развитие клadoцeрного планктона, а сравнительная глубоководность озера создает благоприятные условия для существования представителей холодноводного комплекса, в основном калянид.

К числу доминирующих видов коловраток *Rotifera* относятся *Asplanchna priodonta*, *Kellicottia longispina* и *Conochilus unicornis*. Повсеместно, но в небольших количествах встречаются *Keratella cochlearis* и *Bipalpus hudsoni*. Основу пелагического планктонного комплекса ракообразных образуют широко распространенные в больших озерах Карелии представители северной фауны (*Holopedium gibberum*, *Daphnia cristata*, *Bosmina coregoni*, *Limnosedra frontosa*, *Eudiaptomus gracilis*, *Heterocope appendiculata*, *Thermocyclops oithonoides*), а также ряд эвритопных организмов, отличающихся широкой экологической валентностью (*D. longispina*, *B. longirostris*, *Mesocyclops leuckarti*). На затишных участках литорали формируется зарослево-литоральный планктонный комплекс, в котором преобладают фитфильные и придонно-бентические виды: *Sida crystallina*, *Ophryoxus gracilis*, виды рр. *Alona* и *Acroperus*, *Chydorus sphaericus*, *Eucyclops macruroides*, *Megacyclops viridis*. Ценоз прибойной литорали представляет собой обедненный в видовом составе пелагический комплекс зоопланктона открытых участков озера. Межгодовые различия в видовом составе зоопланктона незначительны и обусловлены видами с редкой встречаемостью.

При сравнении полученных результатов обнаруживается значительное сходство в каче-

ственном составе, структуре и количественных показателях пелагического планктона за период с 1972 г. Комплекс доминирующих видов не претерпел существенных изменений и состоит из видов северной фауны и эвритопных, распространенных в больших озерах северной Карелии. Это подтверждается и величинами индекса сапробности, который отражает количественное соотношение индикаторных организмов (1,18–1,24). По величинам численности и биомассы зоопланктона оз. Каменное характеризуется как олиготрофный водоем (табл. 3). Индекс видового разнообразия Шеннона колеблется в пределах 2,0–2,2 бит/экз.

Результаты исследований подтверждают стабильность видового состава и структуры сообщества зоопланктона оз. Каменного на протяжении последних 50 лет. Доминирующий комплекс в пелагиали водоема складывается из видов-индикаторов олиго- и олиго-бета-мезосапробных условий. По величине индекса сапробности, рассчитанного по биомассе индикаторных организмов, оз. Каменное можно отнести к олигосапробному классу водных объектов (2-й класс качества – чистые природные воды). При сравнении полученных данных по оз. Каменному с данными по другим водоемам Средней и Северной Карелии, сходным по размеру и объему водных масс (Сямозеро, Святозеро, Крошнозеро, Мунозеро), хотелось

Таблица 3. Количественные показатели сообщества зоопланктона оз. Каменного в летний период

Table 3. Quantitative indicators of the zooplankton community of Lake Kamennoye in summer

Показатель Indicator	Годы Years			
	1972–1973	1992–1993	2010–2012	2024–2025
Общее число видов Total number of species	51	75	56	48
Численность, тыс. экз./м ³ (min-max) Number, thousand specimens/m ³ (min-max)	14,8–16,0	3,6–6,4	12,7–24,6	18,8–22,2
Соотношение / Ratio N _{Rot} : N _{Clad} : N _{Cycl} : N _{Cal} , %	56 : 26 : 13 : 5	53 : 23 : 17 : 7	28 : 26 : 40 : 6	44 : 22 : 28 : 6
Биомасса, г/м ³ (min-max) Biomass, g/m ³ (min-max)	0,279–0,360	0,160–0,279	0,413–0,759	0,252–0,512
Соотношение / Ratio B _{Rot} : B _{Clad} : B _{Cycl} : B _{Cal} , %	11 : 67 : 7 : 15	45 : 38 : 8 : 9	6 : 77 : 15 : 2	9 : 73 : 13 : 5
B _{Crus} /B _{Rot}	–	–	2,0	3,2
N _{Clad} /N _{Cop}	–	–	0,6	0,8
B _{Cycl} /B _{Cal}	–	–	1,4	1,2
Индекс Шеннона, бит/экз. Shannon index, bits/ind.	–	–	2,0	2,2
Доминирующий комплекс по массе Dominant complex by mass	<i>Holopedium</i> <i>Bosmina</i> spp. <i>Daphnia</i> spp.	<i>Holopedium</i> <i>Asplanchna</i> <i>Kellicottia</i>	<i>B. longirostris</i> <i>B. coregoni</i> <i>D. cristata</i> <i>M. leuckarti</i>	<i>Bosmina</i> spp. <i>D. longispina</i> <i>M. leuckarti</i> <i>Th. oithons</i>

бы отметить следующее. В советский период в 1960–1970-х гг. к основным факторам эвтрофикации относились различные стоки предприятий сельского хозяйства (азотные и фосфорные удобрения с полей агрокомплексов, животноводческие предприятия, зверосовхозы), а также коммунально-бытовые стоки от прибрежных поселений и дачных поселков. Их функционирование обеспечивало постепенный приток биогенных элементов (N, P, K) с ливневыми, паводковыми, техническими водами в течение года в зависимости от производственного цикла. Таким образом, отмечался умеренный темп эвтрофирования, не приводящий к катастрофическим последствиям [Решетников и др., 1982]. В период экономической депрессии 1990-х гг. процесс эвтрофирования остановился, а в ряде водоемов наблюдались явления восстановления экосистем [Kuchko et al., 2018]. Однако с середины 1990-х гг. на карельских водоемах произошел лавинообразный рост количества предприятий садкового форелеводства, что привело к скачкообразному ускорению эвтрофирования. В результате на ряде водоемов качество воды заметно снизилось вследствие массового развития фитопланктона («цветение») и его отмирания в осенний период. Причиной различий в темпах эвтрофирования может быть механизм поступления биогенных элементов в водоемы. В первом случае биогены проходят первичную утилизацию в наземных экосистемах в процессе стока (ливневые и паводковые воды) и затем в литоральной зоне водоемов, которая является мощным биофильтром [Андроникова, 1996]. При работе садковых хозяйств загрязняющие вещества попадают непосредственно в пелагиаль, что приводит к значительному ускорению эвтрофирования.

Еще раз подчеркнем, что главной проблемой при интенсивном развитии форелеводства в Республике Карелия является сохранение водных экосистем, пригодных для обитания гидробионтов и водопользователей. Очень острой она становится в связи с изменениями экологического законодательства РФ. Так, до недавнего времени для организации рыбного хозяйства требовалась разработка оценки воздействия на окружающую среду, которая входила в пакет документов для получения лицензии на водопользование. В настоящее время аквакультура не рассматривается как деятельность, которая оказывает существенное воздействие на водные экосистемы. Она не входит в перечень объектов, подлежащих обязательной экологической экспертизе.

Заключение

Выполненные исследования показали, что экосистема оз. Каменного практически не затронута хозяйственной деятельностью. Сравнительный анализ гидробиологических данных на протяжении последних 50 лет выявил значительное сходство в качественном составе и количественных показателях зоопланктоценоза. Отмеченные различия в показателях численности и биомассы не выходят за рамки естественных межгодовых колебаний. Таким образом, экосистема оз. Каменного сохраняет естественное состояние и близка к ненарушенным природным экосистемам, что свидетельствует об эффективности природоохранного режима.

Литература

- Алимов А. Ф., Богуцкая Н. Г., Орлова М. И. и др. Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2004. 436 с.
- Алимов А. Ф., Орлова М. И., Панов В. Е. Последствия интродукции чужеродных видов для водных экосистем и необходимость мероприятий по ее предотвращению // Виды-вселенцы в европейских морях России. Апатиты: КНЦ РАН, 2000. С. 12–23.
- Андроникова И. Н. Использование структурно-функциональных показателей зоопланктона в системе мониторинга // Гидробиологические исследования морских и пресных вод. Л.: Наука, 1988. С. 47–53.
- Андроникова И. Н. Структурно-функциональная организация зоопланктона озерных экосистем разных трофических типов. СПб.: Наука, 1996. 189 с.
- Балушкина Е. Б., Винберг Г. Г. Зависимость между массой и длиной тела у планктонных животных. Общие основы изучения водных экосистем. Л.: Наука, 1979. С. 169–172.
- Китаев С. П. Основы лимнологии для гидробиологов и ихтиологов. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2007. 395 с.
- Криксунов Е. А., Бобырев А. Е., Бурменский В. А., Павлов В. Н., Ильмаст Н. В., Стерлигова О. П. Балансовая модель биотического сообщества Сямозера. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2005. 54 с.
- Куликова Т. П. Зоопланктон водных объектов бассейна Белого моря. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2010. 325 с.
- Куликова Т. П. Рекомендации по определению сапробности с учетом биологических особенностей планктонных организмов Карелии. Петрозаводск: Кар. фил. АН СССР, 1983. 6 с.
- Кучко Я. А., Ильмаст Н. В., Кучко Т. Ю. Методы сбора и обработки проб зоопланктона на пресноводных водоемах. Учебное пособие. Петрозаводск: ПетрГУ, 2016. 26 с.
- Лазаревская Н. М., Попенко Л. К. Озера бассейна р. Каменной – Каменное, Лувозеро, Кимасозеро и Нюк // Труды Карельского филиала АН СССР. Вып. XVIII. Материалы по гидрологии (лимнологии)

Карелии. Петрозаводск: Гос. изд-во Карельской АССР, 1958. С. 66–113.

Макушин А. В. Биологический анализ качества вод. Л.: Наука, 1974. 59 с.

Озера Карелии. Справочник / Под ред. Н. Н. Филатова, В. И. Кухарева. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2013. 464 с.

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

Практическая гидробиология. Пресноводные экосистемы / Под ред. В. Д. Федорова, В. И. Капкова. М.: ПИМ, 2006. 367 с.

Природные воды района Костомукшского железорудного месторождения (Северная Карелия) / Ред. Фрейндлинг В. А., Харкевич Н. С. Петрозаводск: Кар. фил. АН СССР, 1985. 246 с.

Ресурсы поверхностных вод СССР. Т. 2. Карелия и Северо-Запад, ч. 3 / Ред. Водогрецкий В. Е. Л.: Гидрометеиздат, 1972. 958 с.

Решетников Ю. С., Попова О. А., Стерлигова О. П. и др. Изменение структуры рыбного населения эвтрофируемого водоема. М.: Наука, 1982. 248 с.

Современное состояние водных объектов Республики Карелия / Отв. ред. Н. Н. Филатов, Т. П. Куликова, П. А. Лозовик. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 1998. 188 с.

Стерлигова О. П., Павлов В. Н., Ильмаст Н. В. и др. Экосистема Сямозера. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2002. 120 с.

Шатуновский М. И., Бобырев А. Е. Современное состояние и динамика рыбных ресурсов пресных водоемов России // Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами. Сб. науч. ст. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2005. С. 121–131.

Dgebuadze Yu. Yu. Invasions of alien species in Holarctic: Some results and perspective of investigations // Russian Journal of Biological Invasions. 2014. Vol. 5, no. 2. P. 61–64. doi: 10.1134/S2075111714020039

Ilmast N. V., Sterligova O. P., Kuchko Ya. A., Sharov A. N., Savosin E. S., Savosin D. S. Lake Maslozero ecosystem and the results of the release of the smelt *Osmerus eperlanus* into the lake // Russian Journal of Biological Invasions. 2021. Vol. 12, no. 3. P. 264–273. doi: 10.1134/S2075111721030061

Kuchko Ya. A., Ilmast N. V., Kuchko T. Yu. Characteristics of zoo-plankton in Syamozero Lake (South Karelia) based on the Results of long-term monitoring // Biology Bulletin. 2018. Vol. 45, no. 5. P. 497–504.

Radwan S., Bielanska-Gratner I., Ejsmont-Karabin J. Wrotki (Rotifera) / S. Radwan (ed.). Lodz: Oficyna Wydawnicza Tercja, 2004. 447 p.

Shannon C. E., Weaver W. The mathematical theory of communication. Urbana: Univ. Illinois Press, 1949. 117 p.

Sterligova O. P., Ilmast N. V. Species-colonizers in the water systems of Karelia // J. Ichthyol. 2009. Vol. 49, no. 4. P. 331–338. doi: 10.1134/S0032945209040055

References

Alekseev V. R., Tsalolikhin S. Ya. (eds.). An identification guide to zooplankton and zoobenthos of fresh

waters of European Russia. Vol. 1. Zooplankton. Moscow: KMK; 2010. 495 p. (In Russ.)

Alimov A. F., Bogutskaya N. G., Orlova M. I. et al. Biological invasions in aquatic and terrestrial ecosystems. Moscow: KMK; 2004. 436 p. (In Russ.)

Alimov A. F., Orlova M. I., Panov V. E. Consequences of the introduction of alien species for aquatic ecosystems and the need for measures to prevent it. Invasive species in the European seas of Russia. Apatity: KSC RAS; 2000. P. 12–23. (In Russ.)

Andronikova I. N. Structural and functional organization of zooplankton in lake ecosystems of different trophic types. St. Petersburg: Nauka; 1996. 189 p. (In Russ.)

Andronikova I. N. Use of structural and functional indicators of zooplankton in a monitoring system. Hydrobiological studies of marine and fresh waters. Leningrad: Nauka; 1988. P. 47–53. (In Russ.)

Balushkina E. B., Winberg G. G. Relationship between body mass and length in planktonic animals. General principles of studying aquatic ecosystems. Leningrad: Nauka; 1979. P. 169–172. (In Russ.)

Dgebuadze Yu. Yu. Invasions of alien species in Holarctic: some results and perspective of investigations. Russian Journal of Biological Invasions. 2014;5(2):61–64. doi: 10.1134/S2075111714020039

Fedorov V. D., Kapkov V. I. (eds.). Practical hydrobiology. Freshwater ecosystems. Moscow: PIM; 2006. 367 p. (In Russ.)

Filatov N. N., Kukharev V. I. (eds.). Lakes of Karelia: a reference book. Petrozavodsk: KarRC of RAS; 2013. 464 p. (In Russ.)

Filatov N. N., Kulikova T. P., Lozovik P. A. (eds.). Current state of water bodies of the Republic of Karelia. Petrozavodsk: KarRC RAS; 1998. 188 p. (In Russ.)

Freundling V. A., Kharkevich N. S. (eds.). Natural waters of the Kostomuksha iron ore deposit area (Northern Karelia). Petrozavodsk: Kar. fil. AN SSSR; 1985. 246 p. (In Russ.)

Ilmast N. V., Sterligova O. P., Kuchko Ya. A., Sharov A. N., Savosin E. S., Savosin D. S. Lake Maslozero ecosystem and the results of the release of the smelt *Osmerus eperlanus* into the lake. Russian Journal of Biological Invasions. 2021;12(3):264–273. doi: 10.1134/S2075111721030061

Kitaev S. P. Fundamentals of limnology for hydrobiologists and ichthyologists. Petrozavodsk: KarRC RAS; 2007. 395 p. (In Russ.)

Kriksunov E. A., Bobyrev A. E., Burmensky V. A., Pavlov V. N., Ilmast N. V., Sterligova O. P. Balance model of the biotic community of Syamozero. Petrozavodsk: KarRC RAS; 2005. 54 p. (In Russ.)

Kuchko Ya. A., Ilmast N. V., Kuchko T. Yu. Characteristics of zoo-plankton in Syamozero Lake (South Karelia) based on the results of long-term monitoring. Biology Bulletin. 2018;45(5):497–504.

Kuchko Ya. A., Ilmast N. V., Kuchko T. Yu. Methods of collecting and processing zooplankton samples in freshwater reservoirs: a study guide. Petrozavodsk: PetrSU; 2016. 26 p. (In Russ.)

Kulikova T. P. Recommendations for determining saprobity taking into account the biological characteristics of planktonic organisms in Karelia. Petrozavodsk: Kar.fil. AN SSSR; 1983. 6 p. (In Russ.)

Kulikova T.P. Zooplankton of water bodies of the White Sea basin. Petrozavodsk: KarRC RAS; 2010. 325 p. (In Russ.)

Lazarevskaya N.M., Popenko L.K. Lakes of the Kamen'naya River basin – Kamennoe, Luvozero, Kimasozero and Nyuk. *Transactions of the Karelian Branch of the USSR Academy of Sciences. Issue XVIII. Materials on hydrology (limnology) of Karelia*. Petrozavodsk: Gos. izd-vo KASSR; 1958. P. 66–113. (In Russ.)

Makrushin A.V. Biological analysis of water quality. Leningrad: Nauka; 1974. 59 p. (In Russ.)

Radwan S., Bielanska-Grajner I., Ejsmont-Karabin J. Wrotki (Rotifera). Lodz: Oficyna Wydawnicza Tercja; 2004. 447 p.

Reshetnikov Yu. S., Popova O.A., Sterligova O.P. *et al.* Changes in the structure of the fish population of an eutrophicated reservoir. Moscow: Nauka; 1982. 248 p. (In Russ.)

Shannon C.E., Weaver W. The mathematical theory of communication. Urbana: Univ. Illinois Press; 1949. 117 p.

Shatunovskii M.I., Bobyrev A.E. Current state and dynamics of fish resources of fresh water bodies of Russia. *Fundamental'nye osnovy upravleniya biologicheskimi resursami. Sb. nauch. st. = Fundamental principles of biological resource management. Proceed.* Moscow: KMK; 2005. P. 121–131. (In Russ.)

Sterligova O.P., Ilmast N.V. Species-colonizers in the water systems of Karelia. *J. Ichthyol.* 2009;49(4):331–338. doi: 10.1134/S0032945209040055

Sterligova O.P., Pavlov V.N., Ilmast N.V. *et al.* The ecosystem of Lake Syamozero. Petrozavodsk: KarRC RAS; 2002. 120 p. (In Russ.)

Vodogretsky V.E. (ed.). Surface water resources of the USSR. Vol. 2. Karelia and the Northwest. Pt. 3. Leningrad: Gidrometeoizdat; 1972. 958 p. (In Russ.)

Поступила в редакцию / received: 07.05.2026; принята к публикации / accepted: 18.05.2026.
Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов / The authors declare no conflict of interest.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Кучко Ярослав Александрович

канд. биол. наук, научный сотрудник

e-mail: y-kuchko@mail.ru

Ильмаст Николай Викторович

д-р биол. наук, руководитель лаборатории

e-mail: ilmast@karelia.ru

CONTRIBUTORS:

Kuchko, Yaroslav

Cand. Sci. (Biol.), Researcher

Ilmast, Nikolay

Dr. Sci. (Biol.), Head of Laboratory

УДК 591.111.1:597.2/.5

К ВОПРОСУ О РЕФЕРЕНСНЫХ ЦИТОГЕМАТОЛОГИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЯХ ЛЕЩА *ABRAMIS BRAMA* ДЛЯ ЦЕЛЕЙ БИОМОНИТОРИНГА

**И. В. Суховская*, А. А. Цекова, Н. П. Канцерова,
Д. И. Лебедева, Н. П. Милянчук, Л. А. Лысенко**

Институт биологии КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН»
(ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910),
*sukhovskaya@inbox.ru

Кровь рыб – высокоинформативная среда для оценки состояния гомеостаза, что делает гематологические показатели (гематокрит, концентрацию гемоглобина, состав форменных элементов и наличие морфологических аномалий) перспективными биомаркерами для оценки здоровья рыб, диагностики заболеваний различной этиологии и биомониторинга водных экосистем. Однако их практическое использование ограничено недостатком референсных данных для многих видов, обитающих в природных условиях. Целью настоящего исследования было проведение цитоморфологического анализа периферической крови леща (*Abramis brama* (L., 1758)) из оз. Сямозеро (Республика Карелия) и установление характерных особенностей эритрограммы и лейкограммы. Объектом исследования служили половозрелые особи обоих полов в возрасте от 3+ до 9+, выловленные в июне 2024 г. Гидрохимический анализ воды подтвердил отсутствие превышения предельно допустимых концентраций загрязняющих веществ, что позволяет рассматривать данный водоем как модельный для установления референсных показателей. Методом световой микроскопии окрашенных мазков проведен дифференциальный подсчет лейкоцитов и оценка морфологических аномалий эритроцитов. Установлено, что основную массу клеток крови составляют зрелые эритроциты, доля юных форм не превышает 2,4%. Среди аномалий эритроцитов наиболее распространен пойкилоцитоз (в среднем 10% эритроидных клеток), также встречались эритроциты с эксцентрически или периферически расположенным ядром (у 5,0% рыб), агглютинированные (у 25,0% особей) с образованием цепочек от 3 до 27 клеток, с фестончатым краем (не более 1,0% всех эритроцитов, у 75,0% рыб), с признаками амитотического деления (единичные находки). Лейкограмма леща имеет типичный лимфоидный характер (лимфоциты до 89%), среди гранулоцитов доминируют псевдоэозинофилы. Статистически значимых различий по содержанию форменных элементов крови в зависимости от пола не выявлено. Полученные данные восполняют пробелы в области гематологии карповых рыб, представляют количественные критерии для оценки физиологического состояния особей и популяций и могут служить основой для сравнительного анализа в токсикологических, экологических и рыбоводных исследованиях. Пополнение базы изображений гемоцитов леща также необходимо для автоматизации дифференциального подсчета гемоцитов с использованием методов нейросетевого моделирования.

Ключевые слова: лещ; *Abramis brama*; кровь; лейкоцитарная формула; гематограмма; озеро Сямозеро

Для цитирования: Суховская И. В., Цекова А. А., Канцерова Н. П., Лебедева Д. И., Милинчук Н. П., Лысенко Л. А. К вопросу о референсных цитогематологических показателях леща *Abramis brama* для целей биомониторинга // Труды Карельского научного центра РАН. 2026. № 7. С. 187–201. doi: 10.17076/eco2374

Финансирование. Исследование выполнено при финансовой поддержке государственного задания КарНЦ РАН FMEN-2022-0006 (№ г. р. 122032100052-8).

**I. V. Sukhovskaya*, A. A. Tsekova, N. P. Kantserova, D. I. Lebedeva,
N. P. Milyanchuk, L. A. Lysenko. ON THE CYTOHEMATOLOGICAL
REFERENCE VALUES FOR THE BREAM *ABRAMIS BRAMA*
FOR BIOMONITORING PURPOSES**

*Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences
(11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia), *sukhovskaya@inbox.ru*

Fish blood is a highly informative medium for assessing homeostasis, turning hematological parameters such as hematocrit, hemoglobin concentration, cell counts, and morphological abnormalities into promising biomarkers for evaluating fish health, diagnosing diseases of various etiologies, and biomonitoring aquatic ecosystems. However, their practical application is limited by a lack of reference data for many species inhabiting natural environments. The aim of this study was to perform a cytomorphological analysis of the peripheral blood of bream (*Abramis brama* (L., 1758)) from Lake Syamozero (Republic of Karelia) and to characterize the erythrogram and leukogram. The study subjects were mature individuals of both sexes, aged 3+ to 9+ years, caught in June 2024. Hydrochemical analysis of the water confirmed that the maximum permissible concentrations of pollutants were not exceeded, allowing this reservoir to be considered a model system for establishing reference parameters. Using light microscopy of stained blood smears, we performed differential leukocyte counts and assessed morphological abnormalities in erythrocytes. A majority of the blood cells examined were mature erythrocytes, with juvenile forms not exceeding 2.4%. Among erythrocyte abnormalities, poikilocytosis was the most common (10% of erythroid cells on average). Other findings included erythrocytes with an eccentrically or peripherally located nucleus (in 5.0% of fish), agglutinated cells (in 25.0% of individuals) forming chains of 3 to 27 cells, erythrocytes with a scalloped edge (no more than 1.0% of all erythrocytes, observed in 75.0% of fish), and occasional signs of amitotic division (singular findings). The leukogram of the breams exhibited a typical lymphoid profile (lymphocytes accounting for up to 89% of leukocytes), with pseudoeosinophils predominating among granulocytes. No statistically significant differences in blood cell counts were found between sexes. The data obtained fill gaps in Leuciscidae hematology, provide quantitative criteria for assessing the physiological state of individuals and populations, and can serve as a basis for comparative analysis in toxicological, ecological, and aquaculture research. It is also necessary to expand the image database of bream hemocytes to enable automated differential hemocyte counting using neural network modeling methods.

Keywords: common bream; *Abramis brama*; blood; differential leukocyte count; hemogram; Lake Syamozero

For citation: Sukhovskaya I. V., Tsekova A. A., Kantserova N. P., Lebedeva D. I., Milyanchuk N. P., Lysenko L. A. On the cytohematological reference values for the bream *Abramis brama* for biomonitoring purposes. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2026. No. 7. P. 187–201. doi: 10.17076/eco2374

Funding. The study was financed within state assignment to the Karelian Research Centre RAS No. FMEN-2022-0006 (state ID 122032100052-8).

Введение

Кровь – циркулирующая внутренняя среда организма, интегрально отражающая состояние гомеостаза. Оценка количественных гематологических показателей (гематокрит, концентрация гемоглобина, содержание форменных элементов – эритроцитов, тромбоцитов, лейкоцитов и их субпопуляций, а также морфологических аномалий клеток) относится к числу информативных и экономически доступных методов оценки здоровья рыбы. Гематологические параметры отражают реакцию организма на стрессовые факторы внешней и внутренней среды и состояние иммунитета, что позволяет рассматривать их как биомаркеры для ранней диагностики заболеваний различной этиологии. Дополнительными преимуществами гематологического метода являются низкая инвазивность, возможность прижизненной диагностики, простота забора материала и его первичной обработки как в лабораторных, так и в полевых условиях. Несмотря на трудоемкость, анализ морфологической картины форменных элементов крови (цитогематограммы) с помощью световой микроскопии окрашенных мазков обладает высокой информативностью благодаря скорости развития клеточного ответа на повреждающий фактор или заболевание.

Состав форменных элементов крови рыб видоспецифичен и зависит от возраста, пола, физиологического состояния, а также от условий среды обитания (температуры воды, содержания кислорода, характера питания), что актуально для оценки как отдельных особей, так и популяций в целом [Головина, Тромбицкий, 1989; Камышников, 2004]. Ранее было показано, что гематологические изменения у рыб могут возникать при воздействии загрязнителей среды (ионов металлов, пестицидов) и фармакологических препаратов (антимикробных, противопаразитарных) [Kubra, 2022; Kanu et al., 2023; Rohani, 2023]. Степень и характер этих нарушений варьируют у разных видов и определяются природой ксенобиотика, его дозировкой, длительностью контакта, сопутствующими параметрами внешней среды, а также индивидуальными характеристиками (возраст, пол, размер, стадия зрелости) [Fazio, 2019]. В большинстве случаев токсиканты действуют неспецифично, индуцируют окислительный стресс, оказывают цитотоксическое действие и активируют компенсаторные механизмы [Witeska et al., 2023]. Для количественной оценки вызванных изменений необходимо установить видоспецифичные диапазоны референсных значений гематологических показателей. В силу пойкило-

термности внутренняя среда рыб крайне изменчива и в значительной мере зависит от внешних условий, что определяет сложность установления надежных референсных интервалов [Casanovas et al., 2021; Michail et al., 2022]. Согласно результатам исследования М. Witeska с соавторами [2023], гематологические параметры различаются по степени изменчивости и могут быть классифицированы на стабильные (количество лимфоцитов), умеренно изменчивые (концентрация гемоглобина, количество эритроцитов) и высоковариабельные (количество тромбоцитов), что обуславливает их различный биомаркерный потенциал.

Определение показателей крови у рыб, обитающих в ненарушенных природных условиях, позволяет установить гематологическую норму для каждого вида и выявлять характер адаптаций в период активного антропогенного воздействия на водоемы [Рыжков и др., 1998]. При патологических состояниях в крови рыб регистрируются морфологически измененные (аномальные) клеточные элементы. Кровь, как высоколабильная и быстро обновляемая ткань, быстро реагирует на действие различных факторов, поэтому гематологическое исследование, наряду с паразитологическими, микробиологическими и вирусологическими тестами, имеет важное значение для оценки состояния популяции и ранней диагностики заразных и незаразных заболеваний. Гематологические показатели объективно отражают физиологическое состояние организма и являются необходимым элементом биомониторинга. В области гематологии рыб есть ряд проблем и информационных пробелов, связанных, в частности, с установлением референсных значений, идентификационных признаков клеточных популяций, накоплением достаточной базы данных изображений, что делает исследования в этой области крайне необходимыми.

Цель настоящего исследования состояла в проведении цитоморфологического анализа периферической крови леща (*Abramis brama* (L., 1758)) и установлении характерных особенностей картины белой и красной крови (показателей лейкограммы и морфологических аномалий эритроцитов) для использования в биологическом мониторинге.

Материалы и методы

Объект исследования. Объектами исследования служили 23 особи леща (*Abramis brama* (Linnaeus, 1758)), выловленные в природном ареале обитания (Курмойльский залив оз. Сямозеро, Республика Карелия; 61°53'48.1" с. ш.,

33°05'40.9" в.д.) с помощью ставных сетей с размером ячеи 35–50 см в июне 2024 г. Характеристики изученной выборки рыб: возраст от 3+ до 9+, средняя длина (AD) $20,8 \pm 2,05$ см, средняя масса $187 \pm 65,2$ г, соотношение полов 15 самок : 8 самцов, стадия зрелости гонад 2–3 (табл. 1). У анестезированной при помощи гвоздичного масла (эмульсия 0,3 мл/л) рыбы иглой 21 G прижизненно отбирали кровь из хвостовой вены [Методические указания..., 1999] в вакуумную пробирку с активатором свертывания ЭДТА (МиниМед, Россия). После отбора крови рыбу наркотизировали (концентрация гвоздичного масла 1,0 мл/л), вскрывали, определяли пол, отбирали чешую

для установления возраста [Дгебуадзе, Чернова, 2009].

Гидрохимическая характеристика водоема. Температура воды в заливе в период забора материала составляла +14 °С (ST-4 Smartron, Yiwu, Китай), pH 6,81–6,82 (Hanna, Польша). Содержание основных биогенных элементов в пробах воды определяли по принятым протоколам (см. табл. 1), содержание химических элементов определяли на масс-спектрометре с индуктивно-связанной плазмой и системой лазерной абляции (Thermo Fisher, США) (табл. 2); оценивали соответствие показателей нормативам (ПДК) для рыбохозяйственных водоемов.

Таблица 1. Водородный показатель и содержание биогенных элементов и некоторых анионов в воде в районе вылова (Курмойльский залив оз. Сямозеро, Республика Карелия), июнь 2024 г.

Table 1. Hydrogen index and content of biogenic elements and anions in water in the fishing area (Kurmoilsky Bay, Lake Syamozero, Republic of Karelia), June 2024

Показатель Parameter	Протокол метода измерений Protocol of the measurement procedure	Единица измерений Unit of measurement	Результаты анализа Results of the analysis		ПДК MPC
			Проба 1 Sample 1	Проба 2 Sample 2	
Водородный показатель pH Hydrogen index pH	РД 52.24.495-2017	ед. pH pH units	6,81	6,82	6,5–8,5
Гидрокарбонаты Hydrocarbonates	РД 52.24.493-2006	мг/дм ³ mg/dm ³	7,81	8,05	–
Сульфат-ион Sulfate ion	РД 52.24.405-2018	мг/дм ³ mg/dm ³	1,2	1,3	100
Хлорид-ион Chloride ion	РД 52.24.402-2011	мг/дм ³ mg/dm ³	0,86	0,82	300
Фосфор минеральный Mineral phosphorus	РД 52.24.382-2019	мкг Р/дм ³ µg P/dm ³	<2	<2	0,2
Фосфор общий Total phosphorus	РД 52.24.387-2006	мкг Р/дм ³ µg P/dm ³	14	13	<200
Азот аммонийный Ammonium nitrogen	РД 52.24.383-2018	мг N/дм ³ mg N/dm ³	0,070	0,094	0,5
Азот нитратный Nitrate nitrogen	РД 52.24.523-2009	мг N/дм ³ mg N/dm ³	0,016	0,015	9,1
Азот нитритный Nitrite nitrogen	РД 52.24.518-2008	мг N/дм ³ mg N/dm ³	<0,001	<0,001	0,02

Примечание. Здесь и в табл. 2: значения ПДК и ОБУВ вредных веществ для водных объектов, имеющих рыбохозяйственное назначение, из [Об утверждении нормативов качества..., 2025].

Note. Here and in Table 2: Maximum Permissible Concentrations (MPC) and Safe Exposure Levels (SEL) of hazardous substances for water bodies of fishery significance from [On approval of water quality standards..., 2025].

Таблица 2. Концентрация химических элементов в воде в районе вылова (Курмойльский залив оз. Сямозеро, Республика Карелия), июнь 2024 г.

Table 2. The chemical element concentrations in water in the fishing area (Kurmoilsky Bay, Lake Syamozero, Republic of Karelia), June 2024

Элемент Element	Концентрация, мг/л Concentration, mg/l	Элемент Element	Концентрация, мг/л Concentration, mg/l	Элемент Element	Концентрация, мг/л Concentration, mg/l
Li	0,00033	Zr	0,00001	Te	0,00009
Na	0,88275	Nb	0,0002	Cs	0,00007
Mg	0,61152	Mo	0,00003	Ba	0,00459

Окончание табл. 2
Table 2 (continued)

Элемент Element	Концентрация, мг/л Concentration, mg/l	Элемент Element	Концентрация, мг/л Concentration, mg/l	Элемент Element	Концентрация, мг/л Concentration, mg/l
K	0,36679	Ag	0,00024	La	0,00014
Ca	1,01246	Cd	0,00002	Ce	0,00004
Sc	0,00013	Sb	0,00008	Pr	0,00008
Ti	0,00007	Ga	0,00024	Nd	0,00013
Cr	0,00015	Ge	0,00157	Sm	0,00002
Mn	0,03385	As	0,0001	Ho	0,00003
Fe	0,23569	Se	0,0002	Lu	0,00001
Ni	0,00018	Rb	0,00172	Ta	0,00089
Cu	0,00031	Sr	0,0098	W	0,0001
Zn	0,0003	Y	0,00002	Pb	0,00001

Морфологический анализ клеток кро-

ви. Сразу после отбора венозной крови готовили мазки крови по стандартному протоколу [Witeska et al., 2022]. Для этого из вакуумной пробирки автоматической пипеткой отбирали каплю крови (2 мкл), помещали на стекло для микропрепаратов (МиниМед, Россия), равномерно распределяли по поверхности с помощью стекла для растяжки мазков. Подсушенные на воздухе мазки фиксировали погружением в раствор Май-Грюнвальда (МиниМед, Россия) на 3 мин, затем промывали водой, высушивали на воздухе при комнатной температуре и окрашивали по Романовскому раствором красителя азур-эозин, приготовленным путем смешивания красителя, дистиллированной воды и фосфатного буфера (pH 6,4–6,8) в соотношении 5 : 4 : 1 в течение 20 мин.

Промытые водой и высушенные на воздухе мазки исследовали под световым микроскопом (Olympus CX-41, Япония) с масляной иммерсией при общем увеличении 1000× (объектив 100×, окуляр 10×). Для каждого мазка проводили дифференциальный подсчет лейкоцитов и аномалий эритроцитов, оценивая не менее 30 полей зрения,总共 не менее 1000 клеток. Количество клеток белой крови выражали в процентах от 1000 клеток, принятых за 100%.

Статистический анализ. Сравнительный анализ и визуализацию результатов проводили с использованием языка программирования R (R Core Team, Вена, Австрия) в интегрированной среде разработки RStudio версии 2025.09.1 (Positteam, Бостон, Массачусетс, США). Нормальность распределения данных оценивали с помощью теста Шапиро-Уилка. Сравнительный анализ показателей проводили с использованием теста Крускала-Уоллиса (пакет rstatix) при p-value ≤ 0,05.

Результаты и обсуждение

Референсный статус местообитания

леща. Курмойльский залив оз. Сямозеро расположен в западной части озера, удален от объектов промышленной и сельскохозяйственной деятельности, не несет рекреационной нагрузки [Стерлигова и др., 2024]. По результатам химического анализа воды оз. Сямозеро слабо минерализовано (25,3 мг/л), по содержанию фосфора (0,02–0,10 мг/л) относится к мезотрофному классу [Стерлигова, Ильмаст, 2012]. Содержание биогенных компонентов (см. табл. 1) и химических элементов (см. табл. 2) не превышает предельно допустимые концентрации (ПДК) для рыбохозяйственных водоемов. Это позволяет рассматривать Сямозеро как модельный водоем Северо-Западного региона России для установления референсных показателей обитающих в нем гидробионтов.

Цитогематограмма леща. В нашем исследовании были установлены количественные показатели клеточного состава и описаны морфологические особенности клеток крови леща оз. Сямозеро. В дальнейшем эти данные могут быть использованы для диагностики состояния карповых рыб природных популяций и оценки качества водной среды.

Клетки эритроидного ряда. В периферической крови у исследованных нами особей леща абсолютное большинство (до 98%) форменных элементов представлены зрелыми формами эритроцитов (рис. 1, А). В норме это клетки овальной формы с овальным центральным расположенным ядром, цитоплазма которых равномерно окрашена в светло-фиолетовый или серо-фиолетовый цвет (окраска азур-эозином).

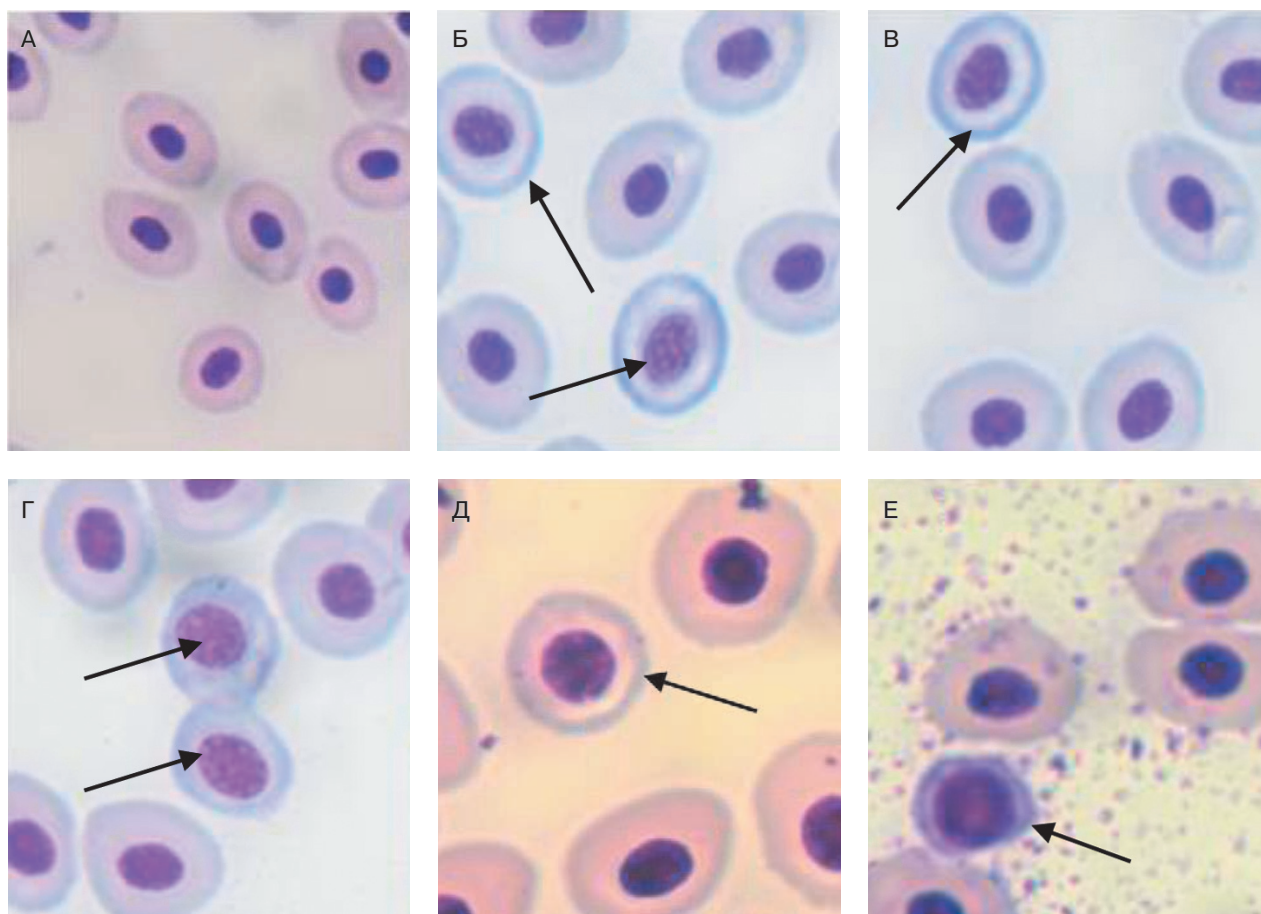


Рис. 1. Эритроциты периферической крови леща:

А – исключительно зрелые формы; Б–Е – единичные бластные (незрелые, юные) формы (отмечены стрелками)

Fig. 1. Peripheral blood erythrocytes of bream:

A – exclusively mature forms; Б–Е – single blast (immature, juvenile) forms (marked with arrows)

Поскольку у рыб эритропоэз завершается в кровяном русле [Иванов, 2003], их отличительной особенностью является полиморфизм эритроцитов, который характеризуется одновременным присутствием в периферической крови клеток различной степени зрелости (рис. 1). Доля (%) эритробластных форм от зрелых используется как индикатор эритропоэтической активности [Kaur, Kaur, 2015].

Незрелые эритроциты представляют собой круглые или слегка вытянутые клетки, цитоплазма которых окрашена в синий или светло-фиолетовый цвет. Размер ядра таких эритроцитов зависит от стадии зрелости по отношению к общему размеру клетки: по мере созревания размер ядра пропорционально уменьшается. В исследуемой периферической крови леща среднее количество юных эритроцитов составило $2,4 \pm 0,52\%$ от общего количества эритроцитов. В норме доля незрелых эритроцитов незначительна, их увеличение, как правило, свидетельствует о гипоксии или физиологических

нарушениях стрессовой этиологии [Sheikh et al., 2022]. В целом частота встречаемости незрелых эритроцитов у леща не превышала показатели для других видов, встречающиеся в литературе [Солдатов, 2023], что указывает на сопоставимую эритропоэтическую активность. Физиологически незрелые эритроциты, в отличие от зрелых форм, характеризуются более низким содержанием гемоглобина [Soldatov, 2005].

Кроме незрелых форм в крови леща нами обнаружены аномальные эритроциты. Наиболее распространенным нарушением был пойкилоцитоз (рис. 2, А–В) – изменение формы эритроцитов (более вытянутая, веретеновидная, угольная или каплевидная). Уровень пойкилоцитоза у исследованных нами рыб составил в среднем 10 % (от 4 % до 13 %), что, согласно литературным данным [Конькова, Федорова, 2016], находится в пределах нормы для данного вида рыб и не является клинически значимым нарушением. Повышенный уровень пойкилоцитоза относительно референсного

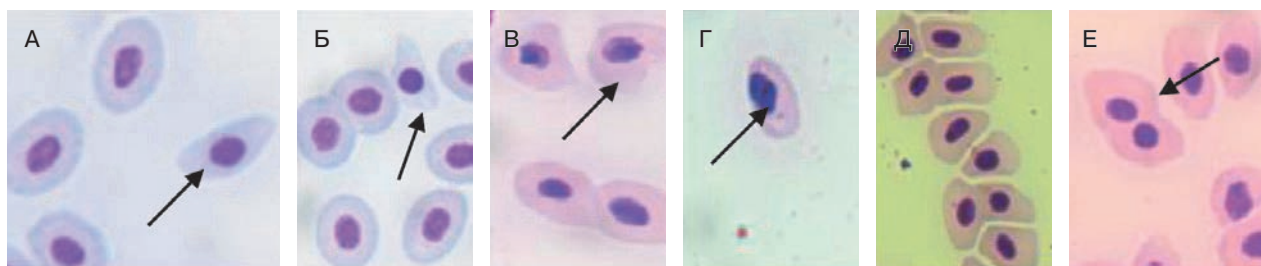


Рис. 2. Аномалии эритроцитов леща:

А–В – пойкилоцитоз; Г – эксцентрически смещенное ядро; Д – агглютинация; Е – фестончатый край

Fig. 2. Erythrocyte abnormalities in bream:

А–В – poikilocytosis; Г – displaced nucleus; Д – agglutination; Е – scalloped edge

может указывать на функциональную недостаточность кроветворных органов и часто сопутствует анемии.

Эритроциты с эксцентрически или периферически расположенным ядром (рис. 2, Г) наблюдались у 5,0 % лещей; в среднем количество смещенных ядер у каждой особи обнаруживалось не более чем в 0,1 % эритроцитов. Агглютинация, или слипание, эритроцитов (рис. 2, Д) была выявлена у 25,0 % исследованных особей. Цепочки (стопки) агглютированных эритроцитов насчитывали от 3 до 27 клеток. Эритроциты с фестончатым краем (рис. 2, Е), формирующимся вследствие нарушения их осмотической резистентности, составляли не более 1,0 % от всех эритроцитов и обнаруживались у 75,0 % рыб.

Дегенеративные изменения эритроцитов манифестируют вакуолизированными формами и клеточными тенями (рис. 3). Вакуолизация цитоплазмы эритроцитов (рис. 3, А–Б) происходит вследствие внутриклеточных обменных нарушений; вакуолизированные клетки встречались у 12 % лещей и составляли в среднем около 9 % (от 4 до 15 %) эритроцитов. Ядерные тени, образующиеся после полного распада ядра и цитоплазмы вследствие гемолиза, – распространенный феномен, который наблюдался у 75 % лещей (рис. 3, В) в количестве не более 1,2 % эритроцитов.

Морфологические аномалии эритроцитов включают также клетки в стадии патологического деления путем амитоза – прямого деления зрелых клеток. Эти клетки имеют перетяжку в области клеточного ядра (рис. 4, А) или сегментированное ядро (рис. 4, Б–В). Фоновый уровень амитоза у исследованных особей леща составляет 0,08 % от общего числа эритроцитов (от 0,01 до 0,1 %). В исследованных мазках крови леща не были обнаружены резидуальные тельца амитоза – шистоциты, представляющие собой безъядерные фрагменты цитоплазмы разделившихся амитотическим путем эритроцитов. Амитоз обычно инициируется у рыб при анемии и токсикозах.

Микроскопический анализ популяций эритроцитов является эффективным инструментом для оценки воздействия токсичных веществ, включая химические загрязнители среды и токсины инфекционных и паразитарных агентов, на рыб. Любые морфологические изменения эритроцитов или их ядра и нетипичная тропность к красителю могут рассматриваться как аномалии. Морфологические аномалии эритроцитов количественно возрастают при метаболических нарушениях, дефиците кислорода и действии стрессовых факторов окружающей среды [Witeska et al., 2010; de Oliveira et al., 2020]. Частота встречаемости аномальных эритроцитов у исследованных

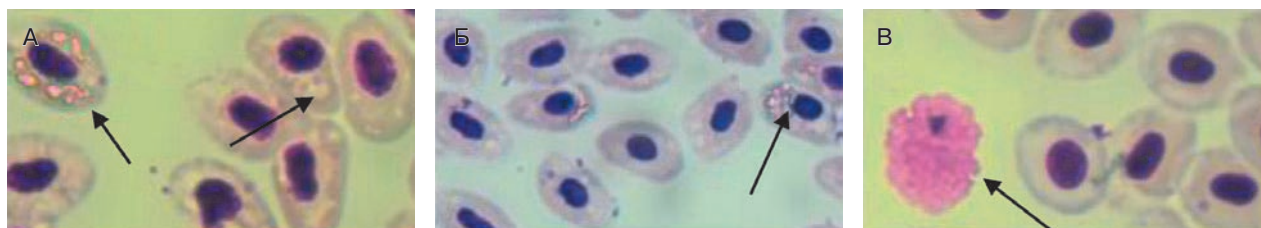


Рис. 3. Дегенеративные эритроциты леща: А–Б – вакуолизация цитоплазмы; В – ядерные тени

Fig. 3. Degenerative erythrocytes in bream: А–Б – cytoplasmic vacuolization; В – nuclear shadows

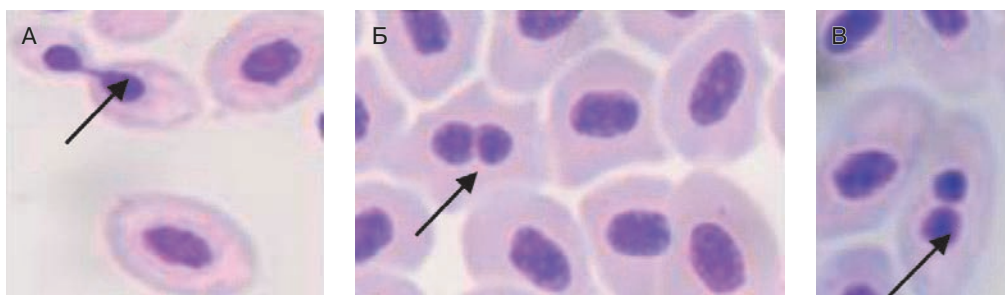


Рис. 4. Аномальные формы эритроцитов в стадии амитоза у леща:

А – две не полностью разошедшиеся дочерние клетки, образовавшиеся путем амитоза; Б–В – эритроциты с сегментированным ядром

Fig. 4. Abnormal forms of erythrocytes in the stage of amitosis in bream:

А – two incompletely separated daughter cells due to amitosis; Б–В – erythrocytes with a segmented nucleus

здоровых особей леща составляет видовую физиологическую норму. Максимальный уровень аномальных эритроидных клеток – пойкилоцитозных (до 13%), дегенеративно измененных (до 15%) и амитотически делящихся (до 0,1 %) – оказался сходен для леща разного возраста (от 3+ до 9+) и пола, и указанные значения могут быть использованы в качестве видовой нормы. Частота обнаруженных морфологических аномальных клеток свыше порогового уровня может указывать на негативное воздействие факторов внешней среды.

Клетки лейкоцитарного ряда. Лейкоциты составляют вторую по численности (после эритроцитов) клеточную популяцию в крови позвоночных животных. Консервативная роль лейкоцитов у всех позвоночных состоит в их участии в иммунологической защите. Поэтому подсчет количественных или морфологических изменений лейкоцитов периферической крови является одним из самых простых способов оценки иммунной системы.

Лейкограмма исследованных особей леща носит лимфоидный характер: в кровотоке

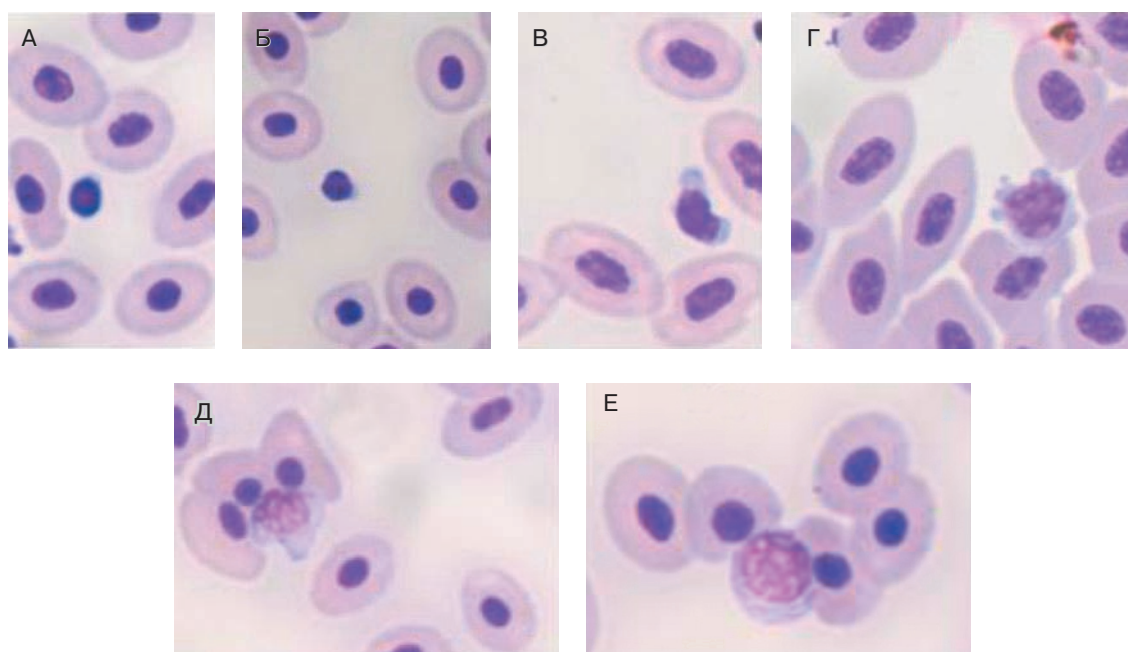


Рис. 5. Лимфоциты периферической крови леща, дифференцированные по размеру и ядерно-цитоплазматическому соотношению:

А, Б – малые; В, Д – средние; Г, Е – большие; Г – лимфоцит с псевдоподиями

Fig. 5. Bream peripheral blood lymphocytes differentiated by size and nuclear-cytoplasmic ratio:

А, Б – small; В, Д – medium; Г, Е – large; Г – lymphocyte with pseudopodia

преобладают зрелые лимфоциты. Отличительные признаки лимфоцитов: неправильная округлая форма, большое круглое или овальное ядро, расположенное центрально или эксцентрично (рис. 5), цитоплазма однородная, окружена тонкой светло-голубой каймой. По морфологическим признакам (размер и ядерно-цитоплазматическое соотношение) лимфоциты леща делятся на малые (рис. 5, А, Б), средние (рис. 5, В, Д) и большие (рис. 5, Г, Е), из них, согласно нашим наблюдениям, преобладают малые. Реализация иммунной функции лимфоцитов у рыб включает их способность к фагоцитозу, такие лимфоциты приобретают подвижность за счет формирования пальцеобразных выступов цитоплазмы – псевдоподий (рис. 5, Г).

Моноциты – самые крупные клетки лейкоцитарного ряда у рыб, по размеру превосходят эритроциты в 1,5–2,5 раза (рис. 6). Относятся к группе агранулоцитов (незернистых лейкоцитов) и являются предшественниками тканевых макрофагов. Форма моноцитов чаще округлая или овальная, иногда неправильная (амебовидная) из-за высокой подвижности. Моноциты имеют большое ядро, форма которого может быть бобовидной, подковообразной, почковидной или складчатой с изрезами, с рыхлой, сетчатой структурой хроматина. Цитоплазма окрашивается азури-эозином в серо-голубой, дымчатый цвет и часто содержит мелкие вакуоли, что является важным идентификационным признаком [Иванова, 1983]. Моноциты в крови рыб

выполняют ключевую функцию фагоцитов, являясь важнейшим звеном как врожденного, так и приобретенного иммунитета [Wu et al., 2020].

Помимо агранулоцитов, лимфоцитов и моноцитов, в периферической крови леща лейкоциты представлены гранулоцитами – псевдоэозинофилами, псевдобазофилами и нейтрофилами, различающимися своей тропностью к красителю.

Псевдоэозинофилы – это амфифильные агранулоциты, у которых гранулы окрашиваются основными и кислыми красителями с преобладанием ацидофилии [Иванова, 1970]. Ядро, как правило, округлой или овальной формы, красно-фиолетовое, расположено резко эксцентрично. Характерной особенностью псевдоэозинофилов является специфическая зернистость цитоплазмы, гранулы достаточно яркие и чаще удлиненной формы, напоминающей мелкие иголки (рис. 7, А–Б). Гранулы псевдоэозинофилов содержат щелочной противопаразитарный белок и значительное количество ферментов. Цитоплазма псевдоэозинофилов слабобазофильная, светло-фиолетового или розоватого оттенка. Обладая слабой фагоцитарной активностью, псевдоэозинофилы вызывают внеклеточный цитолиз и участвуют в противогельминтном иммунитете [Конькова и др., 2024].

Ядро псевдобазофилов крупное, преимущественно округлой формы, интенсивно окрашенное в темно-фиолетовый цвет. В цитоплазме псевдобазофилов на слабо оксифильном фоне располагаются крупные красно-фиолетовые гранулы (рис. 7, В–Г). В гранулах клеток содержатся гистамин, лейкотриены, тромбоксаны, ферменты и другие биологически активные вещества, поддерживающие реакции воспаления. Псевдобазофилы подвижны, способны к фагоцитозу [Zheng et al., 2017].

Нейтрофилы леща – крупные округлые клетки, содержащие базофильно окрашенные гранулы (рис. 7, Д), зернистость цитоплазмы выражена слабо, цитоплазма бледно-фиолетового цвета. Ядро нейтрофилов окрашено в красно-фиолетовый цвет, часто

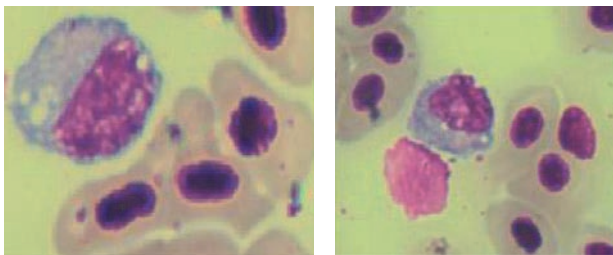


Рис. 6. Моноциты периферической крови леща
Fig. 6. Monocytes in the peripheral blood of bream

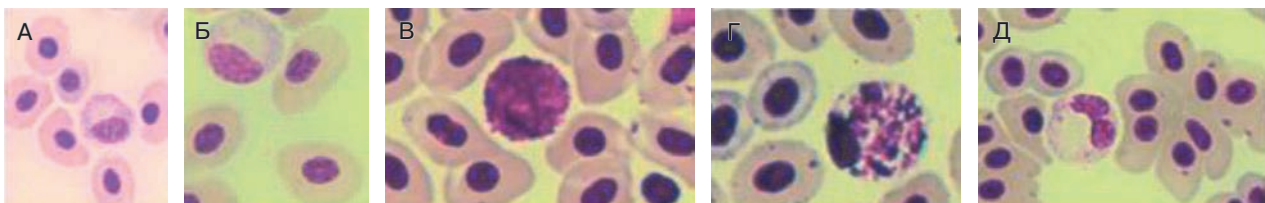


Рис. 7. Гранулоциты периферической крови леща:
А–Б – псевдоэозинофилы; В–Г – псевдобазофилы; Д – нейтрофил (в центре изображения)
Fig. 7. Granulocytes of peripheral blood of bream:
А–Б – pseudoeosinophils; В–Г – pseudobasophils; Д – neutrophil (in the centre of image)

расположено эксцентрично. В зависимости от степени зрелости меняется строение ядра, согласно чему выделяют палочкоядерные (ядро в форме подковы) и сегментоядерные нейтрофилы (ядро сегментировано). Нейтрофилы – главные участники первой линии врожденного иммунитета, их основная функция у костистых рыб – борьба с микроорганизмами путем развития острой воспалительной реакции [Navixbeck et al., 2016].

Помимо основных групп гранулоцитов в периферической крови леща мы обнаружили так называемые пенистые клетки, клетки с вакуолизированной цитоплазмой (рис. 8). Это крупные гранулоциты с бесцветной, сильно гранулированной цитоплазмой и со смещенным к периферии ядром [Иванова, 1970]. Их функции до конца не выяснены, однако увеличение числа пенистых клеток в периферической крови может указывать на нарушения обменных процессов в организме рыбы, в частности, липидного обмена [Валова, 2015].

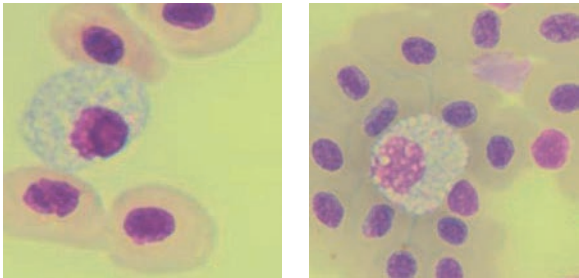


Рис. 8. Пенистые клетки периферической крови леща

Fig. 8. Foam cells of the peripheral blood of bream

В табл. 3 обобщены данные по содержанию лейкоцитов в периферической крови леща, полученные в настоящем исследовании, и референсные значения для леща из литературных источников [Суворова, Герман, 2024]. Отмечается высокое сходство ориентировочных диапазонов клеток крови лещей из разных местобитаний.

Как отмечалось ранее, у рыб лимфоциты образуют наиболее многочисленную популяцию иммунокомпетентных клеток, доля которых в периферической крови достигает 89 % от общего числа лейкоцитов в отличие от теплокровных животных и человека, у которых содержание лимфоцитов не превышает 60 % [Иванова, 1983]. Согласно современным представлениям, лимфоциты являются ключевыми клетками иммунной системы, обеспечивающей все основные реакции иммунитета: распознавание, разрушение и элиминацию чужеродных тел, сохранение индивидуальной целостности, а также формирование адаптивного иммунитета путем синтеза антител [Микряков, Микряков, 2007]. Важнейшими клетками, обеспечивающими иммунную защиту, процессами адаптации и борьбу с чужеродным материалом, выступают также гранулоциты и моноциты. У исследованных нами рыб второе место по частоте встречаемости среди гранулоцитов занимают псевдоэозинофилы и псевдобазофилы. Количество нейтрофилов в крови значительно ниже, чем других лейкоцитов. В целом дифференциальный подсчет лейкоцитов у исследованных нами особей показал, что их количество не превышало ранее установленные референсные значения.

Таблица 3. Лейкоцитарная формула периферической крови леща. Относительное содержание лейкоцитов разных популяций (% , среднее значение (мин/макс)) оз. Сямозеро и референсные значения у леща из других местобитаний

Table 3. Leukocyte count of bream peripheral blood. Relative content (%) of leukocytes of different populations (average value (min/max)) in Lake Syamozero and reference values in bream from other habitats

Показатель Index	Доля клеток (%) от всех лейкоцитов, принятых за 100 % Ratio of cells (%) from all leukocytes taken as 100 %	
	Лещ оз. Сямозеро (2024 г.) Bream from Lake Syamozero	Лещ водохранилища верхней Волги [Суворова, Герман, 2024] Bream from the Upper Volga reservoirs [Suvorova, German, 2024]
Лимфоциты Lymphocytes	89,12 (74,1/91,8)	75,0–90,0
Псевдоэозинофилы Pseudoeosinophils	5,30 (3,4/6,2)	4,0–6,5
Псевдобазофилы Pseudobasophils	4,16 (2,9/4,9)	2,0–5,3
Нейтрофилы Neutrophils	1,30 (0,7/1,4)	1,0–2,0
Моноциты Monocytes	0,12 (0,05/0,16)	0,1–3,5

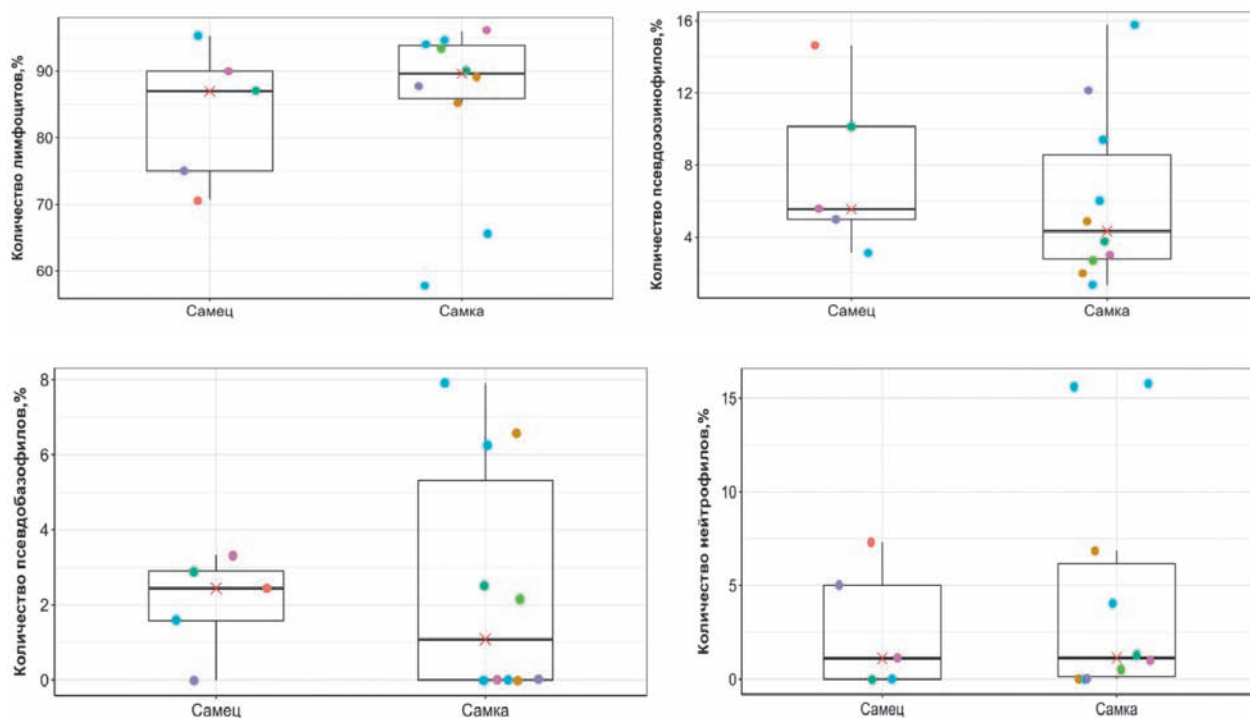


Рис. 9. Лейкоцитарная формула периферической крови у самцов и самок леща, оз. Сямозеро (% от общего количества лейкоцитов)

Fig. 9. Leukocyte formula of peripheral blood of male and female bream from Lake Syamozero (% of the total leukocyte count)

Для лейкоцитарной формулы рыб известен феномен возрастной зависимости [Анисимова и др., 1983], которая отражает онтогенетическое развитие иммунной системы, а также зависимость от полового цикла и гормональных перестроек. В нашем исследовании для особей разного пола возраста от 3+ до 9+ были получены сходные данные, позволяющие предложить единый, довольно узкий диапазон нормальных значений для практики мониторинговых исследований (рис. 9). По мере роста рыбы обычно увеличивается число лимфоцитов, а у половозрелых особей, особенно в период нереста, увеличивается количество сегментоядерных нейтрофилов.

Тромбоциты. Тромбоциты рыб – это удлиненные, веретенообразные клетки с ядром такой же формы (рис. 10) и бледно-розовой, неровно окрашенной цитоплазмой, отходящей от одного или обоих полюсов ядра. Тромбоциты крови леща располагались как поодиночке, так и группами из трех-пяти клеток. В некоторых случаях границы цитоплазмы отдельных клеток были трудно различимы. Исследования показывают, что тромбоциты низших позвоночных, помимо участия в свертывании крови, выполняют фагоцитарную функцию и способны продуцировать цитокины, регулирующие иммунные реакции [Chen et al., 2019].

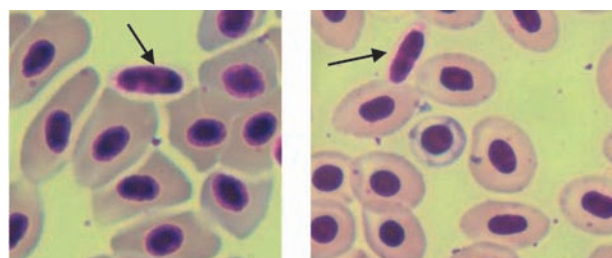


Рис. 10. Тромбоциты периферической крови леща
Fig. 10. Platelets of the peripheral blood of bream

Закключение

В результате проведенного цитоморфологического анализа периферической крови леща (*Abramis brama* (L., 1758)) из модельного, слабо трансформированного деятельностью человека водоема – оз. Сямозеро (Республика Карелия) – установлены типичные для вида соотношения форменных элементов, различающихся морфологически по степени зрелости (эритроциты) и вовлеченности в иммунный ответ (лимфоциты, гранулоциты), а также допустимые уровни клеточных аномалий. Статистически значимых различий по содержанию лейкоцитов в зависимости от пола не выявлено.

Полученные в нашем исследовании данные восполняют пробелы в гематологии карповых рыб Северо-Западного региона и предоставляют количественные критерии для оценки физиологического состояния особей и популяций или для установления связи реакций организма с факторами окружающей среды. Представленные материалы могут быть использованы в качестве референсных при проведении токсикологических, экологических и рыбоводных исследований, а также для ранней диагностики нарушений гомеостаза под влиянием природных и антропогенных факторов.

Полученные данные также способствуют пополнению базы изображений гемоцитов для решения актуальной задачи автоматизации трудоемкого процесса дифференциального подсчета гемоцитов и составления эритрограммы и лейкоцитарной формулы путем перспективного подхода, основанного на использовании методов нейросетевого моделирования.

Исследование выполнено с использованием оборудования ЦКП КарНЦ РАН.

Литература

- Анисимова И. М., Лавровский В. В. Ихтиология: Учеб. пособие для высш. с.-х. учеб. заведений по спец. «Зоотехния». М.: Высш. шк., 1983. 255 с.
- Валова В. Н. Физиологический статус сеголеток калуги и реципрокного гибрида стерлядь × калуга в период зимовки // Известия ТИНРО. 2015. Т. 182. С. 226–241.
- Головина Н. А., Тромбицкий И. Д. Гематология прудовых рыб. Кишинев: Штиинца, 1989. 156 с.
- Дгебуадзе Ю. Ю., Чернова О. Ф. Чешуя костистых рыб как диагностическая и регистрирующая структура. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2009. 315 с.
- Иванов А. А. Физиология рыб. М.: Мир, 2003. 284 с.
- Иванова Н. Т. Атлас клеток крови рыб. М.: Легкая и пищевая пром-сть, 1983. 184 с.
- Иванова Н. Т. Материалы к морфологии крови рыб. Ростов-на-Дону, 1970. 136 с.
- Камышников В. С. Справочник по клинико-биохимическим исследованиям в лабораторной диагностике. М.: МЕДПресс-информ, 2004. С. 56–60.
- Конькова А. В., Файзулина Д. Р., Ширина Ю. М., Богатов И. А. Генотоксические эффекты в клетках крови осетровых рыб (Acipenseridae) в условиях садкового хозяйства дельты Волги // Юг России: экология, развитие. 2024. Т. 19, № 2. С. 69–81. doi: 10.18470/1992-1098-2024-2-7
- Конькова А. В., Федорова Н. Н. Патоморфологические изменения эритроцитов молоди леща *Abramis brama* Волжско-Каспийского бассейна // Труды ВНИРО. 2016. Т. 162. С. 12–19.
- Микряков В. Р., Микряков Д. В. Лейкограмма крови карпа *Cyprinus carpio* L. при язвенной болезни кожи // Ветеринарная патология. 2007. № 3. С. 107–110.
- Об утверждении нормативов качества воды водных объектов рыбохозяйственного значения, в том числе нормативов предельно допустимых концентраций загрязняющих веществ в водах водных объектов рыбохозяйственного значения: приказ Министерства сельского хозяйства Российской Федерации, Федерального агентства по рыболовству от 26 мая 2025 года № 296. URL: <https://docs.cntd.ru/document/1312976080> (дата обращения: 15.03.2026).
- Солдатов А. А. Моноцикличность в функционировании эритроидного ростка гемопоэза у костистых рыб, на примере *Platichthys flesus* (Linnaeus, 1758) // Доклады Российской академии наук. Науки о жизни. 2023. Т. 512, № 1. С. 495–499. doi: 10.31857/S2686738923600395
- Стерлигова О. П., Ильмаст Н. В. Состояние популяций корюшки *Osmerus perlanus* Выгозера и Сямозера, сформировавшихся в результате саморасселения // Вопросы ихтиологии. 2012. Т. 52, № 3. С. 358–364.
- Стерлигова О. П., Ильмаст Н. В., Аникиева Л. В. Сравнительный анализ популяционных показателей ряпушки *Coregonus albula* (Salmonidae: Coregoninae) Сямозера в разных условиях обитания // Вопросы ихтиологии. 2024. Т. 64, № 4. С. 391–400. doi: 10.31857/S0042875224040023
- Суворова Т. А., Герман А. В. Лейкоцитарный состав периферической крови и иммунокомпетентных органов леща *Abramis brama* (Cyprinidae) водохранилищ верхней Волги // Вопросы ихтиологии. 2024. Т. 64, № 2. С. 248–252. doi: 10.31857/S0042875224020101
- Шейна Т. А., Михеев П. Б., Мухина М. В., Костицына Н. В., Бакланов М. А. Влияние засоления и повышенной температуры воды на характеристики крови рыб в условиях бореальных водоемов: результаты эксперимента с использованием молоди речного окуня *Perca fluviatilis* бассейна р. Камы (Пермский край, Россия) // Вестник Астраханского гос. техн. ун-та. Сер. Рыбное хозяйство. 2022. № 4. С. 123–134. doi: 10.24143/2073-5529-2022-4-123-134
- Ahmed I., Reshi Q. M., Fazio F. The influence of the endogenous and exogenous factors on hematological parameters in different fish species: A review // Aquacult. Int. 2020. Vol. 28. P. 869–899. doi: 10.1007/s10499-019-00501-3
- Casanovas P., Walker S. P., Johnston H., Johnston C., Symonds J. E. Comparative assessment of blood biochemistry and haematology normal ranges between Chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) from seawater and freshwater farms // Aquaculture. 2021. Vol. 537. Art. 736464. doi: 10.1016/j.aquaculture.2021.736464
- Chen H., Yuan G., Su J., Liu X. Hematological analysis of *Ctenopharyngodon idella*, *Megalobrama amblycephala* and *Pelteobagrus fulvidraco*: Morphology, ultrastructure, cytochemistry and quantification of peripheral blood cells // Fish & Shellfish Immunology. 2019. Vol. 90. P. 376–384. doi: 10.1016/j.fsi.2019.04.044
- de Oliveira J. S. P., Vieira L. G., Carvalho W. F., de Souza M. B., de Lima Rodrigues A. S., Simões K., de Melo De Silva D., Dos Santos Mendonça J., Hirano L. Q. L., Santos A. L. Q., Malafaia G. Mutagenic, genotoxic and morphotoxic potential of different

pesticides in the erythrocytes of *Podocnemis expansa* neonates // Sci. Total. Environ. 2020. Vol. 737. Art. 140304. doi: 10.1016/j.scitotenv.2020.140304

Fazio F. Fish hematology analysis as an important tool of aquaculture: A review // Aquaculture. 2019. Vol. 500. P. 237–242. doi: 10.1016/j.aquaculture.2018.10.030

Havixbeck J. J., Rieger A. M., Wong M. E., Hodgkinson J. W., Barreda D. R. Neutrophil contributions to the induction and regulation of the acute inflammatory response in teleost fish // Journal of Leukocyte Biology. 2016. Vol. 99. P. 1–12. doi: 10.1189/jlb.3HI0215-064R

Kanu K. C., Okoboshi A. C., Otitoloju A. A. Haematological and biochemical toxicity in freshwater fish *Clarias gariepinus* and *Oreochromis niloticus* following pulse exposure to atrazine, mancozeb, chlorpyrifos, lambda-cyhalothrin, and their combination // Comp. Biochem. Physiol. C. 2023. Vol. 270. Art. 109643. doi: 10.1016/j.cbpc.2023.109643

Kaur K., Kaur A. Fish erythrocytes as biomarkers for the toxicity of sublethal doses of an azo dye, Basic violet-1 (CI: 42535) // Microsc. Microanal. 2015. Vol. 21. P. 264–273. doi: 10.1017/S143192761401360

Kubra A. K. Anesthetic efficacy of clove oil and 2-phenoxyethanol as hematological, histopathological and echocardiographic on broodstock Danube sturgeon (*Acipenser gueldenstaedtii*) // J. Appl. Ichthyol. 2022. Vol. 38. P. 586–595. doi: 10.1111/jai.14361

Michail G., Berillis P., Nakas C., Henry M., Mente E. Haematology reference values for *Dicentrarchus labrax* and *Sparus aurata*: A systematic review and meta-analysis // J. Fish Dis. 2022. Vol. 45. P. 1549–1570. doi: 10.1111/jfd.13680

Rohani M. F. Pesticides toxicity in fish: Histopathological and hemato-biochemical aspects: A review // Emerg. Contam. 2023. Vol. 9. Art. 100234. doi: 10.1016/j.emcon.2023.100234

Sheikh Z. A., Ahmed I., Jan K., Nabi N., Fazio F. Haematological profile, blood cell characteristic and serum biochemical composition of cultured brown trout, *Salmo trutta fario* with respect to sex // Heliyon. 2022. Vol. 8. e10247. doi: 10.1016/j.heliyon.2022.e10247

Soldatov A. A. Peculiarities of organization and functioning of the fish red blood system // J. Evol. Biochem. Physiol. 2005. Vol. 41. P. 272–281. doi: 10.1007/s10893-005-0060-0

Stankevičiūtė M., Bučaitė A., Pažusienė J., Jurgelėnė Ž., Dainys J. Impact of fin erosion on biomarker responses in *Salmo trutta*: implications for the reliability of biological effects monitoring in aquatic environments // Fishes. 2026. Vol. 11, no. 3. P. 181. doi: 10.3390/fishes11030181

Witeska M., Kondera E., Bojarski B. Hematological and hematopoietic analysis in fish toxicology: A review // Animals (Basel). 2023. Vol. 13, no. 16. Art. 2625. doi: 10.3390/ani13162625

Witeska M., Kondera E., Ługowska K. The effects of ichthyophthiriasis on some haematological parameters in common carp // Turk. J. Vet. Anim. Sci. 2010. Vol. 34. P. 267–271. doi: 10.3906/vet-0903-26

Witeska M., Kondera E., Ługowska K., Bojarski B. Hematological methods in fish – Not only for begin-

ners // Aquaculture. 2022. Vol. 547. Art. 737498. doi: 10.1016/j.aquaculture.2021.737498

Wu L., Qin Z., Liu H., Lin L., Ye J., Li J. Recent Advances on Phagocytic B Cells in Teleost Fish // Front Immunol. 2020. Vol. 11. Art. 824. doi: 10.3389/fimmu.2020.00824

Zheng Z. X., Tang Y., Fang J., Peng X., Fan J. D., Cui H. M., Yang L. Z. Ultrastructural and cytochemical properties of peripheral blood cells of piebald naked carp (*Gymnocypris eckloni*) // Anatomia, histologia, embryologia. 2017. Vol. 46, no. 1. P. 17–24. doi: 10.1111/ahe.12225

References

Ahmed I., Reshi Q. M., Fazio F. The influence of the endogenous and exogenous factors on hematological parameters in different fish species: a review. *Aquacult. Int.* 2020;28:869–899. doi: 10.1007/s10499-019-00501-3

Anisimova I. M., Lavrovskii V. V. Ichthyology. Moscow: Vyssh. shk.; 1983. 255 p. (In Russ.)

Casanovas P., Walker S. P., Johnston H., Johnston C., Symonds J. E. Comparative assessment of blood biochemistry and haematology normal ranges between Chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) from seawater and freshwater farms. *Aquaculture*. 2021;537:736464. doi: 10.1016/j.aquaculture.2021.736464

Chen H., Yuan G., Su J., Liu X. Hematological analysis of *Ctenopharyngodon idella*, *Megalobrama amblycephala* and *Pelteobagrus fulvidraco*: morphology, ultrastructure, cytochemistry and quantification of peripheral blood cells. *Fish & Shellfish Immunology*. 2019;90:376–384. doi: 10.1016/j.fsi.2019.04.044

de Oliveira J. S. P., Vieira L. G., Carvalho W. F., de Souza M. B., de Lima Rodrigues A. S., Simões K., de Melo De Silva D., Dos Santos Mendonça J., Hirano L. Q. L., Santos A. L. Q., Malafaia G. Mutagenic, genotoxic and morphotoxic potential of different pesticides in the erythrocytes of *Podocnemis expansa* neonates. *Sci. Total. Environ.* 2020;737:140304. doi: 10.1016/j.scitotenv.2020.140304

Dgebuadze Yu. Yu., Chernova O. F. Bony fish scales as a diagnostic and recording structure. Moscow: KMK Scientific Publications Partnership; 2009. 315 p. (In Russ.)

Fazio F. Fish hematology analysis as an important tool of aquaculture: a review. *Aquaculture*. 2019;500:237–242. doi: 10.1016/j.aquaculture.2018.10.030

Golovina N., Trombitskii I. Hematology of pond fishes. Kishinev: Stiinta; 1989. 156 p. (In Russ.)

Havixbeck J. J., Rieger A. M., Wong M. E., Hodgkinson J. W., Barreda D. R. Neutrophil contributions to the induction and regulation of the acute inflammatory response in teleost fish. *Journal of Leukocyte Biology*. 2016;99:1–12. doi: 10.1189/jlb.3HI0215-064R

Ivanov A. A. Fish physiology. Moscow: Mir; 2003. 284 p. (In Russ.)

Ivanova N. T. Atlas of fish blood cells. Moscow: Legkaya i pishchevaya promyshlennost; 1983. 184 p. (In Russ.)

- Ivanova N. T. Materials for the morphology of fish blood. Rostov-na-Donu; 1970. 136 p. (In Russ.)
- Kamyshnikov V. S. Handbook of clinical and biochemical studies, and laboratory diagnosis. Moscow: MEDPress-inform; 2004. P. 56–60. (In Russ.)
- Kanu K. C., Okobosh A. C., Otitolaju A. A. Haematological and biochemical toxicity in freshwater fish *Clarias gariepinus* and *Oreochromis niloticus* following pulse exposure to atrazine, mancozeb, chlorpyrifos, lambda-cyhalothrin, and their combination. *Comp. Biochem. Physiol. C.* 2023;270:109643. doi: 10.1016/j.cbpc.2023.109643
- Kaur K., Kaur A. Fish erythrocytes as biomarkers for the toxicity of sublethal doses of an azo dye, Basic violet-1 (CI: 42535). *Microsc. Microanal.* 2015;21:264–273. doi: 10.1017/S143192761401360
- Kon'kova A. V., Faizulina D. R., Shirina Yu. M., Bogatov I. A. Genotoxic effects in blood cells of sturgeon (Acipenseridae) grown in conditions of cage farming of the Volga delta, Russia. *Yug Rossii: ekologiya, razvitie = South of Russia: Ecology, Development.* 2024;19(2):69–81. (In Russ.). doi: 10.18470/1992-1098-2024-2-7
- Kon'kova A. V., Fedorova N. N. Pathomorphological changes of erythrocytes of bream juvenile *Abramis brama* of the Volga-Caspian basin. *Trudy TINRO = Transactions of VNIRO.* 2016;162:12–19. (In Russ.)
- Kubra A. K. Anesthetic efficacy of clove oil and 2-phenoxyethanol as hematological, histopathological and echocardiographic on broodstock Danube sturgeon (*Acipenser gueldenstaedtii*). *J. Appl. Ichthyol.* 2022;38:586–595. doi: 10.1111/jai.14361
- Michail G., Berillis P., Nakas C., Henry M., Mente E. Haematology reference values for *Dicentrarchus labrax* and *Sparus aurata*: a systematic review and meta-analysis. *J. Fish Dis.* 2022;45:1549–1570. doi: 10.1111/jfd.13680
- Mikryakov V. R., Mikryakov D. V. Blood leukogram of carp *Cyprinus carpio* L. with ulcerative skin disease. *Russian Journal of Veterinary Pathology.* 2007;3:107–110. (In Russ.)
- On approval of water quality standards for water bodies of fishery importance, including standards for maximum permissible concentrations of pollutants in the waters of water bodies of fishery importance: Order of the Ministry of Agriculture of the Russian Federation, Federal Agency for Fisheries dated May 26, 2025 No. 296. (In Russ.). URL: <https://docs.cntd.ru/document/1312976080> (accessed: 15.03.2026).
- Rohani M. F. Pesticides toxicity in fish: Histopathological and hemato-biochemical aspects: a review. *Emerg. Contam.* 2023;9:100234. doi: 10.1016/j.emcon.2023.100234
- Sheikh Z. A., Ahmed I., Jan K., Nabi N., Fazio F. Haematological profile, blood cell characteristic and serum biochemical composition of cultured brown trout, *Salmo trutta fario* with respect to sex. *Heliyon.* 2022;8: e10247. doi: 10.1016/j.heliyon.2022.e10247.
- Sheina T. A., Mikheev P. B., Mukhina M. V., Kostitsyna N. V., Baklanov M. A. Effect of salinization and higher water temperature on fish blood in boreal water bodies: experimental study on perch *Perca fluviatilis* juveniles in the Kama River basin (Perm Krai, Russia). *Vestnik Astrakhanskogo gos. tekhn. un-ta. Ser. Rybnoe khozyaistvo = Vestnik of Astrakhan State Technical University. Series: Fishing Industry.* 2022;4:123–134. (In Russ.). doi: 10.24143/2073-5529-2022-4-123-134
- Soldatov A. A. Monocyclicity in the function of the erythroid hematopoietic lineage in teleost fish exemplified by *Platichthys flesus* (Linnaeus, 1758). *Doklady Rossiiskoi akademii nauk. Nauki o zhizni = Doklady Biological Sciences.* 2023;512(1):495–499. doi: 10.31857/S2686738923600395
- Soldatov A. A. Peculiarities of organization and functioning of the fish red blood system. *J. Evol. Biochem. Physiol.* 2005;41:272–281. doi: 10.1007/s10893-005-0060-0
- Stankevičiūtė M., Bučaitė A., Pažusienė J., Jurgelėnė Ž., Dainys J. Impact of fin erosion on biomarker responses in *Salmo trutta*: implications for the reliability of biological effects monitoring in aquatic environments. *Fishes.* 2026;11(3):181. doi: 10.3390/fishes11030181
- Sterligova O. P., Ilmast N. V. State of populations of smelt *Osmerus eperlanus* from Vygozero and Syamozero that formed as a result of self-dispersion. *Voprosy ikhtiologii = Journal of Ichthyology.* 2012;52(3):358–364. (In Russ.)
- Sterligova O. P., Ilmast N. V., Anikieva L. V. Comparative analysis of population parameters of the vendace *Coregonus albula* (Salmonidae: Coregoninae) in Lake Syamozero in different habitat conditions. *Voprosy ikhtiologii = Journal of Ichthyology.* 2024;64(4):391–400. (In Russ.). doi: 10.31857/S0042875224040023
- Suvorova T. A., German A. V. Percentage of leukocytes in peripheral blood, head kidney, and spleen of the *Abramis brama* (Cyprinidae) bream of the upper Volga reservoirs. *Voprosy ikhtiologii = Journal of Ichthyology.* 2024;64(2):248–252. (In Russ.). doi: 10.31857/S0042875224020101
- Valova V. N. Physiological status for fingerlings of kaluga and reciprocal hybrid sterlet × kaluga in the wintering period. *Izvestiya TINRO = Transactions of the Pacific Research Institute of Fisheries and Oceanography.* 2015;182:226–241. (In Russ.)
- Witeska M., Kondera E., Bojarski B. Hematological and hematopoietic analysis in fish toxicology: a review. *Animals (Basel).* 2023;13(16):2625. doi: 10.3390/ani13162625
- Witeska M., Kondera E., Ługowska K. The effects of ichthyophthiriasis on some haematological parameters in common carp. *Turk. J. Vet. Anim. Sci.* 2010;34:267–271. doi: 10.3906/vet-0903-26
- Witeska M., Kondera E., Ługowska K., Bojarski B. Hematological methods in fish – Not only for beginners. *Aquaculture.* 2022;547:737498. doi: 10.1016/j.aquaculture.2021.737498
- Wu L., Qin Z., Liu H., Lin L., Ye J., Li J. Recent advances on phagocytic B cells in teleost fish. *Front Immunol.* 2020;11:824. doi: 10.3389/fimmu.2020.00824
- Zheng Z. X., Tang Y., Fang J., Peng X., Fan J. D., Cui H. M., Yang L. Z. Ultrastructural and cytochemical properties of peripheral blood cells of piebald naked carp (*Gymnocypris eckloni*). *Anatomia, histologia, embryologia.* 2017;46(1):17–24. doi: 10.1111/ahe.12225

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Суховская Ирина Викторовна

канд. биол. наук, старший научный сотрудник

e-mail: sukhovskaya@inbox.ru

Цекова Альбина Александровна

канд. биол. наук, научный сотрудник

e-mail: kochnevaalbina@gmail.com

Канцерова Надежда Павловна

канд. биол. наук, старший научный сотрудник

e-mail: nkantserova@yandex.ru

Лебедева Дарья Ивановна

канд. биол. наук, старший научный сотрудник

e-mail: daryal78@mail.ru

Милянчук Николай Петрович

младший научный сотрудник

e-mail: milyanchuk90@mail.ru

Лысенко Людмила Александровна

канд. биол. наук, ведущий научный сотрудник

e-mail: l-lysenko@yandex.ru

CONTRIBUTORS:

Sukhovskaya, Irina

Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher

Tsekova, Albina

Cand. Sci. (Biol.), Researcher

Kantserova, Nadezhda

Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher

Lebedeva, Daria

Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher

Milyanchuk, Nikolai

Junior Researcher

Lysenko, Liudmila

Cand. Sci. (Biol.), Leading Researcher

УДК 504

ОБ ОПЫТЕ РЕАЛИЗАЦИИ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ПРОЕКТОВ ПРОГРАММ ПРИГРАНИЧНОГО СОТРУДНИЧЕСТВА (НА ПРИМЕРЕ ПРОГРАММЫ «КОЛАРКТИК»)

Д. В. Базегский, А. В. Васильева*

*Отдел комплексных научных исследований КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН» (ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910),
vasnask@gmail.com

Целью работы является изучение опыта реализации и лучших практик экологических проектов программ приграничного сотрудничества Россия – ЕС периода 2014–2020 гг. На примере программы «Коларктик» проведена оценка результатов проектной деятельности на российской территории и выявлены наиболее удачные примеры использования «зеленых» технологий и наработок для решения локальных экологических проблем. Оценка проводилась методами количественного (структурированные анкеты опросника) и качественного (глубинные интервью, экспертный опрос) анализа, полученные данные анализировались с применением триангуляции. Наиболее эффективно новые технологии и инженерно-технические решения использовались в области экологического просвещения, ресурсосбережения, энергоэффективности, развития экологического туризма, создания особо охраняемых природных территорий. «Зеленые» наработки были реализованы в относящихся к Арктической зоне Мурманской, Архангельской областях и Ненецком автономном округе и прошли апробацию в северных климатических условиях. Накопленный опыт приграничного сотрудничества и те инженерно-технические решения, которые были разработаны и внедрены в экологических проектах ППС «Коларктик», помогут быстрее справиться с локальными экологическими вызовами в других регионах российской Арктики. Активное использование лучших практик соответствует задачам по охране окружающей среды и обеспечению экологической безопасности Арктической зоны России, поставленным в «Основах государственной политики Российской Федерации в Арктике на период до 2035 года». Их внедрение способствует формированию «зеленой» экономики в российских регионах и поможет сохранению северной природы.

Ключевые слова: Мурманская область; Архангельская область; Ненецкий автономный округ; программы приграничного сотрудничества Россия – ЕС; экологические проекты; Арктическая зона Российской Федерации; экологическая безопасность

Для цитирования: Базегский Д. В., Васильева А. В. Об опыте реализации экологических проектов программ приграничного сотрудничества (на примере программы «Коларктик») // Труды Карельского научного центра РАН. 2026. № 7. С. 202–217. doi: 10.17076/eco2275

Финансирование. Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации «Вопросы обеспечения экологической безопасности в Арктике» (FMEN-2024-0013).

D. V. Bazegsky, A. V. Vasileva*. ON THE EXPERIENCE OF IMPLEMENTING ENVIRONMENTAL PROJECTS OF CROSS-BORDER COOPERATION PROGRAMMES (CASE STUDY OF THE KOLARCTIC CBC PROGRAMME)

Department for Multidisciplinary Research, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences (11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia),
*vasnask@gmail.com

The aim of the article is to study the experience of the implementation of environmental projects within Russia-EU CBC Programmes 2014–2020 and their best practices. The case of the Kolarctic CBC Programme is scrutinized to evaluate the results of the project activities on the Russian side and to identify the most successful practices of using green technologies and solutions for tackling local environmental problems. On the basis of the survey, the best environmental practices and ways of replicating them were identified. The assessment was conducted using quantitative (structured questionnaire surveys) and qualitative (in-depth interviews and expert surveys) analysis methods, and the data collected were treated through triangulation. New technologies and engineering solutions were the most effectively applied in environmental education, resource conservation, energy efficiency, development of ecotourism, and establishment of protected areas. All the green developments were tested by northern climatic conditions, as the projects were implemented in the Murmansk and Arkhangelsk Regions and the Nenets Autonomous Okrug, which belong to the Arctic zone. The experience gained through cross-border cooperation and the engineering solutions that have been developed and implemented in the environmental projects of the Kolarctic CBC Programme will help address local environmental challenges in other regions of the Russian Arctic more quickly. Extensive use of best practices is in line with the tasks of environmental protection and ensuring the environmental safety of the Russian Arctic zone outlined in the “Basic Principles of the Russian Federation State Policy in the Arctic until 2035”. Their implementation contributes to the development of a green economy in Russian regions and will help preserve the northern nature.

Keywords: Murmansk Region; Arkhangelsk Region; Nenets Autonomous Okrug; Russia-EU CBC Programmes; environmental projects; Arctic zone of the Russian Federation; environmental safety

For citation: Bazegsky D.V., Vasileva A.V. On the experience of implementing environmental projects of cross-border cooperation programmes (case study of the Kolarctic CBC programme). *Trudy Karelskogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2026. No. 7. P. 202–217. doi: 10.17076/eco2275

Funding. The study was carried out under state assignment to DMR KarRC RAS “Issues of ensuring environmental safety in the Arctic” (FMEN-2024-0013).

Введение и актуальность

Актуальность обращения к тематике приграничного сотрудничества регионов Европейского Севера России с европейскими соседями не вызывает сомнений. За последние двадцать лет накоплен большой опыт приграничного взаимодействия, результаты которого, на наш взгляд, важно проанализировать и обобщить, выявить лучшие практики созданных и апробированных совместных наработок, а также оценить их применимость в других регионах России. В условиях санкционного давления и отсутствия у российских организаций доступа к европейскому рынку современных технологий эти успешные примеры решения локальных экологических и социально-экономических

проблем могут оказаться полезными для реализации общефедеральных задач по сохранению природы и обеспечению экологической безопасности в регионах Арктической зоны¹.

Одной из наиболее продвинутых форм сотрудничества российского Европейского Севера с регионами стран Северной Европы были программы приграничного сотрудничества Россия – ЕС. Они сыграли положительную роль в деле поддержания добрососедских отношений нашей страны с европейскими соседями в начале XXI в. На пике взаимодействия на территории

¹ Указ Президента РФ от 5 марта 2020 года № 164 «Об основах государственной политики Российской Федерации в Арктике на период до 2035 года» (в редакции от 21.02.2023 г. № 112). <http://www.scrf.gov.ru/media/files/file/W5JeWAnrApylMIMHXFRXEmQwLOUfoesZ.pdf>.

России реализовывалось семь сухопутных программ: «Коларктик», «Карелия», «Юго-Восточная Финляндия – Россия», «Россия – Эстония», «Россия – Латвия», «Россия – Литва», «Россия – Польша» и одна транснациональная: «Интеррег. Регион Балтийского моря». Приоритетным направлением взаимодействия среди прочих было сотрудничество в сфере экологии. Эти проекты были нацелены на решение локальных проблем – обеспечения населения питьевой водой, организации сортировки и утилизации отходов, развития экологического туризма, создания основ циркулярной экономики. Реализация программ была приостановлена Брюсселем на неопределенное время в марте 2022 г. после начала СВО на Украине. Все контакты с Россией, в том числе и приграничное сотрудничество, были заморожены².

Программы приграничного сотрудничества Россия – ЕС нетипичны для российской и европейской действительности. Для нашей страны это была новаторская попытка подойти к развитию трансграничных связей через программно-проектный подход. Для наших соседей новизна заключалась в нестандартном подходе к формированию бюджета структурных фондов Европейского союза, так как в российско-европейских отношениях впервые появились средства страны-партнера Европейского союза – России. В бюджетный период 2014–2020 гг. российское софинансирование составило порядка 86,9 млн евро, а вклад Еврокомиссии и стран-членов ЕС – около 224,9 млн евро³. Этот факт позволил говорить о сотрудничестве как равноправном и реализовать инвестиционные по характеру проекты на российской стороне.

Программы приграничного сотрудничества отличаются от федеральных программ по ряду признаков. Один из главных – отбор финансируемых инициатив происходит на конкурсной основе. Такой подход положительно сказывается как на качестве заявок, так и на мотивации организаций-участников проектного консорциума. Другим отличием программ является региональный компонент. Территория их реализации включала приграничные регионы по обе стороны границы, а региональные органы власти принимали активное участие в отборе проектных инициатив. Это обстоятельство позволяло учитывать потребности социально-экономического и экологического развития территорий при финансировании проектов.

² Официальный сайт Европейской комиссии. – URL: https://ec.europa.eu/commission/presscorner/detail/en/ip_22_1526 (дата обращения: 01.03.2025).

³ Российская Федерация и Европейский союз заключили соглашения о программах приграничного сотрудничества. 19.01.2018. – URL: <https://www.interfax.ru/world/596253> (дата обращения: 01.03.2025).

Заявителями в программах могли быть как российские, так и зарубежные организации. В каждом проекте был один заявитель (ведущий партнер) и несколько партнерских организаций. В качестве ведущего партнера и партнеров могли выступать любые юридические лица, зарегистрированные на российской и зарубежной территории реализации программ. Важным критерием отбора проектных инициатив было условие, что предлагаемые проектами разработки или технологии должны быть новыми и ранее не использоваться на территории России.

Обзор литературы

На современном этапе проектный подход в управлении активно внедряется не только компаниями, но и федеральными, региональными и муниципальными органами власти. В этом контексте программы приграничного сотрудничества Россия – ЕС можно рассматривать не просто как тематический набор проектов, но и как институциональную основу взаимодействия для реализации взаимно выгодных мероприятий [Себенцов, Ломакина, 2025].

Российско-европейские программы приграничного сотрудничества традиционно вызывают научный интерес. Связано это как со стремлением понять, какую роль сыграли реализованные проекты в развитии двусторонних отношений, были ли достигнуты их цели, равно как и с попытками выявить наиболее удачные практики. Подавляющее большинство как российских, так и зарубежных авторов отмечают большое значение сотрудничества для взаимодействия между Россией и странами Евросоюза, а также преувеличивают позитивное влияние реализованных проектов для достижения значимых для общества результатов [Liikanen, 2016; Kropinova, 2021; Волков и др., 2022; Kolosov, Sebentsov, 2023]. Кроме того, по мнению ряда ученых, разработки приграничного сотрудничества могут выступать объективной предпосылкой повышения степени интеграции в таких международных структурах, как Союзное государство России и Белоруссии, Содружество Независимых Государств, Шанхайская организация сотрудничества [Абдрахманов и др., 2022]. Некоторые исследователи полагают, что опыт участия регионов Европейского Севера России в программах приграничного сотрудничества может быть использован для диверсификации их международных связей [Артеев, Шлапек, 2019]. С методической точки зрения результаты проектов российско-европейского приграничного сотрудничества исследуются учеными

с применением анализа дискурса печатных и электронных СМИ [Колосов, Себенцов, 2019], контент-анализа программных документов и отчетов о реализации программ [Sebentsov, 2020], различных форматов интервьюирования [Koch, Vainikka, 2019; Németh et al., 2017] и компаративного анализа [Кондратьева, 2021].

Программа приграничного сотрудничества Россия – ЕС «Коларктик» (далее – ППС «Коларктик») неоднократно становилась предметом изучения отечественных и зарубежных ученых. Исследователи в целом позитивно оценивают результаты проектов. Отмечают, что программа являлась эффективным институциональным механизмом [Kahila et al., 2016; Маслобоев, 2018; Makkonen et al., 2018; Заика, 2019; Зарубина, Кудряшова, 2019; Симонян, 2021]. Вместе с тем в работах обращено внимание на некоторые слабые элементы структуры программы. По мнению Е. В. Кудряшовой и Л. А. Зарубиной [2018], принципы реализации программы не способствуют активному вовлечению местных органов власти в проектную деятельность. Авторы оценивают инфраструктурную составляющую проектов как относительно небольшую, что, по их мнению, влияет на устойчивость результатов сотрудничества в целом. Ряд исследователей отмечают, что поскольку крупные предприятия, генерирующие наибольшее количество выбросов загрязняющих веществ, были слабо вовлечены в проектную деятельность, то эффективность мер по улучшению экологической ситуации в регионах оказалась не столь высокой [Bobylev et al., 2020]. В работе Е. А. Масловой сделан вывод о феномене программ приграничного сотрудничества, продолжавших свою деятельность в условиях практически полной остановки диалога между Россией и ЕС на фоне санкционной риторики [Маслова, 2021]. Как видим, несмотря на немалое количество публикаций, посвященных различным аспектам реализации программы «Коларктик», детального исследования опыта и результатов реализации экологических проектов программы учеными не проводилось.

Научная новизна

Научная новизна представленного исследования определяется тем, что впервые в отечественной историографии сделана попытка проанализировать результаты экологических проектов российско-европейской программы приграничного сотрудничества, выявить лучшие практики и оценить возможность их тиражирования в других регионах российской Арктики, которые в силу схожих природно-климатических

условий и малой плотности населения сталкиваются с похожими вызовами. Исследовательская задача решается на примере ППС «Коларктик», реализованной в российских регионах, относящихся полностью (Мурманская область) или частично (Архангельская область, Ненецкий автономный округ) к Арктической зоне Российской Федерации.

На сегодняшний день отечественная методология оценки российско-европейских программ только формируется. При их оценке исследователи опираются, как правило, на количественные данные (количество партнеров, количество организованных мероприятий, количество средств, потраченных на инфраструктуру, и т. п.). Такой подход, на наш взгляд, не раскрывает полностью саму суть приграничного взаимодействия. Конечно, инфраструктурный компонент присутствовал во многих проектах, но он не был обязательным условием выделения грантовых средств. Количество организаций из разных стран, участвующих в реализации проекта, далеко не всегда позволяет говорить об интенсивности трансграничных связей. Равно как и количественные показатели организованных мероприятий, будь то семинары или стажировки, не помогут составить представление о том, помогли ли проекты в решении экологических проблем территорий. На наш взгляд, оценка экологических проектов ППС Россия – ЕС требует использования комплексной методики, которая базируется на анализе количественных и качественных показателей, а также способна верифицировать полученные выводы за счет других источников информации и применения нескольких методов оценки. Впервые в отечественном дискурсе авторы статьи предлагают использовать метод триангуляции как инструмент оценки международных программ.

Материалы и методы

Сложность оценки международных программ в отличие от национальных (федеральных) связана в первую очередь с тем, что средства расходуются на реализацию проектов по обе стороны границы и выявить точные объемы средств, потраченных на совместные трансграничные мероприятия, не всегда возможно. При оценке результатов российско-европейских программ приграничного сотрудничества необходимо также принимать во внимание следующие системные проблемы:

– целью программ является улучшение трансграничного взаимодействия между странами, но одновременно программные документы



Рис. 1. Применение триангуляции для оценки программы приграничного сотрудничества Россия – ЕС «Коларктик» периода 2014–2020 гг.

Fig. 1. Using triangulation method to evaluate the Kolarctic CBC 2014–2020 Programme

и инструкции для проектантов определяют, что главной задачей проектов является решение локальных проблем развития территорий;

- проекты нацелены на улучшение социально-экономического и экологического благополучия регионов, но четкие критерии их успешности или неуспешности в программных документах не определены;

- показатели результативности реализованных программ, содержащиеся в программных документах, отличаются немногочисленностью и формальностью (например, встречается такой показатель, как количество организованных мероприятий, способствующих экологическому просвещению);

- в программных документах отсутствуют четкие критерии для понимания того, какое воздействие должны оказать реализованные проекты на экологическое благополучие территорий.

Сложность сравнения данных и необходимость проведения перекрестной проверки сведений являются наиболее распространенными проблемами при анализе проектов в области охраны окружающей среды. В этой связи для оценки программы «Коларктик» авторы намерены апробировать метод триангуляции, который применялся при анализе результативности экологических программ ООН [Carugi, 2016], а также ряда программ территориального развития Европейского союза⁴.

⁴ Resultatutvärdering av Interreg Botnia-Atlantica Programme 2014–2020. 42 pp. – URL: <https://www.botnia-atlantica.eu/assets/7/Uploads/Slutrapport-november-2020.pdf> (дата обращения: 01.03.2025);

Oxford Research har på uppdrag av Tillväxtverket utvärderat det gränsregionala samarbetsprogrammet Interreg Öresund-Kattegat-Skagerrak 2014–2020. – URL: <https://oxfordresearch.se/publications/utvardering-av-interreg-oresund-kattegat-skagerack/> (дата обращения: 01.03.2025).

Данный инструмент позволяет верифицировать полученные данные за счет перекрестной проверки их не менее чем тремя методами анализа (рис. 1).

Информационной базой исследования стали официальные документы программы (Соглашение о финансировании и реализации программы «Коларктик»⁵, Программный документ⁶, Условия реализации грант-контрактов⁷, Руководство по реализации проектов⁸, промежуточные и итоговые отчеты российских проектантов о реализации экологических проектов⁹), экспертные опросы координаторов экологических проектов и представителей федеральных и региональных органов власти, отвечавших за реализацию программ. При проведении оценки применялись методы количественного (структурированные анкеты опросника) и качественного (глубинные интервью, экспертный опрос)

⁵ Соглашение о финансировании и реализации программы приграничного сотрудничества «Коларктик» на период 2014–2020 годов от 3 августа 2018 года. – URL: <https://docs.cntd.ru/document/542633723> (дата обращения: 01.03.2015).

⁶ Joint Operational Programme of the Kolarctic CBC Programme 2014–2020. P. 63–64. – URL: <https://kolarctic.info/wp-content/uploads/2022/06/jop-c20204974-amendment-2772020.pdf> (дата обращения: 01.03.2025).

⁷ Condition applicable to Grant Contracts financed by the Kolarctic CBC Programme 2014–2020. Annex II. – URL: <file:///C:/Users/dbazegskiy/Downloads/annex-ii-conditions-applicable-to-grant-contracts.pdf> (дата обращения: 01.03.2025).

⁸ Project Implementation Manual. Kolarctic CBC Programme 2014–2020. Updated 6 September 2021. – URL: <file:///C:/Users/dbazegskiy/Downloads/project-implementation-manual-updated-692021.pdf> (дата обращения: 01.03.2025).

⁹ Поскольку с марта 2022 г. Европейская комиссия закрыла доступ российских партнеров к интернет-базам программы, то авторы опирались в исследовании на имеющиеся в распоряжении проектантов отчеты.

анализа, а полученные данные анализировались с применением триангуляции.

Специально для оценки экологической составляющей программы был разработан и направлен опросник основным экспертам – координаторам экологических проектов. Такой исследовательский подход позволяет оценить итоги проектов силами тех профессиональных специалистов, которые были непосредственно вовлечены в процесс сотрудничества и являлись первыми выгодоприобретателями результатов проектной деятельности. Еще один экспертный опросник был подготовлен для представителей российских регионов и федеральных министерств, входивших в управляющие органы программы «Коларктик». Речь идет о Совместном мониторинговом комитете (далее – СМК) и российской региональной экспертной группе (далее – РЭГ). СМК включал в себя представителей национальных и региональных органов власти России, Норвегии, Швеции и Финляндии и отвечал за разработку приоритетов и реализацию стратегии программы. Региональные экспертные группы были созданы в каждой стране и занимались подготовкой для мониторингового комитета проектных предложений для финансирования.

Опросники были направлены 18 российским организациям, участвовавшим в реализации проектов по экологии. 13 заполненных опросников было получено авторами статьи, т. е. более 70 % проектов в рамках приоритета «Охрана окружающей среды, адаптация к климатическим изменениям» было охвачено исследованием. По организационно-правовой форме подавляющее число опрошенных организаций являлись государственными или муниципальными учреждениями (92 %), а остальные – частные компании (8 %). Заполненный опросник был получен от 61,5 % российских представителей в СМК и РЭГ. На вопросы ответили 62 % представителей федеральных органов власти и 38 % – региональной. Шесть интервью были взяты у представителей Мурманской и Архангельской областей, а также федеральных министерств.

Результаты ППС «Коларктик» периода 2014–2020 гг.

Реализация проектов программы «Коларктик» периода 2014–2020 гг. началась в ноябре 2018 г. после завершения процедур ратификации межправительственного соглашения о финансировании и реализации Программы приграничного сотрудничества Россия – ЕС «Коларктик» (далее – финсоглашение),

подписанного Российской Федерацией, Европейским союзом, Норвегией, Швецией и Финляндией. Территория программы включала в себя три российских региона – Мурманскую, Архангельскую области и Ненецкий автономный округ, один финский – Лапландию, один шведский – Норрботтен и три норвежских – Финнмарк, Тромс и Нурланд. В сотрудничестве могли участвовать организации из г. Санкт-Петербурга, а также из прилегающих регионов – Республик Карелия и Коми в России, союза коммун Северной Похъянмаа в Финляндии и губернии Вестерботтен в Швеции (рис. 2). Цель программы – развитие приграничного сотрудничества между странами Северного Калотта и Европейского Севера России¹⁰. Мероприятия программы были направлены на поддержание жизнеспособности экономики и повышение привлекательности региона, а также рациональное использование его природных ресурсов.

Приоритетными тематическими направлениями ППС «Коларктик» являются развитие бизнеса и малого предпринимательства, охрана окружающей среды и адаптация к климатическим изменениям, улучшение транспортной доступности регионов, развитие устойчивых транспортных систем и коммуникационных сетей, улучшение управления миграцией, мобильностью и безопасностью на границе. По первым двум приоритетам заявки на стандартные проекты принимались на конкурсной основе, крупные инфраструктурные проекты в рамках третьего и четвертого приоритета финансировались вне конкурсных процедур. Объем финансирования программы составил 65,0 млн евро, из которых вклад ЕС – 24,7 млн евро, Норвегии – 14 млн евро, России – 12,3 млн евро, Финляндии и Швеции – 14 млн евро¹¹.

Всего в рамках ППС «Коларктик» было профинансировано 43 проекта с общим бюджетом 50,7 млн евро. В их реализации приняли участие 83 российские организации. Участниками проектов являлись органы региональной и муниципальной власти, высшие и средние учебные заведения, торгово-промышленные палаты, некоммерческие организации и деловые круги.

¹⁰ Joint Operational Programme of the Kolarctic CBC Programme 2014–2020. P. 63–64. – URL: <https://kolarctic.info/wp-content/uploads/2022/06/jop-c20204974-amendment-2772020.pdf> (дата обращения: 01.03.2025).

¹¹ Ex-post evaluation of the Kolarctic CBC Programme 2014–2020. P. 18. – URL: <https://kolarctic.info/wp-content/uploads/2024/09/ex-post-evaluation-of-the-eni-cbc-kolarctic-2014-2020-final-report-1162024.pdf> (дата обращения 01.03.2025).

Таблица 1. Проекты приоритета «Охрана окружающей среды, адаптация к последствиям климатических изменений»

Table 1. Projects of the priority *Environmental protection, adaptation to the consequences of climate change*

	Проект Project name	Период ре- ализации Implementation period	Бюджет (в евро) Budget (in euros)	Организация-заявитель Leading partner
1	Экологическое восстановление арктических рек Ecological Restoration of Arctic Rivers	01.01.2019– 31.12.2021	2 989 657	Губернский совет Норрботтена (Швеция) Regional Council of Norrbotten (Sweden)
2	Лососевые рыбы и пресноводные жемчуж- ницы – экосистемы рек и биоразнообразие в рамках «Зеленого пояса Фенноскандии» Salmonid Fish and Freshwater Pearl Mussel – Riverine Ecosystem Services and Biodiversity in the Green Belt of Fennoscandia	01.03.2019– 31.08.2022	2 125 815	Лесная служба Финляндии State Forest Enterprise of Finland
3	«Зеленое» строительство в Арктике Green Arctic Building	01.01.2019– 31.12.2022	1 716 057	Арктический университет Норвегии Arctic University of Norway
4	Поддержка экологичной экономики и социального влияния в горно- добывающей промышленности Supporting Environmental Economic and Social Impacts of Mining Activity	15.10.2018– 31.12.2021	1 637 455	Северный исследователь- ский институт (Норвегия) Northern Research Institute (Norway)
5	Биовосстановление побережья Арктики Arctic Coast Bioremediation	15.10.2018– 31.10.2021	1 398 799	Государственный региональный центр стандартизации, метрологии и испытаний в Мурманской области (Россия) State Regional Center for Standardization, Metrology and Testing in the Murmansk Region (Russia)
6	Геобиологические угрозы и поиск решений экологических проблем в арктическом регионе Geo-Bio Hazards in the Arctic Region	14.01.2019– 30.04.2022	1 294 750	Геологическая служба Финляндии Geological Survey of Finland
7	Экоэффективные арктические технологии Eco-Efficient Arctic Technologies Cooperation	15.10.2019– 31.12.2022	1 178 125	Северный арктический феде- ральный университет (Россия) Northern Arctic Federal University (Russia)
8	Сохранение запасов атлантического лосося как устойчивого ресурса для жителей Севера Conserving our Atlantic Salmon as a Sustainable Resource for People in the North	01.01.2020– 31.12.2021	1 146 619	Губернское правление Финмарка (Норвегия) Office of the Finnmark County Governor (Norway)
9	Адаптация управления лесами Баренц региона к будущим климатическим и экономическим условиям Adapting Management of Barents Forests to Future Climate and Economy Conditions	20.09.2019– 30.09.2022	985 420	Фонд дикой природы (Россия) World Wildlife Fund (Russia)
10	Трансграничный диалог и многоцелевое планирование на водосборе Пасвика и Гренсе-Якобсэльв Cross-Border Dialogue and Multi-Use Planning in the Pasvik and Grense Jakobselv Catchments	01.12.2018– 30.09.2021	404 148	Губернское правление Финмарка (Норвегия) Office of the Finnmark County Governor (Norway)
11	Трансграничная дорожная карта по уменьшению выбросов черного углерода Capacity Building for Black Carbon Mitigation Efforts: a Roadmap for Cross-Border Activities	22.02.2021– 28.02.2022	100 000	Лапландский университет прикладных наук (Финляндия) Lapland University of Applied Sciences (Finland)
12	«Умные» арктические национальные парки: цифровизация систем водоотведения и водо- снабжения в парках и природных резерватах Smart Arctic National Parks: Digitization of Waste and Water Management (WWM) Systems in National Parks and Nature Reserves Cross-Border	15.10.2020– 14.10.2021	100 000	Университет Оулу (Финляндия) University of Oulu (Finland)
13	Стратегии восстановления для низкосерни- стого мазутного топлива в зимних условиях Remediation Strategies for Ultra-Low Sulfur Fuel Oil in Winter Conditions	09.12.2020– 30.11.2021	100 000	Компания «Синтеф Нарвик» (Норвегия) SINTEF Narvik A.S. (Norway)

Окончание табл. 1
Table 1 (continued)

	Проект Project name	Период ре- ализации Implementation period	Бюджет (в евро) Budget (in euros)	Организация-заявитель Leading partner
14	Арктические многослойные инструкции как источник критических металлов для «зеленой» экономики Arctic Layered Intrusions as a Source of Critical Metals for Green Economy	25.11.2020– 30.11.2021	99993	Университет Оулу (Финляндия) University of Oulu (Finland)
15	Выявление проблем и барьеров в целях сохранения водно-болотных угодий Gap and Barrier Analysis of Euro-Arctic Coastal Wetlands Conservation	01.03.2021– 28.02.2022	99950	Научно-техническое предприятие «Рубус» (Россия) Rubus Scientific and Technical Enterprise (Russia)
16	Экологическая безопасность и устойчивость проектов ветроэнергетики на удаленных территориях Арктики Environmental Safety and Sustainability of Wind Energy Projects at Remote Territories of Arctic Region	21.06.2021– 30.06.2022	99750	Арктический университет Норвегии Arctic University of Norway
17	Процессы удаления соединений азота Nitrogen Compounds Removal Processes	15.12.2020– 30.11.2021	99346	Компания «Синтеф Нарвик» (Норвегия) Sintef Narvik A. S. (Norway)
18	Эксплуатационные работы в экологическом восстановлении EXcavator Pro in Ecological Restoration	01.12.2021– 30.11.2022	66300	Губернский совет Норрботтена (Швеция) Regional Council of Norrbotten (Sweden)

Примечание. Составлено по: Projects financed by the Kolarctic CBC 2014–2020 Programme – URL: <https://kolarctic.info/our-projects/> (дата обращения: 01.03.2025).

Note. Compiled according to: Projects financed by the Kolarctic CBC 2014–2020 Programme – URL: <https://kolarctic.info/our-projects/> (accessed: 01.03.2025).

Таблица 2. Партнерские организации в проектах приоритета «Охрана окружающей среды, адаптация к последствиям климатических изменений»

Table 2. Partner organizations in the priority *Environmental protection, adaptation to the consequences of climate change*

Страна Country	Всего организаций- участников проектов Total number of the project partners	Количество партнеров Number of partners	Количество ведущих партнеров Number of leading partners
Россия Russia	26	22	4
Швеция Sweden	9	7	2
Норвегия Norway	21	14	7
Финляндия Finland	25	20	5
Всего Total	81	63	18

Примечание. Составлено по: Projects financed by the Kolarctic CBC 2014–2020 Programme – URL: <https://kolarctic.info/our-projects/> (дата обращения: 01.03.2025).

Note. Compiled according to: Projects financed by the Kolarctic CBC 2014–2020 Programme – URL: <https://kolarctic.info/our-projects/> (accessed: 01.03.2025).

Ряд проектов был направлен на сохранение биоразнообразия арктических экосистем. Одним из наиболее финансово емких можно считать проект, связанный с экологическим восстановлением арктических рек. В рамках проекта специалисты из России, Финляндии, Швеции

и Норвегии изучали состояние трансграничных рек, выполнили работы по их картированию и разработали рекомендации по их восстановлению после воздействий антропогенного характера (лесосплава, зарегулированности русел и химического загрязнения). К сожалению, проект

не реализован в полном объеме в связи с прекращением работы программы на российской стороне, по этой причине часть инфраструктурных мероприятий, таких как замена дренажных труб на пересечении дорог с реками и ручьями, работы по защите от эрозии береговых линий, не выполнены в полном объеме¹⁴. В рамках реализации проекта «Сохранение запасов атлантического лосося как устойчивого ресурса для жителей Севера» проводилось комплексное исследование воздействия факторов разрушения естественной среды обитания атлантического лосося. Новые методические подходы к оценке состояния ручьев и рек с особым акцентом на пресноводных жемчужных мидиях и рыбах семейства лососевых разработаны в процессе выполнения проекта «Лососевые рыбы и пресноводные жемчужницы – экосистемы рек и биоразнообразие в рамках „Зеленого пояса Фенноскандии“». По итогам реализации проекта подготовлены рекомендации по сохранению популяции атлантического лосося, в том числе учитывающие сложную ситуацию с браконьерством¹⁵.

Обратимся к анализу результатов опроса. Только 25% представителей федеральных и региональных властей, принимавших участие в управлении программой, считают, что задачи приоритета «Охрана окружающей среды, адаптация к последствиям климатических изменений» в полной мере отражают потребности российской стороны в сфере экологии. Ответили «частично» 62%, остальные 13% затруднились с ответом. Интересно, что на аналогичный вопрос применительно к программе «Карелия» подавляющее число респондентов (83%) ответило положительно [Базегский, Васильева, 2024].

«Положительно» (25%) и «в целом положительно» (75%) представители СМК и РЭГ оценивают итоги реализации ППС «Коларктик» периода 2014–2020 гг. Приблизительно так же разделилось мнение в этой группе касательно оценки результатов экологических проектов – полностью оправдались ожидания у 25% опрошенных, а у остальных – лишь частично. Доминирующим обоснованием для такого ответа является нарушение Еврокомиссией условий межправительственного соглашения о реализации и финансировании ППС «Коларктик» пе-

риода 2014–2020 гг. Ряд респондентов подчеркнули пагубность такого шага для завершения проектов на российской стороне. Некоторые же отмечали в интервью его более широкое значение. Отказ Брюсселя от взаимодействия с Москвой поставил точку не только в реализации совместных программ приграничного сотрудничества, но и в сотрудничестве между российскими и североевропейскими партнерскими организациями. По замыслу российских органов власти, по завершении финансирования программы это низовое взаимодействие на уровне как организаций, так и совместных проектов должно было продолжиться и стать устойчивым.

Проектанты в целом положительно оценивают результаты своих проектов (92%). Почти половина респондентов (47%) ответила, что ожидания от реализации проекта оправдались частично. Причина – досрочное прекращение финансирования программы. В интервью некоторые отметили, что были долгосрочные планы по развитию сотрудничества с зарубежными партнерами после завершения проекта, но события марта 2022 г. сделали их несбыточными.

Проектанты считают, что наибольшее значение реализованные проекты имели для развития экологического просвещения среди населения (46%) и внедрения ресурсосберегающих решений (30%). Далее по важности они расположили такие ноу-хау, как создание условий для привлечения инвестиций в экологический сектор (23%), внедрение энергоэффективных решений (23%), создание основ для развития циркулярной экономики (15%) и повышения биоразнообразия в ООПТ (8%) (рис. 3). Среди членов СМК/РЭГ явное предпочтение отдано экологическому туризму и экологическому просвещению (по 62%).

Большинство проектантов (77%) придерживаются мнения, что эти задачи возможно было решить без привлечения международного финансирования или без иностранной партнерской организации. Представители управляющих органов программы разошлись с проектантами в оценке фактора международного финансирования (рис. 4). Большинство из них считают, что упомянутые задачи в сфере экологии нельзя было бы решить исключительно за счет российских финансовых инструментов (38%). Столько же опрошенных затруднились дать четкий ответ.

Для российских организаций ППС «Коларктик» стала хорошей школой проектного управления. Они научились координировать работу партнеров, улучшили коммуникативные способности, научились работать со СМИ и социальными сетями по продвижению результатов проекта,

¹⁴ Международный проект по очистке русел рек успешно реализуется в Мурманской области – URL: <https://www.hibiny.ru/murmanskaya-oblast/news/item-mejdunarodnyy-proekt-po-ochistke-rusel-rek-uspeshno-realizuetsya-v-murmanskoy-oblasti-199467/> (дата обращения: 01.03.2025).

¹⁵ В Карелии и на Кольском полуострове необходимо принять меры для усиления охраны рек – URL: <http://www.krc.karelia.ru/news.php?id=4498&plang=r> (дата обращения: 01.03.2025).

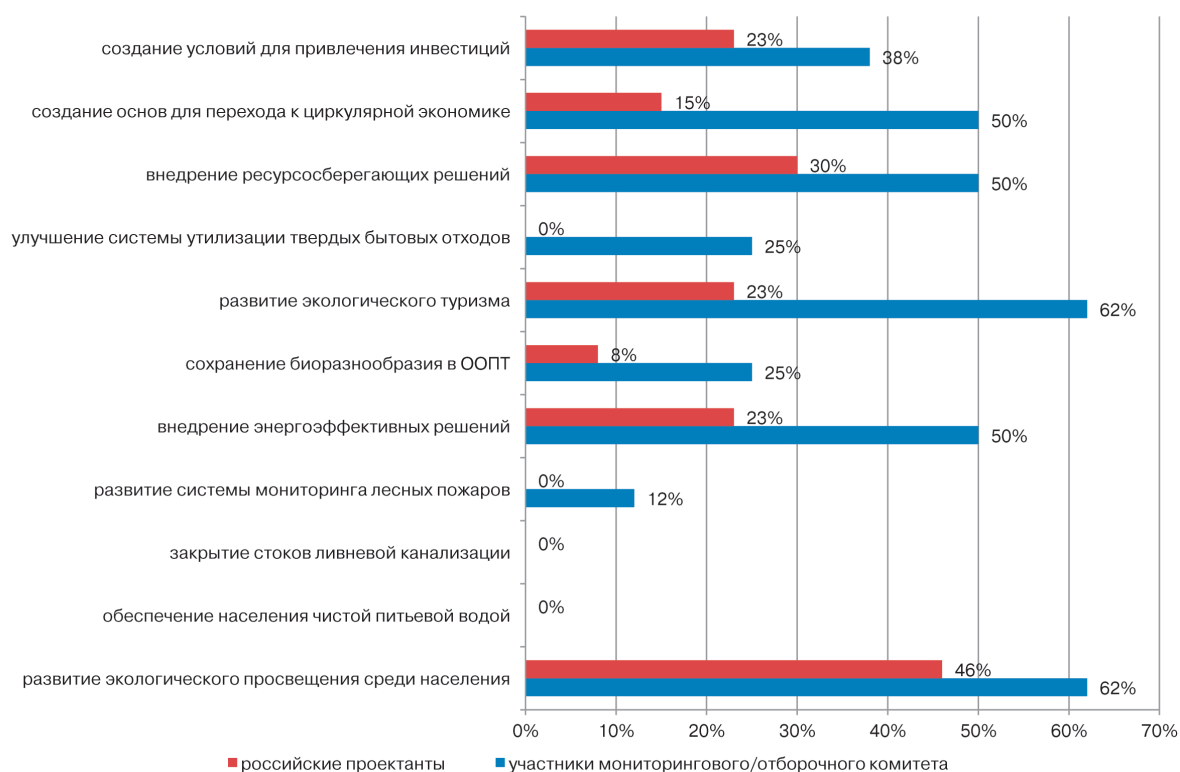


Рис. 3. Ответы на вопрос: Решению каких локальных проблем на российской стороне помогла реализация проектов в сфере экологии? Составлено авторами по результатам выполненного опроса

Fig. 3. Answers to the question: What local problems on the Russian side were solved through environmental projects? Compiled by the authors according to the sociological survey

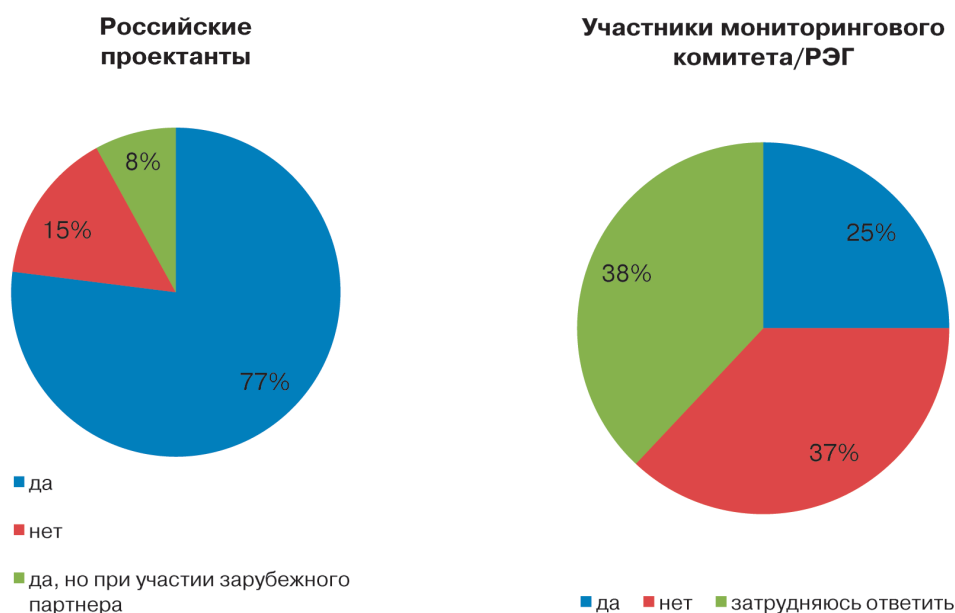


Рис. 4. Ответы на вопрос: Возможно ли было решить локальные экологические проблемы в рамках российских федеральных/региональных программ (без привлечения международного финансирования)? Составлено авторами по результатам выполненного опроса

Fig. 4. Answers to the question: Was it possible to solve local environmental problems through Russian federal/regional programs (without international funding)? Compiled by the authors according to the sociological survey

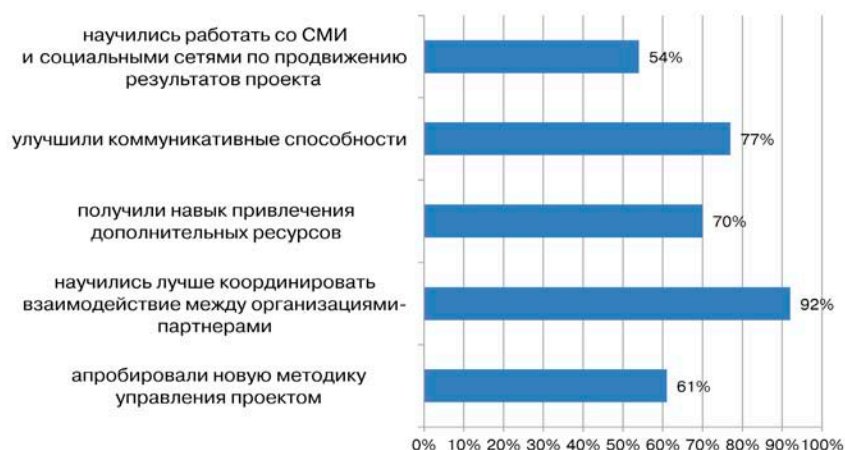


Рис. 5. Ответы на вопрос: Какой опыт/навыки были приобретены персоналом проекта? Составлено авторами по результатам выполненного опроса

Fig. 5. Answers to the question: What experience/skills were acquired by the project staff? Compiled by the authors according to the sociological survey

приобрели навыки привлечения дополнительных ресурсов, освоили новую методику управления проектом (рис. 5).

Введение национальных ограничений, связанных с эпидемией коронавируса, негативно сказалось на приграничном сотрудничестве. 54 % проектантов заявили об отмене части или всех мероприятий по проекту вследствие пандемии в 2020–2021 гг. (рис. 6). Большая часть из тех, кто не успел завершить проекты до вступления в силу коронавирусных ограничений, перевели общение с зарубежными партнерами в онлайн формат и продолжили реализацию мероприятий на российской стороне. Интересно, что для представителей СМК и РЭГ в период пандемии общение с зарубежными партнерами стало более интенсивным, чем до него. Такое мнение высказали 60 % респондентов. При этом качество взаимодействия, по мнению респондентов, не улучшилось (см. рис. 6). Фактор пандемии скорректировал ранее утвержденные планы реализации проектов, и ряд мероприятий был перенесен на более позднее время.

Прекращение трансграничных связей в период пандемии объективно сыграло на руку Европейской комиссии, когда она принимала решение о приостановке реализации программ с Россией и Белоруссией в марте 2022 г. В результате такого шага пострадали в первую очередь российские проектанты, которые вынуждены были завершать мероприятия по проектам за свой счет. По данным опроса, почти половина экологических проектов ППС «Коларктик» завершалась на российской стороне на средства самих организаций-участников или при поддержке региональных бюджетов (46 %). Попутно заметим, что на финской и шведской стороне

все проекты были реализованы за счет средств программы. Финансирование ППС «Коларктик», равно как и других программ сотрудничества с Россией, было продолжено Европейской комиссией с апреля 2022 г. исключительно на территории стран ЕС¹⁶.

Ответы проектантов на вопрос о том, какие из «зеленых» наработок ППС «Карелия» можно было бы использовать в других регионах России, представлены на рис. 7.

Наиболее перспективными направлениями для тиражирования являются развитие экологического просвещения (39 %), создание условий для привлечения инвестиций в «зеленую» экономику (40 %) и внедрение ресурсосберегающих решений (30 %). Эксперты едины во мнении, что существенных препятствий для тиражирования лучших практик в других регионах России не существует. Для этого необходимо систематизировать наработки и представить их в виде рекомендаций для региональных/муниципальных органов власти. В интервью они отмечают, что при тиражировании наработок стоило бы обратить внимание на экологические и географические особенности территорий. Например, развитие системы мониторинга возникновения лесных пожаров актуально не для всех регионов, в то время как внедрение ресурсосберегающих решений может оказаться востребованным на большинстве территорий Арктической зоны России.

¹⁶ Проект технической помощи Генерального директората по расширению и добрососедству (DG NEAR) Европейской комиссии. – URL: <https://interregtesimnext.eu/news/meeting-in-brussels-of-the-eni-cbc-programmes-involving-russia-and-belarus/> (дата обращения 01.03.2025).



Рис. 6. Ответы на вопрос о влиянии пандемии 2020–2021 гг. на реализацию проекта. Составлено авторами по результатам выполненного опроса

Fig. 6. Answers to the question about the impact of the 2020–2021 pandemic on the implementation of the project. Compiled by the authors according to the sociological survey



Рис. 7. Ответы на вопрос: Какие из перечисленных наработок можно применять в других регионах Арктики? Составлено авторами по результатам выполненного опроса

Fig. 7. Answers to the question: Which of the listed solutions can be applied in other regions of the Arctic? Compiled by the authors according to the sociological survey

Заключение и выводы

В последние годы значительно усилилась острота экологических проблем во всем мире. Арктика не является здесь исключением, а скорее наоборот является регионом, наиболее подверженным климатическим и природным изменениям. Нельзя недооценивать и возросшее антропогенное влияние, которое сказывается на экологическом благополучии арктических регионов. Пути решения экологических проблем на региональном уровне могут быть различными, но необходимо использовать все доступные на сегодняшний день методы и инструменты, особенно если они были апробированы и продемонстрировали на практике свою эффективность. К таковым относятся экологические проекты, реализованные в рамках международного взаимодействия России с европейскими странами по линии Арктического Совета, Совета Баренцева Евро-Арктического региона, российско-европейских программ приграничного сотрудничества.

Программы приграничного сотрудничества выступили в качестве инструмента совместной разработки «зеленых» технологий, инженерно-технических решений, а также апробированного зарубежного опыта. Всего в период с 2018 по 2022 г. в стадии реализации находилось 18 экологических проектов на сумму 15,6 млн евро. Важную роль для появления в проектах инфраструктурной составляющей сыграло российское бюджетное софинансирование программы, которое составило 12,3 млн евро. Доля экологических инициатив в общем объеме грантовых средств составила более 25%, что говорит о важной роли данного направления сотрудничества. Для российских организаций участие в приграничном сотрудничестве стало хорошей школой проектного управления и попыткой применения передового европейского опыта в решении местных экологических проблем. Наиболее активно новые технологии и разработки применялись в области ресурсосбережения, энергоэффективности, развития экологического просвещения и экологического туризма. Ожидания от реализации проектов оправдались лишь частично. После сворачивания Европейским союзом взаимодействия с Россией ряд инициатив рисковали остаться незавершенными, но благодаря российским организациям и поддержке региональных органов власти их удалось реализовать полностью.

По мнению наших респондентов, Мурманская и Архангельская области могут поделиться полученным опытом и лучшими практиками с другими регионами Арктической зоны

Российской Федерации в таких областях, как создание основ для перехода к циркулярной экономике, сохранение биоразнообразия особо охраняемых природных территорий, привлечение инвестиций для реализации экологических проектов, развитие экологического просвещения. Наиболее подходящим способом передачи опыта видится представление его региональным и местным органам власти регионов Арктической зоны России в виде рекомендаций.

Пандемия коронавируса оказала существенное влияние на приграничное сотрудничество в рамках ППС «Коларктик», но не стала непреодолимым препятствием для реализации проектных мероприятий. Проекты перевели общение в онлайн формат и продолжили работу каждый на своей стороне границы. Программа оказалась устойчивой к вызовам природного характера.

Накопленный опыт приграничного сотрудничества и те инженерно-технические решения, которые были разработаны и внедрены в экологических проектах ППС «Коларктик», помогут быстрее справиться с локальными экологическими вызовами в других регионах российской Арктики. Активное использование лучших практик соответствует задачам по охране окружающей среды и обеспечению экологической безопасности Арктической зоны России, поставленным в «Основах государственной политики Российской Федерации в Арктике на период до 2035 года». Их внедрение способствует формированию «зеленой» экономики в российских регионах и поможет сохранению уникальной, но весьма уязвимой северной природы.

Литература

- Абдрахманов К. А., Дохолян С. В., Мармونتova Т. В., Межевич Н. М., Сапрыка В. А., Ситов И. П., Стоппе А. Г., Хмелева Г. А., Чернышов М. М. Актуальные вопросы исследования приграничного сотрудничества // Россия и мир: научный диалог. 2022. № 4 (6). С. 60–83. doi: 10.53658/RW2022-2-4(6)-60-83
- Артеев С. А., Шлапекo Е. А. Международные связи приграничных и внутренних регионов России (на примере Республики Карелия и Республики Коми) // Вестник Омского университета. Сер. Исторические науки. 2019. № 2 (22). С. 158–165. doi: 10.25513/2312-1300.2019.2.158-165
- Базегский Д. В., Васильева А. В. Опыт реализации экологических проектов программы приграничного сотрудничества «Карелия» и перспективы его использования в регионах Российской Арктики // Труды Карельского научного центра РАН. 2024. № 8. С. 84–93. doi: 10.17076/eco2025
- Волков А. Д., Васильева А. В., Каргинова-Губинова В. В. Формирование экоиנדустриальной зоны в карельской Арктике: пространственные предпосылки,

ресурсный потенциал, человеческий капитал // Арктика: экология и экономика. 2022. Т. 12, № 4. С. 572–584. doi: 10.25283/2223-4594-2022-4-572-584

Заика Ю. В. Приграничное сотрудничество как фактор саморазвития регионов Российской Арктики (на примере Мурманской области) // Корпоративное управление и инновационное развитие экономики Севера: Вестник Научно-исследовательского центра корпоративного права, управления и венчурного инвестирования Сыктывкарского государственного университета. 2019. № 4. С. 43–53. doi: 10.34130/2070-4992-2019-4-43-53

Зарубина Л. А., Кудряшова Е. В. Программы приграничного сотрудничества как ресурс социально-экономического развития Баренцева региона (на примере Программы «Коларктик») // Современная Европа. 2019. № 4 (90). С. 85–97. doi: 10.15211/sovereurope420198596

Колосов В. А., Себенцов А. Б. Процессы регионализации на Севере Европы и программа «Северное измерение» в отражении российского политического дискурса // Балтийский регион. 2019. Т. 11, № 4. С. 76–92. doi: 10.5922/2079-8555-2019-4-5

Кондратьева С. В. Проектный подход в трансграничном туристско-рекреационном регионообразовании: карельское приграничье // Балтийский регион. 2021. Т. 13, № 1. С. 124–137. doi: 10.5922/2079-8555-2021-1-7

Кудряшова Е. В., Зарубина Л. А. Международная проектная деятельность как инструмент регионального развития и стимулирования сотрудничества (на примере участия Архангельской области в программе приграничного сотрудничества «Коларктик») // Вестник Северного (Арктического) федерального университета. Сер. Гуманитарные и социальные науки. 2018. № 6. С. 88–97. doi: 10.17238/issn2227-6564.2018.6.88

Маслобоев В. А. Опыт реализации проектов в программе добрососедства ЕС – Россия «Коларктик» // Региональная энергетика и энергосбережение. 2018. № 1. С. 72.

Маслова Е. А. Сотрудничество России и ЕС в условиях санкционного режима (на примере программы «Коларктик 2014–2020») // Вестник Пермского университета. Политология. 2021. Т. 15, № 2. С. 49–58. doi: 10.17072/2218-1067-2021-2-49-58

Себенцов А. Б., Ломакина А. И. Теория и практика трансграничной регионализации. Уроки для России // Полис. Политические исследования. 2025. № 2. С. 61–77. doi: 10.17976/jpps/2025.02.05

Симонян Р. Х. Перспективы развития арктического сотрудничества России и ЕС (на примере программы «КОЛАРКТИК 2014–2020») // Вестник Института экономики Российской академии наук. 2021. № 1. С. 125–140. doi: 10.24412/2073-6487-2021-1-125-140

Bobylev N., Gadal S., Kireyeu V., Sergunin A. EU-Russia cross-border co-operation in the twenty-first century: Turning marginality into competitive advantage // Regional Science Policy & Practice. 2020. Vol. 12, no. 5. P. 847–866. doi: 10.1111/rsp3.12316

Carugi C. Experiences with systematic triangulation at the Global Environment Facility // Evaluation and Programme planning. 2016. Vol. 55. P. 55–166.

Kahila P., Fritsch M., Zimin D., Sillanpää K., Ålander T. Evaluation of the Kolarctic ENPI CBC programme 2007–2013 // SPATIA Reports. 2016. University of Eastern Finland, Joensuu.

Koch K., Vainikka V. The geopolitical production of trust discourses in Finland: Perspectives from the Finnish-Russian border // Journal of Borderlands Studies. 2019. Vol. 34 (5). P. 807–827. doi:10.1080/08865655.2019.1646152

Kolosov V. A., Sebentsov A. B. The border as a barrier and an incentive for the structural economic transformation of the Kaliningrad exclave // Baltic Region. 2023. Vol. 15 (4). P. 104–123. doi: 10.5922/2079-8555-2023-4-6

Kropinova E. G. Transborder cooperation for sustainable tourism in the Baltic Sea Region. Partnerships for the Goals // Encyclopedia of the UN Sustainable Development Goals.: Springer Nature. 2021. doi: 10.1007/978-3-319-71067-9_86-1

Liikanen I. Building regional stability through cross-border cooperation // The EU's Eastern Neighbourhood. 2016. P. 19–35. doi: 10.4324/9781315858036-2

Makkonen T., Williams A. M., Weidenfeld A., Kaisto V. Cross-border knowledge transfer and innovation in the European neighbourhood: Tourism cooperation at the Finnish-Russian border // Tourism Management. 2018. Vol. 68. P. 140–151. doi: 10.1016/j.tourman.2018.03.008

Németh S., Fritsch M., Eskelinen H. Cross-border cooperation and interaction between Southeast Finland and its neighbouring Russian regions of Leningrad Oblast and St. Petersburg. Case Study Report. January 2015 // Reports and Studies in Social Sciences and Business Studies. 2017. No. 7. Publisher: Faculty of Social Sciences and Business Studies, University of Eastern Finland, Joensuu.

References

Abdrakhmanov K. A., Dokholyan S. V., Marmonтова T. V., Mezhevich N. M., Sapryka V. A., Sitov I. P., Stoppe A. G., Khmeleva G. A., Chernyshov M. M. Topical issues of cross-border cooperation research. *Russia & World: Sc. Dialogue*. 2022;4:60–83. (In Russ.). doi: 10.53658/RW2022-2-4(6)-60-83

Arteev S. A., Shlapeko E. A. International relations of border and internal regions of Russia (on the example of the Republic of Karelia and the Republic of Komi). *Herald of Omsk University. Series. Historical Studies*. 2019;2(22):158–165. (In Russ.). doi: 10.25513/2312-1300.2019.2.158-165

Bazegskii D. V., Vasil'eva A. V. Experience in implementing environmental projects of the Karelia CBC programme and prospects for its use in regions of the Russian Arctic. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2024;8:84–93. (In Russ.). doi: 10.17076/eco2025

Bobylev N., Gadal S., Kireyeu V., Sergunin A. EU-Russia cross-border co-operation in the twenty-first century: turning marginality into competitive advantage. *Regional Science Policy & Practice*. 2020;12(5):847–866. doi: 10.1111/rsp3.12316

Carugi C. Experiences with systematic triangulation at the Global Environment Facility. *Evaluation and Programme Planning*. 2016;55:55–66.

Kahila P., Fritsch M., Zimin D., Sillanpää K., Ålander T. Evaluation of the Kolarctic ENPI CBC programme 2007–2013. *SPATIA Reports*. University of Eastern Finland, Joensuu. 2016.

Koch K., Vainikka V. The geopolitical production of trust discourses in Finland: perspectives from the Finnish-Russian border. *Journal of Borderlands Studies*. 2019; 34(5):807–827. doi:10.1080/08865655.2019.1646152

Kolosov V. A., Sebentsov A. B. The border as a barrier and an incentive for the structural economic transformation of the Kaliningrad exclave. *Baltic Region*. 2023; 15(4):104–123. doi: 10.5922/2079-8555-2023-4-6

Kolosov V. A., Sebentsov A. B. Regionalisation in Northern Europe and the Northern Dimension in Russian political discourse. *Balt. Reg.* 2019;11(4):76–92. (In Russ.). doi: 10.5922/2078-8555-2019-4-5

Kondrat'eva S. V. Project approach in transboundary tourism-and-recreation region building: the case of Karelia. *Balt. Reg.* 2021;13(1):124–137. (In Russ.). doi: 10.5922/2079-8555-2021-1-7

Kropinova E. G. Transborder cooperation for sustainable tourism in the Baltic Sea region. Partnerships for the goals. *Encyclopedia of the UN Sustainable Development Goals*. Springer Nature. 2021. doi: 10.1007/978-3-319-71067-9_86-1

Kudryashova E. V., Zarubina L. A. International projects as a tool of regional development and cooperation enhancement (case of the Arkhangelsk Region participation in the Kolarctic CBC Programme). *Vestnik Severnogo (Arkticheskogo) federal'nogo universiteta. Ser.: Gumanitarnye i sotsial'nye nauki = Vestnik of Northern (Arctic) Federal University. Series "Humanitarian and Social Sciences"*. 2018;6:88–97. (In Russ.). doi: 10.17238/issn2227-6564.2018.6.88

Liikanen I. Building regional stability through cross-border cooperation. *The EU's Eastern Neighbourhood*. 2016;19–35. doi: 10.4324/9781315858036-2

Makkonen T., Williams A. M., Weidenfeld A., Kaisto V. Cross-border knowledge transfer and innovation in the European neighbourhood: tourism cooperation at the Finnish-Russian border. *Tourism Management*. 2018;68:140–151. doi: 10.1016/j.tourman.2018.03.008

Masloboev V. A. Experience in implementing projects in the EU-Russia Kolarctic good-neighbourhood programme. *Regional Energy and Energy Saving*. 2018;1:72. (In Russ.)

Maslova E. A. Russia-EU cooperation in the context of the sanctions regime (on the example of the Kolarctic 2014–2020 programme). *Bulletin of Perm University. Political Science*. 2021;15(2):49–58. (In Russ.). doi: 10.17072/2218-1067-2021-2-49-58

Németh S., Fritsch M., Eskelinen H. Cross-border cooperation and interaction between Southeast Finland and its neighbouring Russian regions of the Leningrad Region and St. Petersburg. Case Study Report. January 2015. *Reports and Studies in Social Sciences and Business Studies*. Publisher: Faculty of Social Sciences and Business Studies, University of Eastern Finland, Joensuu. 2017;7.

Sebentsov A. B., Lomakina A. I. Theory and practice of cross-border regionalization. Lessons for Russia. *Polis. Political Studies*. 2025;2:61–77. (In Russ.). doi: 10.17976/jpps/2025.02.05

Simonyan R. Kh. Prospects for the development of Arctic cooperation between Russia and the EU (on the example of the Kolarctic 2014–2020 programme). *The Bulletin of the Institute of Economics of the RAS*. 2021;1:125–140. (In Russ.). doi: 10.24412/2073-6487-2021-1-125-140

Volkov A. D., Vasil'eva A. V., Karginova-Gubinova V. V. Formation of an eco-industrial zone in the Karelian Arctic: spatial background, resource potential, human capital. *Arktika: ekologiya i ekonomika = Arctic: Ecology and Economy*. 2022;12(4):572–584. (In Russ.). doi: 10.25283/2223-4594-2022-4-572-584

Zaika Yu. V. Cross-border cooperation as the factor for regional self-development in the Russian Arctic (by the example of Murmansk Region). *Corporate governance and innovative economic development of the North: Bulletin of the Research Center of Corporate Law, Management and Venture Capital of Syktyvkar State University*. 2019;4:43–53. (In Russ.). doi: 10.34130/2070-4992-2019-4-43-53

Zarubina L., Kudryashova E. Cross-border cooperation programmes as a resource of social and economic development of Barents Region (Case of ENPI Kolarctic Programme). *Contemporary Europe*. 2019;4(90):85–97. (In Russ.). doi: 10.15211/soveurope420198596

Поступила в редакцию / received: 19.12.2025; принята к публикации / accepted: 10.02.2026.
Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов / The authors declare no conflict of interest.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Базегский Дмитрий Васильевич

канд. ист. наук, заместитель руководителя
отдела комплексных научных исследований
e-mail: bazegsky@krc.karelia.ru

Васильева Анастасия Владимировна

канд. экон. наук, заведующая
лабораторией комплексного изучения Арктики
e-mail: vasnask@gmail.com

CONTRIBUTORS:

Bazegsky, Dmitry

Cand. Sci. (Hist.), Deputy Head of the Department
of Multidisciplinary Scientific Research

Vasilieva, Anastasiia

Cand. Sci. (Econ.), Head of Laboratory

ПАМЯТИ ТАТЬЯНЫ КОРНЕЛЬЕВНЫ ЮРКОВСКОЙ (1930–2026)



20 марта 2026 г. ушла из жизни Татьяна Корнельевна Юрковская — выдающийся российский геоботаник-болотовед, картограф растительности, ведущий научный сотрудник Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН. Она родилась 4 сентября 1930 г. в Ленинграде. В 1948 г. поступила на биологический факультет Ленинградского государственного университета и уже на первом

курсе решила, что будет геоботаником. Встреча в годы учебы с крупнейшими болотоведами страны (И. Д. Богдановской-Гиенэф, А. А. Ниценко, а также Е. А. Галкиной, работавшей тогда в Ботаническом институте АН СССР) и классиками гидрологии болот (К. Е. Ивановым, В. В. Романовым) предопределила ее выбор болот как объекта исследований на многие годы. Уже в 1952 г. Татьяна Корнельевна участвовала в болотной экспедиции в Карелию (Лижма, Заонежье) под руководством лауреата Государственной премии СССР Е. А. Галкиной. Эта и последующие экспедиции в Карелии стали школой по полевому исследованию болот как для Т. К. Юрковской, так и для целой группы молодых сотрудников и аспирантов (Н. В. Лебедевой, Р. П. Тихоновой-Козловой, Г. А. Елиной, Н. И. Ронконен) созданного в 1951 г. сектора болотоведения и мелиорации Карельского филиала АН СССР. Как пишет сама Татьяна Корнельевна, «именно Е. А. Галкина научила их дешифрированию аэрофотоснимков, под ее руководством они начали делать первые доклады, комплексные описания исследованных болотных массивов»¹. В 1953 г. после окончания университета Татьяна Корнельевна поступила в аспирантуру Института биологии КФ АН СССР, в 1959 г. защитила кандидатскую диссертацию «Растительность болот средней Карелии» под научным руководством Е. А. Галкиной.

¹ В статье использованы автобиографические воспоминания Т. К. Юрковской.

В 1956 г. после окончания аспирантуры Татьяна Корнельевна была принята в лабораторию болотоведения и мелиорации, в которой работала до 1968 г. В 1965 г. она получила звание и диплом старшего научного сотрудника. В воспоминаниях Татьяна Корнельевна пишет: «В Петрозаводске я проработала 11 лет, и это была великолепная школа для творчества, для развития самостоятельности мышления, для умения работать в коллективе».

Все летние сезоны проходили в экспедициях по разным районам Карелии. Большое внимание Т.К. Юрковская уделяла составу флоры мхов, печеночников и лишайников болот Карелии. При проведении своих научных работ она активно сотрудничала с коллегами из БИНа АН СССР, Отдела водных проблем КФ АН СССР. В результате многоплановых исследований природы болот сформировались научные интересы Т.К. Юрковской, направленные преимущественно на географию и типологию болот, классификацию растительности. Это позволило коллективу лаборатории болотоведения на основе ее методических разработок создать среднемасштабную (1 : 600 000) карту растительности болот Карелии, завершенную в 1968 г. Это была первая в СССР среднемасштабная карта растительности болот с четко разработанной системой соподчиненных картографируемых единиц, которая получила высокую оценку специалистов-картографов.

В 1968 г. по приглашению академика Е.М. Лавренко Татьяна Корнельевна перешла на работу в Ботанический институт АН СССР им. В.Л. Комарова в лабораторию географии и картографии растительности. Работа в БИНе потребовала от нее включения в новую тематику, посвященную вопросам геоботанического картографирования обширных регионов и всей территории СССР, а также Европы. Т.К. Юрковская вошла в авторские и редакторские коллективы ряда карт растительности СССР, европейской части СССР, Нечерноземной зоны РСФСР, Европы, а также серии карт для вузов, различных атласов. Во всех коллективных работах она всегда в первую очередь разрабатывала легенды для картирования болот, при этом занималась и другими типами растительности. Пояснительные записки к ряду таких карт явились самостоятельными монографиями, активно используемыми и в настоящее время.

С 1989 по 2006 г. Татьяна Корнельевна возглавляла лабораторию географии и картографии растительности. Несмотря

на трудное время, коллектив лаборатории успешно работал, участвуя в крупных международных картографических проектах, таких как «Карта восстановленной растительности Восточной Европы», «Карта естественной растительности Европы», «Карта растительности Арктики» и др. Был осуществлен также ряд проектов в содружестве и под руководством лаборатории карт и атласов МГУ. Эти исследования получали поддержку в РФФИ, по программам Президиума РАН, С.-Петербургского научного центра РАН и международных фондов. Татьяна Корнельевна много сил и энергии отдавала подготовке и изданию ежегодника «Геоботаническое картографирование», который выходит до сих пор (соредактором ежегодника она являлась с 1990 г.).

Работая в БИНе, Т.К. Юрковская ежегодно организовывала экспедиции в различные регионы страны, исследуя не только свои любимые болота, но и другие типы экосистем. Результатом многолетних исследований болот России явилась докторская диссертация «Структура, география и картография растительности болот европейской части СССР», которую она успешно защитила в 1986 г. За многие годы работы сделаны многочисленные ботанические находки и ботанико-географические открытия, среди которых наиболее важными, по мнению самой Татьяны Корнельевны, являются обнаружение распространения аапа болот по всей бореальной зоне европейской части России, а также выявление полигональных болот в Малоземельской тундре. Таким образом, была пересмотрена география распространения этих типов болот в России. В последние годы Татьяна Корнельевна убедительно показала широкое распространение аапа болот и в Западной Сибири, а также создала оригинальную аналитическую карту растительности болот России, на основе которой выполнила широтную дифференциацию типов болот в пределах меридиональных (долготных) секторов. Результаты исследований опубликованы ею более чем в 350 работах, среди которых несколько монографий, главы и разделы во многих коллективных монографиях, десятки геоботанических карт, а также многочисленные статьи в различных изданиях в России и за рубежом. В конце 2026 г. выйдет сборник избранных работ Т.К. Юрковской, подготовленный Ботаническим институтом РАН, который она очень ждала, приложила много усилий в его подготовку, но, к сожалению, не увидела в законченном виде.

Он включает около 80 работ, опубликованных с середины 1950-х гг. по настоящее время.

За многие годы работы Татьяны Корнельевны в БИНе ее полевые маршруты неоднократно пролегали по Карелии, а сотрудничество с коллегами-болотоведами из Петрозаводска никогда не прерывалось. Наиболее тесные контакты и дружба сохранялись с Г.А. Елиной, совместно с которой опубликованы две крупные монографии в 2000 и 2009 гг. (одна из них переведена на английский язык и издана в 2010 г. Институтом окружающей среды Финляндии), целый ряд статей. Татьяна Корнельевна внимательно следила за развитием ботанической науки в Карелии и всячески поддерживала молодых исследователей. Она выступала принципиальным, но всегда доброжелательным официальным оппонентом многих кандидатских и докторских диссертаций ботаников и экологов как из Карелии, так и из других регионов, рецензировала издания Карельского научного центра РАН.

Татьяна Корнельевна уделяла большое внимание подготовке научных кадров. Она читала ряд курсов лекций в Петрозаводском, Ленинградском и Калининградском университетах, под ее руководством защищены несколько кандидатских и докторских диссертаций. За консультациями к Татьяне Корнельевне до конца ее жизни приезжали исследователи из многих регионов страны. До последних лет она с удовольствием выезжала на экскурсии на болота во время научных конференций и симпозиумов в Ка-

релии, Республике Коми, Белоруссии, Западной Сибири.

Т.К. Юрковская всегда активно участвовала в общественной и научной жизни коллективов, в которых работала, была в организационных комитетах ряда международных и всероссийских конференций. 30 лет возглавляла активно работающую секцию болотоведения Русского ботанического общества. В 2006 г. первой из российских болотоведов была избрана почетным членом Международной группы охраны болот (IMCG).

Светлая память о Т.К. Юрковской навсегда сохранится у всех, кому посчастливилось с ней общаться и работать.

Материалы о Т.К. Юрковской имеются в следующих публикациях, в которых также приводятся списки ее основных работ.

Кузнецов О.Л. Татьяна Корнельевна Юрковская (к 80-летию со дня рождения) // Труды Карельского научного центра РАН. 2011. № 2. С. 153–160.

Сафронова И.Н., Ивченко Т.Г., Головина Е.О., Смагин В.А. Татьяна Корнельевна Юрковская (к 85-летию со дня рождения) // Бот. журн. 2015. Т. 100, № 12. С. 1328–1332.

Сафронова И.Н., Смагин В.А., Ивченко Т.Г. и др. Татьяна Корнельевна Юрковская (к 90-летию со дня рождения) // Бот. журн. 2020. Т. 105, № 12. С. 1235–1238.

Холод С.С. Т.К. Юрковская: научные взгляды и принципы геоботанического картографирования (к юбилею геоботаника-болотоведа и картографа растительности) // Геоботаническое картографирование. 2025. С. 108–114.

О.Л. Кузнецов

ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРОВ

(требования к работам, представляемым к публикации
в «Трудах Карельского научного центра Российской академии наук»)

«Труды Карельского научного центра Российской академии наук» (далее – Труды КарНЦ РАН) публикуют результаты завершенных оригинальных исследований в различных областях современной науки: теоретические и обзорные статьи, сообщения, материалы о научных мероприятиях (симпозиумах, конференциях и др.), персоналии (юбилеи и даты, утраты науки), статьи по истории науки. Представляемые работы должны содержать новые, ранее не публиковавшиеся данные.

Статьи проходят обязательное рецензирование. Решение о публикации принимается редакционной коллегией серии или тематического выпуска Трудов КарНЦ РАН после рецензирования, с учетом научной значимости и актуальности представленных материалов. Редколлегия серий и отдельных выпусков Трудов КарНЦ РАН оставляет за собой право возвращать без регистрации рукописи, не отвечающие настоящим правилам.

При получении редакцией рукопись регистрируется (в случае выполнения авторами основных правил ее оформления) и направляется на отзыв рецензентам. Отзыв состоит из ответов на типовые вопросы анкеты и может содержать дополнительные расширенные комментарии. Кроме того, рецензент может вносить замечания и правки в текст рукописи. Авторам высылаются электронная версия анкеты и комментарии рецензентов. Доработанный экземпляр автор должен вернуть в редакцию вместе с первоначальным экземпляром и ответом на все вопросы рецензента не позднее чем через месяц после получения рецензии. Перед опубликованием авторам высылаются электронная версия статьи, которую авторы вычитывают и заверяют.

Журнал имеет систему электронной редакции на базе Open Journal System (OJS), позволяющую вести представление и редактирование рукописи, общение автора с редколлегиями серий и рецензентами в электронном формате и обеспечивающую прозрачность процесса рецензирования при сохранении анонимности рецензентов (<http://journals.krc.karelia.ru/>).

Содержание выпусков Трудов КарНЦ РАН, аннотации и полнотекстовые электронные версии статей, а также другая полезная информация, включая настоящие Правила, доступны на сайтах – <http://transactions.krc.karelia.ru>; <http://journals.krc.karelia.ru>

Почтовый адрес редакции: 185910, г. Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11, КарНЦ РАН, редакция Трудов КарНЦ РАН. Телефон: (8142) 762018.

ПРАВИЛА ОФОРМЛЕНИЯ РУКОПИСИ

Статьи публикуются на русском или английском языке. Рукописи должны быть тщательно выверены и отредактированы авторами.

Объем рукописи (включая таблицы, список литературы, подписи к рисункам, рисунки) не должен превышать: для обзорных статей – 30 страниц, для оригинальных – 25, для сообщений – 15, для хроники и рецензий – 5–6. Объем рисунков не должен превышать 1/4 объема статьи. Рукописи большего объема (в исключительных случаях) принимаются при достаточном обосновании по согласованию с ответственным редактором.

При оформлении рукописи применяется полуторный межстрочный интервал, шрифт Times New Roman, кегль 12, выравнивание по обоим краям. Размер полей страницы – 2,5 см со всех сторон. Все страницы, включая список литературы и подписи к рисункам, должны иметь сплошную нумерацию в нижнем правом углу. Страницы с рисунками не нумеруются.

Рукописи подаются в электронном виде в формате MS Word в систему электронной редакции на сайте <http://journals.krc.karelia.ru> либо высылаются на e-mail: trudy@krc.karelia.ru, или же представляются в редакцию лично (г. Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11, каб. 502).

Для публикации в выпусках серии «Математическое моделирование и информационные технологии» рукописи принимаются в формате .tex (LaTeX 2ε) с использованием стилевого файла, который находится по адресу <http://transactions.krc.karelia.ru/section.php?id=755>.

Обязательные элементы рукописи располагаются в следующем порядке:

УДК курсивом в левом верхнем углу первой страницы; заглавие статьи на русском языке полужирным шрифтом; инициалы и фамилии авторов на русском языке полужирным шрифтом; полное название и полный почтовый адрес организации – места работы каждого автора в именительном падеже на русском языке курсивом (если авторов несколько и работают они в разных учреждениях, следует отметить арабскими цифрами соответствие фамилий авторов аффилированным организациям; следует отметить звездочкой автора, ответственного за переписку, и указать в аффилиации его электронный адрес); аннотация на русском языке; ключевые слова на русском языке; указание источников финансирования выполненных исследований на русском языке.

Далее располагаются все вышеуказанные элементы на английском языке.

Текст статьи (статьи экспериментального характера, как правило, должны иметь разделы: **Введение. Материалы и методы. Результаты и обсуждение. Выводы** либо **Заключение**); благодарности; списки литературы на языке оригинала (**Литература**) и на английском языке (**References**); таблицы на русском и английском языках (на отдельных листах); рисунки (на отдельных листах); подписи к рисункам на русском и английском языках (на отдельном листе).

На отдельном листе дополнительные сведения об авторах: фамилии, имена, отчества всех авторов полностью на русском и английском языке; должности, ученые звания, ученые степени авторов; адрес электронной почты каждого автора; можно указать телефон для контакта редакции с авторами статьи.

ЗАГЛАВИЕ СТАТЬИ должно точно отражать ее содержание и состоять из 8–10 значащих слов.

АННОТАЦИЯ должна быть лишена вводных фраз, создавать возможно полное представление о содержании статьи и иметь объем не менее 200 слов. Рукопись с недостаточно раскрывающей содержание аннотацией может быть отклонена.

Отдельной строкой приводится перечень КЛЮЧЕВЫХ СЛОВ (как правило, не менее пяти). Ключевые слова или словосочетания отделяются друг от друга точкой с запятой, в конце точка не ставится.

Раздел «Материалы и методы» должен содержать сведения об объекте исследования с обязательным указанием латинских названий и сводок, по которым они приводятся, авторов классификаций и пр. Транскрипция географических названий должна соответствовать атласу последнего года издания. Единицы физических величин приводятся по Международной системе СИ. Желательна статистическая обработка всех количественных данных. Необходимо возможно точнее обозначать местонахождения (в идеале – с точным указанием географических координат).

Изложение результатов должно заключаться не в пересказе содержания таблиц и графиков, а в выявлении следующих из них закономерностей. Автор должен сравнить полученную им информацию с имеющейся в литературе и показать, в чем заключается ее новизна. На табличный и иллюстративный материал следует ссылаться так: на рисунки, фотографии и таблицы в тексте (рис. 1, рис. 2, табл. 1, табл. 2 и т.д.), фотографии, помещаемые на вклейках (рис. I, рис. II). Обсуждение завершается формулировкой в разделе «Заключение» основного вывода, которая должна содержать конкретный ответ на вопрос, поставленный во «Введении». Ссылки на литературу в тексте даются фамилиями, например: Карху, 1990 (один автор); Раменская, Андреева, 1982 (два автора); Крутов и др., 2008 (три автора или более) либо первым словом описания источника, приведенного в списке литературы, и заключаются в квадратные скобки. При перечислении нескольких источников работы располагаются в хронологическом порядке, например: [Иванов, Топоров, 1965; Успенский, 1982; Erwin et al., 1989; Атлас..., 1994; Longman, 2001].

ТАБЛИЦЫ нумеруются в порядке упоминания их в тексте, каждая таблица имеет свой заголовок. Заголовки таблиц, заголовки и содержание столбцов, строк, а также примечания приводятся на русском и английском языках. Диаграммы и графики не должны дублировать таблицы. Материал таблиц должен быть понятен без дополнительного обращения к тексту. Все сокращения, использованные в таблице, поясняются в Примечании, расположенном под ней. При повторении цифр в столбцах нужно их повторять, при повторении слов – в столбцах ставить кавычки. Таблицы могут быть книжной или альбомной ориентации.

РИСУНКИ представляются отдельными файлами с расширением TIFF (*.TIF) или JPG. При первичной подаче материала в редакцию рисунки вставляются в общий текстовый файл. При сдаче материала, принятого в печать, все рисунки должны быть представлены в виде отдельных файлов в вышеуказанном формате. Графические материалы могут быть снабжены указанием желательного размера рисунка, пожеланиями и требованиями к конкретным иллюстрациям. На каждый рисунок должна быть как минимум одна ссылка в тексте. Иллюстрации объектов, исследованных с помощью фотосъемки, микроскопа (оптического, электронного трансмиссионного и сканирующего), должны сопровождаться масштабными линейками, причем в подрисуночных подписях надо указать длину линейки. Приводить данные о кратности увеличения необязательно, поскольку при публикации рисунков размеры изменятся. Карты желательно приводить с координатной сеткой, обозначениями населенных пунктов и/или названиями физико-географических объектов и разной фактурой для воды и суши. В углу карты желательна врезка с картой более мелкого масштаба, где обозначен представленный на основной карте участок.

ПОДПИСИ К РИСУНКАМ приводятся на русском и английском языках, должны содержать достаточную информацию для того, чтобы приводимые данные могли быть понятны без обращения к тексту (если эта информация уже не дана в другой иллюстрации). Аббревиации расшифровываются в подрисуночных подписях, детали на рисунках следует обозначать цифрами или буквами, значение которых также приводится в подписях.

ЛАТИНСКИЕ НАЗВАНИЯ. Названия таксонов рода и вида даются курсивом. Для флористических, фаунистических и таксономических работ при первом упоминании в тексте и таблицах приводится русское название вида (если такое название имеется) и полностью – латинское, с автором и желательно с годом, например: водяной ослик (*Asellus aquaticus* (L., 1758)). В дальнейшем можно употреблять только русское название или сокращенное латинское без фамилии автора и года опубликования, например, для брюхоногого моллюска *Margarites groenlandicus* (Gmelin, 1790) – *M. groenlandicus* или для подвида *M. g. umbilicalis*.

СОКРАЩЕНИЯ. Разрешаются лишь общепринятые сокращения – названия мер, физических, химических и математических величин и терминов и т. п. Все прочие сокращения должны быть расшифрованы, за исключением небольшого числа общеупотребительных.

БЛАГОДАРНОСТИ. Располагаются после основного текста статьи отдельным абзацем, в котором авторы выражают признательность частным лицам, сотрудникам учреждений и организациям, оказавшим содействие в проведении исследований и подготовке статьи.

ИНФОРМАЦИЯ О КОНФЛИКТЕ ИНТЕРЕСОВ. При подаче статьи авторы должны раскрыть потенциальные конфликты интересов, которые могут быть восприняты как оказавшие влияние на результаты или выводы, представленные в работе. Если конфликт интересов отсутствует, следует об этом сообщить в отдельной формулировке.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ следует оформлять по ГОСТ Р 7.0.5-2008. Источники располагаются в алфавитном порядке. Все ссылки даются на языке оригинала (названия на японском, китайском и других языках, использующих нелатинский шрифт, пишутся в русской транскрипции). Сначала приводится список работ на русском языке и на языках с близким алфавитом (украинский, болгарский и др.), а затем – работы на языках с латинским алфавитом. В списке литературы между инициалами авторов ставится пробел.

REFERENCES. Приводится отдельным списком, повторяя все позиции основного списка литературы. Библиографические записи источников оформляются согласно стилю Vancouver (см. примеры в ГОСТ Р 7.0.7-2021 и образцы ниже) и располагаются в алфавитном порядке. Заголовки русскоязычных работ приводятся на английском языке; для журналов и сборников, в которых размещены цитируемые работы, указывается параллельное английское наименование (при его наличии) либо русскоязычное наименование приводится в латинской транслитерации (вариант BSI) с переводом на английский язык. Прочие элементы библиографической записи приводятся на английском языке (русскоязычное название издательства транслитерируется). При наличии переводной версии источника в References желательно указать ее. Библиографические описания прочих работ приводятся на языке оригинала.

Для каждого источника обязательно указание DOI при наличии; если приводится адрес интернет-страницы источника (URL), нужно указать дату обращения к ней.

ОБРАЗЕЦ ОФОРМЛЕНИЯ 1-Й СТРАНИЦЫ

УДК 577.125.8

СОДЕРЖАНИЕ МЕТАБОЛИТОВ ОКСИДА АЗОТА В КРОВИ ЗДОРОВЫХ ЛЮДЕЙ И ПАЦИЕНТОВ С АРТЕРИАЛЬНОЙ ГИПЕРТЕНЗИЕЙ, ИМЕЮЩИХ РАЗНЫЕ АЛЛЕЛЬНЫЕ ВАРИАНТЫ ГЕНОВ ACE (RS4340) И CYP11B2 (RS1799998)

Л. В. Топчиева^{1*}, О. В. Балан¹, В. А. Корнева², И. Е. Малышева¹

¹Институт биологии КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН» (ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910), *topchieva@ya.ru

²Петрозаводский государственный университет (просп. Ленина, 33, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910)

Аннотация на русском языке

Ключевые слова: артериальная гипертензия; оксид азота; индуцибельная синтаза оксида азота; ангиотензинпревращающий фермент; инсерционно-делеционный полиморфизм гена ACE; альдостеронсинтаза; ген CYP11B2

Финансирование. Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (0218-2019-0077).

L. V. Topchieva^{1*}, O. V. Balan¹, V. A. Korneva², I. E. Malysheva¹. THE NITRIC OXIDE LEVEL IN THE BLOOD OF HEALTHY PEOPLE AND PATIENTS WITH ARTERIAL HYPERTENSION CARRYING DIFFERENT ALLELE VARIANTS OF THE ACE (RS4340) AND CYP11B2 (RS1799998) GENES

¹Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences (11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia), *topchieva@ya.ru

²Petrozavodsk State University (33 Lenin Ave., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia)

Аннотация на английском языке

Keywords: arterial hypertension; nitric oxide; inducible nitric oxide synthase; angiotensin-converting enzyme; insertion-deletion polymorphism of ACE genes; aldosterone synthase; CYP11B2 gene

Funding. The study was funded from the Russian federal budget through state assignment to KarRC RAS (0218-2019-0077).

ОБРАЗЕЦ ОФОРМЛЕНИЯ ТАБЛИЦЫ

Таблица 2. Ультраструктура клеток мезофилла листа в последствии 10-минутного охлаждения (2 °C) проростков или корней пшеницы

Table 2. Ultrastructure of leaf mesophyll cells after the exposure of wheat seedlings or roots to 10 min of chilling at 2 °C

Показатель Index	Контроль Control	Охлаждение проростков Seedling chilling	Охлаждение корней Root chilling
Площадь среза хлоропласта, мкм ² Chloroplast cross-sectional area, μm ²	10,0 ± 0,7	13,5 ± 1,1	12,7 ± 0,5
Площадь среза митохондрии, мкм ² Mitochondria cross-sectional area, μm ²	0,4 ± 0,03	0,5 ± 0,03	0,6 ± 0,04
Площадь среза пероксисомы, мкм ² Peroxisome cross-sectional area, μm ²	0,5 ± 0,1	0,5 ± 0,1	0,7 ± 0,1
Число хлоропластов на срезе клетки, шт. Number of chloroplasts in cell cross-section	9 ± 1	8 ± 1	10 ± 1
Число митохондрий на срезе клетки, шт. Number of mitochondria in cell cross-section	8 ± 1	8 ± 1	10 ± 1
Число пероксисом на срезе клетки, шт. Number of peroxisomes in cell cross-section	2 ± 0,3	2 ± 0,3	3 ± 0,4

Примечание. Здесь и в табл. 3: все параметры ультраструктуры измеряли через 24 ч после охлаждения.

Note. Here and in Tab. 3 all ultrastructure parameters were measured 24 h after chilling.

ОБРАЗЕЦ ОФОРМЛЕНИЯ ПОДПИСИ К РИСУНКУ

Рис. 1. Северный точильщик (*Hadrobregmus confuses* Kraaz.)

Fig. 1. Woodboring beetle *Hadrobregmus confuses* Kraaz.

Рис. 5. Результаты изучения кристаллитов и демпферных зон в образце кварца из Дульдурги:

а – электронная микрофотография кварца; б – картина микродифракции, полученная для участка 1 в области кристаллитов; в – картина микродифракции, отвечающая участку 2 в области демпферных зон

Fig. 5. Results of the study of crystallites and damping zones in a quartz sample from Duldurga:

а – electron microphotograph of the quartz sample; б – microdiffraction image of site 1 in the crystallite area; в – microdiffraction image corresponding to site 2 in the damping area

ОБРАЗЕЦ ОФОРМЛЕНИЯ ССЫЛОК В СПИСКАХ ЛИТЕРАТУРЫ

Ссылки на книги

Литература:

Вольф Г. Н. Дисперсия оптического вращения и круговой дихроизм в органической химии / Ред. Г. Снатцке. М.: Мир, 1970. С. 348–350.

Патрушев Л. И. Экспрессия генов. М.: Наука, 2000. 830 с.

Красная книга Республики Карелия / Ред. О. Л. Кузнецов. Белгород: Константа, 2020. 448 с.

Knorre D. G., Laric O. L. Theory and practice in affinity techniques / Eds. P. V. Sundaram, F. L. Eckstein. N. Y., San Francisco: Acad. Press, 1978. P. 169–188.

References:

Vol'f G. N. Optical rotatory dispersion and circular dichroism in Organic Chemistry. Moscow: Mir Publ.; 1970. P. 348–350. (In Russ.)

Patrushev L. I. Gene expression. Moscow: Nauka Publ.; 2000. 830 p. (In Russ.)

Kuznetsov O. L. (ed.). Red Data Book of the Republic of Karelia. Belgorod: Konstanta Publ.; 2020. 448 p. (In Russ.)

Knorre D. G., Laric O. L. Theory and practice in affinity techniques. N. Y., San Francisco: Acad. Press; 1978. P. 169–188.

Ссылки на статьи

Литература:

Викторов Г. А. Межвидовая конкуренция и сосуществование экологических гомологов у паразитических перепончатокрылых // Журнал общей биологии. 1970. Т. 31, № 2. С. 247–255.

Колосова Ю. С., Подболоцкая М. В. Популяционная динамика шмелей (Hymenoptera, Apidae, *Bombus* Latr.) на Соловецком архипелаге: итоги 10-летнего мониторинга // Труды Русского энтомологического общества. 2010. Т. 81, № 2. С. 135–141.

Grove D. J., Loisesides L., Nott J. Satiation amount, frequency of feeding and emptying rate in *Salmo gairdneri* // J. Fish. Biol. 1978. Vol. 12, no. 4. P. 507–516.

Nartshuk E. P., Przhiboro A. A. A new species of *Incertella* Sabrosky (Diptera: Chloropidae) from the White Sea coast, Russian Karelia // Entomologica Fennica. 2009. Vol. 20, no. 1. P. 4–8. doi: 10.33338/ef.84453

References:

Viktorov G. A. Interspecific competition and coexistence ecological homologues in parasitic Hymenoptera. *Biology Bulletin Reviews*. 1970;31(2):247–255. (In Russ.)

Kolosova Yu. S., Podbolotskaya M. V. Population dynamics of bumblebees (Hymenoptera, Apidae, *Bombus* Latr.) in the Solovetsky archipelago: results of 10-year monitoring. *Trudy Russ. entomol. obshchestva = Proceed. Russ. Entomol. Soc.* 2010;81(2):135–141. (In Russ.)

Grove D. J., Loisesides L., Nott J. Satiation amount, frequency of feeding and emptying rate in *Salmo gairdneri*. *J. Fish. Biol.* 1978;12(4):507–516.

Nartshuk E. P., Przhiboro A. A. A new species of *Incertella* Sabrosky (Diptera: Chloropidae) from the White Sea coast, Russian Karelia. *Entomologica Fennica*. 2009;20(1):4–8. doi: 10.33338/ef.84453

Ссылки на материалы конференций

Литература:

Марьинских Д. М. Разработка ландшафтного плана как необходимое условие устойчивого развития города (на примере Тюмени) // Экология ландшафта и планирование землепользования: Тезисы докл. Всерос. конф. (Иркутск, 11–12 сент. 2000 г.). Новосибирск, 2000. С. 125–128.

References:

Mar'inskikh D. M. Landscape planning as a necessary condition for sustainable development of a city (example of Tyumen). *Ekologiya landshafta i planirovanie zemlepol'zovaniya: Tezisy dokl. Vseros. konf. (Irkutsk, 11–12 sent. 2000 g.) = Landscape ecology and land-use planning: abstracts of all-Russian conference (Irkutsk, Sept. 11–12, 2000)*. Novosibirsk; 2000. P. 125–128. (In Russ.)

Ссылки на диссертации или авторефераты диссертаций

Литература:

Шефтель Б. И. Экологические аспекты пространственно-временных межвидовых взаимоотношений землероек Средней Сибири: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1985. 23 с.

Лозовик П. А. Гидрогеохимические критерии состояния поверхностных вод гумидной зоны и их устойчивости к антропогенному воздействию: Дис. ... д-ра хим. наук. Петрозаводск, 2006. 481 с.

References:

Sheftel' B. I. Ecological aspects of spatio-temporal interspecies relations of shrews of Middle Siberia: Summary of PhD (Cand. of Biol.) thesis. Moscow; 1985. 23 p. (In Russ.)

Lozovik P. A. Hydrogeochemical criteria of the state of surface water in humid zone and their tolerance to anthropogenic impact: DSc (Dr. of Chem.) thesis. Petrozavodsk; 2006. 481 p. (In Russ.)

Ссылки на патенты

Литература:

Еськов Д. Н., Серегин А. Г. Оптико-электронный аппарат / Патент России № 2122745. 1998. Бюл. № 33.

References:

Es'kov D. N., Seregin A. G. Optoelectronic apparatus. Russian patent No. 2122745. 1998. Bull. No. 33. (In Russ.)

Ссылки на архивные материалы

Литература:

Гребенщиков Я. П. К небольшому курсу по библиографии: материалы и заметки, 26 февр. – 10 марта 1924 г. // ОР РНБ. Ф. 41. Ед. хр. 45. Л. 1–10.

References:

Grebenshchikov Ya. P. Brief course on bibliography: the materials and notes, Febr. 26 – March 10, 1924. *OR RNB*. F. 41. St. un. 45. L. 1–10. (In Russ.)

Ссылки на интернет-ресурсы

Литература:

Паринов С. И., Ляпунов В. М., Пузырев Р. Л. Система Соционет как платформа для разработки научных информационных ресурсов и онлайн-сервисов // Электрон. б-ки. 2003. Т. 6, вып. 1. URL: <http://www.elbib.ru/index.phtml?page=elbib/rus/journal/2003/part1/PLP/> (дата обращения: 25.11.2006).

References:

Parinov S. I., Lyapunov V. M., Puzyrev R. L. Socionet as a platform for development of scientific information resources and online services. *Elektron. b-ki = Digital library*. 2003;6(1). (In Russ.) URL: <http://www.elbib.ru/index.phtml?page=elbib/rus/journal/2003/part1/PLP/> (accessed: 25.11.2006).

TABLE OF CONTENTS

ORIGINAL ARTICLES

P. S. Shirokikh, I. R. Tuktamyshev, S. N. Zhigunova, I. G. Bikbaev, V. D. Gimazetdinov, V. B. Martynenko, D. M. Gulov, E. Z. Baisheva, D. T. Gabbasova, M. R. Akhmetova, D. R. Kharisov. MODELING THE RADIATION REGIME UNDER FOREST CANOPY BASED ON ERA5-LAND REANALYSIS DATA AND FIELD MEASUREMENTS	5
D. S. Moseev, A. V. Leshchev. THE DIVERSITY OF COASTAL PLANT COMMUNITIES AT THE ESTUARIES OF WHITE AND BARENTS SEA RIVERS WITH VARYING TIDAL RANGE AND SALINITY . . .	24
T. A. Blyakharchuk, P. A. Blyakharchuk, E. D. Lapshina. HOLOCENE HISTORY OF VEGETATION AND CLIMATE OF WEST SIBERIAN MIDDLE TAIGA INFERRED FROM PALEOECOLOGICAL STUDIES OF SEDIMENTS FROM A MIRE LAKE IN THE VICINITY OF KHANTY-MANSIYSK	35
S. I. Grabovik, O. L. Kuznetsov, P. A. Ignashov. THE PRODUCTIVITY DYNAMICS OF SPHAGNUM MOSSES ON MIRES OF MID-BOREAL KARELIA	50
D. V. Teslya, V. A. Ananyev, S. A. Moshnikov, A. N. Pekkoev. EFFECTS OF HIGH-INTENSITY SELECTION CUTTING ON THE CONDITION AND GROWTH OF A BILBERRY-TYPE SCOTS PINE STAND IN THE MIDDLE-TAIGA SUBZONE OF KARELIA, RUSSIA	64
N. V. Petrov, B. V. Raevsky, V. V. Tarasenko. STRUCTURAL FEATURES OF THE FOREST FUND OF THE PAANAJARVI NATIONAL PARK	80
L. V. Kantserova. VEGETATION DIVERSITY AND ECOLOGICAL CHARACTERISTICS IN FLOODED ROADSIDE SITES IN KARELIA	96
Yu. V. Gudovskikh, T. L. Egoshina, E. A. Luginina, A. A. Sorokina. VARIABILITY ANALYSIS OF MORPHOMETRIC PARAMETERS AND VITALITY OF <i>CYPRIPEDIUM CALCEOLUS</i> L. IN THE SOUTHERN TAIGA SUBZONE	108
M. V. Yakovleva. THE TEMPORAL DYNAMICS OF REDWING NEST FAILURE AND ITS RELATIONSHIP WITH CHARACTERISTICS OF THE SPRING	126
A. V. Artemyev, T. Yu. Khokhlova. IMPACT OF HABITAT TRANSFORMATION ON GREAT SNIPE (<i>GALLINAGO MEDIA</i>) LEK-SITE FIDELITY	137
G. S. Potapov, G. V. Bovykina, Yu. S. Kolosova, M. Yu. Gofarov. BUMBLEBEE COMMUNITIES IN AREAS WITH DIFFERENT DEGREES OF ANTHROPOGENIC IMPACT ON THE SOLOVETSKY ARCHIPELAGO	146

M. V. Burmagin, N. V. Klimovskiy. STRUCTURE AND DYNAMICS OF ZOOBENTHOS IN THE LOWER REACHES OF THE NORTHERN DVINA RIVER UNDER OIL POLLUTION OF SEDIMENTS	155
B. R. Islamov, E. Yu. Shulga, I. A. Degtyareva, G. F. Rakhmanova, Sh. Z. Validov. NEW MICROBIAL CONSORTIA FOR WASTEWATER SLUDGE TREATMENT	167
Y. A. Kuchko, N. V. Ilmast. LONG-TERM DYNAMICS OF THE MAIN ZOOPLANKTON PARAMETERS IN LAKE KAMENNOYE, NORTH KARELIA	178
I. V. Sukhovskaya, A. A. Tsekova, N. P. Kantserova, D. I. Lebedeva, N. P. Milyanchuk, L. A. Lysenko. ON THE CYTOHEMATOLOGICAL REFERENCE VALUES FOR THE BREAM <i>ABRAMIS BRAMA</i> FOR BIOMONITORING PURPOSES	187
D. V. Bazegsky, A. V. Vasileva. ON THE EXPERIENCE OF IMPLEMENTING ENVIRONMENTAL PROJECTS OF CROSS-BORDER COOPERATION PROGRAMMES (CASE STUDY OF THE KOLARCTIC CBC PROGRAMME)	202
BEREAVEMENTS	
O. L. Kuznetsov. In memory of Tatiana K. Yurkovskaya (1930–2026)	218
INSTRUCTIONS FOR AUTHORS	221

Научный журнал

**Труды Карельского научного центра
Российской академии наук**
№ 7, 2026

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

*Печатается по решению Ученого совета
Федерального исследовательского центра
«Карельский научный центр Российской академии наук»*

Выходит 12 раз в год

Издание зарегистрировано Федеральной службой по надзору в сфере связи,
информационных технологий и массовых коммуникаций
Регистрационная запись ПИ № ФС 77-72429 от 28.02.2018 г.

Редактор Л. В. Кабанова
Компьютерная верстка М. И. Фёдорова

Подписано в печать 26.06.2026. Дата выхода 31.07.2026. Формат 60x84^{1/8}.
Печать офсетная. Уч.-изд. л. 25,0. Усл. печ. л. 26,74.
Тираж 100 экз. Заказ 905. Цена свободная

Учредитель и издатель: Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Федеральный исследовательский центр «Карельский научный центр Российской академии наук»
185910, г. Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11

Оригинал-макет: Редакционно-издательский отдел КарНЦ РАН

Типография: Редакционно-издательский отдел КарНЦ РАН
185030, г. Петрозаводск, пр. А. Невского, 50