

ISSN 1997-1389 (Print)
ISSN 2313-5530 (Online)

**Журнал Сибирского
федерального университета
Биология**

**Journal of Siberian
Federal University
Biology**

2025 18 (4)

ISSN 1997-1389 (Print)
ISSN 2313-5530 (Online)

2025 18(4)

Издание индексируется Scopus (Elsevier), «Russian Science Citation Index» и «Zoological Record» на платформе «Web of Science» (Clarivate Analytics), Российским индексом научного цитирования (НЭБ), представлено в международных и российских информационных базах: Ulrich's periodicals directory, ProQuest, EBSCO (США), Google Scholar, Centre for Agriculture and Biosciences International (CABI), DOAJ, КиберЛенинка. Включено в список Высшей аттестационной комиссии «Рецензируемые научные издания, входящие в международные реферативные базы данных и системы цитирования».

Журнал Сибирского федерального университета Биология

Journal of Siberian Federal University Biology

**Журнал Сибирского федерального университета. Биология.
Journal of Siberian Federal University. Biology.**

Учредитель: Федеральное государственное автономное образовательное учреждение высшего образования «Сибирский федеральный университет» (СФУ)

Главный редактор: *М.И. Гладышев*. Редактор *А.В. Прохоренко*.
Корректор *Т.Е. Бастрыгина*. Компьютерная верстка *Е.В. Гревцовой*

№ 4. 29.12.2025. Индекс: 42325. Тираж: 1000 экз.

Свободная цена

Адрес редакции и издательства:
660041 г. Красноярск, пр. Свободный, 82, стр. 24, ауд. 117.

Отпечатано в типографии Издательства БИК СФУ
660041 г. Красноярск, пр. Свободный, 82а.

*Свидетельство о регистрации СМИ ПИ № ФС 77-28725 от 29.06.2007 г.,
выданное Федеральной службой по надзору в сфере массовых коммуникаций,
связи и охраны культурного наследия.*

<http://journal.sfu-kras.ru>

Подписано в печать 24.12.2025. Формат 60х90/8. Усл. печ. л. 14,9.
Уч.-изд. л. 14,4. Бумага тип. Печать офсетная. Тираж 1000 экз. Заказ № 23377.

Возрастная маркировка в соответствии с Федеральным законом № 436-ФЗ: 16+

CHIEF EDITOR

Michail Gladyshev, Corresponding Member of RAS, Professor, Institute of Biophysics SB RAS, Siberian Federal University, Krasnoyarsk, Russia.

SCIENCE EDITOR

Elena Kravchuk, Institute of Biophysics SB RAS, Krasnoyarsk, Russia

EDITORIAL BOARD

- Sergey Bartsev, Institute of Biophysics SB RAS, Krasnoyarsk, Russia
- Andrey Degermendzhy, Institute of Biophysics SB RAS, Krasnoyarsk, Russia
- Nikolay Gaevsky, Siberian Federal University, Krasnoyarsk, Russia
- Viktor Glupov, Institute of Systematics and Ecology of Animals SB RAS, Novosibirsk, Russia
- Malcolm Hughes, University of Arizona, Tucson, USA
- Mikhail Karpinsky, Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Moscow, Russia
- Valentina Kratasyuk, Siberian Federal University, Krasnoyarsk, Russia
- John Lee, University of Georgia, Athens, USA
- Elena Muratova, Institute of Forest SB RAS, Krasnoyarsk, Russia
- Vitaliy Semenchenko, Scientific and Practical Center of the National Academy of Sciences of Belarus for Bioresources, Minsk, Belarus
- Nadezhda Sushchik, Institute of Biophysics SB RAS, Krasnoyarsk, Russia
- Sabu Thomas, Mahatma Gandhi University, Kottayam, India
- Aristidis Tsatsakis, University of Crete, Heraklion, Greece
- Eugene Vaganov, Siberian Federal University, Krasnoyarsk, Russia
- Tatiana Volova, Institute of Biophysics SB RAS, Krasnoyarsk, Russia
- Egor Zadereev, Institute of Biophysics SB RAS, Krasnoyarsk, Russia

CONTENTS

Kristina Yu. Sapozhnikova

Evaluation of Low-Grade Animal Fats as a Novel Substrate for the Biosynthesis of Degradable Bioplastics 423

**Ivan M. Berdnikov, Anastasia K. Okrugina,
Anatoly N. Boyandin, Olga I. Goriunova and Denis Y. Rogozin**

Fatty Acid Profiles and Isotopic Composition in Food Residues from Neolithic Ceramic Vessels from the Angara Region and the Western Coast of Lake Baikal as an Indicator of Ancient Human Diet 432

Denis V. Sandanov and Daba G. Chimitov

Floristic Novelties in Vascular Plants of Zabaikalsky Krai..... 451

**Nadezhda M. Devi, Vladimir V. Kukarskih,
Maksim O. Bubnov and Varvara A. Bessonova**

Risk Factors for Forests in the Urals and Western Siberia under Modern Climate Change (Review) 463

**Sergei R. Loskutov, Olga A. Shapchenkova,
Lilit K. Kazaryan, Antonina A. Aniskina and Natalia V. Astrakhantseva**

Physico-Chemical Characterization of Damaged Scots Pine Needles 484

Anna A. Shmurova, Evgenii I. Ponomarev and Denis Y. Rogozin

Macrocharcoal in Sediments of Varcha Bay (Krasnoyarsk Reservoir, Khakassia) as a Proxy for Fire Dynamics in the Surrounding Area in the Recent Period 503

**Mikhail Y. Saltykov, Yury V. Barkhatov,
Yuming Fu and Andrey G. Degermendzhi**

Modeling of Gas Exchange in the BIOS-3 Closed Ecosystem..... 517

**Oksana V. Markova,
Svetlana R. Garipova and Ludmila I. Pusenkova**

Physiological and Biochemical Parameters of *Phaseolus vulgaris* L. ‘Elsa’ under Normal Conditions and under Salt Stress: Effects of Inoculation with Different Strains of the Endophytic *Bacillus subtilis* 534

**Ivan A. Timofeenko, Ekaterina A. Dranichnikova,
Vladislava V. Malysheva and Aleksandr S. Kazachenko**

The Effects of LED Light Spectra on the Morphometric Traits and Biochemical Composition of *Eruca sativa* Mill. 550

Elena M. Fomicheva, Evgeniy G. Evdokimov and Vladimir M. Tsukanov

Catalase Activity of *Melanoides granifera* (Lamarck, 1822) (Thiaridae) and *Helisoma duryi* (Wetherby, 1879) (Planorbidae) under Hypothermic Conditions 564

Sergey I. Bartsev, Andrey G. Degermendzhi and Mikhail Y. Saltykov

A Model of Interacting Regional Ecosystems 578

СОДЕРЖАНИЕ

К. Ю. Сапожникова

Оценка низкосортных животных жиров в качестве нового субстрата
для биосинтеза разрушаемых биопластиков..... 423

**И. М. Бердников, А. К. Округина,
А. Н. Бояндин, О. И. Горюнова, Д. Ю. Рогозин**

Профиль и изотопный состав жирных кислот в пищевой корке
керамических сосудов неолита Приангарья и западного побережья оз. Байкал
как индикатор пищевого рациона древнего человека 432

Д. В. Санданов, Д. Г. Чимитов

Флористические находки сосудистых растений на территории Забайкальского края 451

**Н. М. Дэви, В. В. Кукарских,
М. О. Бубнов, В. А. Бессонова**

Факторы риска лесов Урала и Западной Сибири
в условиях современного изменения климата (обзор) 463

**С. Р. Лоскутов, О. А. Шапченкова,
Л. К. Казарян, А. А. Анискина, Н. В. Астраханцева**

Физико-химическая характеристика поврежденной хвои сосны обыкновенной 484

А. А. Шмурова, Е. И. Пономарев, Д. Ю. Рогозин

Угольные макрочастицы в донных отложениях залива Варча
(Красноярское водохранилище, Хакасия)
как индикатор динамики пожаров на окружающей территории в современный период..... 503

**М. Ю. Салтыков, Ю. В. Бархатов,
Ю. Фу, А. Г. Дегерменджи**

Моделирование газообмена в замкнутой экосистеме БИОС-3..... 517

О. В. Маркова, С. Р. Гарипова, Л. И. Пусенкова

Изменение физиолого-биохимических показателей растений
Phaseolus vulgaris L. сорта Эльза в норме и при солевом стрессе в ответ
на инокуляцию различными по эффективности штаммами
эндофитных бактерий *Bacillus subtilis* 534

**И. А. Тимофеев, Е. А. Драничникова,
В. В. Малышева, А. С. Казаченко**

Воздействие спектров излучения светодиодных ламп на морфологию
и биохимический состав *Eruca sativa* Mill. 550

Е. М. Фомичева, Е. Г. Евдокимов, В. М. Цуканов

Активность каталазы *Melanoides granifera* (Lamarck, 1822) (Thiaridae)
и *Helisoma duryi* (Wetherby, 1879) (Planorbidae) в условиях гипотермии 564

С. И. Барцев, А. Г. Дегерменджи, М. Ю. Салтыков

Модель взаимодействующих региональных экосистем..... 578

EDN: CXYPVA

УДК 579.6:504.062

Evaluation of Low-Grade Animal Fats as a Novel Substrate for the Biosynthesis of Degradable Bioplastics

Kristina Yu. Sapozhnikova*

Institute of Biophysics SB RAS

Federal Research Center “Krasnoyarsk Science Center SB RAS”

Krasnoyarsk, Russian Federation

Siberian Federal University

Krasnoyarsk, Russian Federation

Received 24.09.2025, received in revised form 28.09.2025, accepted 30.09.2025, published online 03.10.2025

Abstract. Low-grade animal fats (lamb, beef, pork fats) – the large-tonnage waste of the food industry – were studied for the first time for the synthesis of degradable polyhydroxyalkanoates (PHAs). The composition of fatty acids in fats and the effect on the parameters of a laboratory batch culture of the wild-type strain *Cupriavidus necator* B-10646 were characterized. An effective process in terms of the total concentration of bacterial biomass grown in glass flasks was obtained on lamb fat (3.3 ± 0.2 g/L); on beef fat, the biomass concentration was slightly lower (2.4 ± 0.3 g/L) but polymer yields were high (58–64 %). Low values of these parameters were obtained on the most saturated fat – pork fat (1.2 ± 0.3 g/L and 12 %, respectively). More technologically advanced three-component copolymers containing 3-hydroxybutyrate monomers as the major component (over 96 mol.%) and 3-hydroxyvalerate and 3-hydroxyhexanoate monomers as the minor ones (2.5–3.3 and 0.4–0.9 mol.%, respectively) were synthesized on all fats. The results contribute to solving the problem of reducing the cost of PHA production and making these polymers more accessible by synthesizing them on waste materials, which corresponds to modern trends of transition from a linear to a circular economy.

Keywords: polyhydroxyalkanoates, bioplastics, low-grade animal fat, fatty acids, copolymers, *Cupriavidus necator*.

Acknowledgments. The study was supported by the Russian Science Foundation grant No. 23–64–10007.

© Siberian Federal University. All rights reserved

This work is licensed under a Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0 International License (CC BY-NC 4.0).

* Corresponding author E-mail address: kristina.sap@list.ru

ORCID: 0000-0001-6054-4200

Citation: Sapozhnikova K. Yu. Evaluation of low-grade animal fats as a novel substrate for the biosynthesis of degradable bioplastics. J. Sib. Fed. Univ. Biol., 2025, 18(4), 423–431. EDN: CXYPVA



Оценка низкосортных животных жиров в качестве нового субстрата для биосинтеза разрушаемых биопластиков

К. Ю. Сапожникова

Институт биофизики СО РАН
ФИЦ «Красноярский научный центр СО РАН»
Российская Федерация, Красноярск
Сибирский федеральный университет
Российская Федерация, Красноярск

Аннотация. Впервые исследованы низкосортные животные жиры (бараний, говяжий, свиной) – крупнотоннажные отходы пищевой промышленности, для синтеза разрушаемых полигидроксиалканоатов (ПГА). Охарактеризован состав жирных кислот жиров и влияние на показатели периодической лабораторной культуры природного штамма *Cupriavidus necator* В-10646. Продуктивный процесс по общему урожаю биомассы бактерий, выращиваемых в стеклянных колбах, получен на бараньем жире ($3,3 \pm 0,2$ г/л), несколько ниже на говяжьем жире ($2,4 \pm 0,3$ г/л) с высокими выходами по полимеру (58–64 %). На самом насыщенном свином жире показатели были низкими ($1,2 \pm 0,3$ г/л и 12 % соответственно). На всех жирах синтезированы более технологичные трехкомпонентные сополимеры, содержащие доминирующие (свыше 96 мол.%) мономеры 3-гидроксibuтирата и минорные включения мономеров 3-гидроксиалерата и 3-гидроксигексаноата (2,5–3,3 и 0,4–0,9 мол.% соответственно). Результаты вносят вклад в решение проблемы снижения затрат на производство ПГА и повышение их доступности за счет привлечения отходов, что соответствует современным трендам перехода от линейной к замкнутой экономике.

Ключевые слова: полигидроксиалканоаты, биопластики, низкосортный животный жир, жирные кислоты, сополимеры, *Cupriavidus necator*.

Благодарности. Исследование выполнено при поддержке гранта Российского научного фонда № 23–64–10007.

Цитирование: Сапожникова К. Ю. Оценка низкосортных животных жиров в качестве нового субстрата для биосинтеза разрушаемых биопластиков / К. Ю. Сапожникова // Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология, 2025. 18(4). С. 423–431. EDN: CXYPVA

Введение

Полигидроксиалканоаты (ПГА) – биополимеры микробного происхождения, являются наиболее активно изучаемой группой разрушаемых «зеленых» пластиков и рассматриваются в качестве перспективных кандидатов для поэтапной замены синтетических полимерных материалов, создающих глобальную экологическую проблему (Geyer et al., 2017). ПГА обладают широким спектром физико-механических свойств, что позволяет рассматривать их как перспективный материал для применения в различных областях (Palmeiro-Sánchez et al., 2022). Тем не менее, несмотря на огромный потенциал применения этих материалов, сдерживающим фактором для наращивания объемов выпуска и расширения сфер применения ПГА является их высокая стоимость, которая в первую очередь определяется затратами на источник углерода для продуцентов и может достигать до 40–45 % от конечной стоимости ПГА. Решением этой проблемы может стать расширение субстратной базы путем привлечения различных субстратов, включая отходы.

Пищевая отрасль генерирует огромный спектр различных отходов, включая мясную промышленность, где образуется до 100 млн т побочных продуктов животного происхождения ежегодно, основную долю которых составляют жиры (Mora et al., 2019). Эти низкосортные отходы сложно утилизировать – они выбрасываются на свалки или сжигаются (Lecrenier et al., 2020). Жиросодержащие продукты относительно недавно стали активно исследоваться в качестве биотехнологических субстратов, в том числе для биосинтеза ПГА. Однако в отношении продуктов переработки животных жиров информация крайне ограничена (Riedel et al., 2015; Koller et al., 2018). Ограниченность результатов о возможности привлечения низкосортных животных жиров, являющихся крупнотоннажными отходами

пищевой промышленности, в качестве биотехнологического субстрата определила цель настоящей работы – оценка потенциала животных жиров из различных источников для продуктивного синтеза ПГА, исследование состава и свойств синтезируемых полимеров.

Материалы и методы

Для исследования использован штамм *Cupriavidus necator* B-10646 из коллекции бактерий лаборатории хемоавтотрофного биосинтеза ИБФ СО РАН, зарегистрированный во Всероссийской коллекции промышленных микроорганизмов (ВКПМ). В качестве питательной среды использована минерально-солевая среда Шлегеля (Schlegel et al., 1961). В качестве источника азота использовали хлорид аммония в концентрации 0,7 г/л. В качестве источника углерода использовали животные жиры, предоставленные частными фермерскими хозяйствами и предварительно вытопленные на водяной бане при температуре 80 °C до получения однородной консистенции: *Ovis aries* (баран домашний), *Bos taurus* (корова домашняя), *Sus domesticus* (свинья домашняя). Культивирование бактерий проводили в колбах объемом 0,5 л в ранее разработанном двухстадийном периодическом режиме, где для максимизации синтеза ПГА на первом этапе культивирование проводится при сниженной концентрации источника азота, а на втором – после его истощения в среде (Волова и др., 1992).

Для исследованных источников углерода определяли жирнокислотный состав (Soltani et al., 2004). Урожай биомассы бактерий оценивали весовым методом. Содержание полимера (% от веса абсолютно сухой биомассы (АСБ)) определяли методом газовой хроматографии (Braunegg et al., 1978) (Agilent 7890A, масс-спектрометр Agilent 5975C, Agilent Technologies, США). Липолитическую актив-

ность измеряли, как описано ранее (Такаҫ, Marul, 2008). Физико-химические свойства полимеров определяли, используя высокоэффективную жидкостную хроматографию и дифференциальную сканирующую калориметрию, согласно методам, описанным ранее (Volova et al., 2021). Статистический анализ результатов проводили общепринятыми методами (Зайцев, 1973), с использованием стандартного пакета программ Microsoft Excel 2013 (Вер. 15.0.4420.1017). Каждый эксперимент проводился в пятикратной повторяемости. Были найдены средние арифметические значения и стандартные отклонения. Для сравнения групп использовали критерий Манна-Уитни при уровне значимости $p < 0,05$.

Результаты и обсуждение

Жиры животного происхождения представляют собой многокомпонентные соединения, в которых помимо доминирующих триглицеридов присутствуют моно- и диглицериды, свободные жирные кислоты (ЖК), фосфатиды, стерины, жирные спирты, жирорастворимые витамины, минеральные и другие вещества. Химический состав и свойства

животных жиров различаются в зависимости от вида животного, хотя в химическом отношении все животные жиры представляют собой триглицериды высших жирных кислот, имеющих в молекулах от 6 до 26 атомов углерода (Nürnberg et al., 1998). Животные жиры (в частности, жиры наземных млекопитающих) в отличие от растительных обладают более высоким содержанием насыщенных жирных кислот, что может осложнять процесс микробной ферментации ввиду твердой консистенции такого субстрата и снижать их доступность для бактерий. Кроме того, температура плавления таких жиров выше ($>35^\circ\text{C}$), чем температурный режим культивирования продуцентов. При использовании жиров в качестве биотехнологических субстратов важное значение имеет состав и соотношение в них жирных кислот, так как именно они, образуясь под действием липолитических ферментов из триацилглицеридов, являются ростовым субстратом для микроорганизмов, поступают в клетки и метаболизируются (Kahar et al., 2004). Состав жирных кислот трех исследованных животных жиров представлен на рис. 1.

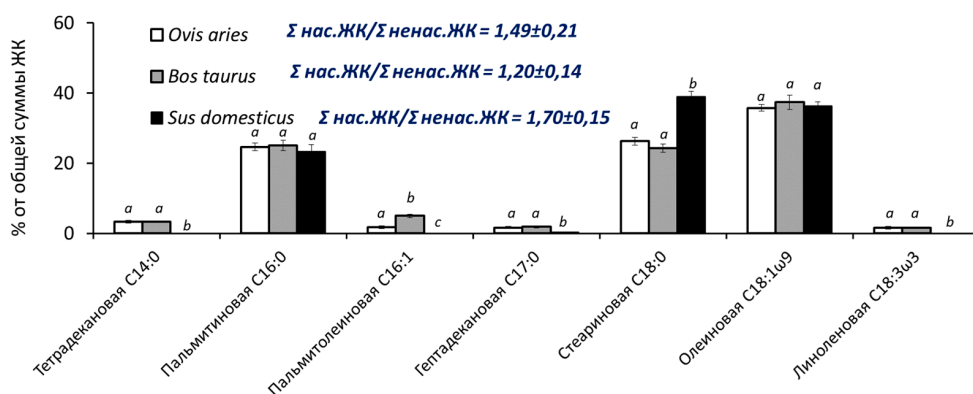


Рис. 1. Состав жирных кислот низкосортных животных жиров из различных источников (% от общей суммы; одинаковые буквы указывают на отсутствие достоверных различий при сравнении групп по критерию Манна-Уитни на уровне $p < 0,05$)

Fig. 1. Fatty acid composition of low-grade animal fats from various sources (% of total amount; identical letters indicate the absence of significant differences when comparing groups using the Mann-Whitney test at $p < 0.05$)

В составе бараньего жира (*Ovis aries*) идентифицировано 13 жирных кислот, из которых доминирующими были моноеновая олеиновая ($35,8 \pm 1,0$ %) и насыщенные пальмитиновая ($24,7 \pm 1,1$ %) и стеариновая ($26,3 \pm 1,1$ %) кислоты. Тетрадекановая и гептадекановая кислоты составляли $3,3 \pm 0,4$ и $1,7 \pm 0,3$ % соответственно, доли пальмитолеиновой и линоленовой кислот были близкими и составляли около 1,7 %. Содержание остальных ЖК в этом жире было менее 1,0 %. Состав свиного жира (*Sus domesticus*) представлен шестью ЖК, среди которых большая часть также приходится на пальмитиновую ($23,3 \pm 2,0$ %), стеариновую ($39,0 \pm 1,5$ %) и олеиновую ($36,3 \pm 1,2$ %) кислоты; суммарное содержание остальных ЖК не превышало 1,0 %. Говяжий жир (*Bos taurus*) содержал восемь ЖК, среди которых также доминировали пальмитиновая ($25,1 \pm 1,5$ %), стеариновая ($24,4 \pm 1,2$ %) и олеиновая ($37,4 \pm 2,0$ %) кислоты. Общее содержание жирных кислот во всех трех жирах было близким (0,58–0,60 г/г жира), но насыщенность имела отличия. Самое высокое соотношение насыщенных ЖК к ненасыщенным определено у свиного жира ($1,70 \pm 0,15$), у двух других – несколько ниже ($1,20 \pm 0,14$ и $1,49 \pm 0,21$). Насыщенность

исследуемых жиров выше, чем у ранее нами исследованных рыбных жиров из отходов кильки балтийской и скумбрии атлантической, 0,62 и 0,65 соответственно (Zhila et al., 2023) и растительных масел (пальмового, подсолнечного, рыжикового – 0,97, 0,14, 0,11 соответственно) (Volova et al., 2020).

Для выявления границ физиологического действия исследуемых животных жиров для штамма *C. necator* B-10646 исследован рост и урожай бактерий при изменении концентрации каждого жира в диапазоне 10–30 г/л (рис. 2). Оптимальным по величине урожая (X, г/л) для говяжьего жира определен диапазон 10–15 г/л; для бараньего жира – концентрация 15 г/л. При использовании свиного жира значимых отличий по урожаю биомассы и выходу полимера в зависимости от использованной концентрации жира не обнаружено. Поэтому для дальнейших исследований для всех трех жиров была выбрана концентрация 15 г/л.

Выращивание бактерий *C. necator* B-10646 в режиме синтеза полимеров при лимитировании роста бактерий дефицитом азота с использованием трех образцов животного жира в качестве единственного источника углерода иллюстрирует рис. 3А. Самый

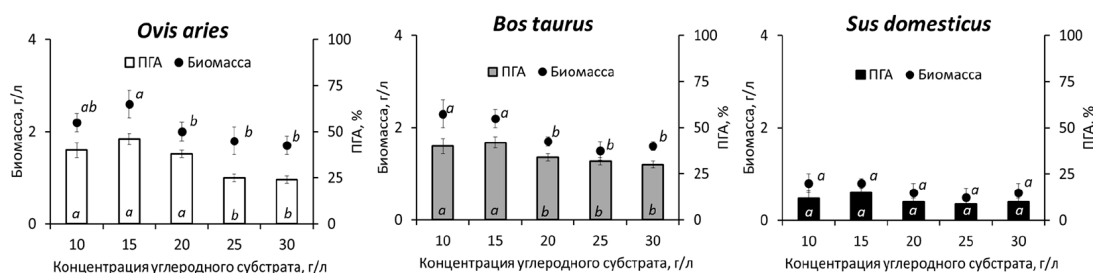


Рис. 2. Влияние концентрации животных жиров на урожай биомассы *Cupriavidus necator* B-10646 и внутриклеточное содержание полимера (ПГА) (одинаковые буквы указывают на отсутствие достоверных различий при сравнении групп по критерию Манна-Уитни на уровне $p < 0,05$)

Fig. 2. Effect of animal fat concentration on *Cupriavidus necator* B-10646 biomass concentration and intracellular polymer (PHA) content (identical letters indicate the absence of significant differences when comparing groups using the Mann-Whitney test at $p < 0.05$)

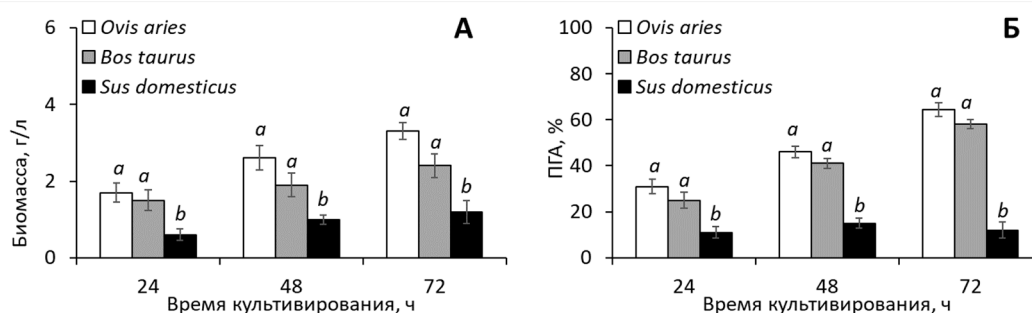


Рис. 3. Урожай биомассы бактерий *Cupriavidus necator* B-10646 (А) и внутриклеточное содержание ПГА (Б) при росте на низкосортных животных жирах различного происхождения (одинаковые буквы указывают на отсутствие достоверных различий при сравнении групп по критерию Манна-Уитни на уровне $p < 0,05$)

Fig. 3. The *Cupriavidus necator* B-10646 bacterial biomass concentration (A) and the intracellular PHA content (B) during cultivation on low-grade animal fats of different origins (identical letters indicate the absence of significant differences when comparing groups using the Mann-Whitney test at $p < 0.05$)

высокий урожай биомассы ($3,3 \pm 0,2$ г/л) получен при использовании бараньего жира. Это несколько уступает результатам ($4,5 \pm 0,5$ г/л) в культуре данного штамма при использовании жира, полученного из голов кильки балтийской и скумбрии атлантической (Zhila et al., 2023). При выращивании бактерий на говяжьем жире урожай биомассы был ниже, на уровне $2,4 \pm 0,3$ г/л. Самые низкие показатели по урожаю биомассы бактерий получены при использовании наиболее насыщенного по составу ЖК свиного жира, $1,2 \pm 0,3$ г/л. Этот результат сопоставим с данными при выращивании бактерий *C. necator* B-10646 на жире, полученном из скумбрии атлантической (Zhila et al., 2023). Во всех случаях липолитическая активность бактерий составляла $4,2\text{--}6,1$ Ед./мл. Это аналогично показателям ферментативной активности бактерий *C. necator* B-10646, выращиваемых на растительных маслах и жирах из рыбных отходов.

Внутриклеточное содержание ПГА также различалось (рис. 3Б). Выходы полимера к концу процесса ферментации (72 ч) были весьма высокими, 58 и 64 % к АСБ в образцах биомассы, синтезированной при использовании в составе питательной среды в качестве

единственного источника углерода говяжьего и бараньего жира соответственно. Низкое содержание ПГА было в случае использования свиного жира, не выше 12 %. Таким образом, продуктивными являются процессы с использованием в качестве источника углерода бараньего и говяжьего жиров.

При исследовании новых источников углерода для синтеза ПГА важным показателем, помимо выхода полимеров, является состав мономеров в них, что определяет базовые физико-химические и эксплуатационные свойства. На всех источниках жира синтезированные ПГА были трехкомпонентными сополимерами, содержащими помимо 3-гидроксibuтирата (96,1–96,7 мол.%) минорные включения 3-гидроксивалерата (2,5–3,3 мол.%) и 3-гидроксигексаноата (0,4–0,9 мол.%), что подтверждено методом газовой хроматографии (табл.). ПГА аналогичного состава были получены и при выращивании данного штамма на жировых отходах рыбопереработки (Zhila et al., 2023) и растительных маслах (Volova et al., 2020).

Свойства синтезированных образцов ПГА даны в табл. Образцы ПГА, полученные при использовании говяжьего жира, харак-

Таблица. Состав и свойства ПГА, синтезированных на низкосортных животных жирах различного происхождения

Table. Composition and properties of PHAs synthesized on low-grade animal fats of various origins

Животный жир	Мономерный состав, мол.%			M _в , кДа	Đ	T _{плав} , °C	T _{дегр} , °C	C _х , %
	ЗГБ	ЗГВ	ЗГГ					
<i>Ovis aries</i>	96,1	3,3	0,6	312±26	2,8±0,2	165	266	65
<i>Bos taurus</i>	96,6	3,0	0,4	399±31	2,8±0,3	160	269	64
<i>Sus domesticus</i>	96,7	2,5	0,9	—	—	—	—	—

теризовались средними значениями средневесовой молекулярной массы (M_в) (399±31 кДа), при значениях полидисперсности (Đ) 2,8±0,3; для бараньего жира показатель M_в был несколько ниже (312±26 кДа) при аналогичной полидисперсности. Исследование термического поведения синтезированных полимеров показало, что существенных различий между образцами ПГА выявлено не было – они имели близкие температуры плавления (T_{пл}) и деградации (T_{дегр}), на уровне 160–165 и 266–269 °C соответственно. Стоит отметить, что разрыв между температурой плавления и температурой деградации составил порядка 100 °C, что свидетельствует о наличии достаточного широкого технологического окна для переработки полученных расплавов в изделия различными способами. Полученные в работе результаты близки к температурным характеристикам ПГА, синтезируемых штаммом *Delftia tsuruhatensis* Bet002 на индивидуальных жирных кислотах (T_{пл} 173,2–177,4 °C; T_{дегр} 289,8–391,8 °C) (Gumel et al., 2012). Важным результатом применения низкосортных животных жиров для биосинтеза ПГА является их сниженная степень кристалличности (C_х): этот показатель составил 64–65 %, что ниже, чем у гомополимера

поли(3-гидроксibuтирата) (Volova et al., 2021), для которого C_х составляет 73–75 %.

Заключение

Для синтеза ПГА впервые исследованы три типа низкосортных жиров животного происхождения (говяжий, бараний, свиной), являющиеся крупнотоннажными отходами пищевой промышленности. Состав жирных кислот исследованных жиров отличался и был представлен кислотами с длиной цепи от 13 до 18 атомов углерода и имел близкое соотношение насыщенных и ненасыщенных жирных кислот (от 1,20 до 1,70). Все исследованные жиры утилизировались природным штаммом *C. necator* В-10646: наиболее продуктивными признаны бараний и говяжий жиры, обеспечивающие выходы биомассы на уровне 2,4–3,3 г/л и ПГА 58–64 %. Синтезированные ПГА были представлены более технологичными трехкомпонентными сополимерами – П(ЗГБ-*co*-ЗГВ-*co*-ЗГГ). Полученные результаты позволяют сделать вывод о перспективности низкосортных животных жиров как доступного и возобновляемого углеродного субстрата для биосинтеза ПГА и целесообразности дальнейших исследований.

Список литературы / References

- Волова Т.Г., Калачева Г.С., Константинова В.М., Пузырь А.П. (1992) Влияние условий роста на накопление полиоксibuтирата водородными бактериями. *Прикладная биохимия и микробиология*, 28(2): 221–230 [Volova T.G., Kalacheva G.S., Konstantinova V.M., Puzyr' A. P. (1992) Effect of growth conditions on polyhydroxybutyrate accumulation by hydrogen bacteria. *Applied Biochemistry and Microbiology* [Prikladnaya biokhimiya i mikrobiologiya], 28(2): 221–230 (in Russian)]
- Зайцев Г.Н. (1973) *Методика биометрических расчетов. Математическая статистика в экспериментальной ботанике*. Москва, Наука, 293 с. [Zaitsev G.N. (1973) *Methodology of biometric calculations. Mathematical statistics in experimental botany*. Moscow, Nauka, 293 p. (in Russian)]
- Braunegg G., Sonnleitner B., Lafferty R.M. (1978) A rapid gas chromatographic method for the determination of poly- β -hydroxybutyric acid in microbial biomass. *European Journal of Applied Microbiology and Biotechnology*, 6(1): 29–37
- Geyer R., Jambeck J.R., Law K.L. (2017) Production, use, and fate of all plastics ever made. *Science Advances*, 3(7): e1700782
- Gumel A. M., Annur M. S. M., Heidelberg T. (2012) Effects of carbon substrates on biodegradable polymer composition and stability produced by *Delftia tsuruhatensis* Bet002 isolated from palm oil mill effluent. *Polymer Degradation and Stability*, 97(8): 1224–1231
- Kahar P., Tsuge T., Taguchi K., Doi Y. (2004) High yield production of polyhydroxyalkanoates from soybean oil by *Ralstonia eutropha* and its recombinant strain. *Polymer Degradation and Stability*, 83(1): 79–86
- Koller M., Shahzad K., Braunegg G. (2018) Waste streams of the animal-processing industry as feedstocks to produce polyhydroxyalkanoate biopolyesters. *Applied Food Biotechnology*, 5(4): 193–203
- Leclercq M.C., Veys P., Fumière O., Berben G., Saegerman C., Baeten V. (2020) Official feed control linked to the detection of animal byproducts: past, present, and future. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 68(31): 8093–8103
- Mora L., Toldrá-Reig F., Reig M., Toldrá F. (2019) Possible uses of processed slaughter byproducts. *Sustainable meat production and processing*. Galanakis C.M. (Ed.) Amsterdam, Academic Press, p. 145–160
- Nürnberg K., Wegner J., Ender K. (1998) Factors influencing fat composition in muscle and adipose tissue of farm animals. *Livestock Production Science*, 56(2): 145–156
- Palmeiro-Sánchez T., O'Flaherty V., Lens P.N. L. (2022) Polyhydroxyalkanoate bio-production and its rise as biomaterial of the future. *Journal of Biotechnology*, 348: 10–25
- Riedel S.L., Jahns S., Koenig S., Bock M.C. E., Brigham C.J., Bader J., Stahl U. (2015) Polyhydroxyalkanoates production with *Ralstonia eutropha* from low quality waste animal fats. *Journal of Biotechnology*, 214: 119–127
- Schlegel H. G., Kaltwasser H., Gottschalk G. (1961) A submersion method for culture of hydrogen-oxidizing bacteria: growth physiological studies. *Archiv für Mikrobiologie*, 38(3): 209–222 (in German)
- Soltani M., Metzger P., Largeau C. (2004) Effects of hydrocarbon structure on fatty acid, fatty alcohol, and β -hydroxy acid composition in the hydrocarbon-degrading bacterium *Marinobacter hydrocarbonoclasticus*. *Lipids*, 39(5): 491–505

Takaç S., Marul B. (2008) Effects of lipidic carbon sources on the extracellular lipolytic activity of a newly isolated strain of *Bacillus subtilis*. *Journal of Industrial Microbiology and Biotechnology*, 35(9): 1019–1025

Volova T., Kiselev E., Nemtsev I., Lukyanenko A., Sukovatyi A., Kuzmin A., Ryltseva G., Shishatskaya E. (2021) Properties of degradable polyhydroxyalkanoates with different monomer compositions. *International Journal of Biological Macromolecules*, 182: 98–114

Volova T., Sapozhnikova K., Zhila N. (2020) *Cupriavidus necator* B-10646 growth and polyhydroxyalkanoates production on different plant oils. *International Journal of Biological Macromolecules*, 164: 121–130

Zhila N.O., Kiselev E.G., Volkov V.V., Mezenova O.Y., Sapozhnikova K.Y., Shishatskaya E.I., Volova T.G. (2023) Properties of degradable polyhydroxyalkanoates synthesized from new waste fish oils (WFOs). *International Journal of Molecular Sciences*, 24(19): 14919

EDN: WTWGKO

УДК 903.5:903.23–033.6:577.115.3(571.51)

Fatty Acid Profiles and Isotopic Composition in Food Residues from Neolithic Ceramic Vessels from the Angara Region and the Western Coast of Lake Baikal as an Indicator of Ancient Human Diet

**Ivan M. Berdnikov^a,
Anastasia K. Okrugina^b, Anatoly N. Boyandin^c,
Olga I. Goriunova^a and Denis Y. Rogozin^{b, c*}**

^aIrkutsk State University

Irkutsk, Russian Federation

^bSiberian Federal University

Krasnoyarsk, Russian Federation

^cInstitute of Biophysics SB RAS, Federal Research Center

“Krasnoyarsk Science Center SB RAS”

Krasnoyarsk, Russian Federation

Received 16.06.2025, received in revised form 16.12.2025, accepted 17.12.2025

Abstract. The article presents the results of fatty acid analysis in samples of organic residues from Neolithic ceramic vessels (~8.5–5 ka cal BP) excavated from multilayered sites in the Angara region and on the western coast of Lake Baikal. Gas chromatography results and stable carbon isotope data for palmitic and stearic acids indicated that the vessels were used by hunter-gatherers for preparing and/or storing products of diverse origins – plant and animal (possibly including ichthyofauna) – with ruminant fats clearly predominating in their composition. One sample contained biomarkers suggesting the presence of wax, which may indicate the use of wild bee products by the local population, though this hypothesis requires further verification. The study concludes that fatty acid analysis of organic residues from archaeological vessels is crucial for understanding hunter-gatherer economic activities and diets, but integrating additional interdisciplinary data is essential for a comprehensive vision.

Keywords: fatty acids, gas chromatography, mass spectrometry, Neolithic, Angara region, Baikal, ceramic vessels, lipid residue analysis.

© Siberian Federal University. All rights reserved

This work is licensed under a Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0 International License (CC BY-NC 4.0).

* Corresponding author E-mail address: rogozin@ibp.ru

ORCID: 0000-0002-1943-7507 (Berdnikov I.); 0009-0008-4132-8308 (Okrugina A.); 0000-0002-9190-2792 (Boyandin A.); 0000-0002-5159-0894 (Goriunova O.); 0000-0002-9350-2936 (Rogozin D.)

Acknowledgements. The research was financially supported by the State Assignment of the Institute of Biophysics SB RAS, Federal Research Center Krasnoyarsk Science Center SB RAS, number FWES-2024–0024, and the State Assignment of Irkutsk State University FZZE-2023–0007. The authors are grateful to the anonymous reviewer for valuable comments and advice on improving the article.

Citation: Berdnikov I. M., Okrugina A. K., Boyandin A. N., Goriunova O. I., Rogozin D. Y. Fatty acid profiles and isotopic composition in food residues from Neolithic ceramic vessels from the Angara region and the western coast of Lake Baikal as an indicator of ancient human diet. J. Sib. Fed. Univ. Biol., 2025, 18(4), 432–450. EDN: WTWGKO



Профиль и изотопный состав жирных кислот в пищевой корке керамических сосудов неолита Приангарья и западного побережья оз. Байкал как индикатор пищевого рациона древнего человека

И. М. Бердников^а, А. К. Округина^б,
А. Н. Бояндин^в, О. И. Горюнова^а, Д. Ю. Рогозин^{б, в}
^аИркутский государственный университет
Российская Федерация, Иркутск
^бСибирский федеральный университет
Российская Федерация, Красноярск
^вИнститут биофизики СО РАН
Красноярский научный центр СО РАН
Российская Федерация, Красноярск

Аннотация. Представлены результаты анализа жирных кислот в образцах пищевой корки керамических сосудов неолита (~8,5–5 тысяч калиброванных лет назад) из раскопок многослойных местонахождений Приангарья и западного побережья Байкала. Результаты газовой хроматографии и данные по стабильным изотопам углерода пальмитиновой и стеариновой кислот продемонстрировали, что сосуды использовались охотниками-собираателями для приготовления и/или хранения продуктов различного происхождения – растительного и животного (возможно, даже ихтиофауны), однако в составе явно преобладали жиры жвачных. В одном из образцов зафиксированы биомаркеры, свидетельствующие о наличии в его составе воска, что может указывать на использование местным населением продуктов жизнедеятельности диких пчел, но эта гипотеза требует проверки. Сделан вывод, что анализ жирных кислот в органических остатках из археологических сосудов играет важную роль в изучении хозяйственной деятельности и рациона охотников-собираателей, однако для полноты представления требуется привлечение и других междисциплинарных данных.

Ключевые слова: жирные кислоты, газовая хроматография, масс-спектрометрия, неолит, Приангарье, Байкал, керамические сосуды, анализ липидных остатков.

Благодарности. Исследование выполнено за счет средств Государственного задания Института биофизики СО РАН, обособленного подразделения ФИЦ Красноярский научный центр СО РАН, номер темы FWES-2024–0024, а также государственного задания Иркутского государственного университета FZZE-2023–0007. Авторы благодарны анонимному рецензенту за ценные замечания и советы по улучшению статьи.

Цитирование: Бердников И. М. Профиль и изотопный состав жирных кислот в пищевой корке керамических сосудов неолита Приангарья и западного побережья оз. Байкал как индикатор пищевого рациона древнего человека / И. М. Бердников, А. К. Округина, А. Н. Бояндин, О. И. Горюнова, Д. Ю. Рогозин // Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология, 2025. 18(4). С. 432–450. EDN: WTWGKO

Введение

Анализ липидов в органических остатках, полученных с керамической посуды, среди которых наибольший интерес для археологов представляют жирные кислоты, триацилглицерины, стерины, воски и терпены, является важным компонентом междисциплинарных исследований в современной археологии. Существует множество способов получения органического вещества из сосудов, но наиболее доступным его источником являются углефицированные остатки с внутренней поверхности емкостей, так называемая пищевая корка (food crust), которая образовывалась в результате приготовления или хранения продуктов питания. Используется и другой способ (при отсутствии достаточной навески пищевой корки), который подразумевает получение органики из стенок сосуда путем высверливания. Данные о составе и профиле жирных кислот позволяют значительно расширить наши представления о функциональном назначении керамических сосудов, хозяйственно-бытовой деятельности и рационе людей разных эпох (Evershed, 2008).

На сегодняшний день имеется множество примеров успешно реализованных проектов по данной тематике, в результате которых отработаны различные инструментальные методы по идентификации липидов различного происхождения. Основными методами выступают газовая хроматография

с масс-спектрометрией в качестве детектора (ГХ–МС) и комбинированная методика газовой хроматографии и масс-спектрометрии изотопных соотношений (ГХ–МСИС). Интерпретация результатов строится на анализе биомаркеров и данных по стабильным изотопам углерода $\delta^{13}\text{C}$ (Malainey, 2011; Кузьмин, 2017). Современные методики позволяют идентифицировать не только животные жиры различного происхождения (морских и пресноводных животных, свиней, наземных жвачных животных и молочные жиры) (Evershed, 2008), которые составляли основу рациона древних людей, но и растительные продукты (Сёда, 2021), а также пчелиный воск (Roffet-Salque et al., 2015).

Наибольших успехов в этой области достигли зарубежные ученые, а вот в практику российских археологических исследований данное направление вошло сравнительно недавно и сегодня оно активно развивается (см. напр.: Пожидаев и др., 2019, 2021; Bondetti et al., 2021). В изучении состава жирных кислот из археологической керамики Байкало-Енисейской Сибири сделаны пока только первые шаги. В частности, исследован состав жирных кислот пищевой корки сосуда бронзового века Нижнего Приангарья (Округина и др., 2024б) и керамики из погребения тесинской культуры раннего железного века на территории Красноярска (Округина

и др., 2024a). Методы ГХ–МС и ГХ–МСИС использовались до настоящего момента только в одном случае – для анализа ранненеолитической керамики многослойного местонахождения Горелый Лес на р. Белой, левом притоке р. Ангары (Bondetti et al., 2020), и результаты оказались довольно любопытными. В первую очередь отметим, что вопреки ожиданиям авторов, в сосудах встречены химические маркеры следов продуктов разнообразного происхождения без преобладания ихтиофауны, хотя достоверно установлено, что в рационе ранненеолитического населения Южного Приангарья значительную долю имели пресноводные организмы (Вебер и др., 2023). Полученные данные также указывают на использование сосудов для приготовления сырья из древесины основных деревьев (предположительно, хвой, луба и смолы).

Целью данной работы является оценка пищевого рациона древних жителей Приангарья и западного побережья оз. Байкал разных этапов неолита на основе анализа профиля жирных кислот и их изотопного состава в пищевой корке керамических сосудов.

Материалы и методы

Объекты исследования

Для анализа отобрано 9 образцов пищевой корки с сосудов, которые найдены в результате раскопок культуросодержащих горизонтов (представляющих собой остатки охотничьих лагерей и сезонных поселений) 6 местонахождений трех районов Байкало-Енисейской Сибири: Южного Приангарья (Усть-Белая), Северного Приангарья (Деревня Мартынова, Усть-Ёдарма 2, Усть-Кеуль 1) и западного побережья Байкала (Итырхей, Бугульдейка 1) (рис. 1, табл. 1). Все сосуды относятся к периоду неолита, но принадлежат нескольким культурным традициям и дати-

руются разными его этапами (Бердников, Соколова, 2023).

Сетчатая и хайтинская (шнуровая) керамика (рис. 2, 1–4), которая соотносится с этапом раннего неолита (~8,5–7 тысяч калиброванных лет назад (тыс. кал.л.н.)), получена в результате раскопок многослойных местонахождений Усть-Ёдарма 2 (Лохов и др., 2023), Итырхей (Горюнова и др., 2020), Бугульдейка 1 (Новиков и др., 2023). Керамика усть-бельского типа (рис. 2, 5–8) ассоциируется со средним неолитом (~7–6 тыс. кал.л.н.) и происходит из местонахождений Деревня Мартынова (Когай, Бердников, 2013) и Усть-Белая (Крижевская, 1978; Бердников и др., 2020), а единственный пунктирно-гребенчатый сосуд (рис. 2, 9), найденный на стоянке Усть-Кеуль 1, – с поздним неолитом (~6–5 тыс. кал.л.н.) (Новосельцева, Соколова, 2012).

Хронология погребальных комплексов, в которых были найдены исследуемые сосуды, довольно хорошо разработана и обеспечена солидным набором радиоуглеродных AMS-дат, полученных по фаунистическим остаткам и органическим остаткам с керамических сосудов (Бердников и др., 2020). Она также хорошо коррелирует с данными других авторов, полученными по изучению погребальных комплексов (Бердников, Соколова, 2023; Вебер и др., 2023).

Анализ жирных кислот

Образцы отбирали с внутренней поверхности фрагментов сосудов путем соскабливания пищевой корки. В лаборатории к сухим навескам растертых образцов массой около 20 мг добавляли фиксированный объем раствора внутреннего стандарта (6-фенилгексановая кислота), 1 мл метанола и 200 мкл концентрированной серной кислоты, после чего выдерживали смесь в закрытых флаконах при 70 °С в течение четырех часов. После окон-



Рис. 1. Карта Байкало-Енисейской Сибири с указанием расположения археологических местонахождений, материалы которых использованы для анализа

Fig. 1. Archaeological sites in Baikal-Yenisei Siberia whose materials were used for analysis

Таблица 1. Характеристика образцов пищевой корки нагара из керамических сосудов археологических местонахождений Байкало-Енисейской Сибири

Table 1. Characteristics of food residue samples from ceramic vessels from excavations in Baikal-Yenisei Siberia

Образец	Объект, год раскопок	Слой	Тип керамики	Этап неолита, тыс. кал.л.н.
1	Деревня Мартынова, 2012	36	Усть-бельский	Средний, ~7–6
2	Деревня Мартынова, 2012	36	Усть-бельский	Средний, ~7–6
3	Усть-Кеуль 1, 2011	7	Пунктирно-гребенчатый	Поздний, ~6–5
4	Усть-Ёдарма 2, 2009	6	Хайтинский	Ранний, ~8,5–7
5	Усть-Белая, 1957	б/н	Усть-бельский	Средний, ~7–6
6	Усть-Ёдарма 2, 2011	7	Сетчатый	Ранний, ~8,5–7
7	Бугульдейка 1, 2016	7	Сетчатый	Ранний, ~8,5–7
8	Итырхей, 1976	6	Сетчатый	Ранний, ~8,5–7
9	Усть-Белая, 2018	3	Усть-бельский	Средний, ~7–6

чания нагревания трижды экстрагировали метиловые эфиры жирных кислот порциями гексана по 4 мл. Гексановые экстракты объ-

единяли и упаривали. Полученный экстракт растворяли в 200 мкл гексана для дальнейшего анализа (Bondetti et al., 2020).

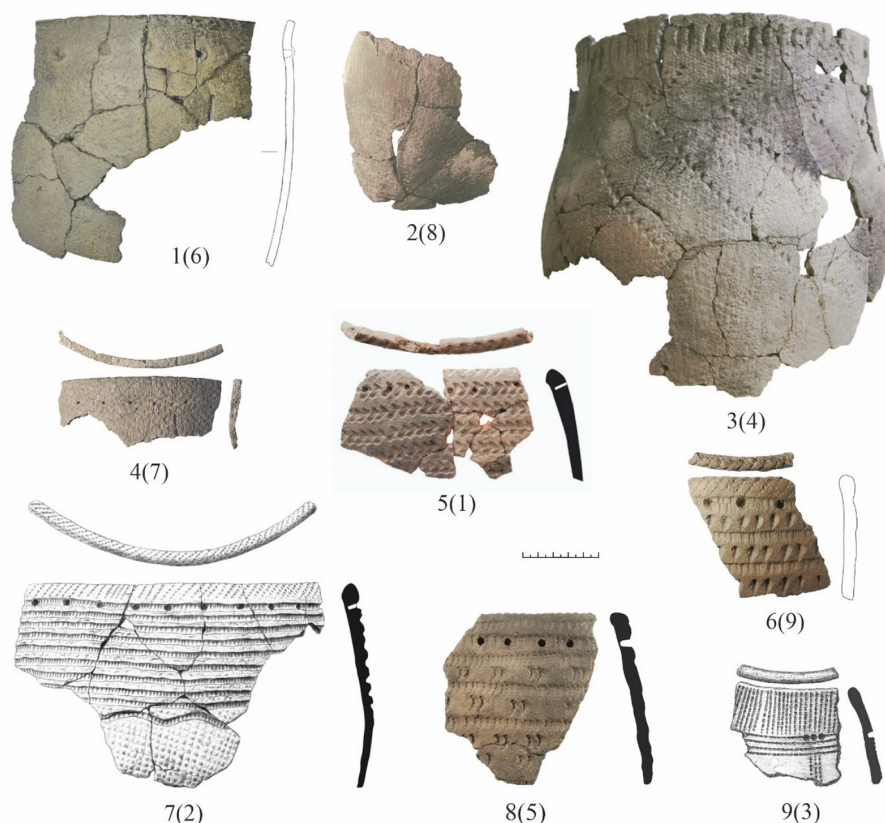


Рис. 2. Керамические сосуды, с которых отобраны образцы: 1–4 – сетчатая и хайтинская керамика раннего неолита (1, 3 – Усть-Ёдарма 2, 2 – Итырхей, 4 – Бугульдейка 1); 5–8 – усть-бельская керамика среднего неолита (5, 7 – Деревня Мартынова, 6, 8 – Усть-Белая); 9 – пунктирно-гребенчатый сосуд позднего неолита (Усть-Кеуль 1). В скобках указан номер образца. Адаптировано из (Новосельцева, Соколова, 2012; Когай, Бердников, 2013; Бердников и др., 2020; Горюнова и др., 2020; Новиков и др., 2023; Лохов и др., 2023)

Fig. 2. Ceramic vessels from which samples were taken: 1–4 – Net-impressed and Khaita ceramics of the Early Neolithic (1, 3 – Ust-Yodarma 2, 2 – Ityrkhei, 4 – Buguldeika 1); 5–8 – Ust-Belaya ceramics of the Middle Neolithic (5, 7 – Derevnya Martynova, 6, 8 – Ust-Belaya); 9 – Dotted-comb vessel of the Late Neolithic (Ust-Keul 1). Numbers in parenthesis indicate sample numbers. Adapted from (Novoseltseva, Sokolova, 2012; Kogai, Berdnikov, 2013; Berdnikov et al., 2020; Goryunova et al., 2020; Novikov et al., 2023; Lokhov et al., 2023)

Анализ проводили на газовом хроматографе Agilent 6890N с масс-спектрометром Agilent 5975C, используя колонку HP-FFAP (длина 30 м, внутренний диаметр 0,250 мм). Для управления прибором использовалось программное обеспечение MSD Chemstation версии E.02.02.1431. В качестве газа-носителя применялся гелий при скорости потока 1,1 мл/мин; проба вводилась в количестве 1 мкл с разделением потока 30:1. Температуры устройства ввода и интерфейса были

установлены на 220 и 230 °C соответственно. Температурный режим работы печи: 120 °C в течение 1 мин; нагрев до 180 °C со скоростью 4 °C/мин, время удержания – 10 мин; нагрев до 220 °C со скоростью 4 °C/мин, время удержания – 12 мин; нагрев до 230 °C со скоростью 10 °C/мин, время удержания – 36 мин; итого продолжительность анализа – 85 мин. Масс-детектор был оснащен источником электронной ионизации (70 эВ). Температуры источника ионов и квадруполя составляли

230 и 150 °C соответственно. Идентификацию веществ в образцах проводили на основании сравнения времен удерживания с таковыми известных ЖК стандартов и сравнением масс-спектров с имеющейся базой масс-спектров NIST-05.

Изотопный анализ жирных кислот проб проводили на масс-спектрометре Delta V Plus, сопряженном с газовым хроматографом Trace GC Ultra через интерфейс type-III (Thermo Fisher Scientific Corporation, США); условия хроматографического анализа изложены в работе (Gladyshev et al., 2012). Изотопные соотношения $\delta^{13}\text{C}$ пиков метиловых эфиров ЖК рассчитаны исходя из значений напусков CO_2 известного изотопного состава, вводимых в детектор в начале и конце каждой записи хроматограммы. Для проверки и коррекции изотопных значений CO_2 использовали референсную смесь алканов известного изотопного состава (C 15, C 20,

C 25, Chiron, Норвегия). Затем соотношения $\delta^{13}\text{C}$ были пересчитаны с учетом изотопного соотношения атома углерода, вводимого в молекулу метилового эфира жирной кислоты при трансэтерификации. Изотопное соотношение используемого метанола измерили в той же системе в изотермальных условиях при 65 °C. Если интенсивность пика жирной кислоты была недостаточной (менее < 250 mV по массе 45), изотопные соотношения не определяли.

Результаты

Состав жирных кислот во всех образцах достаточно схож, однако образец 1 отличается меньшим его разнообразием (табл. 2, рис. 3). Во всех случаях наибольшее процентное содержание от общей суммы имели пальмитиновая (16:0) и стеариновая (18:0) кислоты, и в целом преобладают насыщенные жирные кислоты со средней и длинной цепью (рис. 3,

Таблица 2. Процентное содержание жирных кислот от суммы жирных кислот и соотношение 18:0/16:0 в пищевой корке каждого сосуда

Table 2. Content of fatty acids as % of total fatty acids and the 18:0/16:0 ratio in food residues from ceramic vessels

Кислота, %	Номер сосуда								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
10:0	0,7	1,0	1,0	1,7	1,6	0,3	1,1	1,3	0,8
11:0	0	0	0,3	0,4	0,6	0,1	0,3	0,4	0,2
12:0	2,5	1,5	1,4	2,8	2,8	1,8	1,4	1,3	2,0
13:0	0,9	0,5	0,6	0,7	1,3	0,8	0,8	0,8	0,5
i14:0	0,6	0,3	0,3	0,4	0,7	0,4	0,5	0,6	0,6
14:0	8,8	5,4	4,4	7,9	7,7	8,1	6,0	9,1	8,8
i15:0	0,8	0,5	0,4	0,5	0,7	0,6	1,2	1,0	0,5
ai15:0	1,5	0,8	0,6	0,8	1,1	0,8	1,3	1,1	1,3
15:0	5,3	2,4	2,7	3,4	5,2	3,6	3,1	2,9	4,1
i16:0	1,0	0,4	0,6	0,4	1,1	0,5	1,1	0,6	0,6
16:0	45,4	39,0	32,5	41,6	35,9	45,0	30,8	40,2	39,0
i17:0	0	0,6	0,6	0,6	0,3	0,6	1,4	0,9	0,3
ai17:0	0	0	1,4	0,5	0,3	0,4	2,3	1,8	0,4
17:0	0	1,7	3,1	2,1	1,8	2,1	2,4	2,4	1,5

Таблица 2. Продолжение

Table 2. Continued

Кислота, %	Номер сосуда								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
18:0	16,9	29,8	40,4	24,1	17,0	18,7	14,3	15,8	15,7
21:0	0	0	0,7	0,4	1,6	0	1,2	0	0,2
22:0	0	0,7	1,3	1,9	3,1	1,5	2,9	1,3	0,9
23:0	0	0	0,4	0,6	0	0,5	1,3	0,4	0,4
24:0	0	0	1,5	2,4	2,2	1,9	5,8	1,7	1,4
25:0	0	0	0	0	0	0	1,4	0	0,2
26:0	0	0	0	0	0	0	3,6	0	0
28:0	0	0	0	0	0	0	1,7	0	0
14:1 ω 5	0	0	0	0	0	0	0	0,3	0,9
16:1 ω 7	7,0	4,4	1	1,6	4,4	4,1	5,7	6,3	8,0
18:1 ω 9	8,7	8,0	4,6	5,2	10,5	8,2	8,5	9,8	8,0
22:1 ω 9	0	3,1	0	0	0	0	0	0	3,7
Отношение 18:0/16:0	0,37	0,76	1,24	0,58	0,47	0,42	0,46	0,39	0,40

табл. 2). Соотношение процентного содержания кислот 18:0/16:0 превысило величину 0,5 для образцов 2, 3, 4, а также было близко к 0,5 для образцов 5 и 7 (табл. 2). В остальных образцах данное соотношение было ниже 0,5 (табл. 2).

Кроме того, в исследованных органических остатках присутствуют ненасыщенные кислоты 14:1 ω 5, 16:1 ω 7, 18:1 ω 9 и 22:1 ω 9, а также обнаружены кислоты с разветвлённой цепью, принадлежащие к изо- и антеизо-рядам: i14:0, i15:0, ai15:0, i16:0, i17:0, ai17:0. Наиболее богатым составом жирных кислот отличается образец 7. Только в нем в заметном количестве присутствовали длинноцепочечные кислоты: 25:0, 26:0, 28:0 (рис. 3). Однако следы кислоты 25:0 детектировались также в образце 9 (табл. 2).

Значение отношений стабильных изотопов углерода ($\delta^{13}\text{C}$) пальмитиновой кислоты (16:0) в исследованных образцах варьировало в диапазоне от $-28,7$ до $-30,4$ ‰, стеариновой (18:0) – от $-28,8$ до $-33,5$ ‰ (табл. 3).

Обсуждение

Выборка, проанализированная в рамках настоящего исследования, в масштабах рассматриваемой территории, охватывающей Приангарье и западное побережье оз. Байкал, не очень велика, однако она включает органические остатки с сосудов разных этапов неолита, от раннего до позднего ($\sim 8,5$ – 5 тыс. кал.л.н.). Они были оставлены представителями самостоятельных культурных групп, хозяйственные и адаптационные стратегии которых несколько отличались. Охотники-собиратели раннего неолита употребляли в пищу довольно много водных ресурсов, что установлено в результате анализа стабильных изотопов углерода и азота из образцов человеческих останков. Пищевые тренды этого времени демонстрируют постепенный рост доли таких ресурсов от начала до окончания раннего неолита (Вебер и др., 2023). Кости разных видов пресноводных рыб и даже тюленя (байкальской нерпы) также обнаружены в некоторых комплексах раннего этапа неолита.

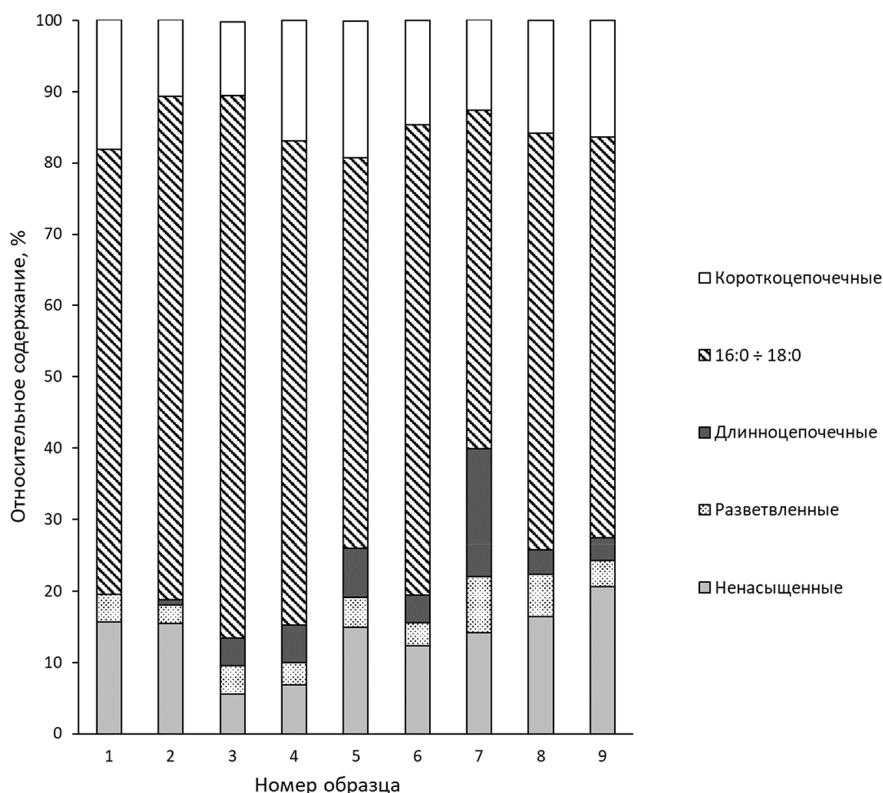


Рис. 3. Процентное содержание групп жирных кислот (от суммы ЖК) в образцах пищевой корки из керамических сосудов археологических местонахождений Байкало-Енисейской Сибири. Номера образцов соответствуют таковым в табл. 1. Короткоцепочечные – 10:0–15:0; длинноцепочечные – 21:0–28:0; разветвленные – i14:0 + i15:0 + ai15:0 + i16:0 + i17:0 + ai17:0; ненасыщенные – 14:1 ω 5 + 16:1 ω 7 + 18:1 ω 9 + 22:1 ω 9

Fig. 3. Content of fatty acid groups (% of total fatty acids) in samples of food residues from ceramic vessels from excavations in Baikal-Yenisei Siberia. Sample numbers correspond to those in Table 1. Short-chain – 10:0–15:0; long-chain – 21:0–28:0; branched – i14:0 + i15:0 + ai15:0 + i16:0 + i17:0 + ai17:0; unsaturated – 14:1 ω 5 + 16:1 ω 7 + 18:1 ω 9 + 22:1 ω 9

Таблица 3. Изотопный состав $\delta^{13}\text{C}$ углерода жирных кислот 16:0 и 18:0 в пищевой корке керамических сосудов

Table 3. Carbon $\delta^{13}\text{C}$ ratio of fatty acids in food residues from ceramic vessels

Кислота	Номер сосуда								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
16:0	-29,40	-29,98	-28,93	-30,41	-28,84	-29,59	-28,71	-28,97	-28,92
18:0	-30,43	-32,55	-33,50	-31,40	-28,84	-30,80	-31,17	-29,22	-31,91

та, среди которых особо отметим такие стоянки и поселения, как Усть-Хайта на р. Белой (Mamontov et al., 2006), Итырхей, Саган-Заба 2, Бугульдейка 2, Саган-Нугэ на западном

берегу Байкала, а также крупные китойские могильники Шаманка 2 на Южном Байкале и Локомотив в Иркутске (Losey, Nomokanova, 2017). Тем не менее, несмотря на специфику

комплексов отдельных стоянок, где основная деятельность местного населения была связана с промыслом нерпы и рыболовством (Итырхей, Саган-Заба 2), можно предполагать, что основным рационом раннеолитических охотников-собирателей было мясо диких жвачных (косули и благородного оленя), о чем свидетельствует видовой состав преобладающей фауны, определенный по остеологическим материалам на большинстве поселений и стоянок (Losey, Nomokonova, 2017; Бердников и др., 2020). В некоторых работах в качестве маркера пищи водного/наземного происхождения используется соотношение процентного содержания кислот 18:0/16:0. Считается, что соотношение выше 0,5 является индикатором большего вклада в пищу наземных животных по сравнению с водными источниками или растительной пищей (Puracosta et al., 2015). Стоит отметить, что в нашем случае данный показатель был выше 0,5 только в образцах с участков в среднем течении Ангары (табл. 1, 2, рис. 1), тогда как в образцах из Прибайкалья данное соотношение было ниже 0,5, что указывает на более широкое употребление в пищу продуктов водного и растительного происхождения в этом регионе.

В рационе населения среднего и позднего этапов неолита водные ресурсы также имели место, однако, видимо, не в таком значительном количестве, как на раннем этапе, о чем говорят данные по стабильным изотопам углерода и азота материалов погребальных комплексов (Вебер и др., 2023; Бердников и др., 2023). Имеющиеся сведения по средне-неолитическим погребениям, к сожалению, фрагментарны и не дают целостной картины, но для позднего неолита установлено, что пищевые тренды также показывают увеличение в них со временем доли водных ресурсов (Вебер и др., 2023). При этом, если опираться

на материалы стоянок и поселений данных этапов, видно, что основными объектами охоты оставались косуля и благородный олень, а остатки пресноводных организмов встречаются далеко не везде и не в таком количестве, как ранее, хотя на Саган-Забе 2 продолжался промысел нерпы, а на Итырхее – рыбы (Losey, Nomokonova, 2017; Бердников и др., 2020).

Сосуды, как универсальные емкости, могли использоваться неолитическими охотниками-собирателями в разных целях, как для хранения, так и для приготовления различных продуктов, которые либо употреблялись в пищу, либо играли вспомогательную роль в хозяйстве, как, например, клеящие вещества животного или растительного происхождения, которые применялись для усиления креплений составных орудий, ремонта сосудов и инструмента, изготовления средств передвижения (лодок) и пр.

Состав жирных кислот в исследованных образцах пищевой корки демонстрирует, что в сосудах хранились и/или готовились преимущественно пищевые продукты. Считается, что высокое содержание кислот 16:0, 18:0 и 14:0 является маркером продуктов животного происхождения (Evershed et al., 1997). Однако в образцах были обнаружены и ненасыщенные кислоты 14:1 ω 5, 16:1 ω 7, 18:1 ω 9 и 22:1 ω 9, которые характерны для растительных масел и ихтиофауны (табл. 4). То есть жирнокислотный состав исследованных образцов свидетельствует о том, что в органических остатках присутствуют продукты разного происхождения, как животного, так и растительного, в том числе, вероятно, пресноводные организмы, что вполне согласуется с археозоологическими и геохимическими данными, полученными ранее по местам обитания и погребальным комплексам местных охотников-собирателей (Bondetti et al., 2020; Вебер и др., 2023).

Таблица 4. Интерпретирующие описания жирных кислот как маркеров пищевых жиров

Table 4. Interpretive descriptions of fatty acids as markers of dietary fats

Систематическое/тривиальное название	Формула	Возможные источники*
Насыщенные		
Декановая (каприновая)	10:0	Молоко, животные жиры
Ундекановая (ундециловая)	11:0	Молоко, мясо/жир животных
Додекановая (лауриновая)	12:0	Молоко, растительные масла
Тридекановая (тридециловая)	13:0	Молоко, липиды бактерий
12-метилтридекановая (изомиристиновая)	i14:0	Молоко, мясо/жир животных
Тетрадекановая (миристиновая)	14:0	Молоко, жир животных, растительные масла
13-метилтетрадекановая (изопентадекановая)	i15:0	Животные жиры, липиды бактерий
12-метилтетрадекановая (антеизопентадекановая)	ai15:0	Животные жиры, липиды бактерий
Пентадекановая (пентадециловая)	15:0	Молоко и животные жиры, липиды бактерий
14-метилпентадекановая (изопальмитиновая)	i16:0	Животные жиры, липиды бактерий
Гексадекановая (пальмитиновая)	16:0	Молоко, мясо/жир животных, растительные масла
15-метилгексадекановая (изомаргариновая)	i17:0	Животные жиры, липиды бактерий
14-метилгексадекановая (антеизомаргариновая)	ai17:0	Животные жиры, липиды бактерий
Гептадекановая (маргариновая)	17:0	Молоко, жир животных, растительные масла
Октадекановая (стеариновая)	18:0	Животный жир, растительные масла
Генэйкозановая (генэйкоциловая)	21:0	Растительные масла
Докозановая (бегеновая)	22:0	Пчелиный воск, эпикутикулярный воск растений, компоненты мёда
Трикозановая (трикоциловая)	23:0	Пчелиный воск, эпикутикулярный воск растений
Тетракозановая (лигноцериновая)	24:0	Пчелиный воск, эпикутикулярный воск растений
Пентакозановая (пентакоциловая)	25:0	Пчелиный воск, эпикутикулярный воск растений
Гексакозановая (церотиновая)	26:0	Пчелиный воск, эпикутикулярный воск растений
Октакозановая (монтановая)	28:0	Пчелиный воск, эпикутикулярный воск растений
Ненасыщенные		
9-тетрадеценовая (миристоолеиновая)	14:1 ω 5	Растительные масла
7-гексадеценовая (пальмитоолеиновая)	16:1 ω 7	Растительные масла, ихтиофауна
Цис-9-октадеценовая (олеиновая)	18:1 ω 9	Растительные масла, ихтиофауна, мясо/жир животных
13-докозеновая (эруковая)	22:1 ω 9	Растительные масла, ихтиофауна

*Интерпретация возможных источников сделана на основе данных из публикаций (Evershed et al., 2008; Regert, 2011; Roffet-Salque et al., 2017; Guðmundsson et al., 2021; Шарапова и др., 2022).

Анализ стабильных изотопов углерода пальмитиновой и стеариновой кислот позволил уточнить происхождение животных жиров, исключив жиры свиные и иных наземных нежвачных (рис. 4). Известно, что последние имеют более изотопно-тяжелый состав обеих кислот, чем жиры жвачных, тогда как молочные жиры имеют более изотопно-легкий состав стеариновой кислоты (Mukherjee et al., 2007). Изотопный состав продуктов пресноводного происхождения варьирует достаточно широко и перекрывает весь диапазон

полученных нами значений. Данные по изотопному составу всех образцов укладываются в широкую область, характерную для пресноводных организмов, внутри которого расположен более узкий диапазон, определяемый обычно для жиров жвачных животных (рис. 4). Образцы 1, 4, 6 четко попадают в этот более узкий диапазон, а большинство оставшихся тяготеют также к нему. Таким образом, практически во всех сосудах (вопросы остаются только в отношении образца 3) могли готовиться или храниться продукты,

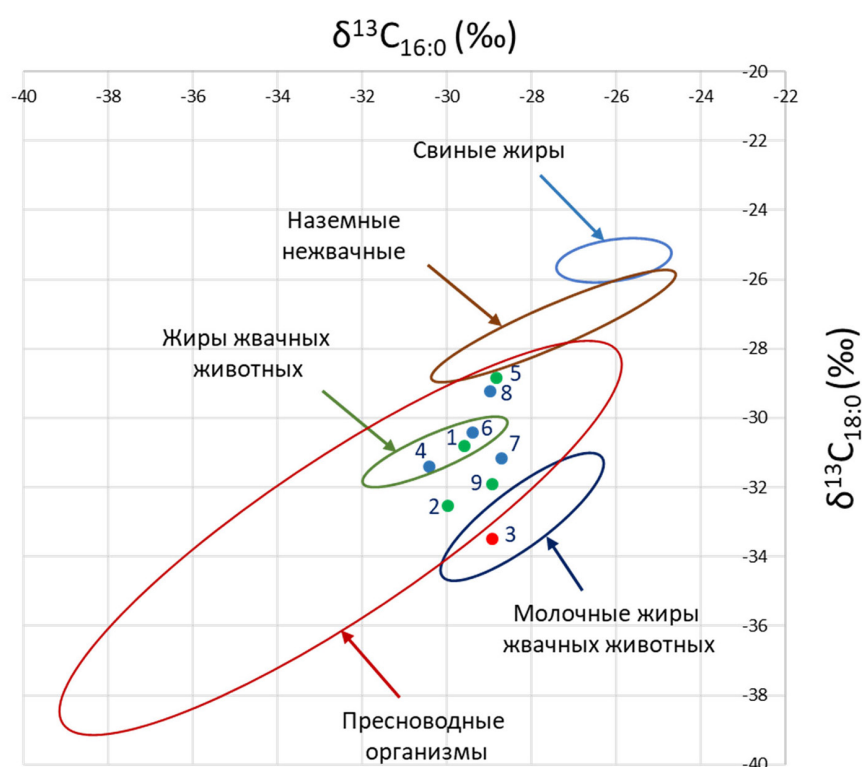


Рис. 4. Диаграмма отношений стабильных изотопов углерода $\delta^{13}\text{C}$ в кислотах 16:0 и 18:0, содержащихся в пищевой корке из керамических сосудов археологических местонахождений Байкало-Енисейской Сибири (по данным табл. 3). Цифрами обозначены номера образцов (соответствуют таковым на рис. 2 и в табл. 1), эллипсами показаны области значений, характерных для жиров различного происхождения (по Evershed et al., 1997; Mukherjee et al., 2007; Craig et al., 2013). Синие точки – ранний неолит, зеленые – средний неолит, красный – поздний неолит

Fig. 4. Stable carbon isotope $\delta^{13}\text{C}$ ratios in 16:0 and 18:0 fatty acids contained in food residues from ceramic vessels from excavations in Baikal-Yenisei Siberia (based on data in Table 3). Numbers denote sample numbers (corresponding to those in Fig. 2 and Table 1); ellipses show value ranges typical of fats of different origins (according to Evershed et al., 1997; Mukherjee et al., 2007; Craig et al., 2013). Blue dots – Early Neolithic, green – Middle Neolithic, red – Late Neolithic

полученные главным образом из наземных жвачных (вероятно, оленей), продукты ихтиофауны, а также в какой-то мере и растений. Судя по всему, одни и те же сосуды использовались в разных целях, а изотопный состав исследованных образцов отражает смесь продуктов, причем с преобладанием жиров жвачных, так как при использовании большой доли водных ресурсов изотопный состав тяготел бы к более отрицательной области. Это замечание справедливо и в отношении образца 8 со стоянки Итырхей, несмотря на хозяйственную направленность на данном участке, связанную с рыболовством. Преобладание жиров наземных жвачных хорошо согласуется с результатами археозоологических исследований, показавших, что главным объектом охоты и, видимо, основным рационом местных охотников-собирателей были косуля и благородный олень, несмотря на то что водные ресурсы также потреблялись, особенно на этапе раннего неолита.

Дифференциации данных по этапам неолита не прослеживается: на рис. 4 близко друг к другу расположились образцы, датируемые средним и ранним неолитом соответственно (5 и 8, 1 и 6, 9 и 7).

Отдельно от образцов, тяготеющих к области жиров жвачных животных, расположился образец 3, который получен с единственного сосуда позднего неолита (рис. 4). Он выделяется наиболее низкими значениями $\delta^{13}\text{C}$ стеариновой кислоты и фактически попал в область, характерную для молочных жиров, которые отличаются наличием насыщенных жирных кислот с короткой цепью (от 2 до 14) (Dudd, Evershed, 1998). Несмотря на это, следует с осторожностью подходить к интерпретации указанного факта, так как употребление молочных продуктов неолитическими охотниками-собирателями Северного Приангарья (откуда происходит сосуд),

пусть даже и позднего этапа, является крайне сомнительным. По информации, полученной в результате археозоологических исследований стоянок, поселений и погребальных комплексов, домашнее животноводство в Предбайкалье появилось только в раннем железном веке, то есть примерно на 2 тыс. лет позднее (Losey, Nomokonova, 2017). Более вероятным источником короткоцепочечных кислот в данном случае могут являться животные и растительные масла, а также продукты бактериального разложения (табл. 4). В публикациях, в частности, отмечается, что жирные кислоты с разветвленной цепью, принадлежащие к изо- и антеизо-рядам: $i14:0$, $i15:0$, $ai15:0$, $i16:0$, $ai16:0$, формируются в пищеварительном тракте жвачных животных под воздействием бактерий (Пожидаев и др., 2021). Возможно, также, что состав образца 3 отражает и наличие водных ресурсов либо смеси жиров пресноводных и жвачных.

Отсутствие или малое количество жирных кислот, связанных с пресноводными организмами, не означает низкую их долю в рационе той или иной группы населения. Очевидно, сосуды просто довольно редко использовались для хранения и приготовления рыбы, которая могла употребляться в других видах, причем как на месте (в сыром, в том числе мороженном, жаренном на огне, углях или раскаленных камнях), так и заготавливаться впрок (в сушеном, вяленом, копченом, квашенном).

Значительный интерес представляет жирнокислотный состав образца 7 со стоянки Бугульдейка 1 с присутствием длинноцепочечных кислот $25:0$, $26:0$, $28:0$, которые характерны для растительного и пчелиного воска (табл. 2, 4) (Шарапова и др., 2022). На данном этапе исследования нет возможности более точно идентифицировать их происхождение, однако можно отметить, что следы пчелиного

воска, например, были встречены во множестве неолитических сосудов Европы, Ближнего Востока и Северной Африки (Roffet-Salque et al., 2015). В данном случае нет никаких оснований проводить прямые параллели, так как на указанных территориях производящее хозяйство появилось гораздо раньше, чем в Сибири, и предполагается, что с появлением сельского хозяйства могла начаться и domestикация медоносной пчелы (*Apis mellifera*). Однако пчелиный воск, как отмечают авторы упомянутой статьи, встречается и в довольно древних сосудах, начиная с VII тыс. до н.э., что, возможно, связано со сбором продуктов, произведенных дикими пчелами. В случае с сосудом с Бугульдейки I такое объяснение также не исключено. Несмотря на то что естественный ареал медоносной пчелы не включает и, вероятно, не включал Предбайкалье, в Восточной Сибири широко распространены пчелы рода *Andrena* (Сидоров, Прощалыкин, 2017), которые также производят мед и воск (пусть и не в таких количествах, как медоносные). Они могли обитать здесь и в среднем голоцене, климат которого был близок современному, а продукты их жизнедеятельности эксплуатироваться местными охотниками-собирающими. Однако данная гипотеза требует более тщательной аргументации, основанной на точной идентификации липидов и большем числе данных по органическим остаткам с археологических сосудов с наличием длинноцепочечных кислот 25:0, 26:0, 28:0.

Заключение

Анализ жирных кислот из образцов органических остатков с неолитической керамики, полученной в результате раскопок

многослойных местонахождений Приангарья и западного побережья оз. Байкал, показал, что исследуемые сосуды служили для приготовления и/или хранения продуктов различного происхождения, как растительного, так и животного, включая, возможно, пресноводные организмы. При этом никаких тенденций для разных этапов неолита не выявлено. В соответствии с особенностями жирнокислотного состава и соотношений стабильных изотопов углерода пальмитиновой и стеариновой кислот можно сделать вывод, что в исследованных органических остатках преобладали жиры жвачных животных.

Изотопный состав одного из образцов позднего неолита из Северного Приангарья указывал на возможное присутствие в нем молочных жиров, однако данный факт поставлен под сомнение, так как животноводство появилось в регионе намного позже с приходом кочевых культур. Еще в одном образце, происходящем из местонахождения близ Байкала, обнаружены биомаркеры, свидетельствующие о наличии в его составе воска, в связи с чем поставлен вопрос о возможной эксплуатации местным населением ресурсов, производимых пчелами, однако эта гипотеза требует более тщательного обоснования.

В заключение отметим, что состав органических остатков с археологических сосудов, безусловно, дает ценную информацию о хозяйственной деятельности и питании охотников-собирающих, однако он не может выступать в качестве единственного источника в этой области. Для получения более полной и корректной картины требуются междисциплинарные исследования, включая археозоологические данные и анализ изотопного состава в образцах человеческих останков.

Список литературы / References

Бердников И.М., Горюнова О.И., Новиков А.Г., Бердникова Н.Е., Уланов И.В., Соколова Н.Б., Абрашина М.Е., Крутикова К.А., Роговской Е.О., Лохов Д.Н., Когай С.А. (2020) Хронология неолитической керамики Байкало-Енисейской Сибири: основные идеи и новые данные. *Известия Иркутского государственного университета. Серия Геоархеология. Этнология. Антропология*, 33: 23–53 [Berdnikov I.M., Goriunova O.I., Novikov A.G., Berdnikova N.E., Ulanov I.V., Sokolova N.B., Abrashina M.E., Krutikova K.A., Rogovskoi E.O., Lokhov D.N., Kogai S.A. (2020) Chronology of the Neolithic ceramics of Baikal-Yenisei Siberia: Basic ideas and new data. *Bulletin of the Irkutsk State University. Geoarchaeology, Ethnology and Anthropology Series* [Izvestiya Irkutskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya Geoarkheologiya. Etnologiya. Antropologiya], 33: 23–53 (in Russian)]

Бердников И.М., Соколова Н.Б. (2023) Социокультурная динамика в неолите Байкало-Енисейской Сибири: проблемы, гипотезы, факты. *Археология Евразийских степей*, 4: 174–191 [Berdnikov I.M., Sokolova N.B. (2023) Social and cultural dynamics in the Neolithic of Baikal-Yenisey Siberia: Problems, hypotheses and facts. *Archaeology of the Eurasian Steppes* [Arkheologiya Evraziiskikh stepei], 4: 174–191 (in Russian)]

Бердников И.М., Макаров Н.П., Савенкова Т.М., Бердникова Н.Е., Соколова Н.Б., Ким А.М., Райх Д. (2023) Среднеолитические погребения Байкало-Енисейской Сибири: проблемы культурной принадлежности и генезиса. *Археология, этнография и антропология Евразии*, 51(1): 42–51 [Berdnikov I.M., Makarov N.P., Savenkova T.M., Berdnikova N.E., Sokolova N.B., Kim A.M., Reich D. (2023) Middle Neolithic burials in Baikal-Yenisey Siberia: Problems of cultural identity and genesis. *Archaeology, Ethnology & Anthropology of Eurasia* [Arkheologiya, etnografiya i antropologiya Evrazii], 51(1): 42–51 (in Russian)]

Вебер А.В., Бронк Рэмзи К., Шултинг Р. Дж., Базалийский В.И., Горюнова О.И. (2023) Неолит и ранний бронзовый век Предбайкалья: хронология и пищевые тренды. *Известия Иркутского государственного университета. Серия Геоархеология. Этнология. Антропология*, 43: 7–59 [Weber A.W., Bronk Ramsey C., Schulting R.J., Bazaliiskii V.I., Goriunova O.I. (2023) Neolithic and Early Bronze Age of Cis-Baikal: Chronology and dietary trends. *Bulletin of the Irkutsk State University. Geoarchaeology, Ethnology and Anthropology Series* [Izvestiya Irkutskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya Geoarkheologiya. Etnologiya. Antropologiya], 43: 7–59 (in Russian)]

Горюнова О.И., Новиков А.Г., Соколова Н.Б. (2020) Сравнительный анализ керамики с раннеолитических поселений побережья озера Байкал. *Вестник Томского государственного университета. История*, 63: 175–185 [Goriunova O.I., Novikov A.G., Sokolova N.B. (2020) Comparative analysis of pottery from Early Neolithic settlements on the coast of Lake Baikal. *Tomsk State University Journal of History* [Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Istoriya], 63: 175–185 (in Russian)]

Когай С.А., Бердников И.М. (2013) Неолитические материалы местонахождения Деревня Мартынова (Северное Приангарье). *Известия Иркутского государственного университета. Серия Геоархеология. Этнология. Антропология*, 2: 124–137 [Kogai S.A., Berdnikov I.M. (2013) Neolithic remains of the site Village Martynova (Northern Angara region). *Bulletin of the Irkutsk State University. Geoarchaeology, Ethnology and Anthropology Series* [Izvestiya Irkutskogo

gosudarstvennogo universiteta. Seriya Geoarkheologiya. Etnologiya. Antropologiya], 2: 124–137 (in Russian)]

Крижевская Л. Я. (1978) Неолит поселения в устье р. Белой (по материалам раскопок 1957 и 1959 гг.). *Древние культуры Приангарья*. Новосибирск, с. 69–95 [Krizhevskaya L. Ya. (1978) Neolithic settlements at the mouth of the Belaya River (based on excavations in 1957 and 1959). *Ancient cultures of the Angara region*. Novosibirsk, p. 69–95 (in Russian)]

Кузьмин Я. В. (2017) *Геоархеология: естественнонаучные методы в археологических исследованиях*. Томск, Издательский Дом Томского государственного университета, 396 с. [Kuzmin Y. V. (2017) *Geoarchaeology: Methods of natural sciences in archaeological research*. Tomsk, Publishing House of Tomsk State University, 396 p. (in Russian)]

Лохов Д. Н., Липнина Е. А., Дударёк С. П. (2023) Усть-Ёдарма II – опорное многослойное геоархеологическое местонахождение в Северном Приангарье (по результатам работ 2009–2012 гг.). *Известия Иркутского государственного университета. Серия Геоархеология. Этнология. Антропология*, 44: 20–86 [Lokhov D. N., Lipnina E. A., Dudarek S. P. (2023) Ust-Yodarma 2 – a reference multilayered geoarchaeological site in the Northern Angara region (based on the results of work in 2009–2012). *Bulletin of the Irkutsk State University. Geoarchaeology, Ethnology and Anthropology Series* [Izvestiya Irkutskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya Geoarkheologiya. Etnologiya. Antropologiya], 44: 20–86 (in Russian)]

Новиков А. Г., Горюнова О. И., Клементьев А. М., Вебер А. В. (2023) Комплексы раннего неолита геоархеологического объекта Бугульдейка I (западное побережье озера Байкал). *Известия Иркутского государственного университета. Серия Геоархеология. Этнология. Антропология*, 45: 55–76 [Novikov A. G., Goriunova O. I., Klementiev A. M., Weber A. W. (2023) Early Neolithic complexes of the Buguldeika 1 geoarchaeological site (western coast of Lake Baikal). *Bulletin of the Irkutsk State University. Geoarchaeology, Ethnology and Anthropology Series* [Izvestiya Irkutskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya Geoarkheologiya. Etnologiya. Antropologiya], 45: 55–76 (in Russian)]

Новосельцева В. М., Соколова Н. Б. (2012) Новые данные по геохронологии голоценовых комплексов многослойного геоархеологического местонахождения Усть-Кеуль I в Северном Приангарье. *Евразия в кайнозое. Стратиграфия, палеоэкология, культуры*, 1: 137–146 [Novoseltseva V. M., Sokolova N. B. (2012) New geochronological data of Holocene complexes of multilayer geoarchaeological object Ust-Keul I in Northern Angara region. *Eurasia in the Cenozoic. Stratigraphy, Paleoeology, Cultures* [Evraziya v kainozoe. Stratigrafiya, paleoekologiya, kul'tury], 1: 137–146 (in Russian)]

Округина А. К., Бояндин А. Н., Виноградов Д. А., Мандрыка П. В., Рогозин Д. Ю. (2024a) Анализ жирнокислотного состава керамических сосудов из погребения тесинской культуры в окрестностях г. Красноярска. *Журнал Сибирского федерального университета. Биология*, 17(4): 492–505 [Okrugina A. K., Boyandin A. N., Vinogradov D. A., Mandryka P. V., Rogozin D. Y. (2024a) Analysis of the fatty acid composition of pottery vessels from the burial ground of Tesin Culture near Krasnoyarsk (Siberia, Russia). *Journal of Siberian Federal University. Biology* [Zhurnal Sibirskogo federal'nogo universiteta. Biologiya], 17(4): 492–505 (in Russian)]

Округина А. К., Бояндин А. Н., Мандрыка П. В., Рогозин Д. Ю. (2024b) Жирнокислотный состав керамического сосуда стоянки бронзового века Ельчимо-1 (Сибирь, Приангарье) как индикатор пищевого рациона древнего человека. *Журнал Сибирского федерального университе-*

ma. *Биология*, 17(3): 337–347 [Okrugina A. K., Boyandin A. N., Mandryka P. V., Rogozin D. Y. (2024b) Fatty acid composition of a pottery vessel from the Bronze Age settlement of Elchimo-1 (Siberia, Angara region) as an indicator of the ancient human diet. *Journal of Siberian Federal University. Biology* [Zhurnal Sibirskogo federal'nogo universiteta. Biologiya], 17(3): 337–347 (in Russian)]

Пожидаев В. М., Зайцева И. Е., Сергеева Я. Э., Яцишина Е. Б. (2019) Идентификация остатков погребальной пищи в глиняных лепных сосудах методами газовой хроматографии и масс-спектрометрии. *Бутлеровские сообщения*, 58(4): 146–156 [Pojidaev V. M., Zaytseva I. E., Sergeeva Ya. E., Yatsishina E. B. (2019) The identification of remains funeral food in clay molded vessels from burials by gaschromatography and mass spectrometry. *Butlerov Communications* [Butlerovskie soobshcheniya], 58(4): 146–156 (in Russian)]

Пожидаев В. М., Азаров Е. С., Бабиченко Н. П., Кашкаров П. К., Яцишина Е. Б. (2021) Биомаркер для идентификации рыбных продуктов в остатках на поверхности археологической керамики. *Российские нанотехнологии*, 16(5): 688–693 [Pozhidaev V. M., Azarov E. S., Babichenko N. P., Kashkarov P. K., Yatsishina E. B. (2021) Biomarker for identification of fish products in residues on the surface of archaeological ceramics. *Nanobiotechnology Reports*, 16(5): 663–667]

Сёда С. (2021) Выявление растений, приготовленных в керамической посуде, с помощью археологического и биохимического методов исследований. *Мультидисциплинарные исследования в археологии*, 2: 60–88 [Shoda S. (2021) In pursuit of plants biomolecular residues in pottery using archaeological and biochemical research methods. *Multidisciplinary Research in Archaeology* [Mul'tidistsiplinarnye issledovaniya v arkheologii], 2: 60–88 (in Russian)]

Сидоров Д. А., Прошалыкин М. Ю. (2017) Новые находки пчел рода *Andrena* Fabricius (Hymenoptera, Apoidea: Andrenidae) на юге Восточной Сибири. *Евразийский энтомологический журнал*, 16(2): 173–179 [Sidorov D. A., Proshchalykin M. Yu. (2017) New records of bees of the genus *Andrena* Fabricius (Hymenoptera, Apoidea: Andrenidae) from the southern part of East Siberia, Russia. *Euroasian Entomological Journal* [Evroaziatskii entomologicheskii zhurnal], 16(2): 173–179 (in Russian)]

Шарапова С. В., Труфанов А. Я., Киселева Д. В., Шагалов Е. С., Данилов Д. А., Хорькова А. Н., Окунева Т. Г., Солошенко Н. Г., Рянская А. Д., Упорова Н. С. (2022) Об одной находке северокавказской керамики в элитном погребении могильника Исаковка I (Западная Сибирь). *История, археология и этнография Кавказа*, 18(2): 429–462 [Sharapova S. V., Trufanov A. Y., Kiseleva D. V., Shagalov E. S., Danilov D. A., Khorkova A. N., Okuneva T. G., Soloshenko N. G., Ryanskaya A. D., Uporova N. S. (2022) A find of the North-Caucasian ceramics in the elite burial of the Isakovka I burial ground (Western Siberia). *History, Archaeology and Ethnography of the Caucasus* [Istoriya, arkheologiya i etnografiya Kavkaza], 18(2): 429–462 (in Russian)]

Bondetti M., González Carretero L., Dolbunova E., McGrath K., Presslee S., Lucquin A., Tsybriy V., Mazurkevich A., Tsybriy A., Jordan P., Heron C., Meadows J., Craig O. E. (2021) Neolithic farmers or Neolithic foragers? Organic residue analysis of early pottery from Rakushechny Yar on the Lower Don (Russia). *Archaeological and Anthropological Sciences*, 13(8): 141

Bondetti M., Lucquin A., Savel'ev N. A., Weber A. W., Craig O. E., Jordan P. D. (2020) Resource processing, early pottery and the emergence of Kitoi culture in Cis-Baikal: Insights from lipid residue analysis of an Early Neolithic ceramic assemblage from the Gorelyi Les habitation site, Eastern Siberia. *Archaeological Research in Asia*, 24: 100225

Craig O.E., Saul H., Lucquin A., Nishida Y., Taché K., Clarke L., Thompson A., Altoft D.T., Uchiyama J., Ajimoto M., Gibbs K., Isaksson S., Heron C.P., Jordan P. (2013) Earliest evidence for the use of pottery. *Nature*, 496(7445): 351–354

Dudd S.N., Evershed R.P. (1998) Direct demonstration of milk as an element of archaeological economies. *Science*, 282(5393): 1478–1481

Evershed R.P. (2008) Organic residue analysis in archaeology: the archaeological biomarker revolution. *Archaeometry*, 50(6): 895–924

Evershed R.P., Mottram H.R., Dudd S.N., Charters S., Stott A.W., Lawrence G.J., Gibson A.M., Conner A., Blinkhorn P.W., Reeves V. (1997) New criteria for the identification of animal fats preserved in archaeological pottery. *Naturwissenschaften*, 84(9): 402–406

Evershed R.P., Payne S., Sherratt A.G., Copley M.S., Coolidge J., Urem-Kotsu D., Kotsakis K., Özdoğan M., Özdoğan A.E., Nieuwenhuys O., Akkermans P.M. M. G., Bailey D., Andeescu R.-R., Campbell S., Farid S., Hodder I., Yalman N., Özbaşaran M., Bıçakcı E., Garfinkel Y., Levy T., Burton M.M. (2008) Earliest date for milk use in the Near East and southeastern Europe linked to cattle herding. *Nature*, 455(7212): 528–531

Gladyshev M.I., Sushchik N.N., Kalachova G.S., Makhutova O.N. (2012) Stable isotope composition of fatty acids in organisms of different trophic levels in the Yenisei River. *PLoS ONE*, 7(3): e34059

Guðmundsson Á., Walser III J. W., Naumovskaya M.K., Aðalbjörnsson B. V. (2021) Integration of fatty acid ratios analysis in archaeological research on Icelandic pottery from the Middle Ages. *Journal of Archaeological Science: Reports*, 40(Part B): 103234

Losey R.J., Nomokonova T. (Eds.) (2017) *Holocene zooarchaeology of Cis-Baikal*. München, Nünnerich-Asmus Verlag, 144 p.

Malainey M.E. (2011) Lipid residue analysis. *A consumer's guide to archaeological science. Manuals in archaeological method, theory and technique*. Springer, New York, NY, p. 201–218

Mamontov A.M., Savel'ev N. A., Igumnova E.S. (2006) Species composition of fish from archeological site Ust'-Haita (Belaya River – tributary of Angara River). *Hydrobiologia*, 568(Suppl 1): 273–276

Mukherjee A.J., Berstan R., Copley M.S., Gibson A.M., Evershed R.P. (2007) Compound-specific stable carbon isotopic detection of pig product processing in British Late Neolithic pottery. *Antiquity*, 81(313): 743–754

Papakosta V., Smittenberg R.H., Gibbs K., Jordan P., Isaksson S. (2015) Extraction and derivatization of absorbed lipid residues from very small and very old samples of ceramic potsherds for molecular analysis by gas chromatography–mass spectrometry (GC–MS) and single compound stable carbon isotope analysis by gas chromatography–combustion–isotope ratio mass spectrometry (GC–C–IRMS). *Microchemical Journal*, 123: 196–200

Regert M. (2011) Analytical strategies for discriminating archeological fatty substances from animal origin. *Mass Spectrometry Reviews*, 30(2): 177–220

Roffet-Salque M., Dunne J., Altoft D.T., Casanova E., Cramp L.J. E., Smyth J., Whelton H.L., Evershed R.P. (2017) From the inside out: Upscaling organic residue analyses of archaeological ceramics. *Journal of Archaeological Science: Reports*, 16: 627–640

Roffet-Salque M., Regert M., Evershed R.P., Outram A.K., Cramp L.J. E., Decavallas O., Dunne J., Gerbault P., Mileto S., Mirabaud S., Pääkkönen M., Smyth J., Šoberl L., Whelton H.L., Alday-

Ruiz A., Asplund H., Bartkowiak M., Bayer-Niemeier E., Belhouchet L., Bernardini F., Budja M., Cooney G., Cubas M., Danaher E.M., Diniz M., Domboróczy L., Fabbri C., González-Urquijo J. E., Guilaine J., Hachi S., Hartwell B.N., Hofmann D., Hohle I., Ibáñez J.J., Karul N., Kherbouche F., Kiely J., Kotsakis K., Lueth F., Mallory J.P., Manen C., Marciniak A., Maurice-Chabard B., Mc Gonigle M.A., Mulazzani S., Özdoğan M., Perić O.S., Perić S.R., Petrasch J., Pétrequin A.M., Pétrequin P., Poensgen U., Pollard C.J., Poplin F., Radi G., Stadler P., Stäuble H., Tasić N., Urem-Kotsou D., Vuković J.B., Walsh F., Whittle A., Wolfram S., Zapata-Peña L., Zoughlami J. (2015) Widespread exploitation of the honeybee by early Neolithic farmers. *Nature*, 527(7577): 226–230

EDN: AKCRUU

УДК 581.95 (502.75)

Floristic Novelties in Vascular Plants of Zabaikalsky Krai

Denis V. Sandanov* and Daba G. Chimitov

*Institute of General and Experimental Biology of SB RAS
Ulan-Ude, Russian Federation*

Received 27.10.2025, received in revised form 16.12.2025, accepted 17.12.2025

Abstract. The paper provides information on the locations of seven rare plant species discovered during field studies in Zabaikalsky Krai. The expedition conducted in 2025 revealed a new species to the study region – *Oxytropis pilosa* (L.) DC. The data reported in this study supplement the information on the species distribution for the new edition of the Red Data Book of Zabaikalsky Krai. Boundaries of the ranges of three rare plant species, *Fritillaria maximowiczii* Freyn, *Phlojodicarpus sibiricus* (Fisch.) Koso-Pol., and *Platycodon grandiflorus* (Jacq.) A.DC., in the study region, have been determined. The present study reports supplementary data on the distribution of *Tripogon chinensis* (Franch.) Hack. – the species included in the latest edition of the Red Data Book of the Russian Federation. Research aimed at inventorying the diversity of plant cover of Zabaikalsky Krai needs to be continued in order to compile a detailed floristic list of the region.

Keywords: vascular plants, new localities, floristic records, rare species, Zabaikalsky Krai.

Acknowledgements. The study was supported by the grant from the Russian Science Foundation (Project No. 24–24–00154), <https://rscf.ru/en/project/24–24–00154/>.

Citation: Sandanov D. V., Chimitov D. G. Floristic novelties in vascular plants of Zabaikalsky Krai. J. Sib. Fed. Univ. Biol., 2025, 18(4), 451–462. EDN: AKCRUU



Флористические находки сосудистых растений на территории Забайкальского края

Д. В. Санданов, Д. Г. Чимитов
Институт общей и экспериментальной биологии СО РАН
Российская Федерация, Улан-Удэ

Аннотация. В статье приводятся сведения о новых местонахождениях семи видов редких сосудистых растений, которые получены в ходе полевых исследований на территории Забайкальского края. По результатам экспедиции 2025 года выявлен новый вид для флоры изучаемого региона – *Oxytropis pilosa* (L.) DC. Представленные данные дополняют сведения о распространении видов для подготовки следующего издания Красной книги Забайкальского края. Для трех видов редких растений (*Fritillaria maximowiczii* Freyn, *Phlojodicarpus sibiricus* (Fisch.) Koso-Pol., *Platycodon grandiflorus* (Jacq.) A.DC.) отмечены краевые точки их распространения в изучаемом регионе. Приведены дополнительные сведения о распространении *Tripogon chinensis* (Franch.) Hack., включенного в последнее издание Красной книги Российской Федерации. Необходимо продолжить исследования по инвентаризации разнообразия растительного покрова Забайкальского края для формирования подробного флористического списка территории.

Ключевые слова: сосудистые растения, новые местонахождения, редкие виды, флористические находки, Забайкальский край.

Благодарности. Исследование выполнено за счет средств гранта Российского научного фонда № 24–24–00154, <https://rscf.ru/project/24–24–00154/>.

Цитирование: Санданов Д. В. Флористические находки сосудистых растений на территории Забайкальского края / Д. В. Санданов, Д. Г. Чимитов // Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология, 2025. 18(4). С. 451–462. EDN: AKCRUU

Введение

Вопросы инвентаризации биоразнообразия в настоящее время приобретают особую актуальность. Это связано с появлением новых информационных порталов, которые объединяют сведения по флоре разных регионов России и данные по распространению видов растений (Санданов, 2019; Иванова, Шашков, 2021). Накопление флористических данных привело к объединению усилий разных специалистов, в результате которых недавно опубликован чек-лист сосудистых растений Азиатской России (Cheripnoga et al., 2024). Байкальская Сибирь объединяет три сибирских региона: Иркутскую

область, Республику Бурятия и Забайкальский край. Эта территория является важным фито-географическим узлом, в котором соединяются виды различных флористических комплексов (евросибирские, восточноазиатские, североазиатские высокогорные и центральноазиатские аридные). Для Иркутской области и Бурятии имеются отдельные флористические сводки, но конспект видов для территории Забайкальского края пока еще не подготовлен. Частично изучаемый регион охвачен данными из Флоры Даурии (2008–2015). Также опубликованы флора Кодаро-Удоканского нагорья (Швецова, 2000) и аннотированный конспект флоры Ононской

Даурии (Паздникова, Чепинога, 2013). В последние годы регулярно выходят публикации по находкам редких видов на особо охраняемых природных территориях региона (Попова и др., 2020; Помазкова и др., 2024). Подготовлен набор данных со списками степных растений Забайкалья и особенностями их распространения (Санданов, Королюк, 2024). Несмотря на это, необходимо дополнять сведения о флоре Забайкальского края.

В сводке по растениям Азиатской России (Chepinoga et al., 2024) использовано деление по флористическим провинциям, в результате северо-восточная часть Забайкальского края здесь отнесена к Тунгусско-Ленской бореальной провинции, тогда как остальная часть территории отнесена к Байкальской гемибореальной провинции. После проведения крупных обобщений имеет смысл подготовка флористических списков уже для конкретных регионов. Поэтому работа по составлению отдельного конспекта флоры Забайкальского края является актуальной. Этому процессу будут способствовать публикации новых флористических находок и списков флоры по отдельным районам изучаемого региона.

Материалы и методы

Исследования проводились в Агинском, Акшинском, Газимуро-Заводском Краснокаменском, Красночикоиском, Нерчинском районах Забайкальского края (ЗК) в 2012–2025 гг. В ходе полевых исследований 2025 года обнаружен новый вид для региона *Oxytropis pilosa* (L.) DC. Анализ гербарных материалов, собранных в предыдущие годы, выявил новые местонахождения редких сосудистых растений, включенных в Красную книгу Забайкальского края (Красная книга..., 2017) и Красную книгу Российской Федерации (2024). Оценка новизны местонахождений редких видов растений проводилась при

сравнении географических координат гербарных сборов со сведениями из набора данных по редким сосудистым растениям Забайкалья (Sandanov et al., 2022).

Идентификация сосудистых растений проводилась по определителям (Флора Сибири, 1988–2003). Названия видов растений даны по сводке «Checklist of vascular plants of Asian Russia» (Chepinoga et al., 2024). Гербарные образцы хранятся в гербарии ИОЭБ СО РАН (UUN).

Результаты и обсуждение

Ботанические исследования на территории Забайкальского края выявили новые местонахождения семи видов редких сосудистых растений и новую точку *Oxytropis pilosa* – нового вида для изучаемого региона (рис. 1, рис. 4). Далее для каждого вида приведены очерки с краткой характеристикой и географической привязкой новых местонахождений.

Новый вид для флоры региона

В результате полевых исследований 2025 года выявлен новый вид для флоры Забайкальского края. Эта находка является самой восточной точкой распространения вида на территории России.

Oxytropis pilosa (L.) DC. (Fabaceae): «ЗК, Нерчинский р-н, окр. с. Верхние Ключи, вострецовокитайская степь. 52°1'6,1" с.ш. 116°40'32,8" в.д., высота 599 м над ур. м. 04 VII 2025. Д.Г. Чимитов, Д.В. Санданов» (UUN 024200).

Распространен в Европе, северо-западе Ирана, в Сибири, Китае (POWO. <https://powo.science.kew.org/taxon/urn:lsid:ipni.org:names:511774-1>), Казахстане (Малышев, 2008). Также известно одно наблюдение вида в Монголии (iNaturalist. <https://www.inaturalist.org/observations/223103301>). В Рос-

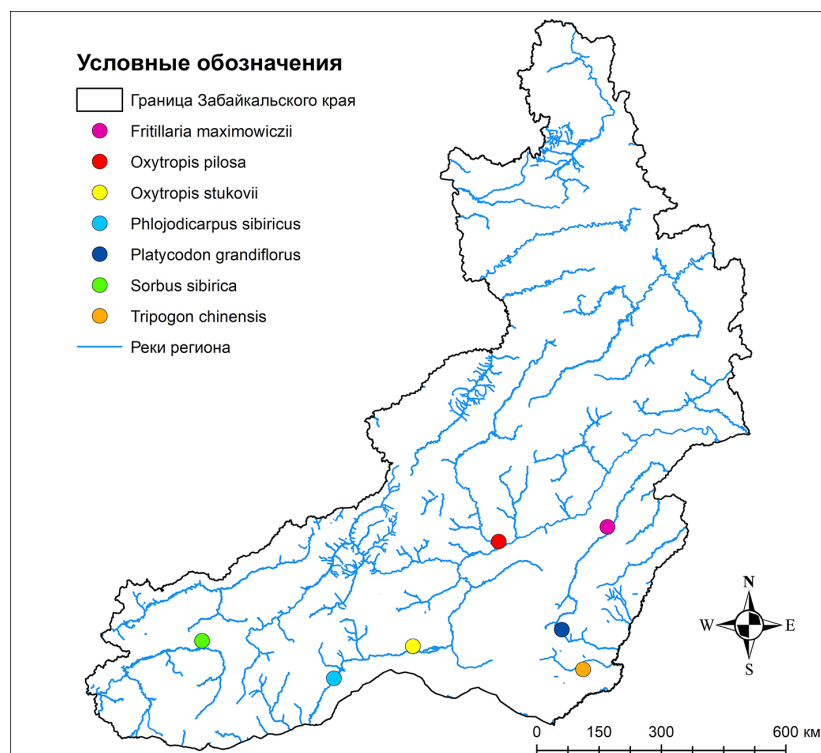


Рис. 1. Карта-схема новых местонахождений видов на территории Забайкальского края
Примечание: местонахождение новой точки *Clematis ochotensis* приведено на рис. 4.

Fig. 1. Map of new locations of species in Zabaikalsky Krai

Note: The position of the new *Clematis ochotensis* locality is shown in Fig. 4.

сии произрастает в европейской части, на Кавказе, в Западной и Восточной Сибири (Положий, 1994). В Забайкальском крае вид ранее не отмечался (рис. 2). Одновременно с нашей находкой вид был отмечен в Петровск-Забайкальском р-не в окрестностях с. Ха-рауз (iNaturalist. <https://www.inaturalist.org/observations/296502962>). Оба местонахождения, по нашему мнению, являются заносными, поскольку встречаются на антропогенно трансформированных территориях (залежи, обочины дорог). В найденном нами местообитании обнаружено около 30 цветущих особей, растения расположены спорадически, небольшими группами. Ксеромезофит, встречается в луговых и настоящих степях, осветленных лесах. Вследствие широкого распространения вид отличается полиморфизмом (Малы-

шев, 2008). Необходим поиск новых местонахождений вида.

Новые местонахождения редких видов растений

В ходе обработки гербария предыдущих экспедиций (2012–2022 гг.) выявилось наличие новых местообитаний редких видов растений, внесенных в Красную книгу Забайкальского края (Красная книга..., 2017) и Красную книгу Российской Федерации (2024).

***Clematis ochotensis* (Pall.) Poir. (*Atragene ochotensis* Pall.) (Ranunculaceae):** «ЗК, Газимуро-Заводский р-н, окр. с. Курля, лиственничник вейниково-брусничный. 52°12'38,5" с.ш. 119°2'30,3" в.д., высота 676 м над ур. м. 11 VI 2022. Д.В. Санданов».



Рис. 2. Общий вид *Oxytropis pilosa* (слева) и цветущие соцветия (справа)

Fig. 2. General view of *Oxytropis pilosa* (left) and flowering inflorescences (right)

Охотский светлохвойно-лесной вид. Эндемик Северной Азии, реликт ледникового периода (рис. 3). Распространен в Китае, Японии (Тимохина, 1993), также отмечен для Монголо-Даурского флористического района Монголии (Baasanmunkh et al., 2022). В За-

байкальском крае проходит южная граница ареала вида. Обнаруженное нами местонахождение расположено немного южнее точек распространения вида, указанных в Красной книге Забайкальского края (2017). В 2022 году были указаны еще более южные местонахож-



Рис. 3. Общий вид *Clematis ochotensis* в новом местонахождении

Fig. 3. General appearance of *Clematis ochotensis* in a new location

дения (iNaturalist. <https://www.inaturalist.org/observations/121566461>) – окр. с. Газимурский Завод и (iNaturalist. <https://www.inaturalist.org/observations/122908866>) – на территории национального парка «Алханай». По литературным сведениям, вид также отмечается и для Хилокского района Забайкальского края (Алексеев, Виньковская, 2017). Все известные точки распространения вида приведены на обобщенной карте (рис. 4).

Мезофит, мезотроф, незасухоустойчив, обладает теневыносливостью (Усенко, 2010). Произрастает в лиственных и тополевых лесах, среди кустарников, на каменистых склонах и осыпях. Популяции на границе ареала вида малочисленные, отмечаются единичные особи.

Fritillaria maximowiczii Freyn (Liliaceae): «ЗК, Газимуро-Заводский р-н, окр. с. Курлея,

левый берег р. Бурукагуча, опушка лиственного леса. 52°12'52,1" с.ш. 119°1'40,6" в.д., высота 638 м над ур. м. 11 VI 2022. Д. В. Санданов» (UUN 019872).

Маньчжуро-даурский светлосветовой вид. Ареал вида охватывает северо-восток Китая, Дальний Восток России и Восточное Забайкалье (Protopopova et al., 2023). Выявленное местонахождение является самой южной точкой распространения вида на территории Забайкальского края. Популяция вида маленькая и представлена 9 генеративными растениями. В 2024 году опубликовано наблюдение на правом берегу р. Бурукагуча (iNaturalist. <https://www.inaturalist.org/observations/228780159>). Ксеромезофит, факультативный гелиофит. Ценное декоративное растение. После цветения надземная часть растений увядает, и они сохра-

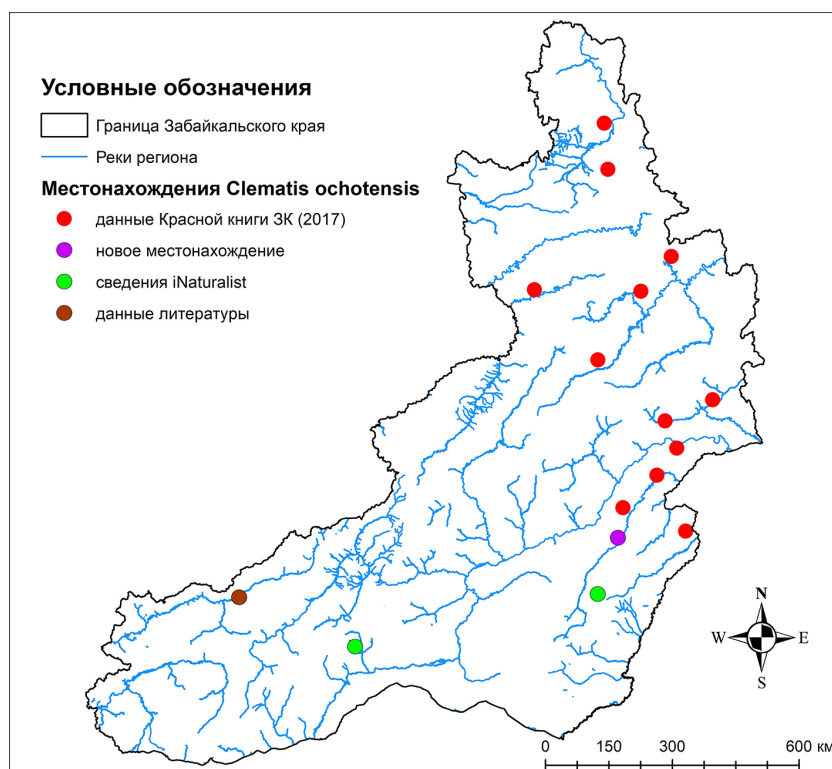


Рис. 4. Распространение *Clematis ochotensis* в Забайкальском крае

Fig. 4. Distribution of *Clematis ochotensis* in Zabaikalsky Krai

няются в почве в виде замещающих луковиц. В Забайкальском крае вид встречается крайне редко, приурочен к локальным местообитаниям (Каталог редких и исчезающих..., 1991).

Oxytropis stukovii Palib. (Fabaceae): «ЗК, Агинский р-н, окр. с. Будулан, берег засоленного озера, ползучеосоково-бескильничье сообщество. 56°36'23" с.ш. 114°49'12,9" в.д., высота 672 м над ур. м. 04 VIII 2015. Д. В. Санданов» (UUN 024197).

Южносибирский степной вид (Малышев, Пешкова, 1984). За рубежом встречается в Монголии в Хангайском и Восточно-Монгольском флористических районах (Baasanmunkh et al., 2022). В России отмечен только в южных районах Забайкальского края – окрестности озер Ножий, Зун-Соктуй и Булун-Цаган, р. Хила, близ сел Дылыгыр, Агинское и Нижний Цасучей (Пешкова, 1979). Сведения о новом местонахождении не вошли в текущее издание Красной книги Забайкальского края, так как работа с очерками видов была завершена в декабре 2013 года (Попова, Гилева, 2016). Общая площадь выявленной ценопопуляции более 7500 кв.м, площадь наиболее выраженного локуса ценопопуляции равна 300 кв.м. Общая численность популяции составляет около 300 особей. Плотность популяции составила 7,1 особи на кв.м, что несколько ниже показателей популяции на оз. Ножий (Селютина, Санданов, 2015), но при этом общее число особей в окр. Будулана выше в 2,5 раза.

Галомезоксерофит, встречается по берегам соленых озер и в солонцеватых степях. Размножение осуществляется только семенным путем. В старом генеративном и постгенеративных состояниях наблюдается партитуляция без омоложения. У генеративных особей в окрестностях оз. Ножий наблюдается пролиферация соцветий, т.е. прорастание соцветий побегом (Селютина, Санданов, 2015).

Цветение наблюдается в июне, плодоношение – в июле-августе. Факторами, ограничивающими распространение вида, являются его стеноитность, а также резкие колебания численности и онтогенетической структуры популяций в зависимости от динамики климатических условий.

Sorbus sibirica Hedl. (Rosaceae): «ЗК, Красночикойский р-н, окр. с. Ямаровка, старый Ямаровский тракт, вдоль дороги. 50°40'43,9" с.ш. 110°15'34,3" в.д., высота 1352 м над ур. м. 20 VI 2022. Д. В. Санданов» (UUN 024199).

Североазиатский темнохвойнолесной вид (Малышев, Пешкова, 1984). Распространен в Северной Монголии, Северо-Восточном Китае, Казахстане (Курбатский, 1997). В России ареал вида охватывает Урал, Сибирь, Дальний Восток (Якубов, 1996). В Забайкальском крае изредка встречается в лесных районах (Красночикойский, Хилокский, Петровск-Забайкальский, Улетовский, Кыринский, Читинский, Могочинский, Дульдургинский, Газимуро-Заводский, Нерчинский, Сретенский), недавно отмечен для Каларского района (Помазкова и др., 2024). Вид имеет широкий ареал, в пределах которого на территории Забайкальского края встречается спорадически с небольшой численностью популяций. Мезофит, отличается теневыносливостью. Ценное декоративное, лекарственное, плодое и медоносное растение.

Phlojodicarpus sibiricus (Fisch.) Koso-Pol. (Ariaceae): «ЗК, Акшинский р-н, окр. с. Бытэв, левый берег р. Онон, щебнистая гряда на вершине склона, петрофитная степь. 50°9'48" с.ш. 113°6'31,9" в.д., высота 808 м над ур. м. 23 VII 2015. Д. В. Санданов» (UUN 024198).

Маньчжуро-даурский горностепной вид. Распространен на территории Сибири (Красноярский край, Республика Хакасия, Иркутская область, Республика Бурятия, За-

байкальский край, Республика Саха) и Дальнего Востока России – на западе Амурской области (Пименов, Остроумова, 2012). За рубежом отмечен в Монголии (Baasanmunkh et al., 2022). Выявленное местонахождение является самой южной точкой распространения вида на территории Забайкальского края. Мезоксерофит. Декоративное, лекарственное растение. Размножается только семенным путем, более часто встречается на верхушках сопок и в верхних частях склонов. Редкий вид, сокращающий численность из-за заготовки сырья (Красная книга..., 2017).

Platycodon grandiflorus (Jacq.) A.DC. (Campanulaceae): «ЗК, Александрово-Заводский р-н, окр. с. Александровский Завод, междуречье Правой Борзи илевой Борзи, крупнокаменистый участок крутого склона юго-восточной экспозиции, нителестниковая степь. 50°49'56,9" с.ш. 118°2'24,6" в.д., высота 768 м над ур. м. 29 VIII 2012. Д.В. Санданов» (UUN 024196).

Восточноазиатский лесостепной вид. Встречается в Японии, на северо-востоке Китая, в Корее и Монголии (Zhang et al., 2024). В России распространен на Дальнем Востоке и юго-востоке Забайкальского края. Выявленное местонахождение является самой западной точкой ареала вида на территории России. Мезоксерофит. Широко используется в странах Восточной Азии в качестве лекарственного и пищевого растения (Zhang et al., 2024). Может образовывать небольшие по площади популяции, дающие аспект во время цветения. В популяциях в основном преобладают средневозрастные растения (Щеглова, 2009).

Tripogon chinensis (Franch.) Hack. (Rosaceae): «ЗК, Краснокаменский р-н, окр. с. Куйтун, пологий гребень сопки восточной экспозиции, мелкощербистая поверхность, ленскотипчаковая степь с трехбородником китайским. 50°17'7,4" с.ш. 118°30'10,4" в.д.,

высота 764 м над ур. м. 30 VIII 2012. Д.В. Санданов» (UUN 024195).

Восточноазиатский лесостепной вид. Распространен в Монголии, Северо-Восточном Китае и Корее (Ломоносова, 1990). В России отмечен на Дальнем Востоке и юге Забайкальского края. Новое местонахождение находится в пределах основного ареала вида, находка дополняет сведения о его распространении на территории Краснокаменского района. В этом местообитании вид довольно обилен, проективное покрытие составляет 5 %. Фитоценозы с участием трехбородника китайского довольно разнообразные, в них отмечается от 39 до 55 видов. Ксерофит. Приурочен к степным сообществам на каменистых вершинах и склонов сопок до среднего горного пояса (Ткачук, 2009). Оптимальные условия для развития особей вида наблюдаются на открытых щербистых местообитаниях в составе степных растительных группировок (Рубцова, 2024).

Заключение

Для Забайкальского края назрела необходимость в подготовке отдельной флористической сводки. Для этого необходимо обобщение всех опубликованных флористических сведений, а также инвентаризация разных гербарных фондов и ранее неопубликованных материалов. Несмотря на неплохую ботаническую изученность региона, здесь все же возможны флористические находки. Так, по результатам полевых исследований 2025 года обнаружен новый вид для флоры Забайкальского края – *Oxytropis pilosa* (L.) DC. Проведенный анализ гербарных сборов предыдущих экспедиций позволил дополнить сведения о распространении семи редких видов сосудистых растений Восточного Забайкалья. Находки новых местонахождений на периферии ареалов видов уточняют их

границы, что является важной характеристикой для оценки общего распространения, экологической амплитуды и при моделировании их экологических ареалов.

Список литературы / References

Алексеев Г.А., Виньковская О.П. (2017) Арборифиты лесного фонда Хилокского района Забайкальского края. *Актуальные вопросы аграрной науки*, 22: 35–42 [Alekseev G.A., Vinkovskaya O.P. (2017) Arborifits of forest fund in Khiloksky district of Zabaikal territory. *Actual Issues of Agrarian Science* [Aktual'nye voprosy agrarnoi nauki], 22: 35–42 (in Russian)]

Иванова Н.В., Шашков М.П. (2021) Возможности использования данных глобального портала о биоразнообразии GBIF в экологических исследованиях. *Экология*, 1: 3–11 [Ivanova N.V., Shashkov M.P. (2021) The possibilities of GBIF data use in ecological research. *Russian Journal of Ecology*, 52(1): 1–8]

Каталог редких и исчезающих растений Восточного Забайкалья (1991) Чита, 54 с. [Catalogue of rare and endangered plants of Eastern Transbaikalia (1991) Chita, 54 p. (in Russian)]

Красная книга Забайкальского края. Растения (2017) Новосибирск, ООО «Дом мира», 384 с. [Red Data Book of Zabaikalsky Krai. Plants (2017) Novosibirsk, Dom mira, 384 p. (in Russian)]

Красная книга Российской Федерации. Растения и грибы (2024) Москва, ВНИИ «Экология», 944 с. [Red Data Book of the Russian Federation. Plants and fungi (2024) Moscow, All-Russian Research Institute «Ekologiya», 944 p. (in Russian)]

Курбатский В.И. (1997) *Sorbus* L. – Рябина. *Флора Сибири. Т. 8*. Новосибирск, Наука, с. 26 [Kurbatsky V.I. (1997) *Sorbus* L. – Rowan. *Flora Sibirie. Vol. 8*. Novosibirsk, Nauka, p. 26 (in Russian)]

Ломоносова М.Н. (1990) Род *Tripogon* Roemer et Schultes – Трехбородник. *Флора Сибири. Т. 2*. Новосибирск, Наука, с. 233 [Lomonosova M.N. (1990) *Tripogon* Roemer et Schultes. *Flora Sibirie. Vol. 2*. Novosibirsk, Nauka, p. 233 (in Russian)]

Малышев Л.И. (2008) Разнообразие рода остролодка (*Oxytropis*) в Азиатской России. *Turczaninowia*, 11(3): 5–141 [Malyshev L.I. (2008) Diversity of the genus *Oxytropis* in Asian Russia. *Turczaninowia*, 11(3): 5–141 (in Russian)]

Малышев Л.И., Пешкова Г.А. (1984) *Особенности и генезис флоры Сибири (Предбайкалье и Забайкалье)*. Новосибирск, Наука, 263 с. [Malyshev L.I., Peshkova G.A. (1984) *Features and genesis of the flora of Siberia (Predbaikalye and Transbaikalia)*. Novosibirsk, Nauka, 263 p. (in Russian)]

Паздникова Н.М., Чепинога В.В. (2013) Конспект флоры сосудистых растений центральной части Даурии ононской (Юго-Восточное Забайкалье). *Известия Иркутского государственного университета. Серия «Биология. Экология»*, 6(1): 32–60 [Pazdnikova N.M., Chepinoga V.V. (2013) Check-list of the vascular flora of the Onon-Dahuria region, central part (South-East Transbaikalia, Russia). *The Bulletin of Irkutsk State University. Series «Biology. Ecology»* [Izvestiya Irkutskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya «Biologiya. Ekologiya»], 6(1): 32–60 (in Russian)]

Пешкова Г.А. (1979) Семейство Fabaceae – Бобовые. *Флора Центральной Сибири. Т. 2*. Новосибирск, Наука, с. 585–639 [Peshkova G.A. (1979) Fabaceae. *Flora of Central Siberia. Vol. 2*. Novosibirsk, Nauka, p. 585–639 (in Russian)]

Пименов М. Г., Остроумова Т. А. (2012) *Зонтичные (Umbelliferae) России*. Москва, Товарищество научных изданий КМК, 477 с. [Pimenov M. G., Ostroumova T. A. (2012) *Umbelliferae of Russia*. Moscow, KMK Scientific Press LTD, 477 p. (in Russian)]

Положий А. В. (1994) Род *Oxytropis* DC. – Остролодочник. *Флора Сибири. Т. 9*. Новосибирск, Наука, с. 74–150 [Polozhij A. V. (1994) *Oxytropis* DC. *Flora Sibiriae. Vol. 9*. Novosibirsk, Nauka, p. 74–150 (in Russian)]

Попова О. А., Гилева М. В. (2016) Региональная Красная книга как научно-практическая основа обеспечения охраны редких и исчезающих видов растений (на примере Забайкальского края). *Вестник Бурятского государственного университета. Биология, география*, 2–3: 93–97 [Popova O. A., Gileva M. V. (2016) Regional Red Book, as scientific praktcheskaya framework for the protection of rare and endangered plant species (case study Trans-Baikal territory). *Buryat State University Bulletin. Biology, Geography* [Vestnik Buryatskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya, geografiya], 2–3: 93–97 (in Russian)]

Попова О. А., Чашчина Н. А., Лесков А. П., Щеглова С. Н., Андриевская Е. А., Намзалов Б. Б. (2020) Новые местонахождения редких видов растений в Забайкальском крае. *Turczaninowia*, 23(2): 85–90 [Popova O. A., Chashchina N. A., Leskov A. P., Shcheglova S. N., Andrievskaya E. A., Namzalov B. B. (2020) New localities of rare plant species in Trans-Baikal Territory. *Turczaninowia*, 23(2): 85–90 (in Russian)]

Помазкова Н. В., Желибо Т. В., Банщикова Е. А. (2024) Флористические находки редких видов на территории национального парка «Кодар». *Журнал Сибирского федерального университета. Биология*, 17(4): 375–394 [Pomazkova N. V., Zhelibo T. V., Banshchikova E. A. (2024) Findings of rare plant species in the Kodar National Park. *Journal of Siberian Federal University. Biology* [Zhurnal Sibirskogo federal'nogo universiteta. Biologiya], 17(4): 375–394 (in Russian)]

Рубцова Т. А. (2024) Трёхбородник китайский *Tripogon chinensis* (Franch.) Hack. *Красная книга Российской Федерации. Растения и грибы*. Москва, ВНИИ «Экология», с. 491 [Rubtsova T. A. (2024) *Tripogon chinensis* (Franch.) Hack. *Red Data Book of the Russian Federation. Plants and fungi*. Moscow, All-Russian Research Institute «Ekologiya», p. 491 (in Russian)]

Санданов Д. В. (2019) Современные подходы к моделированию разнообразия и пространственному распределению видов растений: перспективы их применения в России. *Вестник Томского государственного университета. Биология*, 46: 82–114 [Sandanov D. V. (2019) Modern approaches to modeling plant diversity and spatial distribution of plant species: implication prospects in Russia. *Tomsk State University Journal of Biology* [Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya], 46: 82–114 (in Russian)]

Санданов Д. В., Королюк А. Ю. (2024) Оценка пространственного распределения видов в степных сообществах Забайкалья на основе геоботанических данных. *Степи Северной Евразии: материалы X международного симпозиума*. Чибилев А. А. (ред.) Оренбург, ИС УрО РАН, с. 1175–1181 [Sandanov D. V., Korolyuk A. Yu. (2024) Assessment of species spatial distribution in steppe communities of Transbaikalia on the base of geobotanical data. *Steppes of Northern Eurasia: Proceedings of the Tenth International Symposium*. Chibilyov A. A. (Ed.) Orenburg, IS UB RAS, p. 1175–1181 (in Russian)]

Селютина И. Ю., Санданов Д. В. (2015) *Oxytropis stukovii* Palib. – редкий вид остролодочника Восточного Забайкалья. *Вестник Бурятского государственного университета. Биоло-*

гия, география, 4: 30–34 [Selyutina I. Yu., Sandanov D. V. (2015) *Oxytropis stukovii* Palib. as the rare species of *Oxytropis* DC. of the eastern Zabaikalye. *Buryat State University Bulletin. Biology, Geography* [Vestnik Buryatskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya, geografiya], 4: 30–34 (in Russian)]

Тимохина С. А. (1993) Род *Atragene* L. – Княжик. *Флора Сибири. Т. 6*. Новосибирск, Наука, с. 155–156 [Timokhina S. A. (1993) *Atragene* L. *Flora Sibiriae. Vol. 6*. Novosibirsk, Nauka, p. 155–156 (in Russian)]

Ткачук Т. Е. (2009) Трехбородник китайский (*Tripogon chinensis*). *Малая энциклопедия Забайкалья: природное наследие*. Гениатулин Г. Ф. (ред.) Новосибирск, Наука, с. 554 [Tkachuk T. E. (2009) *Tripogon chinensis*. *Small encyclopedia of Tranbaikalia: nature heritage*. Geniatulin G. F. (Ed.) Novosibirsk, Nauka, p. 554 (in Russian)]

Усенко Н. В. (2010) *Деревья, кустарники и лианы Дальнего Востока*. Хабаровск, Книжное издательство, 272 с. [Usenko N. V. (2010) *Trees, shrubs, and lianas of the Russian Far East*. Khabarovsk, Book Publishing House, 272 p. (in Russian)]

Флора Даурии. Т. 1–6 (2008–2015) Владивосток, Дальнаука [Flora of Dauria. Vol. 1–6 (2008–2015) Vladivostok, Dal'nauka (in Russian)]

Флора Сибири. Т. 1–14 (1988–2003) Новосибирск, Наука [Flora Sibiriae. Vol. 1–14 (1988–2003) Novosibirsk, Nauka (in Russian)]

Швецова В. Н. (2000) *Сравнительный анализ флоры сосудистых растений Кодаро-Удоканского горного района. Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук*. Чита, 23 с. [Shvetsova V. N. (2000) *Comparative analysis of the flora of vascular plants of the Kodar-Udokan mountain region. Abstract of a dissertation for the degree of Candidate of Biological Sciences*. Chita, 23 p. (in Russian)]

Щеглова С. Н. (2009) Онтогенетическая структура ценопопуляций *Platycodon grandiflorus* (Jacq.) A. DC. (Campanulaceae) в условиях Восточного Забайкалья. *Растительный мир Азиатской России*, 1(3): 88–93 [Shcheglova S. N. (2009) Ontogenetic structure of *Platycodon grandiflorus* (Jacq.) A. DC. (Campanulaceae) coenopopulations in East Zabaikalye. *Flora and Vegetation of Asian Russia* [Rastitel'nyi mir Aziatskoi Rossii], 1(3): 88–93 (in Russian)]

Якубов В. В. (1996) Рябина – *Sorbus* L. *Сосудистые растения Советского Дальнего Востока. Т. 8*. Санкт-Петербург, Наука, с. 141–145 [Yakubov V. V. (1996) Rowan – *Sorbus* L. *Vascular plants of the Soviet Far East. Vol. 8*. St. Petersburg, Nauka, p. 141–145 (in Russian)]

Baasanmunkh S., Urgamal M., Oyuntsetseg B., Sukhorukov A. P., Tsegmed Z., Son D. C., Erst A., Oyundelger K., Kechaykin A. A., Norris J., Kosachev P., Ma J.-S., Chang K. S., Choi H. J. (2022) Flora of Mongolia: annotated checklist of native vascular plants. *PhytoKeys*, 192: 63–169

Chepinoga V. V., Barkalov V. Yu., Ebel A. L., Knyazev M. S., Baikov K. S., Bobrov A. A., Chkalov A. V., Doronkin V. M., Efimov P. G., Friesen N. V., German D. A., Gontcharov A. A., Grabovskaya-Borodina A. E., Gureyeva I. I., Ivanenko Y. A., Kechaykin A. A., Korobkov A. A., Korolyuk E. A., Kosachev P. A., Kupriyanov A. N., Luferov A. N., Melnikov D. G., Mikhailova M. A., Nikiforova O. D., Orlova L. V., Ovchinnikova S. V., Pinzhennina E. A., Poliakova T. A., Shekhovstsova I. N., Shipunov A. B., Shmakov A. I., Smirnov S. V., Tkach N., Troshkina V. I., Tupitsyna N. N., Vasjukov V. M., Vlasova N. V., Verkhozina A. V., Anenkhonov O. A., Efremov A. N., Glazunov V. A., Khoreva M. G., Kiseleva T. I., Krestov P. V., Kryukova M. V., Kuzmin I. V., Lashchinskiy N. N., Pospelov I. N.,

Pospelova E. B., Zolotareva N. V., Sennikov A. N. (2024) Checklist of vascular plants of Asian Russia. *Botanica Pacifica*, 13(Special issue): 3–310

Protopopova M., Sandanov D., Pavlichenko V., Selyutina I., Stepanov N. (2023) The curious case of *Fritillaria sonnikovae* (Liliaceae) in South Siberia: new insights into its origin and phylogeny. *Diversity*, 15(2): 193

Sandanov D. V., Brianskaia E. P., Dugarova A. S. (2022) Dataset for vascular plants in the Red Data Books of Transbaikalia: species distribution and pathways towards their conservation. *Nature Conservation Research*, 7(Suppl. 1): 14–23

Zhang L., Wang X., Zhang J., Liu D., Bai G. (2024) Ethnopharmacology, phytochemistry, pharmacology and product application of *Platycodon grandiflorum*: A review. *Chinese Herbal Medicines*, 16(3): 327–343

EDN: TCWMFK

УДК 630*161

Risk Factors for Forests in the Urals and Western Siberia under Modern Climate Change (Review)

**Nadezhda M. Devi, Vladimir V. Kukarskih,
Maksim O. Bubnov and Varvara A. Bessonova***
*Institute of Plant and Animal Ecology UB RAS
Ekaterinburg, Russian Federation*

Received 10.05.2024, received in revised form 13.12.2025, accepted 15.12.2025

Abstract. Forests play a key role in maintaining the Earth's biological diversity, ecological balance and energy cycles. However, current and expected climate change may pose interrelated threats to forest ecosystems affecting their sustainability, diversity and productivity. Increased frequency and duration of droughts result in an ever-higher risk of forest fires and weakening of forest stands, which in turn leads to mass outbreaks of insect pests and diseases. The present study aims to collect and summarize data on risks to forests in the Urals and Western Siberia, including anthropogenic, abiotic and biotic threats. It compiles available knowledge on the dynamics of main risk factors for forests in the Ural Federal District – fires, logging (legal and illegal) and the impact of insect pests – for the period from 2000 to 2023. Additionally, it assesses the impact of climatic changes on the severity of these risk factors. Consolidating and analyzing this data can facilitate the development of solutions to forest sustainability challenges and strengthen preventive measures.

Keywords: risk factors, forest fires, illegal logging, insect pests, climate change, Ural Federal District.

Acknowledgements. The work was supported by a grant from the Russian Science Foundation (project No. 24–26–00231).

Citation: Devi N. M., Kukarskih V. V., Bubnov M. O., Bessonova V. A. Risk factors for forests in the Urals and Western Siberia under modern climate change (review). J. Sib. Fed. Univ. Biol., 2025, 18(4), 463–483. EDN: TCWMFK



© Siberian Federal University. All rights reserved

This work is licensed under a Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0 International License (CC BY-NC 4.0).

* Corresponding author E-mail address: bessonova-varechka@mail.ru

ORCID: 0000-0002-3756-4761 (Devi N.); 0000-0002-6552-1726 (Kukarskih V.); 0000-0001-7990-1212 (Bubnov M.); 0000-0002-9433-169X (Bessonova V.)

Факторы риска лесов Урала и Западной Сибири в условиях современного изменения климата (обзор)

Н. М. Дэви, В. В. Кукарских,
М. О. Бубнов, В. А. Бессонова

*Институт экологии растений и животных УрО РАН
Российская Федерация, Екатеринбург*

Аннотация. Леса играют ключевую роль в сохранении биологического, экологического и энергетического баланса Земли, однако в связи с текущими и ожидаемыми изменениями климата возможно возникновение целого ряда взаимообусловленных угроз для лесных экосистем, которые могут негативно сказаться на их устойчивости, разнообразии и продуктивности. В связи с участвовавшими и продолжительными засухами возрастает риск возникновения лесных пожаров и ослабления древостоев, которые приводят к возникновению вспышек массового размножения насекомых-вредителей и болезней. Настоящая работа направлена на сбор и обобщение данных о рисках для лесов Урала и Западной Сибири, включая антропогенные, абиотические и биотические угрозы. Представленная статья компилирует имеющиеся знания о динамике основных факторов риска для лесов Уральского федерального округа – пожарах, рубках (законных и незаконных) и воздействии насекомых-вредителей за период с 2000 по 2023 г. Кроме того, оценивается влияние климатических изменений на выраженность проявления данных факторов риска. Фиксация и обобщение данных о существующих рисках может помочь разработать пути решения проблем устойчивости лесов и усовершенствовать профилактические меры.

Ключевые слова: факторы риска, лесные пожары, незаконные рубки, насекомые-вредители, изменение климата, Уральский федеральный округ.

Благодарности. Работа выполнена при поддержке гранта Российского научного фонда (проект № 24–26–00231).

Цитирование: Дэви Н. М. Факторы риска лесов Урала и Западной Сибири в условиях современного изменения климата (обзор) / Н. М. Дэви, В. В. Кукарских, М. О. Бубнов, В. А. Бессонова // Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология, 2025. 18(4). С. 463–483. EDN: TCWMFK

Введение

В резюме оценочного доклада для политиков Межправительственная группа экспертов по изменению климата (МГЭИК) прогнозирует, что повышение глобальной приземной температуры воздуха продолжится при всех существующих сценариях выбросов парниковых газов (IPCC, 2021). Наземные экосистемы могут столкнуться с серьезными последстви-

ями глобального изменения климата, главным образом из-за повышения температуры и неблагоприятного изменения режима осадков (IPCC, 2021).

В контексте изменения климата леса являются одними из наиболее экологически и экономически важных наземных экосистем, так как они выступают наиболее эффективными поглотителями углекислого

газа среди всех наземных экосистем, сохраняя более 80 % углерода в наземной биомассе и более 70 % в почве (Nunes et al., 2020; Ameray et al., 2021). В ряде работ (Anderegg et al., 2015; Arriaguy et al., 2022) показано, что прогнозируемое повышение планетарной температуры более чем на 1,5–2,5 °C связано с угрозой массовой трансформации лесных площадей в нелесные (Чебакова, 2006; Готье и др., 2016). Для большинства субъектов Европейско-Уральской части России показано повышение интенсивности гибели лесных насаждений от неблагоприятных природных факторов (в том числе пожаров) в период 1999–2009 гг. (Замолотчиков, Карелин, 2011). В то же время умеренное потепление положительно скажется на росте древесных растений, в особенности в условиях короткого сезона вегетации, и там, где температура является ограничивающим фактором для их развития (Walther et al., 2002; Epstein et al., 2004; Gonzalez et al., 2010; IPCC, 2014; Paulsen, Körner, 2014; Speed et al., 2015; Schaphoff et al., 2016; Замолотчиков, Краев, 2016; Дубенок и др., 2023). В засушливых районах при продолжающемся потеплении рост бореальных лесных экосистем будет лимитироваться недостатком почвенной влаги (Allen et al., 2010; Leskinen et al., 2020).

Климат влияет на продуктивность, породный состав лесов, а также на их устойчивость к природным и антропогенным нарушениям – рискам. Изменения климата прямым или косвенным образом будут отражаться на состоянии лесных экосистем и, как следствие, на развитии всего лесохозяйственного комплекса. Несомненно, важнейшей задачей является изучение влияния изменения климата на процессы, происходящие в экологически и промышленно значимых биомах, какими являются леса Уральского федерального округа. Целью ис-

следования стал анализ динамики основных факторов риска лесов Урала и Западной Сибири за последние 10–20 лет. Работа проведена на основании отчетов, научных статей, актов, лесных планов, книг учета лесных пожаров, материалов статистической отчетности и других официальных данных, находящихся в открытом доступе. Объектом исследования являлись леса и лесопокрытые площади на территории субъектов Уральского федерального округа.

Уральский федеральный округ

Общая характеристика

Уральский федеральный округ (УФО) расположен на границе Европейского и Азиатского субконтинентов в пределах Урала и Западной Сибири и является территорией с колоссальным природно-ресурсным потенциалом. Площадь округа 1818,49 тыс. км², что составляет 10,62 % территории Российской Федерации. На территории УФО располагаются шесть субъектов Федерации: Курганская, Свердловская, Тюменская области, Ханты-Мансийский автономный округ – Югра, Челябинская область и Ямало-Ненецкий автономный округ (рис. 1).

Самая северная географическая точка УФО располагается на северной оконечности о. Белый в Карском море на территории Ямало-Ненецкого автономного округа. Самая восточная точка – в Нижневартовском районе Ханты-Мансийского автономного округа. Самая южная и западная точки округа расположены в Брединском и Ашинском районах Челябинской области соответственно.

Климатическая характеристика

Климат на территории округа континентальный (Свердловская и Тюменская области, Ханты-Мансийский автономный округ – Югра, Челябинская область) и рез-



Рис. 1. Уральский федеральный округ (карта). 1 – Челябинская область; 2 – Курганская область; 3 – Свердловская область; 4 – Тюменская область; 5 – Ханты-Мансийский автономный округ – Югра; 6 – Ямало-Ненецкий автономный округ

Fig. 1. Ural Federal District (map). 1 – Chelyabinsk Oblast; 2 – Kurgan Oblast; 3 – Sverdlovsk Oblast; 4 – Tyumen Oblast; 5 – Khanty-Mansiysk Autonomous Okrug – Ugra; 6 – Yamalo-Nenets Autonomous Okrug

ко континентальный (Курганская область и Ямало-Ненецкий автономный округ). Среднее годовое количество осадков колеблется от 300 до 600 миллиметров в зависимости от региона.

Леса и лесопокрытые земли

По официальным данным, на территории Уральского федерального округа площадь земель, покрытых лесной растительностью, составляет около 993 тыс. км² (табл. 1). С 2008 г.

Таблица 1. Характеристики субъектов, входящих в УФО

Table 1. Federal Subjects comprising the Ural Federal District

Субъект Федерации	Общая площадь, км ²	Лесопокрытая площадь, км ²	Лесистость территории, %
Челябинская область	88 529	26 420	29,9
Курганская область	71 488	18 995	26,6
Свердловская область	194 307	160 220	82,2
Тюменская область	160 122	113 830	71,0
Ханты-Мансийский автономный округ – Югра	534 801	504 045	94,3
Ямало-Ненецкий автономный округ	769 250	169 855	22,1

лесопокрытая площадь округа сократилась на 153 км² (Лесной план Курганской, Свердловской, Тюменской, Челябинской областей, ХМАО, ЯНАО, 2017–2019), что составляет около 0,015 %.

В зависимости от природно-климатических условий на территории федерального округа определены 3 лесорастительные зоны, в которых расположены 8 лесных районов (Об утверждении Перечня лесорастительных..., 2014). На севере располагается зона притундровых лесов и редкостойной тайги. В ней представлены отдельные островки и крупные массивы притундровых лесов. Лесонасаждения чередуются с участками тундры, болот и лугов. Преобладающими породами являются ель сибирская (*Picea obovata* Ledeb.), лиственница сибирская (*Larix sibirica* Ledeb.) и береза пушистая (*Betula pubescens* Ehrh.). Южнее располагается таежная зона, включающая 3 подзоны: северной, средней и южной тайги. В данной зоне преимущественно светлохвойные и темнохвойные леса, с преобладанием хвойных видов – лиственницы сибирской и Сукачева (*Larix sukazewii* Djl.), сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) и сибирской (*Pinus sibirica* Du Tour.), ели сибирской, пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.). К хвойным видам в тайге примешиваются лиственные, прежде всего береза (*Betula* sp.), осина обыкновенная (*Populus tremula* L.) и ольха (*Alnus* sp.). В южной части УФО располагается лесостепная растительная зона. Лесонасаждения представлены главным образом лиственными древостоями с основными породами – береза, осина, а также островные сосновые боры.

Процентное соотношение основных древесных пород на территории УФО следующее: хвойные – сосна (38,4 %), кедр (16,6 %), ель (10,8 %), лиственница (7,1 %), пихта (0,8 %); лиственные – береза (22,2 %), осина (3,9 %).

Прочие лиственные породы составляют около 0,2 %.

Лесистость округа достигает 51,3 %. Здесь сосредоточены крупные лесосырьевые ресурсы – порядка 8 100 млн м³, что составляет около 10 % от общероссийских запасов древесины. В структуре запасов древесины на землях лесного фонда Уральского федерального округа (по данным на 2019 г.) преобладают хвойные древесные породы (около 5 280,09 млн м³). Согласно лесным планам субъектов, входящих в УФО, соотношение площадей, занятых хвойными/лиственными породами, в период 2008–2018 гг. изменилось незначительно (Лесной план Курганской, Свердловской, Тюменской, Челябинской областей, ХМАО, ЯНАО, 2017–2019). По целевому назначению леса в УФО распределены на защитные (25,7 %) и эксплуатационные (74,3 %). Лесная отрасль является стратегической для экономики региона (Логинов, Игнатъева, 2017).

Факторы риска в лесной отрасли

Лесная отрасль, как и любая другая, подвержена различным факторам риска. По своему типу данные факторы делятся на две категории: естественные и антропогенные. Риски также могут быть управляемыми и неуправляемыми. Основными факторами риска для лесного хозяйства УФО являются лесные пожары, вспышки численности насекомых-вредителей, распространение болезней леса и различные неблагоприятные природно-климатические явления (засухи, ледяные дожди, ветровалы). Не менее важные факторы риска – нарушение договорных обязательств при аренде лесных участков и незаконные рубки (Каткова, 2011, 2013). Кроме того, за последние 15 лет численность работников лесной охраны снизилась более чем в 4 раза, что привело к снижению качества контроля за по-

жароопасной ситуацией, фитосанитарным состоянием лесов и к увеличению количества и объемов незаконных рубок (Морковина, Нетребская, 2020).

Лесные пожары

Пожары являются одним из основных природных факторов риска, характерных для территории Уральского федерального округа. При ухудшении пожароопасной ситуации на лесопокрытой территории периодически происходит возникновение крупных очагов лесных пожаров, которые приводят к значительным потерям экономического, социального и экологического характера, а также людским жертвам.

Вероятность возникновения пожаров зависит от большого количества факторов (Kharuk et al., 2021), таких как погодные условия, тип леса и возраст насаждений, посещаемость лесов населением, оперативность и успешность обнаружения очагов пожаров, удаленность от населенных пунктов и эффективность предпринимаемых мер по борьбе с пожарами. Часто происходит наложение нескольких факторов. Например, экстремальные погодные условия – отсутствие осадков и аномальная жара, высокая скорость ветра, грозы (Третьяков, Пономарев, 2023), а также увеличение рекреационной нагрузки на леса и накопление значительной массы лесных горючих материалов (Kukavskaya et al., 2023; Жила и др., 2023), значительно повышают пожарную опасность в лесах. Частота пожаров и размеры гарей тесно коррелируют с увлажнением и температурным режимом в предпожарный период. Кроме того, параметры статистики пожаров коррелируют с условиями увлажнения во время пожарного сезона (Мелехов, 1947; Курбатский, 1963; Петров и др., 2023).

Пожароопасный сезон в УФО длится с апреля по октябрь. Максимум возгораний

приходится на май, июнь и июль. Средний класс пожарной опасности в УФО – 3,9. Согласно приказу № 287 от 5 июля 2011 г. Федерального агентства лесного хозяйства «Об утверждении классификации природной пожарной опасности лесов и классификации пожарной опасности в лесах в зависимости от условий погоды», классификация природной пожарной опасности в лесах (по лесорастительным характеристикам) включает в себя 5 классов пожарной опасности (от наибольшего (1) к наименьшему (5)). Класс опасности 3,9 свидетельствует о том, что возникновение пожаров (в первую очередь низовых) на указанной территории в травяных типах леса возможно в период весеннего и осеннего пожарных максимумов, в остальных типах леса – в период летнего пожарного максимума.

Кроме того, территория УФО характеризуется разнообразным ландшафтом, включающим лесные массивы, гористые участки и равнинные области. Это делает борьбу с пожарами особенно сложной, снижая транспортную доступность некоторых территорий, что затрудняет пожаротушение. В табл. 2 представлены основные причины возникновения лесных пожаров на землях лесного фонда УФО.

Наиболее распространенной причиной, по которой возникает абсолютное большинство пожаров на территории Курганской, Свердловской, Челябинской и Тюменской областей, является нарушение правил противопожарной безопасности. Иными словами, основной причиной пожаров служит антропогенный фактор. На территории Ханты–Мансийского и Ямало–Ненецкого автономных округов основной причиной возникновения лесных пожаров является попадание молнии при сухих грозах (Куплевацкий, Шабалина, 2020). Переход пожаров с земель иных категорий обычно приурочен к весеннему пику го-

Таблица 2. Причины возникновения лесных пожаров на территории УФО (на примере 2020 г.)

Table 2. Factors that caused forest fires in the Ural Federal District (2020)

Субъект Федерации	Средний класс пожарной опасности	Основные причины возникновения лесных пожаров, %			
		Нарушение правил пожарной безопасности	Сухие грозы	Переход с земель иной категории	Переход через границу субъекта
Челябинская область	2,6	66,6	7,0	26,6	0
Курганская область	2,7	53,1	7,0	39,6	0,3
Свердловская область	2,9	74,0	14,9	10,4	0,7
Тюменская область	4,0	73,9	16,2	5,4	4,5
Ханты-Мансийский автономный округ – Югра	4,2	5,7	94,0	0,2	0
Ямало-Ненецкий автономный округ	4,0	40,5	59,5	0	0

римости в связи с палами сухой травянистой растительности на землях сельхозназначения и наиболее часто встречается на территории Курганской и Челябинской областей.

Стоит отметить, что количество пожаров и площади, пройденные огнем, значительно варьируют в пределах рассматриваемого двадцатилетнего периода (Пожары и пожар-

ная безопасность в 2006–2022 гг.: Статистический сборник, 2007–2023 гг.) (табл. 3).

Из табл. 3 видно, что за последние 20 лет при сохранении среднего количества пожаров на одном уровне и даже снижении их количества существенно выросли площади, пройденные огнем. Средняя годовая площадь лесных пожаров выросла в 3,8–18,9 раза

Таблица 3. Среднегодовое количество лесных пожаров, шт. / Среднегодовая площадь лесных пожаров, км² по субъектам УФО за период 2001–2022 гг., усредненное по пятилетиямTable 3. Average annual number of forest fires / Average annual area of forest fires, km² in the Ural Federal District Subjects during the period of 2001–2022, averaged over five years

Субъект Федерации	Период					
	2001–2005	2006–2010	2011–2015	2016–2020	2021–2022	2001–2022
Челябинская область	1708/ 59	2197/ 111	849/ 81	552/ 94	769/ 224	1276/ 99
Курганская область	905/ 144	920/ 118	444/ 37	319/ 81	706/ 832	653/ 162
Свердловская область	827/ 71	1207/ 620	679/ 79	390/ 45	906/ 359	787/ 218
Тюменская область	669/ 55	1110/ 172	395/ 34	138/ 13	434/ 1042	565/ 157
Ханты-Мансийский автономный округ – Югра	637/ 367	363/ 181	705/ 437	350/ 444	386/ 2219	502/ 526
Ямало-Ненецкий автономный округ	215/ 21	138/ 22	325/ 518	212/ 570	212/ 99	221/ 266

в различных субъектах (Секерин и др., 2023). Увеличение площади лесных пожаров отрицательно сказывается не только на запасах лесных ресурсов, но и на их состоянии за счет захламления и накопления сухостоя. Учитывая наблюдаемые изменения климата, велика вероятность увеличения частоты возникновения лесных пожаров (Flannigan et al., 2009; Швиденко, Щепашенко, 2013; Kukavskaya et al., 2023).

Анализ связи площадей лесных пожаров на территории УФО со средним значением индекса сухости Палмера (Palmer, 1965; Barichivich et al., 2022) показал, что чем ниже индекс Палмера в пожароопасный период (апрель–октябрь), тем больше наблюдаемая площадь пожаров, как в отдельных субъектах, так и в Уральском федеральном округе в целом (табл. 4). При росте средних температур и практически постоянном количестве осадков на рассматриваемой территории увеличится вероятность умеренных и сильных засух, что, в свою очередь, может привести к дальнейшему росту количества пожаров, а также лесных площадей, пройденных пожарами. Для снижения данного типа рисков целесообразно проводить усиленную противопожарную пропаганду среди населения, разрабатывать противопожарное устройство

территории и наладить взаимодействие между противопожарными службами различных ведомств (Залесов, Миронов, 2004; Селиховкин, Смирнов, 2015; Секерин и др., 2022).

Рубки лесных насаждений

Вырубка леса, как законная, так и незаконная, приводит к нарушению экологического равновесия и может являться существенным фактором риска для лесных экосистем. Однако в отличие от Сибирского федерального округа, где в отдельных субъектах наблюдается переруб расчетной лесосеки, что является одной из причин сокращения площади лесов (Шутов, 2007), на территории УФО этот фактор нельзя отнести к основным. Уровень освоения расчетной лесосеки, определяемый как отношение фактического объема заготовки древесины к установленному допустимому объему ее изъятия, на территории УФО в последние 15 лет составляет 15–35 %. Наиболее низкая эффективность фактического использования лесных ресурсов (2,5 %) наблюдается на территории ЯНАО за счет низкого показателя лесистости и больших площадей, занятых открытыми тундровыми пространствами. На эффективность освоения лесосеки на территории УФО также отрицательно влияет слабое развитие транспортной

Таблица 4. Корреляция площадей лесных пожаров на территории УФО со средним значением индекса сухости Палмера апреля–октября (с 2000 по 2023 г.)

Table 4. Correlation of forest fire areas in the UFD with the average April–October value of the Palmer drought severity index (for 2000–2023 period)

	УФО	Челябинская область	Курганская область	Свердловская область	Тюменская область	ХМАО	ЯНАО
Коэффициент корреляции с индексом Палмера апреля–октября	-0,87*	-0,45	-0,58*	-0,67*	-0,55*	-0,38	-0,52

*N=24, p<0,05

сети, удаленность некоторых участков леса от магистральных лесовозных дорог, сложные природно-климатические условия и рельеф (Голотовская и др., 2021).

К факторам риска для лесной растительности и лесопромышленного комплекса УФО можно отнести нелегальное использование лесов (Прядилина и др., 2022). Незаконные рубки имеют экологические и экономические последствия, которые выражаются в деградации лесных экосистем, утрате биологического разнообразия, увеличении числа и интенсивности лесных пожаров. Экономические последствия заключаются в преобразовании рынка лесоматериалов, банкротстве легальных лесозаготовительных предприятий и обнищании населения, занятого в лесозаготовке и деревообработке (Далгалы, Гостькова, 2021).

Самым проблемным регионом на территории УФО по объемам незаконно вырубленной древесины является Свердловская область. Анализ данных об объемах незаконно вырубленной древесины за последние 7 лет (табл. 5) показал, что во всех субъектах идет постепенное снижение активности «черных лесорубов». По данным департамента лесного хозяйства по УФО, это является результатом

применения дистанционного мониторинга – систематического или непрерывного отслеживания состояния лесов на основе аналитического дешифрования материалов аэрокосмосъемки. Положительный эффект также имело внедрение «Единой государственной автоматизированной информационной системы учета древесины и сделок с ней» (ЕГАИС) (<https://lesegaais.ru>) для сокращения нелегального оборота древесины.

Для дальнейшего сокращения количества и объемов незаконных рубок необходима корректировка маршрутов патрулирования лесов с учетом данных дистанционного зондирования, совместные межведомственные рейды, своевременное реагирование на обращения граждан, а также совершенствование лесного, уголовного, административного и таможенного законодательства.

Насекомые-вредители и болезни леса

Еще одной из ключевых по значимости причин, вызывающих ослабление и усыхание древостоев, являются вспышки численности насекомых-вредителей (Isaev et al., 2017; Szytniszewska et al., 2024). В зависимости от особенностей среды обитания и локализа-

Таблица 5. Сведения об объемах незаконных рубок лесных насаждений (тыс. м³) на землях лесного фонда субъектов УФО в 2017–2023 гг.

Table 5. Data on illegal logging in forest stands (thousands m³) on forest fund lands in the Ural Federal District Subjects in 2017–2023

Субъект Федерации	Год						
	2017	2018	2019	2020	2021	2022	2023
Челябинская область	9,5	3,6	3,2	5,7	7,2	4,0	4,9
Курганская область	4,0	6,3	4,3	1,7	5,5	2,3	2,2
Свердловская область	57,7	41,1	39,1	35,0	45,7	41,3	26,5
Тюменская область	6,8	20,6	9,9	15,2	17,3	10,6	6,5
Ханты-Мансийский автономный округ – Югра	14,3	0,9	4,4	2,4	4,1	2,6	1,8
Ямало-Ненецкий автономный округ	7,3	8,3	2,5	6,3	0,2	2,0	1,0

Примечание. По данным Департамента лесного хозяйства УФО.

ции наносимых ими повреждений насекомые-вредители делятся на специализированные группы: 1) Насекомые, повреждающие корневые системы деревьев, что ведет к угнетению роста за счет ослабления водного и минерального питания растений; 2) Стволовые вредители. Они повреждают древесину и способствуют распространению болезней, за счет переноса спор грибов, которые вызывают стволовые гнили; 3) Листогрызущие и хвоегрызущие насекомые, насекомые – «минеры», бабочки листовертки, которые повреждают зеленые части растений. Их деятельность приводит к снижению прироста и обратимо-му ослаблению деревьев; 4) Насекомые, специализирующиеся на повреждении плодов и семян, которые влияют на скорость и эффективность возобновления леса.

В настоящее время в лесах УФО дают вспышки массового размножения более 70 видов насекомых. Вред лесному хозяйству наносят около 40 видов. Основными из них являются: непарный шелкопряд (*Lymantria dispar* L.), сибирский шелкопряд (*Dendrolimus superans sibiricus* Tschetv.), шелкопряд монашенка (*Lymantria monacha* L.), сосновая совка (*Panolis flammea* Schiff.), сосновый бражник (*Hyloicus pinastri* L.), дендроктон (*Dendroctonus micans* Kug.), различные виды пилильщиков (Tenthredinidae) и усачей (Cerambycidae) и др. (<http://insects.botgard.uran.ru>).

В последние годы на всей территории УФО, кроме Ямало-Ненецкого автономного округа наблюдается сложная лесопатологическая ситуация. В 2007 г. общая площадь очагов на территории УФО составляла 402 га. За последующие пять лет она увеличилась в 760 раз и в 2012 г. составила 305 653 га. В 2022 г. в зоне активного освоения лесов УФО ослабление и усыхание насаждений наблюдалось на площади около 250 000 га, что

сопоставимо с площадью лесов, пройденных пожарами за тот же период.

По прогнозам Рослесхоза (Рослесхоза-щита..., 2024), в 2024 г. в лесах Тюменской, Свердловской и Челябинской областей, Ханты-Мансийского автономного округа ожидается увеличение численности сибирского шелкопряда с формированием новых очагов. Наблюдается рост численности непарного шелкопряда в колковых березняках Тюменской и Челябинской областей, а также увеличение площадей очагов данного вредителя в Курганской и Свердловской областях. В пихтовых насаждениях Челябинской области возможен рост очага уссурийского полиграфа (*Polygraphus proximus* Blandford.) и дальнейшее расселение вредителя. В 2024 г. в Свердловской области Россельхознадзором впервые установлены фитосанитарные зоны по уссурийскому полиграфу. В Свердловской области есть вероятность выхода из депрессии популяций сосновой пяденицы (*Bupalus piniarius* L.) и шелкопряда-монашенки. Также возможно массовое поражение берез бактериальной водянойкой (*Erwinia multivora* Scz.-Parf.), усиление проявления которой ученые связывают с текущими изменениями климата (Волков и др., 2013).

Появлению и массовому расселению насекомых-вредителей на лесной территории способствует ослабление лесной растительности неблагоприятными погодными условиями и лесными пожарами (Королева и др., 2016). Наблюдаемое потепление климата приводит к смещению границ ареалов и зон массового размножения вредителей (Рубцов, Уткина, 2019; Lehmann et al., 2020; Soukhovolsky et al., 2024) и распространению возбудителей болезней леса в ставшие более пригодными для обитания северные регионы УФО.

Для борьбы с данной угрозой необходим периодический мониторинг лесов на наличие

стволовых вредителей, своевременная выборка сухостоя, расчистка ветровальных и пройденных пожаром древостоев.

Климатические изменения

Влияние рассмотренных выше факторов риска на лесные экосистемы в значительной мере зависит от сложившихся на рассматриваемой территории климатических условий и их динамики. С одной стороны, повышение среднегодовых температур способствует увеличению продолжительности сезона роста деревьев, что наряду с ростом концентрации углекислого газа в атмосфере благоприятствует росту продуктивности лесов. В то же время заметный тренд повышения средних годовых аномалий температур у поверхности земли коррелирует с трендом увеличения площадей гибели лесов Российской Федерации от вредителей и болезней и может быть одним из факторов, способствующих снижению устойчивости лесных экосистем (Исаев, 1998).

В данных условиях возрастает вероятность наступления продолжительных засух, являющихся распространенной причиной пожаров, вспышек болезней и роста популяций вредителей (Замолотчиков, Краев, 2016; Петров и др., 2023). Прогнозы предполагают существенное усиление пожарных режимов к концу XXI в., что на фоне возрастания сухости может привести к потерям лесных площадей и ухудшению качества лесов на большей части лесной зоны России (Швиденко, Щепашенко, 2013; Швиденко и др., 2017; Burrell et al., 2022; Третьяков, Пономарев, 2023). Вследствие влияния высоких температур и засух деревья (в особенности темнохвойных пород) становятся более восприимчивы к различным патогенным организмам и насекомым (Kharuk et al., 2017). Климатические изменения – одна из ключевых групп факторов, обу-

славливающая пространственную и временную популяционную динамику вредителей древесных растений. В частности, ареалы и количество насекомых-вредителей могут в значительной степени измениться (Уткина, Рубцов, 2009; Isaev et al., 2017; Уткина, Рубцов, 2017; Pureswaran et al., 2018; Johnson, Haynes, 2023; Селиховкин, Гниненко, 2023; Селиховкин и др., 2023).

В целом для территории Российской Федерации температура воздуха растет практически монотонно со средней скоростью 0,41 °C за десятилетие (Третий оценочный доклад..., 2022). В сезонных суммах осадков за период 1976–2023 гг. однонаправленные тенденции не установлены. На сглаженной кривой рост осадков наиболее заметен с середины 1990-х до конца 2000-х гг., после чего наметилась тенденция к их убыванию. Для территории УФО характерны сходные паттерны темпов роста температуры у поверхности земли. Как и для всего северного полушария, рост температур наиболее заметен в высоких широтах. Так, в течение двух последних десятилетий повышение средних температур воздуха в период активной вегетации (май-август) составило от 0,8 (Челябинская область) до 1,8 °C (ЯНАО) (рис. 2). Повышенные температуры воздуха в весенний период приводят к более раннему сходу снежного покрова и переходу температуры воздуха через 0°. Количество выпадающих осадков в мае-августе за последние 20 лет практически не изменилось – разница относительно базового периода (1961–1990 гг.) составляет всего 4 мм (рис. 2). Дополнительным риском служит учащение случаев стихийных бедствий, наносящих существенный экономический ущерб лесным экосистемам.

Еще одним немаловажным фактором, влияющим на устойчивость и продуктивность лесных сообществ УФО, являются экс-

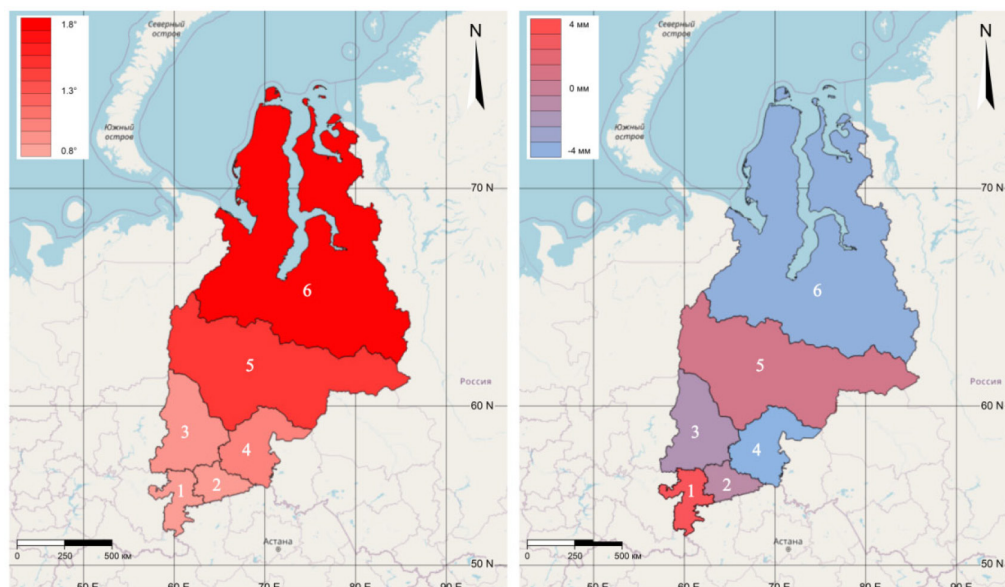


Рис. 2. Отклонения средней температуры воздуха (слева) и суммы осадков (справа) мая-августа от многолетней нормы (1961–1990 гг.) за период с 2001 по 2022 г. по данным Всероссийского научно-исследовательского института гидрометеорологической информации. Нумерация регионов совпадает с рис. 1

Fig. 2. May-August deviations of average air temperature (left) and precipitation (right), 2001–2022, from the long-term norm (1961–1990), based on data from the All-Russia Research Institute of Hydrometeorological Information. The numbering of regions coincides with Fig. 1

тремальные проявления погоды. За последние 20 лет наблюдается увеличение опасных метеорологических явлений, которые могут нанести значительный ущерб отраслям экономики, в частности лесному хозяйству. Так, начиная с 2004 г. на территории УФО увеличивается частота таких опасных явлений, как аномально жаркая погода, сильная жара и чрезвычайная пожароопасность (рис. 3).

Заключение

На территории УФО пожары являются основным фактором риска, оказывающим негативное влияние на продуктивность лесов, их качественную характеристику и динамику лесовосстановительного процесса, особенно в южных субъектах округа. Причиной возникновения большинства пожаров на территории Курганской, Свердловской, Челябинской и Тюменской областей является нарушение правил

противопожарной безопасности населением. Следующим по значимости фактором является расширение очагов насекомых-вредителей леса, а также появление новых видов, таких как уссурийский полиграф. Рубки леса, как законные, так и незаконные, можно отнести к незначительным факторам риска для лесов УФО, поскольку первые не превышают 10–30 % от расчетной лесосеки, а вторые неуклонно снижаются за последние годы.

Наблюдающийся тренд на повышение средних годовых температур воздуха (на 0,8–1,8 °C в период с 2001 по 2022 г.) при незначительном изменении суммы осадков (на –3–4 мм) может быть одним из критических условий, способствующих нарастанию целого ряда факторов риска в лесах Урала и Западной Сибири. Изменения климата могут привести к увеличению численности и расширению очагов опасных для леса видов

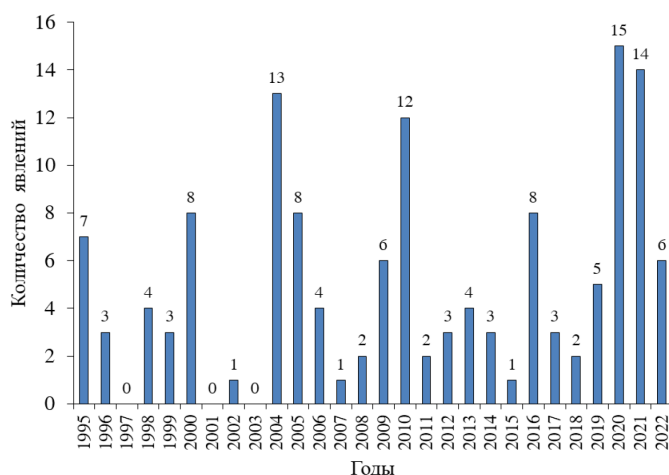


Рис. 3. Динамика количества опасных и неблагоприятных гидрометеорологических явлений, которые нанесли материальный и социальный ущерб на территории УФО (Шамин и др., 2019). Аномалии определены как отклонения наблюдаемых значений от «нормы», за которую принято многолетнее среднее за базовый период (1961–1990 гг.)

Fig. 3. Dynamics of the number of hazardous and adverse hydrometeorological phenomena that caused material and social damage in the Ural Federal District (Shamin et al., 2019). Anomalies are defined as deviations of observed values from the “norm”, which is taken to be a long-term average for the base period (1961–1990)

насекомых-вредителей и болезней, а также усложнению пожароопасной обстановки в регионе. Для борьбы с данными явлениями необходимо радикальное улучшение в системе учета и сохранения лесных массивов и экосистем, включающее своевременное проведение

комплекса лесозащитных и лесовосстановительных мероприятий, усиление в первую очередь противопожарной пропаганды и реализацию разработанной на федеральном уровне нормативно-правовой базы по охране и управлению лесами.

Список литературы / References

Волков А.М., Яруллина И.Н., Сагитов Ш.З. (2013) Изменение климата на территории Республики Башкортостан: тенденции и последствия для биоты. *Башкирский экологический вестник*, 3–4: 46–50 [Volkov A.M., Yarullina I.N., Sagitov Sh. Z. (2013) Climate change on the territory of the Republic of Bashkortostan: trends and effects on biota. *Bashkir Ecological Bulletin* [Bashkirskii ekologicheskii vestnik], 3–4: 46–48 (in Russian)]

Голотовская А.В., Дегтев В.В., Корякин В.А. (2021) Научное обоснование инструментария экономической мотивации к полному освоению расчетной лесосеки на арендованных лесных участках. *Лесохозяйственная информация*, 2: 65–73 [Golotovskaya A.V., Degtev V.V., Koryakin V.A. (2021) Scientific substantiation of the toolkit of economic motivation for the full development of the allowable cut in leased forest areas. *Forestry Information* [Lesokhozyaistvennaya informatsiya], 2: 65–73 (in Russian)]

Готье С., Бернье П., Куулувайнен Т., Швиденко А., Щепашенко Д. (2016) Бореальные леса и глобальные изменения. *Устойчивое лесопользование*, 2: 2–7 [Gauthier S., Bernier P., Kuuluvainen T., Shvidenko A., Schepaschenko D. (2016) Boreal forest health and global change. *Sustainable Forest Management* [Ustoichivoe lesopol'zovanie], 2: 2–7 (in Russian)]

Далгалы Т. А., Гостькова Д. Ж. (2021) Незаконная рубка лесных насаждений: криминологический анализ правоприменительной практики. *Вестник Южно-Уральского государственного университета. Серия "Право"*, 21(1): 13–17 [Dalgaly T. A., Gostkova D. Zh. (2021) Illegal logging of forest plants: a criminological analysis of law enforcement practice. *Bulletin of South Ural State University. Series "Law"* [Vestnik Yuzhno-Ural'skogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya "Pravo"], 21(1): 13–17 (in Russian)]

Дубенок Н. Н., Лебедев А. В., Градусов В. М. (2023) Потенциальная продуктивность лесов Московского региона в связи с климатическими изменениями. *Природообустройство*, 5: 118–124 [Dubenok N. N., Lebedev A. V., Gradusov V. M. (2023) Potential productivity of forests of the Moscow region in connection with climatic changes. *Environmental Engineering* [Prirodoobustroistvo], 5: 118–124 (in Russian)]

Жила С. В., Фуряев И. В., Ковалева Н. М. (2023) Оценка запасов лесных горючих материалов в поврежденных полиграфом уссурийским пихтовых древостоях Красноярского края. *Сибирский лесной журнал*, 6: 76–84 [Zhila S. V., Furyaev I. V., Kovaleva N. M. (2023) Assessment of stocks of forest combustible materials in fir stands, damaged by the four-eyed fir bark beetle in Krasnoyarsk Krai. *Siberian Journal of Forest Science* [Sibirskii lesnoi zhurnal], 6: 76–84 (in Russian)]

Залесов С. В., Миронов М. П. (2004) *Обнаружение и тушение лесных пожаров*. Екатеринбург, Уральский государственный лесотехнический университет, 138 с. [Zalesov S. V., Mironov M. P. (2004) *Detecting and extinguishing forest fires*. Ekaterinburg, Ural State Forestry Engineering University, 138 p. (in Russian)]

Замолодчиков Д. Г., Карелин Д. В. (2011) Влияние климатических изменений на лесные земли России. *Жизнь Земли*, 33: 43–47 [Zamolodchikov D. G., Karelin D. V. (2011) Climatic change influence on forest lands in Russia. *Life of the Earth* [Zhizn' Zemli], 33: 43–47 (in Russian)]

Замолодчиков Д., Краев Г. (2016) Влияние изменений климата на леса России: зафиксированные воздействия и прогнозные оценки. *Устойчивое лесопользование*, 4: 23–31 [Zamolodchikov D., Kraev G. (2016) The impact of climate change on Russian forests: recorded impacts and predictive estimates. *Sustainable Forest Management* [Ustoichivoe lesopol'zovanie], 4: 23–31 (in Russian)]

Исаев А. С. (1998) Влияние массовых размножений насекомых-вредителей на леса бореальной зоны в условиях глобальных изменений климата. *Отчет о НИР № 96–04–48340. Российский фонд фундаментальных исследований* [Isaev A. S. (1998) Meaning of insect-pest mass outbreaks on boreal forests under global climate change. *Research Report No. 96–04–48340. Russian Foundation for Basic Research* (in Russian)]

Каткова Т. Е. (2011) Методические аспекты определения эффективности системы управления рисками в лесном хозяйстве. *Актуальные проблемы лесного комплекса*, 30: 23–27 [Katkova T. E. (2011) Methodology of assessing effectiveness of risk management in forestry. *Current Problems of the Forestry Complex* [Aktual'nye problemy lesnogo kompleksa], 30: 23–27 (in Russian)]

Каткова Т. Е. (2013) Риски в лесном хозяйстве: сущность и виды в современных условиях хозяйствования. *Проблемы анализа риска*, 10(2): 30–37 [Katkova T. E. (2013) Risk in forestry: its nature and types under modern economic conditions. *Issues of Risk Analysis* [Problemy analiza riska], 10(2): 30–37 (in Russian)]

Королева Т. С., Константинов А. В., Кушнир Е. А. (2016) Оценка влияния наблюдаемых эффектов климатической изменчивости на устойчивость лесных экосистем Российской Федера-

ции к угрозе массовых размножений вредителей и болезней леса. *Лесотехнический журнал*, 6(4): 67–79 [Koroleva T. S., Konstantinov A. V., Kushnir E. A. (2016) The impact of climate variability on the sustainability of Russian forest ecosystems from threat of increase pests and diseases. *Forestry Engineering Journal* [Lesotekhnicheskii zhurnal], 6(4): 67–79 (in Russian)]

Куплевацкий С. В., Шабалина Н. Н. (2020) Лесные пожары в Уральском федеральном округе и их влияние на экологию. *Леса России и хозяйство в них*, 4: 4–12 [Kuplevatskiy S. V., Shabalina N. N. (2020) Forest fires in the Ural Federal District and their impact on the environment. *Forests of Russia and Economy in Them* [Lesa Rossii i khozyaistvo v nikh], 4: 4–12 (in Russian)]

Курбатский Н. П. (1963) Пожарная опасность в лесу и ее измерение по местным шкалам. *Лесные пожары и борьба с ними*. Москва, Издательство АН СССР, с. 5–30 [Kurbatsky N. P. (1963) Fire danger in the forest and local scales of measurement. *Forest fires and their control*. Moscow, USSR Academy of Sciences, p. 5–30 (in Russian)]

Лесной план Курганской области на 2019–2028 годы (2019) Утвержден распоряжением Губернатора Курганской области от 03 апреля 2019 года № 40-П-р. Курган, 183 с. URL: <http://www.priroda.kurganobl.ru/assets/files/Les/2019/4/lesnoi%20plan%202019.pdf> (дата обращения: 15.04.24) [Kurgan Oblast Forest Agenda for the Period 2019–2028 (2019) Approved by Decree No. 40-P-r of the Governor of Kurgan Oblast, dated April 3, 2019. Kurgan, 183 p. URL: <http://www.priroda.kurganobl.ru/assets/files/Les/2019/4/lesnoi%20plan%202019.pdf> (date of access: 15.04.24) (in Russian)]

Лесной план Свердловской области на 2019–2028 годы (2019) Утвержден Указом Губернатора Свердловской области от 18 сентября 2019 г. N 450-УГ. Екатеринбург, 262 с. URL: <https://docs.cntd.ru/document/561550939/titles/6DO8KC> (дата обращения: 15.04.24) [Sverdlovsk Oblast Forest Agenda for the Period 2019–2028 (2019) Approved by Decree No. 450-UG of the Governor of Sverdlovsk Oblast, dated September 18, 2019. Ekaterinburg, 262 p. URL: <https://docs.cntd.ru/document/561550939/titles/6DO8KC> (date of access: 15.04.24) (in Russian)]

Лесной план Тюменской области на 2019–2028 годы (2019) Утвержден Указом Губернатора Тюменской области от 27 мая 2019 г. N 69. Тюмень, 329 с. URL: <https://docs.cntd.ru/document/561403103> (дата обращения: 15.04.24) [Tyumen Oblast Forest Agenda for the Period 2019–2028 (2019) Approved by Decree No. 69 of the Governor of Tyumen Oblast, dated May 27, 2019. Tyumen, 329 p. URL: <https://docs.cntd.ru/document/561403103> (date of access: 15.04.24) (in Russian)]

Лесной план Ханты-Мансийского автономного округа – Югры на 2019–2028 годы (2019) Утвержден постановлением Губернатора Ханты-Мансийского автономного округа – Югры от 25 января 2019 года N 2. Ханты-Мансийск, 247 с. URL: https://docs.cntd.ru/document/550339832?marker=2KCCS_2J§ion=text (дата обращения: 15.04.24) [Khanty-Mansiysk Autonomous Okrug – Ugra Forest Agenda for the Period 2019–2028 (2019) Approved by Decree No. 2 of the Governor of Khanty-Mansiysk Autonomous Okrug – Ugra, dated January 25, 2019. Khanty-Mansiysk, 247 p. URL: https://docs.cntd.ru/document/550339832?marker=2KCCS_2J§ion=text (date of access: 15.04.24) (in Russian)]

Лесной план Челябинской области на 2018–2027 годы (2017) Утвержден постановлением Губернатора Челябинской области от 29 декабря 2017 г. N 282. Челябинск, 572 с. URL: <https://docs.cntd.ru/document/446693694> (дата обращения: 15.04.24) [Chelyabinsk Oblast Forest Agenda for the Period 2018–2027 (2017) Approved by Decree No. 282 of the Governor of Chelyabinsk

Oblast, dated December 29, 2017. Chelyabinsk, 572 p. URL: <https://docs.cntd.ru/document/446693694> (date of access: 15.04.24) (in Russian)]

Лесной план Ямало-Ненецкого автономного округа на 2019–2028 годы (2019) Утвержден постановлением Губернатора Ямало-Ненецкого автономного округа от 22 февраля 2019 года N 19-ПГ. Салехард, 202 с. URL: <https://docs.cntd.ru/document/558817095> (дата обращения: 15.04.24) [Yamalo-Nenets Autonomous Okrug Forest Agenda for the Period 2019–2028 (2019) Approved by Decree No. 19-PG of the Governor of Yamalo-Nenets Autonomous Okrug, dated February 22, 2019. Salekhard, 202 p. URL: <https://docs.cntd.ru/document/558817095> (date of access: 15.04.24) (in Russian)]

Логинов В. Г., Игнатьева М. Н. (2017) Лесосырьевой потенциал Уральского федерального округа: состояние и использование. *Известия Уральского государственного горного университета*, 3: 102–107 [Loginov V. G., Ignat'eva M. N. (2017) Forest resources potential of the Ural Federal District: the state and utilization. *News of the Ural State Mining University [Izvestiya Ural'skogo gosudarstvennogo gornogo universiteta]*, 3: 102–107 (in Russian)]

Мелехов И. С. (1947) *Природа леса и лесные пожары*. Архангельск, ОГИЗ, 60 с. [Melekhov I. S. (1947) *Forest nature and forest fires*. Arkhangelsk, OGIZ, 60 p. (in Russian)]

Морковина С. С., Нетребская О. А. (2020) Кадровый потенциал в лесном хозяйстве и риск его утраты. *Повышение эффективности управления устойчивым развитием лесопромышленного комплекса. Материалы Всероссийской научной конференции, посвященной 90-летию Воронежского государственного лесотехнического университета имени Г. Ф. Морозова*. Яковлева Е. А., Платонов А. Д., Степанова Ю. Н., Титова Е. В. (ред.) Воронеж, Издательство “Знание-М”, с. 455–460 [Morkovina S. S., Netrebskaya O. A. (2020) Human resources in forestry and the risk of loss. *Enhancing management efficiency for sustainable development in the forest industry complex. Proceedings of the All-Russian Scientific Conference dedicated to the 90th anniversary of Voronezh State University of Forestry and Technologies named after G. F. Morozov*. Yakovleva E. A., Platonov A. D., Stepanova Yu. N., Titova E. V. (Eds.) Voronezh, Znanie-M, p. 455–460 (in Russian)]

Об утверждении классификации природной пожарной опасности лесов и классификации пожарной опасности в лесах в зависимости от условий погоды: приказ Федерального агентства лесного хозяйства Российской Федерации от 5 июля 2011 г., № 287 [On the Approval of the Classification of Natural Fire Danger in Forests and the Classification of Fire Danger in Forests Depending on Weather Conditions: Order No. 287 of the Federal Forestry Agency of the Russian Federation, dated July 5, 2011 (in Russian)]

Об утверждении Перечня лесорастительных зон Российской Федерации и Перечня лесных районов Российской Федерации: Приказ Министерства природных ресурсов и экологии Российской Федерации от 18 августа 2014 года № 367 с изменениями от 02 августа 2023 года. URL: <https://docs.cntd.ru/document/420224339> (дата обращения: 15.04.24) [On the Approval of the List of Forest Vegetation Zones of the Russian Federation and the List of Forest Regions of the Russian Federation: Order No. 367 of the Ministry of Natural Resources and Environment of the Russian Federation, dated August 18, 2014 with amendments dated August 2, 2023 URL: <https://docs.cntd.ru/document/420224339> (date of access: 15.04.24) (in Russian)]

Петров И. А., Шушпанов А. С., Голуков А. С., Двинская М. Л., Харук В. И. (2023) Горимость сосняков Средней Сибири в условиях меняющегося климата. *Сибирский экологический жур-*

нал, 30(1): 46–59 [Petrov I. A., Shushpanov A. S., Golyukov A. S., Dvinskaya M. L., Kharuk V. I. (2023) Wildfire dynamics in pine forests of central Siberia in a changing climate. *Contemporary Problems of Ecology*, 16(1): 36–46]

Пожары и пожарная безопасность в 2006 году (2007) *Статистический сборник*. Копылов Н. П. (ред.) Москва, ВНИИПО, 137 с. [*Fires and fire safety in 2006* (2007) *Statistical collection*. Kopylov N. P. (Ed.) Moscow, All-Russia Research Institute for Fire Protection, 137 p. (in Russian)]

Пожары и пожарная безопасность в 2007 году (2008) *Статистический сборник*. Копылов Н. П. (ред.) Москва, ВНИИПО, 137 с. [*Fires and fire safety in 2007* (2008) *Statistical collection*. Kopylov N. P. (Ed.) Moscow, All-Russia Research Institute for Fire Protection, 137 p. (in Russian)]

Пожары и пожарная безопасность в 2008 году (2009) *Статистический сборник*. Копылов Н. П. (ред.) Москва, ВНИИПО, 137 с. [*Fires and fire safety in 2008* (2009) *Statistical collection*. Kopylov N. P. (Ed.) Moscow, All-Russia Research Institute for Fire Protection, 137 p. (in Russian)]

Пожары и пожарная безопасность в 2009 году (2010) *Статистический сборник*. Копылов Н. П. (ред.) Москва, ВНИИПО, 135 с. [*Fires and fire safety in 2009* (2010) *Statistical collection*. Kopylov N. P. (Ed.) Moscow, All-Russia Research Institute for Fire Protection, 135 p. (in Russian)]

Пожары и пожарная безопасность в 2010 году (2011) *Статистический сборник*. Климин В. И. (ред.) Москва, ВНИИПО, 140 с. [*Fires and fire safety in 2010* (2011) *Statistical collection*. Klimkin V. I. (Ed.) Moscow, All-Russia Research Institute for Fire Protection, 140 p. (in Russian)]

Пожары и пожарная безопасность в 2011 году (2012) *Статистический сборник*. Климин В. И. (ред.) Москва, ВНИИПО, 137 с. [*Fires and fire safety in 2011* (2012) *Statistical collection*. Klimkin V. I. (Ed.) Moscow, All-Russia Research Institute for Fire Protection, 137 p. (in Russian)]

Пожары и пожарная безопасность в 2012 году (2013) *Статистический сборник*. Климин В. И. (ред.) Москва, ВНИИПО, 137 с. [*Fires and fire safety in 2012* (2013) *Statistical collection*. Klimkin V. I. (Ed.) Moscow, All-Russia Research Institute for Fire Protection, 137 p. (in Russian)]

Пожары и пожарная безопасность в 2013 году (2014) *Статистический сборник*. Климин В. И. (ред.) Москва, ВНИИПО, 137 с. [*Fires and fire safety in 2013* (2014) *Statistical collection*. Klimkin V. I. (Ed.) Moscow, All-Russia Research Institute for Fire Protection, 137 p. (in Russian)]

Пожары и пожарная безопасность в 2014 году (2015) *Статистический сборник*. Матюшин А. В. (ред.) Москва, ВНИИПО, 124 с. [*Fires and fire safety in 2014* (2015) *Statistical collection*. Matyushin A. V. (Ed.) Moscow, All-Russia Research Institute for Fire Protection, 124 p. (in Russian)]

Пожары и пожарная безопасность в 2015 году (2016) *Статистический сборник*. Матюшин А. В. (ред.) Москва, ВНИИПО, 124 с. [*Fires and fire safety in 2015* (2016) *Statistical collection*. Matyushin A. V. (Ed.) Moscow, All-Russia Research Institute for Fire Protection, 124 p. (in Russian)]

Пожары и пожарная безопасность в 2016 году (2017) *Статистический сборник*. Гордиенко Д. М. (ред.) Москва, ВНИИПО, 124 с. [*Fires and fire safety in 2016* (2017) *Statistical collection*. Gordienko D. M. (Ed.) Moscow, All-Russia Research Institute for Fire Protection, 124 p. (in Russian)]

Пожары и пожарная безопасность в 2017 году (2018) *Статистический сборник*. Гордиенко Д. М. (ред.) Москва, ВНИИПО, 125 с. [*Fires and fire safety in 2017* (2018) *Statistical collection*. Gordienko D. M. (Ed.) Moscow, All-Russia Research Institute for Fire Protection, 125 p. (in Russian)]

Пожары и пожарная безопасность в 2018 году (2019) *Статистический сборник*. Гордиенко Д. М. (ред.) Москва, ВНИИПО, 125 с. [*Fires and fire safety in 2018* (2019) *Statistical collection*. Gordienko D. M. (Ed.) Moscow, All-Russia Research Institute for Fire Protection, 125 p. (in Russian)]

Пожары и пожарная безопасность в 2019 году (2020) *Статистический сборник*. Гордиенко Д. М. (ред.) Москва, ВНИИПО, 80 с. [*Fires and fire safety in 2019* (2020) *Statistical collection*. Gordienko D. M. (Ed.) Moscow, All-Russia Research Institute for Fire Protection, 80 p. (in Russian)]

Пожары и пожарная безопасность в 2020 году (2021) *Статистический сборник*. Гордиенко Д. М. (ред.) Москва, ВНИИПО, 112 с. [*Fires and fire safety in 2020* (2021) *Statistical collection*. Gordienko D. M. (Ed.) Moscow, All-Russia Research Institute for Fire Protection, 112 p. (in Russian)]

Пожары и пожарная безопасность в 2022 году (2023) *Информационно-аналитический сборник*. Балашиха, ФГБУ ВНИИПО МЧС России, 80 с. [*Fires and fire safety in 2022* (2023) *Information and analytical collection*. Balashikha, All-Russia Research Institute for Fire Protection, 80 p. (in Russian)]

Прядилина Н. К., Зиновьева И. С., Нечеухина Н. С. (2022) О незаконных рубках в Уральском федеральном округе. *Вестник Алтайской академии экономики и права*, 3–1: 106–113 [Pryadilina N. K., Zinovieva I. S., Necheukhina N. S. (2022) About illegal logging in the Ural Federal District. *Bulletin of the Altai Academy of Economics and Law* [Vestnik Altaiskoi akademii ekonomiki i prava], 3–1: 106–113 (in Russian)]

Рослесозащита: лесопатологическая ситуация на территории Уральского федерального округа в 1-й половине 2024 года обострится (новость размещена на сайте 11.01.2024) URL: <https://rcfh.ru/presscenter/novosti/roslesozashchita-lesopatologicheskaya-situatsiya-na-territorii-uralskogo-federalnogo-okruga-v-1-y-po/> (дата обращения: 04.04.2024) [Roslesozashchita: the forest health status in the Ural Federal District will worsen in the first half of 2024 (the news is posted on the website 11.01.2024) URL: <https://rcfh.ru/presscenter/novosti/roslesozashchita-lesopatologicheskaya-situatsiya-na-territorii-uralskogo-federalnogo-okruga-v-1-y-po/> (access date: 04.04.2024) (in Russian)]

Рубцов В. В., Уткина И. А. (2019) Реакция лесных насекомых-филлофагов на современное изменение климата. *Лесоведение*, 5: 375–384 [Rubtsov V. V., Utkina I. A. (2020) Response of forest phyllophagous insects to climate change. *Contemporary Problems of Ecology*, 13(7): 780–787]

Секерин И. М., Ерицов А. М., Залесов С. В. (2022) Анализ фактической горимости лесов Уральского федерального округа и пути ее снижения. *Международный научно-исследовательский журнал*, 1–1: 129–133 [Sekerin I. M., Eritsov A. M., Zalesov S. V. (2022) Analysis of the actual burning of the forests in the Ural Federal District and ways to reduce it. *International Research Journal* [Mezhdunarodnyi nauchno-issledovatel'skii zhurnal], 1–1: 129–133 (in Russian)]

Секерин И. М., Ерицов А. М., Кректунов А. А., Юдина П. С., Годовалов Г. А. (2023) Динамика количества лесных пожаров и пройденной ими площади в Уральском федеральном округе. *Леса России и хозяйство в них*, 2: 24–32 [Sekerin I. M., Yeritsov A. M., Krektunov A. A., Yudina P. S., Godovalov G. A. (2023) Dynamics of the number of forest fires and the area covered by them in the Ural Federal District. *Forests of Russia and Economy in Them* [Lesa Rossii i khozyaistvo v nikh], 2: 24–32 (in Russian)]

Селиховкин А. В., Гниненко Ю. И. (2023) Вспышки массового размножения насекомых-филлофагов в лесах северо-запада европейской части России. *Лесоведение*, 2: 102–115 [Selikhovkin A. V., Gninenko Yu. I. (2023) Mass reproduction outbreaks of the phyllophagous insects in forests of the north-west of the European part of Russia. *Russian Journal of Forest Science* [Lesovedenie], 2: 102–115 (in Russian)]

Селиховкин А. В., Поповичев Б. Г., Мандельштам М. Ю., Алексеев А. С. (2023) Роль стволовых вредителей в изменении состояния хвойных лесов на северо-западе европейской части России. *Лесоведение*, 3: 304–321 [Selikhovkin A. V., Popovichev B. G., Mandel'shtam M. Yu., Alekseyev A. S. (2023) The role of the stem pests in changing the condition of coniferous forests of the north-west of the European part of Russia. *Russian Journal of Forest Science* [Lesovedenie], 3: 304–321 (in Russian)]

Селиховкин А. В., Смирнов А. П. (2015) Лесные пожары, вредители и болезни леса: проблемы и решения. *Биосфера*, 7(3): 315–320 [Selikhovkin A. V., Smirnov A. P. (2015) Forest fires, pests and diseases: problems and solutions. *Biosphere* [Biosfera], 7(3): 315–320 (in Russian)]

Третий оценочный доклад об изменениях климата и их последствиях на территории Российской Федерации (2022) Катцов В. М. (ред.) Санкт-Петербург, Научно-технологический институт, Росгидромет, 676 с. [Third assessment report on climate change and its consequences in the Russian Federation (2022) Katsov V. M. (Ed.) St. Petersburg, Naukoemkie tekhnologii, Rosgidromet, 676 p. (in Russian)]

Третьяков П. Д., Пономарев Е. И. (2023) Горимость арктической зоны Сибири в условиях климатических изменений XX – начала XXI вв. *Сибирский лесной журнал*, 6: 17–31 [Tretyakov P. D., Ponomarev E. I. (2023) Wildfires of the arctic zone of Siberia under the conditions of climatic changes of the XX – early XXI centuries. *Siberian Journal of Forest Science* [Sibirskii lesnoi zhurnal], 6: 17–31 (in Russian)]

Уткина И. А., Рубцов В. В. (2009) Изменение климата и его последствия для взаимоотношений фитофагов с растениями. *Лесной вестник*, 5: 165–176 [Utkina I. A., Rubcov V. V. (2009) Climate change and its consequences for interactions between herbivores and plants. *Forestry Bulletin* [Lesnoi vestnik], 5: 165–176 (in Russian)]

Уткина И. А., Рубцов В. В. (2017) Современные представления о влиянии изменений климата на взаимодействие лесных деревьев и насекомых-фитофагов. *Лесной вестник*, 21(6): 5–12 [Utkina I. A., Rubtsov V. V. (2017) Modern ideas about the impact of climate change on interactions of forest trees and phytophagous insects. *Forestry Bulletin* [Lesnoi vestnik], 21(6): 5–12]

Чебакова Н. М. (2006) Возможная трансформация растительного покрова Сибири при различных сценариях изменения климата: дисс. ... д-ра биол. наук. Красноярск, 60 с. [Chebakova N. M. (2006) Possible transformation of the vegetation cover of Siberia under various climate change scenarios. Dissertation for the degree of Doctor of Biological Sciences. Krasnoyarsk, 60 p. (in Russian)]

Шамин С. И., Бухонова Л. К., Санина А. Т. (2019) Сведения об опасных и неблагоприятных гидрометеорологических явлениях, которые нанесли материальный и социальный ущерб на территории России. Патент № 2019621326 [Shamin S. I., Bukhonova L. K., Sanina A. T. (2019) Data on hazardous and adverse hydrometeorological phenomena that caused material and social damage in Russia. Patent No. 2019621326 (in Russian)]

Швиденко А. З., Щепашенко Д. Г. (2013) Климатические изменения и лесные пожары в России. *Лесоведение*, 5: 50–61 [Shvidenko A. Z., Schepaschenko D. G. (2013) Climate change and wildfires in Russia. *Contemporary Problems of Ecology*, 6(7): 683–692]

Швиденко А. З., Щепашенко Д. Г., Краксер Ф., Онучин А. А. (2017) Переход к устойчивому управлению лесами России: теоретико-методические предпосылки. *Сибирский лесной журнал*, 6: 3–25 [Shvidenko A. Z., Schepaschenko D. G., Krahner F., Onuchin A. A. (2017) Transition

to sustainable forest management in Russia: theoretical and methodological backgrounds. *Siberian Journal of Forest Science* [Sibirskii lesnoi zhurnal], 6: 3–25 (in Russian)]

Шутов И. В. (2007) *Остановить деградацию лесного хозяйства России!* Москва, Лесная страна, 227 с. [Shutov I. V. (2007) *Stop degradation of forestry in Russia!* Moscow, Lesnaya strana, 227 p. (in Russian)]

Allen C. D., Macalady A. K., Chenchouni H., Bachelet D., McDowell N., Vennetier M., Kitzberger T., Rigling A., Breshears D. D., Hogg E. H., Gonzalez P., Fensham R., Zhang Z., Castro J., Demidova N., Lim J. H., Allard G., Running S. W., Semerci A., Cobb N. (2010) A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management*, 259(4): 660–684

Ameray A., Bergeron Y., Valeria O., Girona M. M., Cavard X. (2021) Forest carbon management: a review of silvicultural practices and management strategies across boreal, temperate and tropical forests. *Current Forestry Reports*, 7(4): 245–266

Anderegg W. R. L., Hicke J. A., Fisher R. A., Allen C. D., Aukema J., Bentz B., Hood S., Lichstein J. W., Macalady A. K., McDowell N., Pan Y., Raffa K., Sala A., Shaw J. D., Stephenson N. L., Tague C., Zeppel M. (2015) Tree mortality from drought, insects, and their interactions in a changing climate. *New Phytologist*, 208(3): 674–683

Appiagyei B. D., Belhoucine-Guezouguli L., Bessah E., Morsli B., Fernandes P. A. M. (2022) A review on climate change impacts on forest ecosystem services in the Mediterranean Basin. *Journal of Landscape Ecology*, 15(1): 1–26

Barichivich J., Osborn T. J., Harris I., van der Schrier G., Jones P. D. (2022) Monitoring global drought using the self-calibrating Palmer Drought Severity Index [in “State of the Climate in 2021”]. *Bulletin of the American Meteorological Society*, 103(8): S 66–S 67

Burrell A. L., Sun Q., Baxter R., Kukavskaya E. A., Zhila S., Shestakova T., Rogers B. M., Kaduk J., Barrett K. (2022) Climate change, fire return intervals and the growing risk of permanent forest loss in boreal Eurasia. *Science of the Total Environment*, 831: 154885

Epstein H. E., Beringer J., Gould W. A., Lloyd A. H., Thompson C. D., Chapin III F. S., Michaelson G. J., Ping C. L., Rupp T. S., Walker D. A. (2004) The nature of spatial transitions in the Arctic. *Journal of Biogeography*, 31(12): 1917–1933

Flannigan M., Stocks B., Turetsky M., Wotton M. (2009) Impacts of climate change on fire activity and fire management in the circumboreal forest. *Global Change Biology*, 15(3): 549–560

Gonzalez P., Neilson R. P., Lenihan J. M., Drapek R. J. (2010) Global patterns in the vulnerability of ecosystems to vegetation shifts due to climate change. *Global Ecology and Biogeography*, 19(6): 755–768

IPCC, 2014: *Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Core Writing Team, Pachauri R. K., Meyer L. A. (Eds.) IPCC, Geneva, Switzerland, 151 p.

IPCC, 2021: *Summary for Policymakers. Climate Change 2021: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Masson-Delmotte V., Zhai P., Pirani A., Connors S. L., Péan C., Berger S., Caud N., Chen Y., Goldfarb L., Gomis M. I., Huang M., Leitzell K., Lonnoy E., Matthews J. B. R., Maycock T. K., Waterfield T., Yelekçi O., Yu R., Zhou B. (Eds.) Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, p. 3–32

Isaev A. S., Soukhovolsky V. G., Tarasova O. V., Palnikova E. N., Kovalev A. V. (2017) *Forest insect population dynamics, outbreaks, and global warming effects*. Wiley – Scrivener Publishing, 286 p.

Johnson D. M., Haynes K. J. (2023) Spatiotemporal dynamics of forest insect populations under climate change. *Current Opinion in Insect Science*, 56: 101020

Kharuk V. I., Im S. T., Petrov I. A., Golyukov A. S., Ranson K. J., Yagunov M. N. (2017) Climate-induced mortality of Siberian pine and fir in the Lake Baikal watershed, Siberia. *Forest Ecology and Management*, 384: 191–199

Kharuk V. I., Ponomarev E. I., Ivanova G. A., Dvinskaya M. L., Coogan S. C. P., Flannigan M. D. (2021) Wildfires in the Siberian taiga. *Ambio*, 50(11): 1953–1974

Kukavskaya E. A., Shvetsov E. G., Buryak L. V., Tretyakov P. D., Groisman P. Ya. (2023) Increasing fuel loads, fire hazard, and carbon emissions from fires in central Siberia. *Fire*, 6(2): 63

Lehmann P., Ammunet T., Barton M., Battisti A., Eigenbrode S. D., Jepsen J. U., Kalinkat G., Neuvonen S., Niemelä P., Terblanche J. S., Økland B., Björkman C. (2020) Complex responses of global insect pests to climate warming. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 18(3): 141–150

Leskinen P., Lindner M., Verkerk P. J., Nabuurs G. J., Van Brusselen J., Kulikova E., Hasegawa M., Lerink B. (Eds.) (2020) *Russian forests and climate change. What science can tell us II*. European Forest Institute, 138 p.

Nunes L. J. R., Meireles C. I. R., Pinto Gomes C. J., Almeida Ribeiro N. M. C. (2020) Forest contribution to climate change mitigation: Management oriented to carbon capture and storage. *Climate*, 8(2): 21

Palmer W. C. (1965) *Research paper No. 45. Meteorological drought*. Washington, U. S. Department of Commerce, Weather Bureau, 58 p.

Paulsen J., Körner C. (2014) A climate-based model to predict potential treeline position around the globe. *Alpine Botany*, 124(1): 1–12

Pureswaran D. S., Roques A., Battisti A. (2018) Forest insects and climate change. *Current Forestry Reports*, 4(2): 35–50

Schaphoff S., Reyer C. P. O., Schepaschenko D., Gerten D., Shvidenko A. (2016) Tamm Review: Observed and projected climate change impacts on Russia's forests and its carbon balance. *Forest Ecology and Management*, 361: 432–444

Soukhovolsky V. G., Kovalev A. V., Ivanova Yu. D., Tarasova O. V., Tsikalova P. E. (2024) Estimates of carbon flows in forest stands during a forest insect outbreaks. *Biology Bulletin*, 51(Suppl 3): S 453–S 465

Speed J. D. M., Martinsen V., Hester A. J., Holand Ø., Mulder J., Mysterud A., Austrheim G. (2015) Continuous and discontinuous variation in ecosystem carbon stocks with elevation across a treeline ecotone. *Biogeosciences*, 12(5): 1615–1627

Szyniszewska A. M., Akrivou A., Björklund N., Boberg J., Bradshaw C., Damus M., Gardi C., Hanea A., Kriticos J., Maggini R., Musolin D. L., MacLeod A. (2024) Beyond the present: How climate change is relevant to pest risk analysis. *EPPO Bulletin*, 54(S 1): 20–37

Walther G.-R., Post E., Convey P., Menzel A., Parmesan C., Beebee T. J. C., Fromentin J.-M., Hoegh-Guldberg O., Bairlein F. (2002) Ecological responses to recent climate change. *Nature*, 416(6879): 389–395

EDN: WNFTVL

УДК 543.57+543.544.45

Physico-Chemical Characterization of Damaged Scots Pine Needles

Sergei R. Loskutov,
Olga A. Shapchenkova*, Lilit K. Kazaryan,
Antonina A. Aniskina and Natalia V. Astrakhantseva
*V. N. Sukachev Institute of Forest SB RAS –
Separate Subdivision of the Federal Research Center
“Krasnoyarsk Science Center SB RAS”
Krasnoyarsk, Russian Federation*

Received 25.12.2024, received in revised form 15.12.2025, accepted 16.12.2025

Abstract. Suburban pine forests (*Pinus sylvestris* L.) in large industrial centers experience negative anthropogenic impacts in addition to natural biotic and abiotic factors. This paper presents for the first time the results of a comparative analysis of healthy and damaged needles (withering and showing signs of spotted chlorosis) based on parameters of sample thermodegradation under non-isothermal conditions (thermogravimetry) and chromatograms of volatile organic compounds (chromatography-mass spectrometry). Thermogravimetry data and activation energy values for the thermal degradation of damaged needles indicate an increase in the relative content of the aromatic component (lignin and other polyphenols) and lignin fragmentation, as well as a decrease in the proportion of the inorganic component. The chromatograms of healthy needles, needles affected by spotted chlorosis and withered needles revealed 84, 85 and 77 volatile organic compounds, respectively. Monoterpenes were the predominant volatile organic compounds in all samples studied. Damaged needles showed a higher relative content of monoterpenes and a lower proportion of sesquiterpenes and oxygen-containing compounds. Needles affected by spotted chlorosis had significantly higher contents of aromadendrene, β -pinene, δ -3-carene, while withered needles were enriched in borneol and o-cymene compared to healthy needles. However, overall, the content of most volatile organic compounds in damaged conifers decreased. The methods of thermogravimetry and chromatography-mass spectrometry are expressive, require no complex sample preparation, and can be recommended for monitoring vegetation stress.

Keywords: pine needles, damage, thermogravimetry, gas chromatography.

© Siberian Federal University. All rights reserved

This work is licensed under a Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0 International License (CC BY-NC 4.0).

* Corresponding author E-mail address: shapchenkova@mail.ru

ORCID: 0000-0002-3779-8752 (Loskutov S.); 0000-0002-1392-5171 (Shapchenkova O.); 0009-0003-3469-9200 (Kazaryan L.); 0000-0002-2696-0267 (Aniskina A.); 0000-0001-6014-2148 (Astrakhantseva N.)

Acknowledgements. The study was carried out within the framework of the Basic Project of the Federal Research Center “Krasnoyarsk Science Center of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences” FWES-2024–0028.

Citation: Loskutov S. R., Shapchenkova O. A., Kazaryan L. K., Aniskina A. A., Astrakhanseva N. V. Physico-chemical characterization of damaged Scots pine needles. J. Sib. Fed. Univ. Biol., 2025, 18(4), 484–502. EDN: WNFTVL



Физико-химическая характеристика поврежденной хвои сосны обыкновенной

С. Р. Лоскутов, О. А. Шапченкова,
Л. К. Казарян, А. А. Анискина, Н. В. Астраханцева
*Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН –
обособленное подразделение Федерального научного центра
«Красноярский научный центр СО РАН»
Российская Федерация, Красноярск*

Аннотация. Пригородные сосновые насаждения (*Pinus sylvestris* L.) крупных промышленных центров испытывают негативное техногенное воздействие, «добавленное» к естественным биотическим и абиотическим факторам. В данной работе представлен сравнительный анализ здоровой и поврежденной (с признаками пятнистого хлороза и усыхания) хвои на основе параметров термодеструкции в неизотермических условиях (термогравиметрия) и хроматограмм летучих органических веществ (хромато-масс-спектрометрия). Данные термогравиметрии и величины энергии активации термодеструкции поврежденной хвои свидетельствуют о возрастании относительного содержания ароматической составляющей (лигнин и другие полифенолы) и фрагментации лигнина, а также о снижении доли минеральных веществ. Хроматограммы здоровой хвои включали 84 индивидуальных соединения, хвои с признаками пятнистого хлороза – 85, усыхающей хвои – 77. В составе летучих органических веществ всех исследованных образцов преобладали монотерпены. Поврежденная хвоя показала более высокое относительное содержание монотерпенов и пониженное – сескви- и кислородсодержащих терпенов. По сравнению со здоровой хвоей, хвоя с признаками пятнистого хлороза характеризовалась значительно более высоким содержанием аромадендрена, β -пинена, δ -3-карена, а усыхающая хвоя – борнеола и о-цимена. Однако в целом содержание большинства летучих органических веществ в поврежденной хвое снизилось. Используемые методы не требуют сложной пробоподготовки, являются весьма экспрессными и могут быть рекомендованы для мониторинга растительности, испытывающей стресс.

Ключевые слова: хвоя сосны, повреждение, термогравиметрия, газовая хроматография.

Благодарности. Исследование выполнено в рамках Базового проекта ФИЦ КНЦ СО РАН FWES-2024–0028.

Цитирование: Лоскутов С. Р. Физико-химическая характеристика поврежденной хвои сосны обыкновенной / С. Р. Лоскутов, О. А. Шапченкова, Л. К. Казарян, А. А. Анискина, Н. В. Астраханцева // Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология, 2025. 18(4). С. 484–502. EDN: WNFTVL

Введение

С ростом численности населения мира параллельно растущая индустриальная деятельность приводит к опасному загрязнению окружающей среды, аккумуляции вредных веществ как дикими, так и сельскохозяйственными растениями, тканями животных и т.д., приводя к ухудшению экологического баланса. Это обуславливает интерес ученых к исследованию различных аспектов данной проблемы.

Одним из важных направлений является исследование состояния древесных растений в условиях техногенного и биотического стрессов, часто взаимно обуславливающих друг друга. В рамках этого направления приоритет, как правило, отдается изучению реакции фотосинтетической системы и в целом реакции листьев (хвои) как «ключевого» органа жизнедеятельности растения на негативное воздействие окружающей среды. Как в нашей стране, так и за рубежом значительное внимание уделяется хвое сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.).

Следует отметить, что воздействие абиотического стресса на анатомо-морфологическое строение хвои *P. sylvestris* достаточно хорошо освещено в литературе. Так, А. Н. Хох и В. Б. Звягинцев (2021) выявили характерные для сосны обыкновенной изменения морфолого-анатомической структуры хвои (длины, ширины, толщины, массы одной хвоинки, площади поперечного сечения хвои, площади центрального цилиндра, длины устьиц, ширины устьиц, количества устьиц, диаметра смоляных каналов, количества смоляных каналов), которые дают возможность надежно выявлять антропогенное воздействие, связанное с загрязнением мест

произрастания сосны обыкновенной, а потому могут быть рекомендованы для биоиндикации уровня загрязнения городской среды.

Сходное исследование опубликовано О. Н. Тюкавиной с соавторами (Tyukavina et al., 2019), где рассмотрены адаптивные характеристики хвои сосны, связанные с возрастом на фоне разной сухости и бедности почвы. Выявлена вариабельность длины хвои. Вместе с тем тенденций изменения ширины и толщины хвои в зависимости от условий выращивания не установлено. Отмечается, что площадь хвои в сосновых лесах с оптимальным водным режимом почв (черничного, брусничного типа) колеблется в пределах 112–124 мм², а в экстремальных условиях произрастания площадь хвои сосны сокращается на 27–33 %.

Л. Н. Скрипальщикова и др. (2016) исследовали изменения морфолого-анатомических характеристик и флуктуирующей асимметрии хвои сосновых древостоев, произрастающих под влиянием промышленных выбросов г. Красноярск, содержащих медь, никель, цинк, кобальт, алюминий, кадмий, свинец, фтор и серу. Авторы отметили тенденцию к уменьшению внешних размеров хвои и размеров ее внутренних структур по сравнению с фоновыми показателями. Адаптация морфологической и анатомической структур физиологически активной хвои к изменяющейся среде осуществляется через компенсаторный механизм. Установлено наличие значимых связей (корреляций) между содержанием в хвое алюминия и фтора и морфолого-анатомическими показателями.

Выбросы Братского алюминиевого завода оказали значительное влияние на анатоми-

ческие и морфологические параметры хвои *P. sylvestris*. Установлено уменьшение площади поперечного сечения хвои, центрального цилиндра и сосудистых пучков, а также толщины наружной защитной ткани и мезофилла, диаметра смоляных протоков. Морфологические изменения включали уменьшение линейных параметров хвои и побегов, их массы и количества хвоинок на побегах (Kalugina et al., 2024).

Установлено, что количественный и качественный состав вторичных метаболитов хвои (низкомолекулярных алифатических кислот, терпенов и полифенолов) отражает реакцию деревьев на стрессовое техногенное и биотическое воздействие, которая зависит от интенсивности воздействия стрессора (Фуксман, 1999; Kazlauskas et al., 2011; Alaoui et al., 2020; Foti et al., 2020; Magdziak et al., 2021).

В условиях техногенного загрязнения происходит снижение соотношения белковой и небелковой фракций азота в хвое *P. sylvestris*, уменьшение содержания общего фосфора и его кислоторастворимой фракции, хлорофиллов и каротиноидов; увеличивается содержание аскорбиновой кислоты, водорастворимых фенольных соединений, водо- и спирторастворимых белков (Калугина и др., 2018).

Результаты исследования, представленные в работе З. Магдзяк и др. (Magdziak et al., 2021), показывают, как среда произрастания оказывает влияние на содержание органических соединений хвои. Отмечено, что содержание низкомолекулярных органических кислот в хвое и корнях значительно превышает их концентрацию в других тканях деревьев, произрастающих на загрязненных участках, что свидетельствует о важности изучения этих соединений (в частности, в хвое *P. sylvestris*) как агентов, выполняющих за-

щитные функции. Соединения фенольного профиля хвои, которые не участвуют в синтезе лигнина, функционируют как лиганды, обеспечивая защиту тканей по антиоксидантному механизму. Авторы наблюдали повышенное содержание β -пинена, борнилацетата, трициклена, D-лимонена, камфена, α -мирцена, гермакрена D в хвое сосны *P. sylvestris*, произрастающей на хвостохранилищах.

В работе В. Фоти и др. (Foti et al., 2020) приводятся результаты анализа синтеза терпенов калабрийской сосной (*Pinus nigra* subsp. *laricio* (Poiret) Maire) как отклика на негативное биотическое воздействие шелкопряда (*Thaumetopoea pityocampa*). Среди летучих терпеноидов, выделяемых сосновой хвоей, борнилацетат наиболее часто и избирательно ассоциировался с заражением. Содержание борнилацетата увеличивалось в период наиболее интенсивной трофической активности гусениц (дефолиация) и снижалось после этого.

Из анализа литературы по обсуждаемой теме следует, что основная тенденция в исследованиях влияния стресса на хвою сосны заключается в оценке изменения анатомо-морфологических параметров и фотосинтетических функций хвои (включая содержание и соотношение фотосинтетических пигментов – хлорофиллов, каротиноидов), а также качественного и количественного состава вторичных метаболитов. В данной работе, наряду с анализом вторичных метаболитов, предпринята попытка применить экспрессный метод – термогравиметрию для исследования поврежденной хвои сосны с признаками хлороза и усыхания, которые наблюдались в одном насаждении. Преимущество этого подхода заключается в минимальной пробоподготовке, экспрессности измерений и информативности результатов. Цель исследования – оценка изменения химического со-

става поврежденной хвои сосны обыкновенной по параметрам термического разложения и анализу летучих органических веществ.

Материалы и методы

Отбор и подготовка образцов

Объектом нашего исследования были пригородные сосновые фитоценозы г. Красноярска, длительное время подвергающиеся техногенным и рекреационным нагрузкам, которые часто сопровождаются негативным биотическим воздействием на различные органы и ткани деревьев – листья, корневую систему, меристематические и проводящие ткани.

Изучали хвою сосны обыкновенной (*P. sylvestris*) с наиболее часто встречающимися признаками повреждения у взрослых деревьев – пятнистый хлороз и усыхание. Хвою с признаками пятнистого хлороза (ПХ) и усыхания (УХ) сравнивали со здоровой хвоей (ЗХ) (рис. 1).

В качестве физико-химических показателей повреждений хвои использовали характеристики термодеструкции образцов, полученные в результате их термогравиметрии: особенности ТГ (термогравиметрической) и ДТГ (дифференциальной термогравиметрической) кривых (контуров), профилей потери массы, результатов деконволюции ДТГ-контуров, энергии активации реакций термического разложения вещества хвои,

а также компонентный состав летучих органических веществ (ЛОВ) по результатам хромато-масс-спектрометрии.

Образцы для исследования заготавливали в начале августа 2022 года в сосняках VI класса возраста, располагающихся северо-восточнее г. Красноярска в направлении основного переноса промышленных выбросов города.

С нижних ветвей сосны обыкновенной отбирали хвою трех видов: без видимых повреждений, с желтыми пятнами и с усыхающими кончиками (рис. 1). Хвоя держалась на ветках 5–6 лет. Отмечено присутствие тли, хермеса, пауков и других насекомых.

Средний образец соответствующих видов хвои готовили по методу квартования (Оболенская и др., 1991). Одну часть хвоинок каждого вида хранили в холодильнике до газохроматографического анализа, другую – кондиционировали до воздушно-сухого состояния и затем размалывали, избегая нагрева. Для проведения термического анализа использовали фракцию измельченного образца 0,3–0,5 мм.

Термогравиметрия (ТГ)

Термогравиметрию образцов осуществляли с помощью аналитической системы TG 209 F1 («NETZSCH», ФРГ). Измерения проводили в окислительной среде (расход



Рис. 1. Образцы хвои сосны (*Pinus sylvestris* L.): 1 – контроль (здоровая хвоя – ЗХ), 2 – с признаками усыхания (УХ), 3 – с признаками пятнистого хлороза (ПХ)

Fig. 1. Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) needle samples: 1 – control (healthy needles – HN), 2 – WN (withering needles), 3 – SN (needles with spotted chlorosis)

продувочного и защитного газа (воздуха) 20 мл/мин), скорость нагрева 10 °С/мин от 25 до 700 °С. Повторность измерений двукратная. Обработка данных проводилась с помощью пакета программ «Netzsch Proteus Thermal Analysis. 4.8.4».

Основным кинетическим параметром, позволяющим дифференцировать исследуемые объекты и/или стадии процесса термодеструкции, является кажущаяся энергия активации (E_a). Реакции термического разложения лигноцеллюлозных материалов протекают по механизму близкому к первому порядку, поэтому для расчета E_a по термогравиметрическим кривым часто используется кинетическая модель Бройдо (Broido, 1969):

$$\ln[-\ln(1 - \alpha)] = \frac{E_a}{RT} + \ln\left(\frac{ART_m^2}{\beta E_a}\right),$$

где α – степень конверсии, равная $1 - \text{ТГ}/100$; E_a – энергия активации (кДж/моль); T – температура (К); R – универсальная газовая постоянная, 8,31 Дж/(К·моль); A – предэкспоненциальный множитель (частотный фактор); β – скорость нагрева (°С/мин); T_m – температура пика ДТГ (К). Из уравнения Бройдо следует, что энергия активации E_a определяется по углу наклона прямой, построенной в координатах $\ln[-\ln(1 - \alpha)]$ versus $\frac{1}{T}$.

Газовая хромато-масс-спектрометрия (ГХ/МС)

Качественное определение компонентного состава ЛОВ хвои выполняли на хромато-масс-спектрометре «Agilent 5975C-7890A» с использованием парофазного пробоотборника HeadSpace Sampler G 1888. Хвоинки разрезали на части и помещали в вials, которые герметично закрывали и ставили в парофазный пробоотборник. Образцы анализировали в двух повторностях. Параметры пробоотбор-

ника: температура термостата – 100 °С, петли – 110 °С, HS-интерфейса – 115 °С, время выдержки образца в термостате – 7 мин. Газ-носитель – гелий с потоком 1,1 мл/мин, колонка капиллярная HP-5MS (30 м × 0,25 мм × 0,25 мкм). Температурная программа ГХ-печи: изотерма – 50 °С (10 мин), подъем 4 °С/мин от 50 до 220 °С. Температура испарителя – 280 °С, ионизационной камеры – 170 °С, энергия ионизации – 70 эВ. Идентификацию компонентов проводили с использованием базы данных стандартных образцов из масс-спектральной библиотеки «NIST05a. L» и значений линейных индексов удерживания, используя программу обработки данных AMDIS (The Automated Mass Spectral Deconvolution and Identification System).

Результаты и обсуждение

Термогравиметрия

Для хвои сосны характерно большое содержание экстрактивных веществ, которые могут составлять более трети ее сухой массы. Около половины массы хвои приходится на полисахариды (гемицеллюлозы, целлюлоза) и лигнин. Среди полисахаридов преобладают гемицеллюлозы (Комплексная..., 2002; Verkasalo et al., 2022; Mofikoya et al., 2023). Экстрактивные вещества – это неструктурные компоненты, представляющие собой сложные смеси различных соединений: терпенов, смоляных кислот, фенольных соединений, восков, жиров и др. (Pappa et al., 1995). Процесс термоокислительной деструкции хвои *P. sylvestris* соответствует термическому разложению основных компонентов растительной биомассы (гемицеллюлоз, целлюлозы и лигнина). Он включает испарение влаги при температуре <100 °С, термодеструкцию экстрактивных веществ (терпены, водорастворимые углеводы, аминокислоты) в температурном диапазоне 100–250 °С, гемицеллюлоз – 225–325 °С, цел-

люлозы – 305–375 °C и лигнина – постепенно от 200 до 500 °C, при этом основная часть лигнина разлагается при температуре > 400 °C (Shen et al., 2009; Brebu, Vasile, 2010; Barros et al., 2011; Naviilah et al., 2021). Термическое разложение некоторых экстрактивных веществ (полифенолы) происходит при более высоких температурах (>380 °C) (Peng et al., 2021). Таким образом, интервалы разложения компонентов хвои частично перекрываются, что затрудняет точное определение содержания индивидуальных компонентов, но в то же вре-

мя позволяет использовать этот метод для выявления характера изменений в химическом составе хвои.

На рис. 2 приведены термограммы образцов хвои. Ход кривых убыли массы (ТГ) при термоокислительной деструкции разных образцов хвои визуально близок друг к другу. Различия термического разложения проявляются при сравнении кривых скорости убыли массы (ДТГ). Неодинаковый вид кривых ДТГ для здоровой и поврежденных образцов хвои обусловлен изменениями в химическом

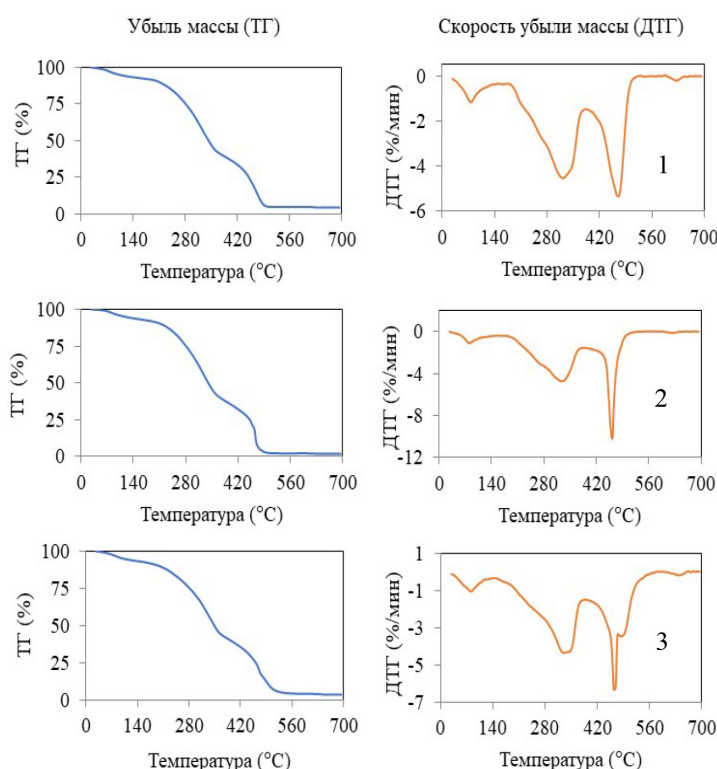


Рис. 2. Термограммы хвои сосны: 1 – ЗХ, 2 – УХ, 3 – ПХ.

Примечание. Параллельно с окислительной деструкцией происходит обугливание образцов в температурном интервале ~200–400 °C. В температурном диапазоне 524–646 °C образовавшийся уголь (biochar) окисляется: пик ДТГ при 629, 624, 639 °C; скорость убыли массы 0,190, 0,153, 0,193 %/мин для ЗХ, УХ и ПХ соответственно. Стандартное отклонение убыли массы, вычисленное для каждой регистрируемой точки в двух параллельных измерениях, изменялось в пределах $5,7 \cdot 10^{-3}$ – $1,5 \cdot 10^{-2}$ %

Fig. 2. Thermograms of Scots pine needles: 1 – HN, 2 – WN, 3 – SN.

Note. Parallel to oxidative degradation, charring of samples occurs in the temperature range ~200–400 °C. In the temperature range 524–646 °C char (biochar) formed is oxidized: DTG peak at 629, 624, 639 °C; mass loss rate of 0.190, 0.153, 0.193 %/min for HN, WN and SN, respectively. The standard deviation of mass loss calculated for each recorded point in two parallel measurements varied between $5.7 \cdot 10^{-3}$ and $1.5 \cdot 10^{-2}$ %

составе поврежденной хвои. Химическая гетерогенность анализируемого образца хвои приводит к частичному перекрыванию процессов убыли массы при термодеструкции в неизотермических условиях. Поэтому регистрируемая кривая ДТГ представляет собой контур, образованный перекрывающимися пиками.

Для определения «содержимого» таких контуров, то есть выявления числа «микростадий» термического разложения, отвечающих той или иной группе разлагающихся компонентов образца, эффективным методом является деконволюция контуров ДТГ ($\partial^2(\text{ДТГ})/\partial t^2$) по Савицкому-Голею (Savitzky, Golay, 1964). Анализ результатов деконволюции контуров позволяет с большой вероятностью провести отнесение температурных интервалов «микростадий» к термодеструкции тех или иных компонентов анализируемого образца с использованием соответствующих литературных и собственных данных по термическому анализу сходных по природе растительных образцов и их индивидуальных компонентов (Harun, Afzal, 2011; Shapchenkova et al., 2022; Tyutkova et al., 2022; Лоскутов и др. 2023; Тюткова и др., 2023). На рис. 3 показаны зависимости $\partial^2(\text{ДТГ})/\partial t^2$ окислительной термодеструкции образцов хвои в температурных интервалах испарения влаги (29–141(150) °C), преимущественной термодеструкции экстрактивных веществ и углеводного комплекса (141(146)–375(384) °C), состоящего из гемицеллюлоз и целлюлозы – группа условно термолабильных компонентов хвои, и разложения лигнина и других полифенолов – условно термостабильные компоненты (375(384)–510(551) °C). На рис. 4 приведены профили потери массы термической конверсии образцов. Они дифференцированы как по числу и «протяженности» температурных интервалов, так и по величи-

нам $\Delta(\text{ТГ})$, что позволяет дифференцировать и сами образцы.

Функции $\partial^2(\text{ДТГ})/\partial t^2$ от t для представленных на рис. 3 температурных интервалов термодеструкции здоровой и поврежденной хвои свидетельствуют об изменении химического состава УХ и ПХ. Так, при испарении влаги температура максимума $\partial^2(\text{ДТГ})/\partial t^2$ УХ увеличилась на 5,0 °C. Для ПХ зарегистрированы два пика в этом температурном диапазоне, отвечающие фракциям воды с разной энергией связи с веществом хвои – при 54 и 81 °C (ниже и выше температуры пика для ЗХ – 76 °C).

Различия протекания термодеструкции образцов поврежденной хвои по сравнению со здоровой обнаружены в температурном диапазоне 141(146)–375(384) °C. Зависимости $\partial^2(\text{ДТГ})/\partial t^2 = f(t)$ свидетельствуют об изменении количественного и качественного состава низкомолекулярных веществ и трансформации углеводного комплекса, что характеризуется различным числом температурных поддиапазонов «микростадий», изменением интенсивности протекания процесса деструкции в поврежденной хвое (рис. 3), а также уменьшением потери массы в этом интервале на 3,9 и 2,2 % образцами УХ и ПХ соответственно (рис. 4).

В температурном интервале 375(384)–510(551) °C подвергаются термодеструкции термостабильные компоненты хвои – лигнин и другие полифенолы. Как видно из рис. 3, температура основного пика $\partial^2(\text{ДТГ})/\partial t^2$ варьирует в пределах 10–15 °C. Интенсивность термического разложения УХ и ПХ в поддиапазоне 450–480 °C увеличивается по сравнению со ЗХ на 82 и 324 % соответственно. Это обстоятельство, а также появление «новых» пиков свидетельствует о трансформации комплекса термостабильных полифенолов хвои под влиянием внешнего воздействия. В частности, появление пиков в поддиапазоне 420–440 °C (рис. 3) свя-

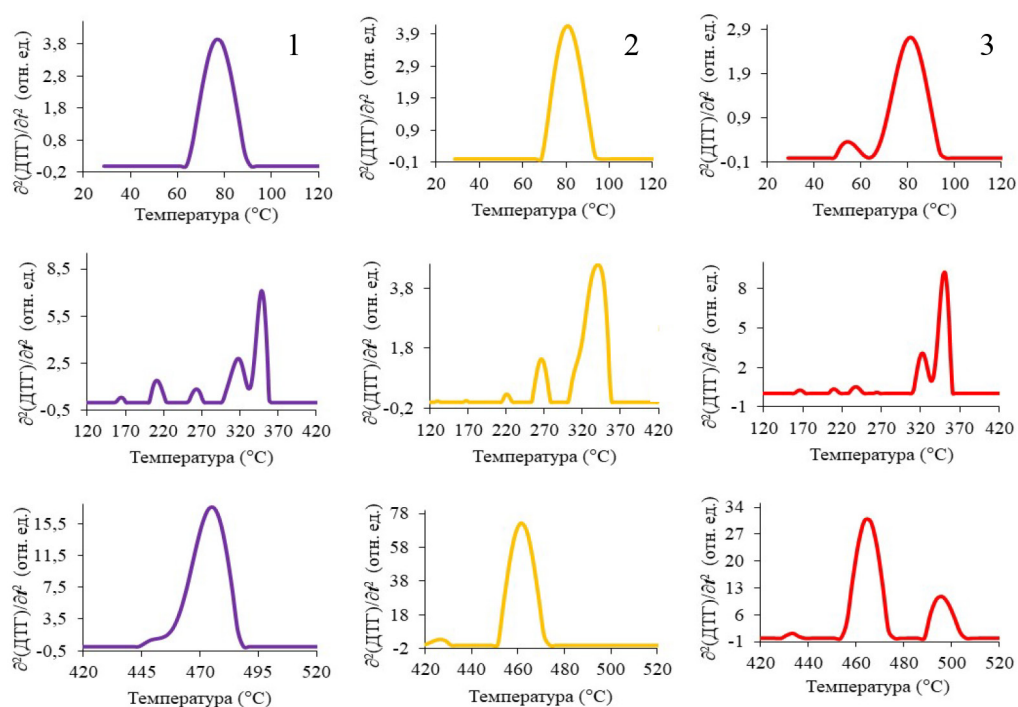


Рис. 3. Зависимости $\partial^2(\text{DTG})/\partial t^2$ от t для характеристических интервалов термической деструкции основных компонентов хвои: 1 – 3X, 2 – UX, 3 – PX

Fig. 3. Dependences of $\partial^2(\text{DTG})/\partial t^2$ on t for characteristic intervals of the thermal degradation of main components of needles: 1 – HN, 2 – WN, 3 – SN

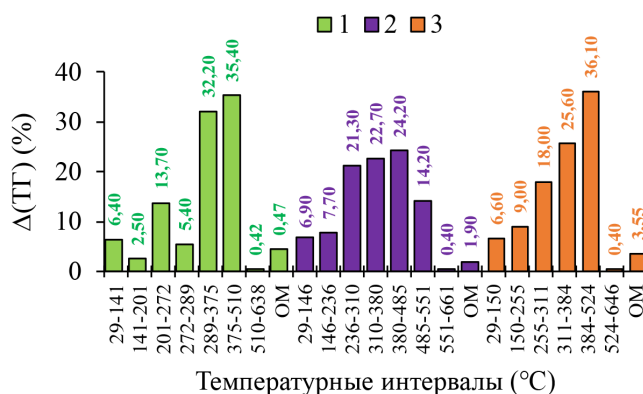


Рис. 4. Профили потери массы: 1 – 3X, 2 – UX, 3 – PX; OM – остаточная масса, отвечающая последнему температурному интервалу «микростадийного» разделения (представления) ТГ кривой с помощью второй производной $\partial^2(\text{DTG})/\partial t^2$

Fig. 4. Mass loss profiles: 1 – HN, 2 – WN, 3 – SN; OM – residual mass corresponding to the last temperature interval of the “microstage” separation (representation) of the TG curve using the second derivative $\partial^2(\text{DTG})/\partial t^2$

зано, по-видимому, с возросшей гетерогенностью в результате фрагментации ароматических полимеров при техногенном/биотическом

воздействии. Образцы поврежденной хвои показали большую потерю массы (38,40 % (UX) и 36,10 % (PX) против 35,40 % (3X)) за счет

термодеструкции ароматического комплекса (рис. 4). Незначительная потеря массы образцами хвои при температуре выше 510(551) °C обусловлена догоранием угля, который образуется при термическом разложении (Ding et al., 2019). Результаты термогравиметрии также свидетельствуют об уменьшении содержания минеральных веществ (зола) в поврежденной хвое: ЗХ (4,22±0,34 %), ПХ (2,95±0,84 %), УХ (2,27±0,53 %).

Изменение химического состава и структуры полимерной матрицы любого материала приводит, как правило, к изменению параметров кинетики его термической конверсии в неизотермических условиях. На рис. 5 приведены результаты расчета кажущейся энергии активации термоокислительной деструкции образцов хвои. Как видно, величина E_a термической конверсии поврежденной хвои отличается от здоровой. В температурном диапазоне деструкции экстрактивных веществ и углеводного комплекса УХ наблюдается сравнительно небольшое изменение E_a (уменьшение на 2,5 %) и существенное у ПХ – уменьшение на 12,5 %. Наиболее выраженные

отличия по E_a поврежденной хвои проявляются в температурном интервале разложения ароматической компоненты (404–444 °C), свидетельствуя о фрагментации полимерного ароматического комплекса хвои: уменьшение величины энергии активации составило 17,6 и 10,2 % для УХ и ПХ соответственно.

ГХ/МС

Различные условия произрастания деревьев влияют не только на их рост и развитие, но и на количество и состав биологически активных соединений (фенольных соединений, терпенов, белков, сахаров), образующихся и накапливающихся в корнях, листьях/хвое деревьев (Viehweger, 2014). В настоящее время хорошо известна роль вторичных метаболитов, таких как терпеновые углеводороды, в адаптации и противодействии древесных растений негативным биотическим и абиотическим факторам окружающей среды (Mumm et al., 2003; Isah, 2019; Корасчык et al., 2020).

Некоторые исследования показали, что представители терпеновых углеводородов проявляют значительную антиоксидант-

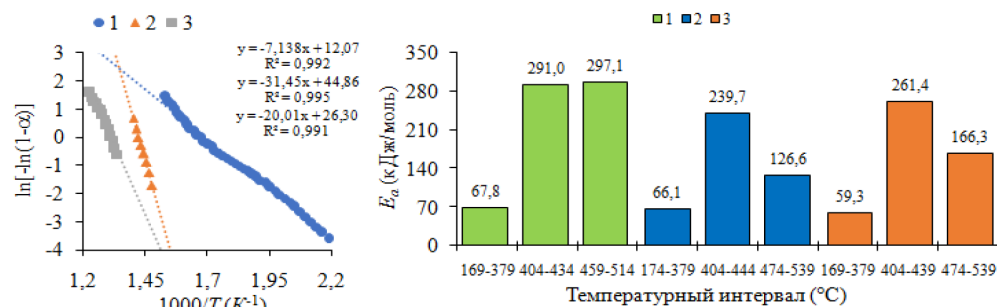


Рис. 5. Пример графиков Бройдо, построенных по результатам термогравиметрии ПХ (слева); энергия активации термического разложения образцов хвои (справа): 1 – ЗХ, 2 – УХ, 3 – ПХ.

Примечание. Стандартное отклонение энергии активации, рассчитанное по функции типа $TG = f(t)$, для всех изученных образцов не превышало 1,66 кДж/моль

Fig. 5. Example of Broido's plots constructed from the results of SN thermogravimetry (left); the activation energy of thermal degradation of needle samples (right): 1 – HN, 2 – WN, 3 – SN.

Note. A standard deviation of the activation energy calculated using the $TG = f(t)$ function for all studied samples did not exceed 1.66 kJ/mol

ную активность (Dahham et al., 2015; Porres-Martínez et al., 2016), что может указывать на их функцию в преодолении окислительного стресса, вызванного абиотическими факторами. Более того, защитные соединения, вырабатываемые растениями, подвергшимися биотическому стрессу, могут повышать их устойчивость к абиотическому стрессу. Такое явление часто называют перекрестным взаимодействием между биотическими и абиотическими стрессовыми реакциями (Корасзук et al., 2020). Даже при ингибировании фотосинтеза производство и эмиссия летучих терпенов сохраняются, что указывает на их значительную роль для растений в условиях стресса (Boncan et al., 2020).

Поиск маркеров среди терпеновых углеводородов является часто используемым подходом в диагностике стрессового состояния растений (Фуксман, 1999; Sampedro et al., 2011; Choi et al., 2014; Isah, 2019; Сенашова и др., 2023). На рис. 6 представлены хро-

матограммы летучих органических веществ (ЛОВ) хвои сосны, по которым хорошо идентифицируется различие образцов как по качественному составу (числу пиков и положению по шкале времени удерживания), так и по соотношению углеводов (высоте пиков). В составе ЛОВ ЗХ обнаружено 84 компонента, в УХ – 77 и в ПХ – 85. Всего идентифицировано 50 соединений информативных с точки зрения выявления различий между здоровой и поврежденной хвоей (табл.). На их долю приходится 97,98–98,57 % общей площади всех зарегистрированных пиков.

В составе ЛОВ как ЗХ, так и ПХ, УХ преобладают монотерпены – 82 и 85, 86 % соответственно. Доминирующими соединениями являются α -пинен и камфен. Увеличение доли монотерпенов в составе ЛОВ ПХ и УХ обусловлено в основном повышенным содержанием α -пинена, β -пинена и трициклена. На долю сесквитерпенов приходится 14 % (ЗХ), 13 % (ПХ) и 11 % (УХ). Эти данные

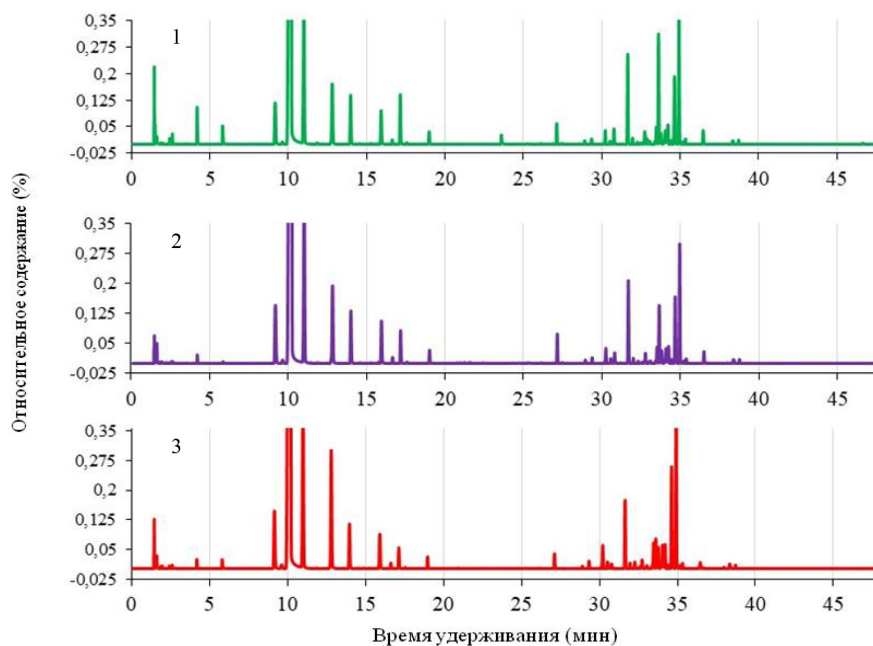


Рис. 6. Хроматограммы ЛОВ хвои сосны: 1 – ЗХ, 2 – УХ, 3 – ПХ

Fig. 6. Chromatograms of pine needle VOCs: 1 – HN, 2 – WN, 3 – SN

Таблица. Состав летучих соединений хвои сосны, % от общего содержания

Table. Composition of volatile compounds in Scots pine needles, % of total content

Компоненты	ЗХ	ПХ	УХ
Моноотерпены			
Трициклен	1,77±0,24	1,88±0,21	2,03±0,04
α-Туйен	0,14±0,05	0,13±0,04	0,14±0,01
α-Пинен	67,30±0,40	70,30±0,51	71,25±0,80
Камфен	5,70±0,44	5,32±0,90	6,28±0,12
β-Пинен	2,20±0,05	4,20±0,80	2,65±0,26
β-Мирцен	1,57±0,06	1,05±0,24	1,35±0,10
α-Фелландрен	0,03±0,00	0,01±0,01	0,02±0,00
δ-3-Карен	0,01±0,00	0,02±0,01	0,01±0,00
α-Терпинен	0,03±0,00	0,01±0,01	0,02±0,00
о-Цимен	0,02±0,00	0,02±0,00	0,03±0,00
Лимонен	1,08±0,01	0,91±0,11	1,09±0,14
β-транс-Оцимен	0,14±0,01	0,13±0,01	0,14±0,01
β-цис-Оцимен	1,23±0,25	0,40±0,16	0,72±0,12
τ-Терпинен	0,05±0,00	0,03±0,00	0,03±0,00
Терпинолен	0,38±0,04	0,23±0,09	0,31±0,01
2,4,6-Октатриен, 3,4-диметил-	0,02±0,00	0,01±0,00	0,02±0,00
Σ	81,66±1,04	84,65±0,48	86,05±1,08
Сесквитерпены			
δ-Элемен	0,09±0,01	0,05±0,01	0,08±0,01
α-Кубебен	0,16±0,02	0,18±0,02	0,14±0,01
α-Копаен	0,40±0,09	0,57±0,07	0,36±0,05
β-Боурбонен	0,11±0,02	0,18±0,01	0,14±0,02
β-Элемен	0,33±0,14	0,10±0,02	0,24±0,01
Кариофиллен	2,19±0,20	1,49±0,06	1,84±0,02
β-Кубебен	0,16±0,00	0,13±0,01	0,12±0,00
Аромандендрен	0,07±0,02	0,18±0,06	0,06±0,02
α-Гумулен	0,30±0,03	0,19±0,02	0,23±0,00
β-Фарнезен	0,14±0,00	0,02±0,00	0,02±0,01
эпи-Бициклосесквифелландрен	0,13±0,01	0,09±0,00	0,09±0,00
τ-Мууролен	0,51±0,06	0,69±0,10	0,43±0,05
Гермакрен D	2,26±0,83	0,56±0,16	1,22±0,120
Эудесма-4(14),11-диен	0,35±0,04	0,56±0,08	0,34±0,05
τ-Кадинен	0,10±0,00	0,09±0,00	0,07±0,00
α-Селинен	0,53±0,22	0,75±0,06	0,51±0,20
Бициклогермакрен	0,14±0,20	0,00±0,00	0,09±0,13
α-Мууролен	0,51±0,01	0,61±0,06	0,43±0,04
Υ-Кадинен	1,96±0,22	2,62±0,28	1,70±0,24
δ-Кадинен	3,32±0,06	3,66±0,05	2,72±0,25

Таблица. Продолжение

Table. Continued

Компоненты	ЗХ	ПХ	УХ
4-Изопропил-1,6-диметил-1,2,3,4,4а,7-гексагидронафталин	0,08±0,01	0,08±0,05	0,07±0,01
1-Изопропил-4,7-диметил-1,2,4а,5,6,8а-гексагидронафталин	0,13±0,01	0,12±0,00	0,10±0,00
Σ	13,95±0,66	12,92±0,52	10,97±0,72
Кислородсодержащие			
Гексаналь	0,52±0,18	0,14±0,01	0,20±0,08
2-Гексаналь	0,36±0,14	0,20±0,01	0,06±0,03
Бензальдегид	0,06±0,00	0,01±0,02	0,02±0,00
Борнеол	0,01±0,00	0,00±0,00	0,02±0,00
Метилсалицитат	0,21±0,09	0,00±0,00	0,00±0,00
Тимолметилэстер	0,01±0,00	0,00±0,00	0,01±0,01
Борнилацетат	0,51±0,04	0,27±0,08	0,60±0,06
2-Ундеканон	0,02±0,01	0,00±0,00	0,02±0,00
Гермакрен D-4-ол	0,43±0,09	0,14±0,02	0,39±0,14
τ-Кадинол	0,13±0,01	0,16±0,02	0,13±0,00
α-Кадинол	0,09±0,02	0,08±0,00	0,08±0,01
Дибутилфталат	0,03±0,04	0,00±0,00	0,01±0,01
Σ	2,37±0,44	1,00±0,09	1,52±0,14

свидетельствуют о снижении содержания сесквитерпенов в образцах поврежденной хвои. Относительное содержание кислородсодержащих соединений невелико: 2,4 % в ЗХ и заметно ниже в УХ (1,5 %) и ПХ (1,0 %). Для ПХ характерно пониженное содержание/отсутствие значительного количества кислородсодержащих соединений. Рассматривая отклик хвои сосны на действие внешних факторов, вызывающих частичное усыхание и пятнистый хлороз, отметим, что между суммарным изменением относительного содержания монотерпенов и сесквитерпенов обнаружена связь, иллюстрируемая рис. 7. Эта зависимость свидетельствует о значительной роли монотерпенов, вырабатываемых хвоей в условиях стресса.

Между образцами хвои выявлены значительные различия в относительном содер-

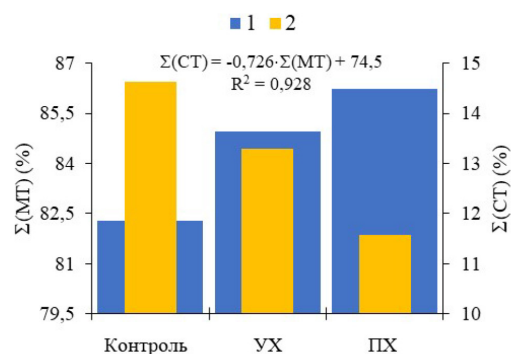


Рис. 7. Связь между суммарным количеством монотерпенов (MT) и сесквитерпенов (СТ): 1 – Σ(MT), 2 – Σ(ST)

Fig. 7. Relationship between total monoterpenes (MT) and sesquiterpenes (ST): 1 – Σ(MT), 2 – Σ(ST)

жании индивидуальных соединений (рис. 8). Разный характер изменения содержания индивидуальных соединений в составе ЛОВ ПХ и УХ относительно ЗХ, вероятно, обусловлен

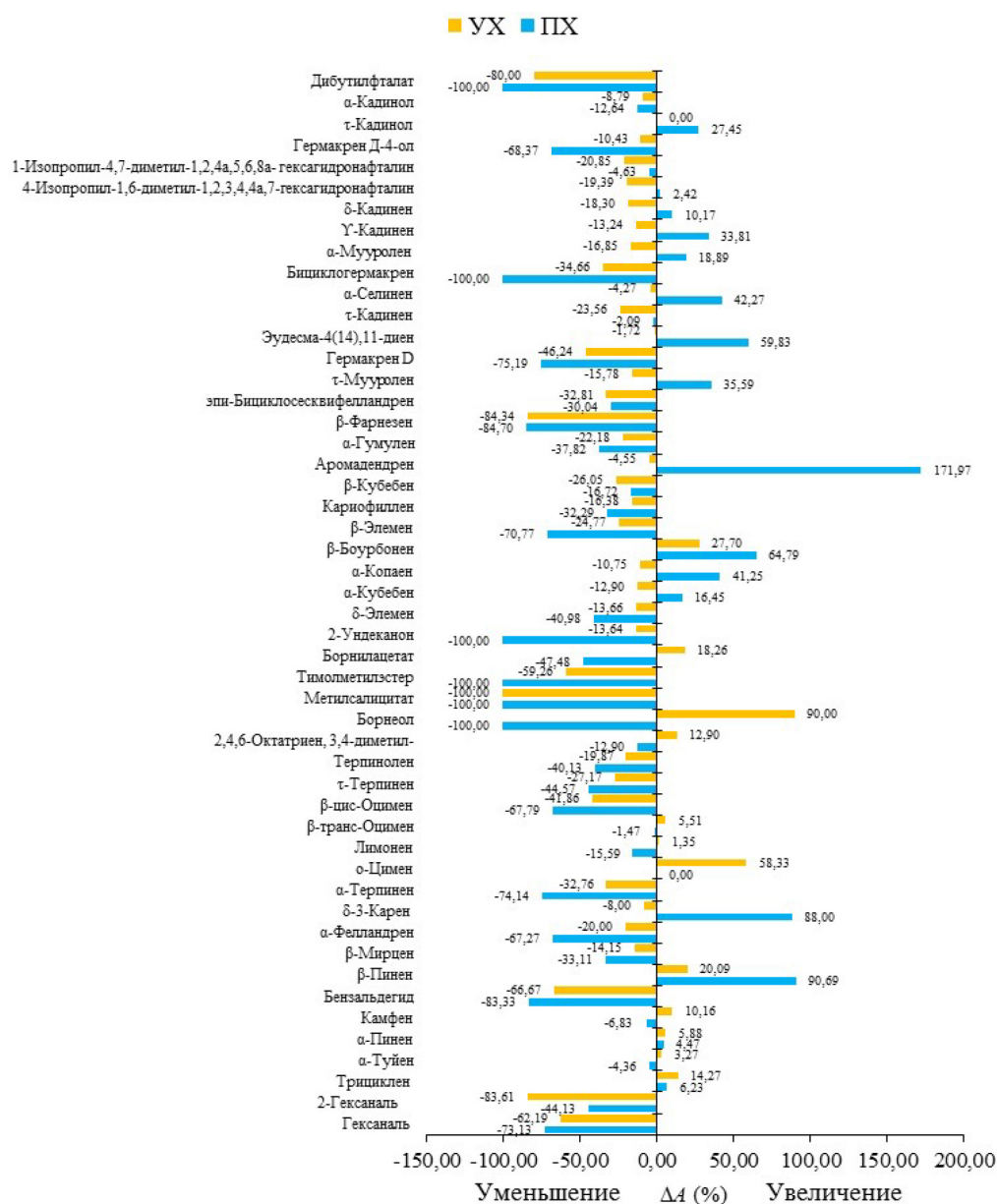


Рис. 8. Реакция хвои сосны на стресс – увеличение или уменьшение массовой доли индивидуальных летучих органических веществ в УХ и ПХ по сравнению со ЗХ

Fig. 8. Scots pine needle response to stress – increase or decrease in mass fraction of individual volatile organic compounds in WN and SN compared to HN

спецификой влияния типа повреждающего фактора и чувствительностью к нему биосинтетических путей летучих соединений. Среди ЛОВ ПХ не обнаружены метилсалицилат, тимолметилэстер, дибутилфталат, 2-ундеканон, бициклогермакрен и борнеол,

значительно (более чем на 50 %) увеличилась доля β-пинена, δ-3-карена, аромандендрена, β-боурбонена, β-селинена (эудесмы-4(14),11-диена) и снизилась (более чем на 50 %) – α-терпинена, α-фелландрена, β-цис-оцимена, β-фарнезена, гермакрена D, β-элемена, гек-

саналя, бензальдегида, гермакрена-D-4-ола по сравнению со ЗХ. Для компонентного состава ЛОВ УХ характерно значительное увеличение доли о-цимена, борнеола и уменьшение β -фарнезена, тимолметилэстера, гексаналя, 2-гексаналя, бензальдегида, дибутилфталата, отсутствие метилсалицилата.

Полученные результаты согласуются с многочисленными литературными данными по изменению компонентного состава ЛОВ хвойных, ассоциированного с негативным воздействием абиотических и биотических факторов. Так, Купчинскиене и др. (Kupcinskiene et al., 2008) отмечали, что сильно загрязненная окружающая среда вблизи промышленных предприятий вызывает увеличение концентрации сабинена и β -пинена в хвое сосны. И.Л. Фуксман и др. (1997) исследовали насаждения сосны обыкновенной, подвергающиеся аэротехногенному загрязнению, и выявили значительное возрастание относительного содержания наиболее летучих компонентов в эфирном масле хвои – α -пинена и δ -3-карена. Однако длительное воздействие больших доз поллютантов на сосну привело к снижению синтеза легколетучих компонентов. Дзири и Хосни (Dziri, Hosni, 2012) установили, что образцы эфирного масла хвои сосны *Pinus halepensis*, произрастающей вблизи цементного завода, имели более высокое содержание β -пинена, (Е)- β -оцимена, α -гумулена и низкое δ -2-карена, транс-карвеола, транс-карвилацетата, α -терпинилацетата, β -копаена, (Е, Е)- α -фарнезена, α -калакорена, α -кадинена, кубенола и др.

У сосны скрученной (*Pinus contorta*) высокое количество δ -3-карена коррелировало с устойчивостью к Дуглас-пихтовой моли (*Synanthedon novaroensis*), у сосны обыкновенной (*P. sylvestris*) – с низкой выживаемостью личинок пилильщика (*Diprion pini*). Инфицирование сосновой нематодой про-

воцировало высвобождение монотерпенов пиненового типа и экспрессию α -пиненовой синтазы у сосны итальянской (*Pinus pinea*) (Hwang et al., 2021). С.Р. Кузьмин с соавторами (2020) выявили, что группа северных климатипов сосны обыкновенной, которые устойчивы к грибным патогенам, отличается более высоким содержанием α -пинена, кариофиллена, лимонена и α -кубебена.

В обзорной статье Бонкан и др. (Boncan et al., 2020) приведены терпены, ассоциированные с абиотическим стрессом ((Е)- β -фарнезен, (Е)- α -бергамотен, лимонен, сабинен, мирцен, α -терпинен, β -оцимен, γ -терпинен, α -терпинолен, β -пинен, α -пинен, β -цитронеллол, δ -3-карен, камфен) и характеризующиеся токсическим, отпугивающим действием на вредителей (кариофиллен, эвгенол, α -пинен, α -гумулен, α -фелландрен, терпинолен, β -оцимен, (+)-R-лимонен). При этом важно отметить, что одни те же терпены могут как отпугивать, так и привлекать вредителей в зависимости от их концентрации.

Анализ результатов содержания индивидуальных летучих соединений поврежденной хвои свидетельствует о специфической реакции деревьев на разные стрессовые факторы. Хроматограмма усыхающей хвои показала наименьшее количество ЛОВ. В целом содержание большинства терпеновых углеводов ПХ и УХ при воздействии стрессовых факторов уменьшилось.

Заключение

Исследована хвоя сосны обыкновенной с признаками хлороза и усыхания с помощью современных аналитических инструментальных методов: термогравиметрии и хромато-масс-спектрометрии с парофазным пробоотбором. Выбор аналитических систем и предлагаемые методики анализа результатов измерений сделаны исходя из несложной

пробоподготовки с минимальным влиянием на микроструктуру и химический состав исследуемого материала, экспрессности измерений и информативности их результатов.

Результаты термогравиметрии свидетельствуют об увеличении доли ароматической компоненты (лигнин и другие полифенолы) и снижении содержания минеральных веществ в поврежденной хвое по сравнению со здоровой. Снижение величины энергии активации (E_a) термического разложения в температурном интервале 404–444 °C указывает на трансформацию полимерного ароматического комплекса.

Стрессовые факторы привели к изменению пула углеводов терпенового

ряда (по индивидуальным соединениям) поврежденной хвои по сравнению со здоровой. Отмечено увеличение доли монотерпенов и снижение – сескви- и кислородсодержащих соединений хвои как с признаками хлороза, так и усыхающей. При усыхании хвои заметно снизилось разнообразие ЛОВ.

Осуществленная методология исследования влияния негативных (биотических и/или абиотических) факторов на растения позволяет своевременно получить актуальную информацию, необходимую для принятия эффективных решений с целью предотвращения (или минимизации) негативного влияния на растительные сообщества, в частности древесных растений.

Список литературы / References

Калугина О.В., Михайлова Т.А., Шергина О.В. (2018) Биохимическая адаптация сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) к техногенному загрязнению. *Сибирский экологический журнал*, 25(1): 98–110 [Kalugina O. V., Mikhailova T. A., Shergina O. V. (2018) Biochemical adaptation of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) to technogenic pollution. *Contemporary Problems of Ecology*, 11(1): 79–88]

Комплексная химическая переработка древесины (2002) Ковернинский И.Н., Комаров В.И., Третьяков С.И., Богданович Н.И., Соколов О.М., Кутакова Н.А., Селянина Л.И.; Ковернинский И.Н. (ред.) Архангельск, Издательство Архангельского государственного технического университета, 347 с. [Integrated chemical processing of wood (2002) Koverninsky I.N., Komarov V.I., Tretyakov S.I., Bogdanovich N.I., Sokolov O.M., Kutakova N.A., Selyanina L.I.; Koverninsky I.N. (Ed.) Arkhangelsk, Publishing House of Arkhangelsk State Technical University, 347 p. (in Russian)]

Кузьмин С.Р., Анискина А.А., Пермякова Г.В. (2020) Летучие вещества в хвое сосны обыкновенной с разной устойчивостью к грибным патогенам в условиях географических культур. *Лесоведение*, 4: 346–356 [Kuzmin S. R., Aniskina A. A., Permyakova G. V. (2020) Volatile substances in the needles of Scots pine with varying resistance to fungal pathogens in the provenance trial. *Russian Journal of Forest Science* [Lesovedenie], 4: 346–356 (in Russian)]

Лоскутов С.Р., Казарян Л.К., Петрунина Е.А., Анискина А.А. (2023) Термический анализ и пиролиз хвои сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* Ledeb.). *Химия в интересах устойчивого развития*, 31(1): 49–59 [Loskutov S. R., Kazaryan L. K., Petrunina E. A., Aniskina A. A. (2023) Thermal analysis and pyrolysis of pine needles (*Pinus sylvestris* Ledeb.). *Chemistry for Sustainable Development*, 31(1): 48–58]

Оболенская А.В., Ельницкая З.П., Леонович А.А. (1991) *Лабораторные работы по химии древесины и целлюлозы*. Москва, Экология, 320 с. [Obolenskaya A. V., Elnitskaya Z. P.,

Leonovich A. A. (1991) *Laboratory work on wood and cellulose chemistry*. Moscow, Ekologiya, 320 p. (in Russian)]

Сенашова В. А., Анискина А. А., Полякова Г. Г. (2023) Изучение взаимоотношений в системе “растение-хозяин-патоген” на примере сосны обыкновенной и факультативного сапротрофа *Lophodermium seeditiosum* Minter, Staley & Millar. *Сибирский экологический журнал*, 30(4): 446–458 [Senashova V. A., Aniskina A. A., Polyakova G. G. (2023) Relationships in the host plant–pathogen system using the example of Scots pine and facultative saprotroph *Lophodermium seeditiosum* Minter, Staley & Millar. *Contemporary Problems of Ecology*, 16(4): 440–450]

Скрипальщикова Л. Н., Днепровский И. А., Стасова В. В., Плясечник М. А., Грешилова Н. В., Калугина О. В. (2016) Морфолого-анатомические особенности хвои сосны обыкновенной под влиянием промышленных выбросов города Красноярск. *Сибирский лесной журнал*, 3: 46–56 [Skripal'shchikova L. N., Dneprovskii I. A., Stasova V. V., Plyashechnik M. A., Greshilova N. V., Kalugina O. V. (2016) Morphological and anatomical characteristics of Scots pine needles under industrial pollution impact of Krasnoyarsk city. *Siberian Journal of Forest Science* [Sibirskii lesnoi zhurnal], 3: 46–56 (in Russian)]

Тюткова Е. А., Лоскутов С. Р., Доржиев Д. В. (2023) Сезонная изменчивость химической структуры годичных колец *Betula tortuosa* Ledeb., произрастающей в экотоне альпийской лесотундры Кузнецкого Алатау. *Химия растительного сырья*, 3: 63–70 [Tyutkova E. A., Loskutov S. R., Dorzhiev D. V. (2023) Seasonal chemical structure variability in *Betula tortuosa* Ledeb. tree rings in alpine forest-tundra of Kuznetsk Ala Tau mountains. *Chemistry of Plant Raw Material* [Khimiya rastitel'nogo syr'ya], 3: 63–70 (in Russian)]

Фукусман И. Л. (1999) *Влияние природных и антропогенных факторов на метаболизм веществ вторичного происхождения у древесных растений: автореф. дисс. ... д-ра биол. наук*. Санкт-Петербург, 42 с. [Fuksman I. L. (1999) *Influence of natural and anthropogenic factors on the metabolism of secondary metabolites in woody plants. Abstract of a dissertation for the degree of Doctor of Biological Sciences*. Saint Petersburg, 42 p. (in Russian)]

Фукусман И. Л., Пойкалайнен Я., Шредерс С. М., Канючкова Г. К., Чиненова Л. А. (1997) Физиолого-биохимическая индикация состояния сосны обыкновенной в связи воздействием промышленных поллютантов. *Экология*, 3: 213–217 [Fuksman I. L., Poikalainen Ya., Shreders S. M., Kanyuchkova G. K., Chinenova L. A. (1997) Physiological and biochemical indication of the state of Scotch pine under the influence of industrial pollution. *Russian Journal of Ecology*, 28(3): 184–187]

Хох А. Н., Звягинцев В. Б. (2021) Влияние антропогенного загрязнения на морфолого-анатомические параметры и спектральные характеристики хвои сосны обыкновенной. *Вестник Оренбургского государственного педагогического университета. Электронный научный журнал*, 1: 69–80 [Khokh A. N., Zvyagintsev V. B. (2021) Influence of anthropogenic pollution on morphological-anatomical parameters and spectral characteristics of Scots pine needles. *Vestnik of Orenburg State Pedagogical University. Electronic Scientific Journal* [Vestnik Orenburgskogo gosudarstvennogo pedagogicheskogo universiteta. Elektronnyi nauchnyi zhurnal], 1: 69–80 (in Russian)]

Alaqouri H. A. A., Genc C. O., Aricak B., Kuzmina N., Menshikov S., Cetin M. (2020) The possibility of using Scots pine needles as biomonitor in determination of heavy metal accumulation. *Environmental Science and Pollution Research*, 27(16): 20273–20280

- Barros N., Salgado J., Villanueva M., Rodriguez-Anon J., Proupin J., Feijoo S., Martin-Pastor M. (2011) Application of DSC-TG and NMR to study the soil organic matter. *Journal of Thermal Analysis and Calorimetry*, 104(1): 53–60
- Boncan D. A. T., Tsang S. S. K., Li C., Lee I. H. T., Lam H. M., Chan T. F., Hui J. H. L. (2020) Terpenes and terpenoids in plants: interactions with environment and insects. *International Journal of Molecular Sciences*, 21(19): 7382
- Brebu M., Vasile C. (2010) Thermal degradation of lignin – a review. *Cellulose Chemistry and Technology*, 44(9): 353–363
- Broido A. (1969) A simple, sensitive graphical method of treating thermogravimetric analysis data. *Journal of Polymer Science*, 7(10): 1761–1773
- Choi H. K., Song G. C., Yi H. S., Ryu C. M. (2014) Field evaluation of the bacterial volatile derivative 3-pentanol in priming for induced resistance in pepper. *Journal of Chemical Ecology*, 40(8): 882–892
- Dahham S. S., Tabana Y. M., Iqbal M. A., Ahamed M. B. K., Ezzat M. O., Majid A. S. A., Majid A. M. S. A. (2015) The anticancer, antioxidant and antimicrobial properties of the sesquiterpene β -caryophyllene from the essential oil of *Aquilaria crassna*. *Molecules*, 20(7): 11808–11829
- Ding Y., Huang B., Wu C., He Q., Lu K. (2019) Kinetic model and parameters study of lignocellulosic biomass oxidative pyrolysis. *Energy*, 181: 11–17
- Dziri S., Hosni K. (2012) Effects of cement dust on volatile oil constituents and antioxidative metabolism of Aleppo pine (*Pinus halepensis*) needles. *Acta Physiologiae Plantarum*, 34(5): 1669–1678
- Foti V., Araniti F., Manti F., Alicandri E., Giuffrè A. M., Bonsignore C. P., Castiglione E., Sorgonà A., Covino S., Paolacci A. R., Ciaffi M., Badiani M. (2020) Profiling volatile terpenoids from Calabrian pine stands infested by the pine processionary moth. *Plants*, 9(10): 1362
- Harun N. Y., Afzal M. T. (2011) Kinetic and pyrolysis characteristics of balsam fir needles. *Journal of Materials Science and Engineering*, 5: 489–503
- Havilah P. R., Sharma P. K., Sharma A. K. (2021) Characterization, thermal and kinetic analysis of *Pinus roxburghii*. *Environment, Development and Sustainability*, 23(6): 8872–8894
- Hwang H.-S., Han J.-Y., Choi Y.-E. (2021) Enhanced emission of monoterpene 3-carene in *Pinus densiflora* infected by pine wood nematode and characterization of 3-carene synthase. *Forests*, 12(5): 514
- Isah T. (2019) Stress and defense responses in plant secondary metabolites production. *Biological Research*, 52(1): 39
- Kalugina O. V., Afanasyeva L. V., Mikhailova T. A. (2024) Anatomical and morphological changes in *Pinus sylvestris* and *Larix sibirica* needles under impact of emissions from a large aluminum enterprise. *Ecotoxicology*, 33(1): 66–84
- Kazlauskas T., Apšegaitė V., Būda V. (2011) Comparative analysis of monoterpene composition in four pine species with regard to suitability for needle consumer *Diprion pini* L. *Ekologija*, 57(4): 163–172
- Kopaczyn J. M., Warguła J., Jelonek T. (2020) The variability of terpenes in conifers under developmental and environmental stimuli. *Environmental and Experimental Botany*, 180: 104197
- Kupcinskiene E., Stikliene A., Judzentiene A. (2008) The essential oil qualitative and quantitative composition in the needles of *Pinus sylvestris* L. growing along industrial transects. *Environmental Pollution*, 155(3): 481–491

- Magdziak Z., Gąsecka M., Waliszewska B., Zborowska M., Mocek A., Cichy W.J., Mazela B., Kozubik T., Mocek-Płociniak A., Niedzielski P., Goliński P., Mleczek M. (2021) The influence of environmental condition on the creation of organic compounds in *Pinus sylvestris* L. rhizosphere, roots and needles. *Trees*, 35(2): 441–457
- Mofikoya O.O., Eronen E., Mäkinen M., Jänis J. (2023) Production and characterization of hydrothermal extracts of the needles from four conifer tree species: Scots pine, Norway spruce, Common juniper, and European larch. *ACS Sustainable Chemistry & Engineering*, 11(4): 1540–1547
- Mumm R., Schrank K., Wegener R., Schulz S., Hilker M. (2003) Chemical analysis of volatiles emitted by *Pinus sylvestris* after induction by insect oviposition. *Journal of Chemical Ecology*, 29(5): 1235–1252
- Pappa A.A., Tzamtzis N.E., Statheropoulos M.K., Parissakis G.K. (1995) Thermal analysis of *Pinus halepensis* pine-needles and their main components in the presence of $(\text{NH}_4)_2\text{HPO}_4$ and $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$. *Thermochimica Acta*, 261: 165–173
- Peng Y., Tang X., Xuan R., Wang L., Dai L., Zhang L., Liao F., Li H., Li X., Shen Y., Su Y., Wang H. (2021) Analysis of pyrolysis behaviors of biomass extractives via non-linear stepwise heating program based on Gaussian multi-peak fitting of differential thermogravimetric curve. *Thermochimica Acta*, 702: 178976
- Porres-Martinez M., Gonzalez-Burgos E., Carretero M.E., Gomez-Serranillos M. P. (2016) In vitro neuroprotective potential of the monoterpenes α -pinene and 1,8-cineole against H_2O_2 -induced oxidative stress in PC 12 cells. *Zeitschrift für Naturforschung – Section C Journal of Biosciences*, 71(7–8): 191–199
- Sampedro L., Moreira X., Zas R. (2011) Costs of constitutive and herbivore-induced chemical defences in pine trees emerge only under low nutrient availability. *Journal of Ecology*, 99(3): 818–827
- Savitzky A., Golay M.J. E. (1964) Smoothing and differentiation of data by simplified least squares procedures. *Analytical Chemistry*, 36(8): 1627–1639
- Shapchenkova O., Loskutov S., Aniskina A., Börcsök Z., Pásztor Z. (2022) Thermal characterization of wood of nine European tree species: thermogravimetry and differential scanning calorimetry in an air atmosphere. *European Journal of Wood and Wood Products*, 80(2): 409–417
- Shen D.K., Gu S., Luo K.H., Bridgwater A.V., Fang M.X. (2009) Kinetic study on thermal decomposition of woods in oxidative environment. *Fuel*, 88(6): 1024–1030
- Tyukavina O.N., Neverov N.A., Klevtsov D.N. (2019) Influence of growing conditions on morphological and anatomical characteristics of pine needles in the northern taiga. *Journal of Forest Science*, 65(1): 33–39
- Tyutkova E.A., Petrov I.A., Loskutov S.R. (2022) Thermal responses of mountain birch and Siberian larch of an alpine forest-tundra ecotone to climate change. *Journal of Thermal Analysis and Calorimetry*, 147(5): 3625–3632
- Verkasalo E., Roitto M., Möttönen V., Tanner J., Kumar A., Kilpeläinen P., Sikanen L., Ilvesniemi H. (2022) Extractives of tree biomass of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) for biorefining in four climatic regions in Finland – lipophilic compounds, stilbenes, and lignans. *Forests*, 13(5): 779
- Viehweger K. (2014) How plants cope with heavy metals. *Botanical Studies*, 55(1): 35

EDN: MVPKYL

УДК 504.75

Macrocharcoal in Sediments of Varcha Bay (Krasnoyarsk Reservoir, Khakassia) as a Proxy for Fire Dynamics in the Surrounding Area in the Recent Period

Anna A. Shmurova^a,
Evgenii I. Ponomarev^{a, b} and Denis Y. Rogozin^{a, c*}

^aSiberian Federal University

Krasnoyarsk, Russian Federation

^bSukachev Institute of Forest SB RAS

Federal Research Center “Krasnoyarsk Science Center SB RAS”

Krasnoyarsk, Russian Federation

^cInstitute of Biophysics SB RAS

Federal Research Center “Krasnoyarsk Science Center SB RAS”

Krasnoyarsk, Russian Federation

Received 16.06.2025, received in revised form 11.12.2025, accepted 12.12.2025

Abstract. The increased number of wildfires in many regions across the world calls for reliable fire prediction methods. For accurate fire forecasting, valuable information on past fire dynamics can be obtained from water bodies’ bottom sediments using macrocharcoal particles as proxies. This study aimed to analyze the distribution of macrocharcoal particles in the upper sediments of Varcha Bay (Krasnoyarsk Reservoir), located in the steppe zone of southern Siberia (Republic of Khakassia). We analyzed the distribution of charcoal particles larger than 100 µm since the bay’s formation. A sharp shift in sedimentation patterns reflected the 1971 transition from a shallow lake to a deep body of water following the inundation of the small Varcha Lake by the Yenisei River due to formation of the Krasnoyarsk Reservoir (after the construction of the Krasnoyarsk Hydroelectric Power Station). This change in sedimentation patterns served as a stratigraphic marker for 1971, that allowed us to accurately date the upper core. Charcoal particles were quantified by wet sieving and microscopic counting. The results showed an increased accumulation rate of charcoal particles over the last two decades, likely reflecting rising fire activity in the recent period, and satellite monitoring data confirms this. Additionally, the layered sediments of Varcha Bay provide a unique record of reservoir history with reliable dating,

© Siberian Federal University. All rights reserved

This work is licensed under a Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0 International License (CC BY-NC 4.0).

* Corresponding author E-mail address: rogozin@ibp.ru

ORCID: 0000-0002-7185-3639 (Ponomarev E.); 0000-0002-9350-2936 (Rogozin D.)

enabling further studies of ecosystem changes since the reservoir's formation.

Keywords: fires, charcoal particles, sediments, Krasnoyarsk Reservoir, satellite monitoring.

Acknowledgements. The authors are grateful to V. V. Zykov (PhD in Biology) and A. O. Bulkhin (PhD in Biology) of the Institute of Biophysics of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences (SB RAS) for their assistance in collecting bottom sediments, as well as to the Central Siberian Administration for Hydrometeorology and Environmental Monitoring (Krasnoyarsk) for providing water level measurement data. The study was supported by the Russian Science Foundation, grant No. 22–17–00185 – П. Satellite data were processed at the Shared Use Center of the Krasnoyarsk Federal Research Center SB RAS.

Citation: Shmurova A. A., Ponomarev E. I., Rogozin D. Y. Macrocharcoal in sediments of Varcha Bay (Krasnoyarsk Reservoir, Khakassia) as a proxy for fire dynamics in the surrounding area in the recent period. J. Sib. Fed. Univ. Biol., 2025, 18(4), 503–516. EDN: MVPKYL



Угольные макрочастицы в донных отложениях залива Варча (Красноярское водохранилище, Хакасия) как индикатор динамики пожаров на окружающей территории в современный период

А. А. Шмурова^а, Е. И. Пономарев^{а, б}, Д. Ю. Рогозин^{а, в}

^аСибирский федеральный университет
Российская Федерация, Красноярск

^бИнститут леса им. В. Н. Сукачева СО РАН
ФИЦ «Красноярский научный центр СО РАН»
Российская Федерация, Красноярск

^вИнститут биофизики СО РАН
ФИЦ «Красноярский научный центр СО РАН»
Российская Федерация, Красноярск

Аннотация. В настоящее время количество природных пожаров во многих регионах увеличивается и требуется прогнозирование пожарных режимов. Для адекватного прогнозирования полезна информация о динамике пожаров в прошлом, которая может быть получена из донных отложений водоемов по содержанию индикаторов горения – макрочастиц древесного угля. Целью работы стал анализ распределения угольных частиц в верхней части донных отложений залива Варча (Красноярское водохранилище), расположенного в степной зоне юга Сибири (Республика Хакасия). Нами были проанализированы распределения макрочастиц древесных углей размером более 100 мкм на протяжении времени существования залива. В донных отложениях залива Варча обнаружена резкая смена характера осадконакопления, отражающая переход от мелководного

озера к глубокому водоему в результате затопления небольшого озера Варча водами р. Енисей в 1971 году после строительства Красноярской ГЭС и образования Красноярского водохранилища. Смена характера седиментации была использована нами в качестве стратиграфического маркера 1971 года и позволила точно датировать верхнюю часть керна. Углистые частицы анализировались методом мокрого просеивания и подсчетом под микроскопом. Нами показано увеличение скорости аккумуляции углистых частиц в последние два десятилетия, что может являться следствием увеличения количества пожаров в современный период, и данные спутникового мониторинга это подтверждают. Кроме того, впервые показано, что отложения залива Варча Красноярского водохранилища представляют собой уникальный источник информации об истории водохранилища благодаря слоистой структуре и относительно ясной датировке, а значит, могут быть исследованы в дальнейшем с целью выявления изменений в экосистеме водохранилища с момента его образования.

Ключевые слова: пожары, угольные частицы, донные отложения, Красноярское водохранилище, спутниковый мониторинг.

Благодарности. Авторы благодарны сотрудникам ИБФ СО РАН к.б.н. В. В. Зыкову и к.б.н. А. О. Бульхину за помощь при отборе донных отложений, а также сотрудникам Среднесибирского управления по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды (г. Красноярск) за предоставленные данные измерений уровня воды. Исследование выполнено за счет средств Российского научного фонда, грант № 22–17–00185–П, спутниковые данные обработаны в Центре коллективного пользования ФИЦ КНЦ СО РАН.

Цитирование: Шмурова А. А. Угольные макрочастицы в донных отложениях залива Варча (Красноярское водохранилище, Хакасия) как индикатор динамики пожаров на окружающей территории в современный период / А. А. Шмурова, Е. И. Пономарев, Д. Ю. Рогозин // Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология, 2025. 18(4). С. 503–516. EDN: MVPKYL

Введение

Природные пожары вносят значительные нарушения в растительный и почвенный покров природных экосистем, а также несут угрозу хозяйственной деятельности, промышленной и жилой инфраструктуре. В степных и лесостепных районах юга Сибири пожары являются регулярным естественным явлением. Так, в Северо-Минусинской котловине (Республика Хакасия и Красноярский край) в весенне-летний период активность пожаров варьирует в диапазоне 1–10 пожаров / 1000 км²·день (данные обсерватории NASA за 2015 год (NASA Observatory) (Leys et al., 2018). Одними из причин возгораний являются как неосторожное обращение с огнем, так

и умышленные поджоги прошлогодней сухой травы. В весеннее время степные пожары особенно опасны и иногда приводят к человеческим жертвам (Рогозин и др., 2023a). Однако показано, что естественные пожары растительности являются необходимым фактором поддержания экосистем и ускоряют биотический круговорот (Leys et al., 2018). В последние десятилетия во многих регионах мира регистрируется увеличение количества пожаров, что объясняется как климатическими, так и антропогенными факторами (Feurdean et al., 2020; Marlon, 2020). Поэтому прогноз пожарных режимов является актуальнейшей задачей, а для адекватного прогноза необходима информация о динамике

пожаров в прошлом. В частности, вклад антропогенного фактора может быть оценен путем сравнения современных пожарных обстановок с таковыми в доиндустриальный период. Около трети растительного покрова Земли составляют степные и луговые экосистемы, причем именно в них регистрируется 80 % пожаров (Mouillot, Field, 2005). Однако большая часть палеореконструкций пожарных обстановок выполнена для лесных экосистем, степные экосистемы изучаются гораздо реже (Leys et al., 2018).

В Сибири также большинство палеореконструкций пожаров опубликованы для лесных экосистем (Knorre et al., 2019; Kiryanov et al., 2020; Feurdean et al., 2020; Wang et al., 2021; Гренадерова и др., 2021; Glückler et al., 2021; Novenko et al., 2022; Рогозин и др., 2022, 2023с), тогда как работ по степным экосистемам значительно меньше (Rudaya et al., 2020; Жилич, Рудая, 2021; Рогозин и др., 2023 а, b).

Углистые частицы в отложениях озер, болот, торфяников широко используются как палеоиндикатор пожарных обстановок. Показано, что частицы размером свыше 100 мкм отражают локальные пожарные события в непосредственной близости от водоема в радиусе менее 10 километров, тогда как частицы меньших размеров отражают региональный фон пожаров на обширной территории (Conedera et al., 2009; Anderson, Wahl, 2016).

Однако очевидно, что для адекватной реконструкции требуется максимально точное определение возраста отложений, чего не всегда удается достичь. С этой точки зрения особенно ценными являются отложения, в которых возможна точная датировка, в частности по стратиграфическим маркерам каких-либо известных событий. Глубокий обособленный залив Варча образовался в результате затопления небольшого озера Варча водами р. Енисей в 1971 году после строительства Красноярской ГЭС и образования Красноярского водохрани-

лища. В донных отложениях залива Варча нами обнаружена резкая смена характера осадконакопления, отражающая переход от мелководного озера к глубокому водоему. Смена характера седиментации служит стратиграфическим маркером 1971 года и позволяет точно датировать верхнюю часть керна. Таким образом, целью настоящей работы явился анализ количества и состава макрочастиц древесных углей в верхней части донных отложений залива Варча, оценка динамики пожаров за период его существования и сопоставление с данными спутникового мониторинга пожаров на прилегающей территории.

Материалы и методы

Объект исследования

Объектом исследований является обособленный залив Варча, расположенный в Северо-Минусинской котловине на левом берегу Красноярского водохранилища на р. Енисее (Богградский район Республики Хакасия). Залив образовался в 1971 году в результате затопления небольшого озера Варча водами р. Енисей после строительства Красноярской ГЭС и образования Красноярского водохранилища (рис. 1). Залив имеет максимальную глубину 41 м (июль 2024) и отделен от основного русла водохранилища узким проливом глубиной 7 м (июль 2024), который при низком уровне воды осушается. Уровень водохранилища варьирует по сезонам, амплитуда составляет в отдельные годы до 20 м (данные Гидрометеослужбы).

Окрестности залива представляют собой холмистую степь. Климат данной местности резко-континентальный, полуаридный, средняя температура июля +18 °С, января – минус 19 °С, количество осадков 200–400 мм год⁻¹, потенциальное испарение составляет 600 мм год⁻¹ (Ямских, 1995). Растительность представлена в основном злаковыми, характер-

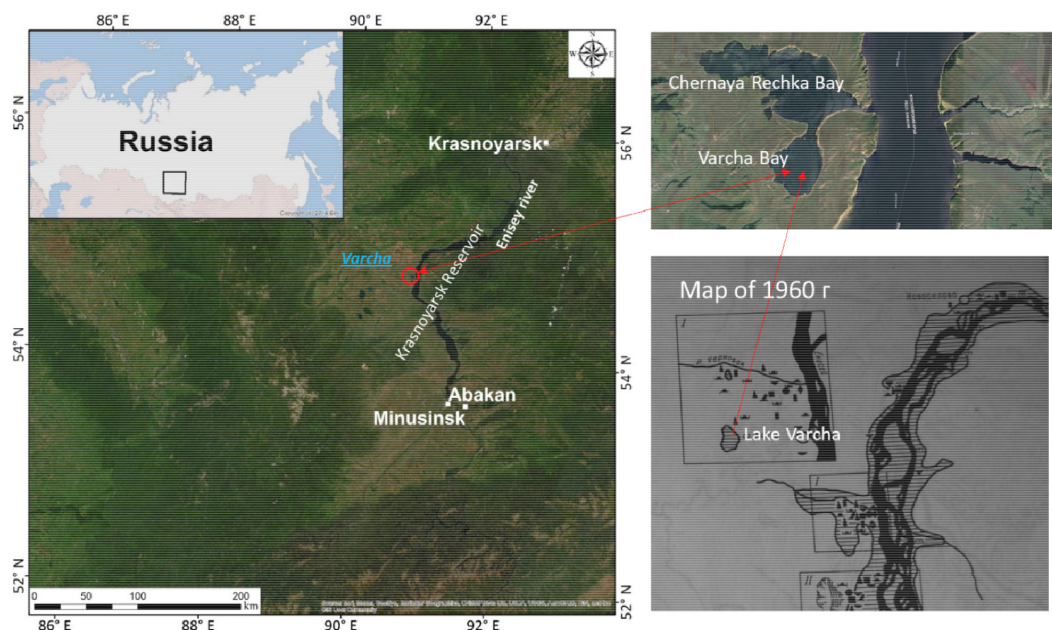


Рис. 1. Географическое положение залива Варча. На карте 1960 года на вставке показано озеро Варча до образования водохранилища, штриховкой изображена территория затопления, условными значками показаны археологические памятники (из Вадецкая Э.Б., 1986)

Fig. 1. The study site (Varcha Bay). The 1960 map shows Lake Varcha (in the insert) before the formation of the reservoir; the flooded area is indicated by hatching; archaeological sites are shown in conventional symbols (Vadetskaya, 1986)

ными для сухих степей (Ямских, 1995). Лесные массивы и крупные населенные пункты вокруг залива отсутствуют. В летнее время на берегах залива располагаются неорганизованные палаточные стоянки отдыхающих.

Отбор проб и полевые измерения

Для отбора донных отложений на заливе Варча был оценен профиль дна с помощью эхолота-картплоттера GARMIN Echomap UHD 72SV, и выявлена наиболее глубокая часть, соответствующая положению озера Варча, существовавшего в данном месте до его затопления Красноярским водохранилищем. Также с помощью эхолота была оценена глубина пролива, соединяющего обособленный залив с остальной частью водохранилища для оценки критического уровня воды, при котором залив отделяет-

ся от основного русла водохранилища. Керна донных отложений длиной 70 см был отобран 30 июля 2024 года в центральной части залива Варча в точке с координатами 54°47.09' СШ, 90°51.39' ВД с помощью гравитационного керноотборника UWITEC (Австрия) в наиболее глубоководной части залива, ближе к юго-западному берегу. Для отбора керна была использована пластиковая прозрачная труба диаметром 90 мм. Глубина водоема в точке отбора составила 41 м. Данные измерений уровня поверхности Красноярского водохранилища предоставлены Среднесибирским управлением Гидрометеослужбы России. Сравнительный анализ данных показал, что значения уровня Красноярского водохранилища, измеренные в одно и то же время на различных гидропостах, практически одинаковы. Для анализа был выбран ближайший

гидропост в п. Новоселово, расположенный в 25 км к северу от залива Варча.

Анализ угольных частиц

Анализ угольных частиц в донных отложениях проводили с шагом 1 см по глубине на основе методик, описанных в работах (Anderson, Wahl, 2016; Unkelbach et al., 2018; Рогозин и др., 2023а). Всего было проанализировано 65 образцов. Влажные донные отложения примерным объемом 2–3 см³ помещали в центрифужную пробирку с 6 мл дефлокулирующего раствора (6 % гексаметафосфат натрия), тщательно размешивали, после чего определяли точный объем анализируемого образца по делениям на пробирке, как разность между конечным объемом и известным объемом дефлокулирующего раствора (в нашем случае это 6 мл). По прошествии не менее трех часов содержимое пробирки просеивали мокрым способом через ткань с размером ячеек 100 мкм (мельничный газ). Полученный остаток выдерживали в 6 % гипохлорите натрия для отбеливания и снова просеивали через ту же ткань. Остаток помещали в камеру Богорова и угольки подсчитывали под стереомикроскопом в отраженном свете при 25-кратном увеличении. Таким образом подсчитывались все встретившиеся угольные частицы в образце фиксированного объема. Для отделения от минеральных примесей, схожих по внешнему виду с углём, в качестве объектов для сравнения использовали измельченный древесный и активированный уголь. Угольки распознавались по наличию металлического блеска, острых граней и хрупкости. Количественный анализ проводили в программе CharAnalysis (<http://CharAnalysis.googlepages.com>, Higuera et al., 2009), как описано ранее (Рогозин и др., 2023 а). Для выделения фона использовалась функция сглаживания lowess smoother с периодом сглаживания 10 лет.

Анализ спутниковых данных о пожарах

Оценка динамики пожаров в исследуемом районе осуществлялась с помощью базы данных спутникового мониторинга пожаров, разработанной в Институте леса им. Сукачева СО РАН (Пономарев, 2024), содержащей сведения о зафиксированных активных «пожарных пикселах» за период 1996–2025 гг., агрегированных в полигоны пожаров средствами ГИС на основе стандартных методик, используемых в международной практике (Пономарев, Швецов, 2024). Для количественной оценки динамики пожарного фактора использован общепотребимый показатель горимости (γ , %) как отношение среднегогодовой площади пожаров к площади рассматриваемого района.

Результаты

Литоология керна

В кернах донных отложений озера Варча было выявлено наличие четко выраженных изменений характера осадков, отражающих изменения состояния водоема. В нижней части отложения были гомогенными, это свидетельствует, что до затопления на этом месте было мелководное озеро. В средней части керна наблюдается мощный хаотично-неоднородный прослой красноватой глины, вероятно, отражающий смыв большого количества терригенного материала с берегов во время затопления. В верхней части наблюдается четко выраженная слоистая структура, очевидно отражающая современное состояние глубокого залива, слабо связанного с водохранилищем (рис. 2).

Датировка отложений

Мы предположили, что верхняя слоистая часть отложений в интервале 0–32 см (рис. 2) соответствует состоянию глубокого водоема после затопления, и сопоставили



Рис. 2. Разрез керна донных отложений залива Варча

Fig. 2. Sediment core of Varcha Bay

данный участок керна с измеренной динамикой уровня воды в Красноярском водохранилище (рис. 3). Как видно на рис. 3, в 1971 году впервые уровень воды превысил уровень дна пролива, соединяющего залив с водохранилищем (красная линия на рис. 3), и с тех пор практически ежегодно, за исключением нескольких маловодных лет (1981, 1990, 1996, 1998, 2012), залив Варча был связан с водохранилищем в теплое время года (рис. 3). Однако уровень дна пролива в нашем исследовании оценивался с помощью эхолота, и может быть несколько завышенным. В таком случае не исключено, что впервые воды р. Енисея поступили в котловину озера еще раньше – в июне 1966 года (рис. 3), что и привело к формированию массивного глинистого слоя отложений, непосредственно подстилающего слоистую часть (рис. 2). В интервале

от 1966 до 1971 года воды р. Енисея не поднимались выше уровня пролива. Очевидно, что с 1971 года должно было начаться формирование постоянно глубоководного залива. Мы предположили, что нижняя граница глинистого слоя на глубине около 52 см соответствует началу формирования залива (рис. 2), т.е. 1966 году, а верхняя граница глинистого участка на глубине 31 см нами условно датирована 1972 годом. Очевидно, что отложение терригенного материала в первые годы образования залива должно было быть значительно выше, чем в его последующем состоянии, этим объясняется необычно высокая для озер скорость осадконакопления на участке 52–32 см. Разумеется, наша оценка не является точной, и отложение глинистого слоя могло длиться несколько лет, однако в любом случае резкий переход к слоистым отложениям

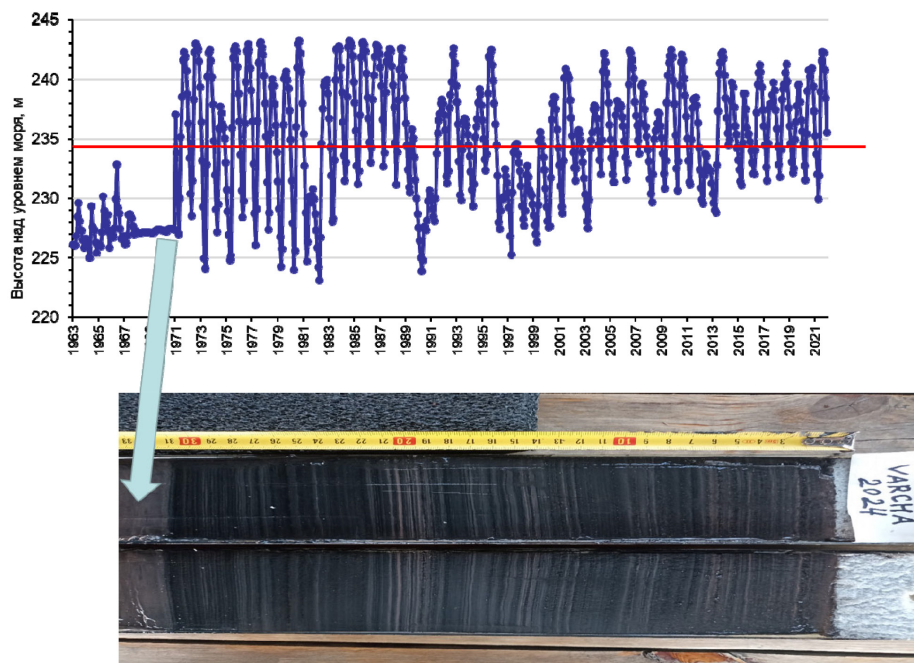


Рис. 3. Вверху: ежемесячные измерения уровня поверхности Красноярского водохранилища (данные Гидрометеослужбы). Красная линия – уровень дна пролива, оцененный нами с помощью эхолота. Внизу: разрез донных отложений залива Варча. Стрелкой показан момент подъема воды, приведший к образованию залива

Fig. 3. Upper panel: Monthly measurements of the surface level of the Krasnoyarsk Reservoir (data from the Hydrometeorological service). The red line indicates the bottom level of the strait connecting Varcha Bay with the reservoir (estimated using an echo sounder). Lower panel: Core of Varcha Bay. The arrow indicates the moment of water rise that led to the bay formation

после 31 см должен отражать формирование глубокого залива, следовательно, может быть датирован началом 1970-х гг.

В верхних 30 см отложений наблюдается чередование темных и светлых слоев, причем четкость слоев различна, иногда встречаются тонкие сдвоенные слои (дублеты) (рис. 3). Поскольку для Красноярского водохранилища характерны сильные сезонные колебания воды, которые в разные годы имеют различную амплитуду и динамику (рис. 3), характер осадконакопления может различаться по годам, что, вероятно, объясняет формирование варв различного вида. Однако подсчет наиболее заметных слоев, считая каждый дублет за один светлый слой, дает цифру около 60, что соответствует возрасту водохранилища.

Таким образом, на участке 30–7 см нами была принята постоянная скорость осадконакопления 5 мм год^{-1} , на самом верхнем участке 0–7 см толщина варв увеличивается, здесь скорость условно была принята как 10 мм год^{-1} . Оценка возраста для более глубоких слоев керна нами не делалась, и, очевидно, она будет более грубой, поскольку может быть сделана только на основе изотопных методов, учитывая гомогенный характер отложений в нижней части керна.

Угльные частицы в донных отложениях

Мы оценили скорость аккумуляции макрочастиц угля только для верхней слоистой части керна, соответствующей времени существования залива, возможная ошибка в не-

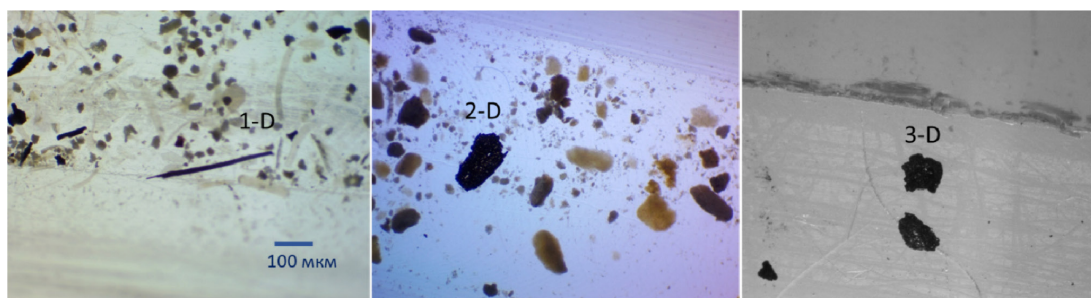


Рис. 4. Типичные формы угольных частиц, обнаруженные в донных отложениях залива Варча (пояснения в тексте)

Fig. 4. Macrocharcoal types from the sediment core of Varcha Bay: 1D – “grass” (grass type), 2D – “leaves” (leaf type), 3D – “particles” (wood type)

сколько лет принципиально не влияет на выводы. Были выявлены три наиболее характерных морфотипа частиц, условно названные нами 1D-, 2D- и 3D-частицы. 1D – тонкие удлиненные в одном направлении (так называемые травинки (Рогозин и др., 2023 а, b)), как правило, интерпретируются как остатки сгоревших травянистых растений, тонких корней, хвои и прожилок листьев (Unkelbach et al., 2018; рис. 4); 2D – плоские частицы неправильной формы, иногда с отверстиями – являются предположительно частями сгоревших листьев, иногда остатками древесины лиственных пород (рис. 4); 3D – объемные частицы неправильной формы, считаются фрагментами сгоревшей древесины и угля (Mustaphi, Pisaric, 2014; Рогозин и др., 2023 а, рис. 4).

2D-частицы представлены в наибольших концентрациях (вплоть до 33 шт см^{-3}) и встречаются во всех образцах, кроме одного. 1D-частицы в ряде образцов отсутствуют и их концентрации в целом ниже. 3D-частицы встречаются также не во всех образцах, и их концентрация также невысока. Концентрации 1D- и 2D-частиц увеличиваются в более молодых слоях, тогда как распределение 3D-частиц по керну более равномерное (рис. 5).

Для 1D- и 2D-частиц было выявлено увеличение скорости аккумуляции в последние

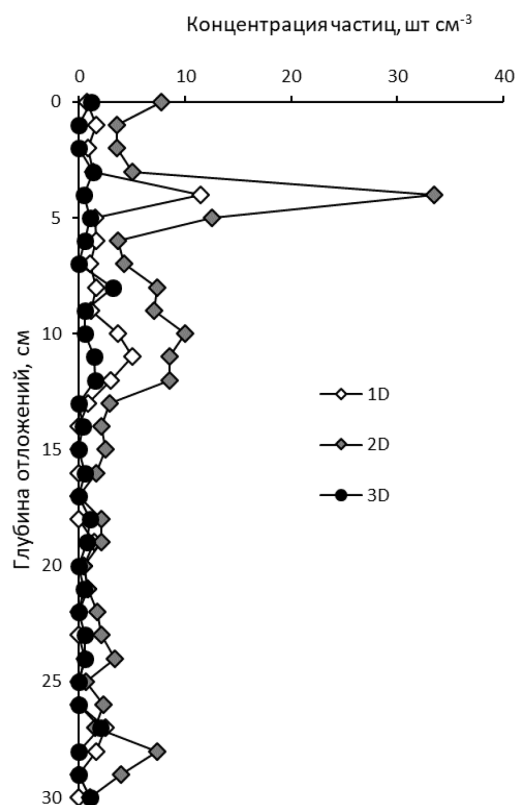


Рис. 5. Концентрации угольных макрочастиц в донных отложениях залива Варча

Fig. 5. Concentrations of charcoal particles in Varcha Bay sediments

годы до 7 и 17 частиц $\text{см}^{-2} \text{год}^{-1}$ соответственно, однако для 3D-частиц такого увеличения обнаружено не было, скорость не превысила 0,6 частиц $\text{см}^{-2} \text{год}^{-1}$ (рис. 6). Для всех трех типов частиц наблюдалось увеличение фоно-

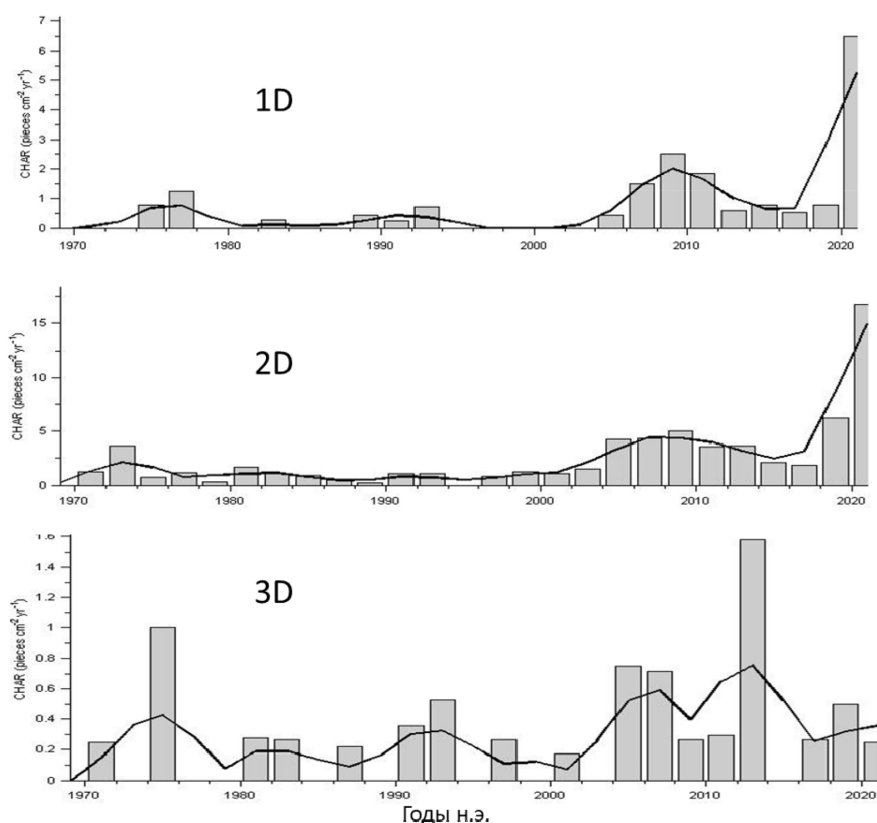


Рис. 6. Скорости аккумуляции угольных макрочастиц в донные отложения залива Варча. Классы частиц, как на рис. 4

Fig. 6. CHARAnalysis diagram illustrating the interpolated charcoal counts and the background charcoal noise in Varcha Bay sediments. Particle classes as in Fig. 4

вой скорости аккумуляции в середине 1970-х гг, а также в интервале 2005–2015 гг, однако для 3D-частиц данная тенденция проявилась только в одном образце (рис. 6).

Обсуждение

Вероятно, наряду с прочими природными и антропогенными факторами, увеличение скорости аккумуляции углистых частиц в первые годы после образования залива обусловлено смывом большого количества почвы в водоем при формировании береговой линии. Учитывая, что в окрестностях озера до затопления были обнаружены и исследованы многочисленные археологические памятники древних культур: афанасьевской (XXV–

XVIII вв до н.э.), окуневской (XVIII–XIII вв до н.э.), карасукской (XI–VII вв до н.э.), тагарской (VII–I вв до н.э.) (Вадецкая, 1986), не исключено также и поступление углистых частиц от древних очагов при затоплении берегов в момент образования водохранилища. В современных отложениях некоторое увеличение фона всех трех типов частиц в интервале 2005–2015 гг., возможно, отражает увеличение интенсивности пожарных событий в этот период, а также может быть следствием увеличения количества отдыхающих в летнее время на берегах залива Варча и соседнего залива Черная Речка. Относительно высокий уровень горимости и частоты пожаров на территории исследования подтверждается

данными спутникового мониторинга (рис. 7). Анализ, осуществленный по специализированной базе данных пожаров (Пonomarev, 2024), в целом подтверждает тенденцию к увеличению ежегодной площади пожаров в Боградском районе Республики Хакасия в период 2011–2025 гг. по сравнению с предыдущим периодом 1995–2010 гг. (рис. 7). В течение последних 15 лет наблюдается регулярная повторяемость экстремальных пожарных сезонов. В среднем на смежных временных интервалах зафиксировано почти двукратное увеличение показателя горимости территории района с уровня $\gamma=1,8\%$ (1996–2010 гг.) до $\gamma=2,9\%$ (2011–2025 гг.).

Как было показано ранее, объемные 3D-частицы являются преимущественно остатками сгоревшего топлива (дров, угля). Источником 3D-частиц здесь скорее может быть деятельность отдыхающих, поскольку в окрестностях залива отсутствуют крупные лесные массивы, и, соответственно, лесных пожаров не бывает. В 2020-е годы резкое увеличение 1D- и 2D-частиц скорее свидетельствует о природных пожарах, где основным горючим материалом является трава и кустарники, поскольку пика 3D-частиц не наблюдается (рис. 5).

В исследуемом регионе – Северо-Минусинской котловине – ранее нами были выявлены распределения углистых макрочастиц в соленых озерах Ши́ра и Учум, где также было обнаружено увеличение скорости аккумуляции частиц после 2000 года (Рогозин и др., 2023 а, б). Однако в данных озерах было отмечено заметное возрастание 3D-частиц в этот период, и как было показано с помощью седиментационных ловушек, основной вклад дают зимние выпадения на ледовую поверхность, что обусловлено сжиганием твердого топлива в поселках, расположенных непосредственно на берегах (Бурдин и др., 2022).

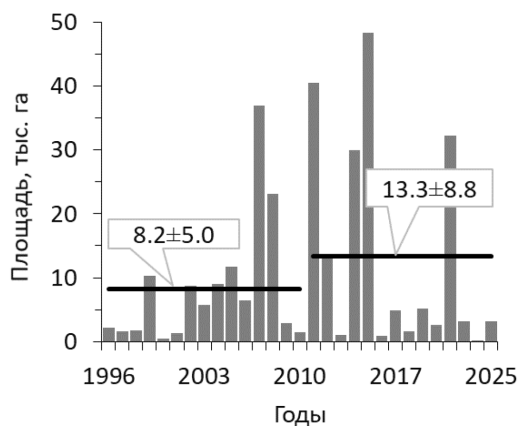


Рис. 7. Ежегодная площадь пожаров в Боградском районе (Республика Хакасия) по данным спутникового мониторинга за период 1996–2025 гг. Горизонтальными линиями показаны средние значения на смежных 15-летних интервалах

Fig. 7. Annual fire area in Bograd district (Republic of Khakassia, Russia) according to satellite monitoring data for the period 1996–2025. Horizontal lines show average values over adjacent 15-years periods

В окрестностях залива Варча нет населенных пунктов, что, вероятно, объясняет малое количество 3D-частиц по сравнению с другими типами. Беспрецедентное увеличение скорости аккумуляции углистых частиц регистрируется в последние десятилетия по всему земному шару (Kelly et al., 2013; Marlon, 2020), и наше исследование в целом подтверждает этот вывод.

Заключение

В настоящей работе нами показано увеличение скорости аккумуляции углистых частиц в донных отложениях залива Варча в последние два десятилетия, что может являться следствием усиления роли антропогенного фактора как источника возгораний в регионе и согласуется с общей тенденцией для степных регионов юга Сибири. Данная тенденция подтверждается результатами спутникового мониторинга на 30-летнем интервале наблюдений. Кроме того, впервые показано, что от-

ложения залива Варча Красноярского водохранилища представляют собой уникальный источник информации об истории водохранилища благодаря слоистой структуре и от-

носительно ясной датировке, и могут быть исследованы в дальнейшем с целью выявления изменений в экосистеме водохранилища с момента его образования.

Список литературы / References

Бурдин Л. А., Рогозин Д. Ю., Дегерменджи А. Г. (2022) Сезонная динамика современного потока углистых частиц в донные отложения озера Ши́ра (юг Сибири), оцененная с помощью седиментационных ловушек. *Доклады Российской академии наук. Науки о Земле*, 507(1): 148–152 [Burdin L. A., Rogozin D. Y., Degermendzhy A. G. (2022) Recent seasonal dynamics of the flux of charcoal particles in the sediments of Shira Lake (southern Siberia) estimated by sedimentation traps. *Doklady Earth Sciences*, 507(1): 977–980]

Вадецкая Э. Б. (1986) *Археологические памятники в степях Среднего Енисея*. Ленинград, Наука, Ленинградское отделение, 180 с. [Vadetskaya E. B. (1986) *Archaeological sites in the steppes of the Middle Yenisei*. Leningrad, Nauka, Leningrad Branch, 180 p. (in Russian)]

Гренадерова А. В., Мандрыка П. В., Сяокунь В., Сенотрусова П. О., Михайлова А. Б., Цянь-кунь Ц. (2021) Комплексные археолого-палеоэкологические исследования голоценового хроноряда в южной тайге среднего Енисея. *Stratum Plus*, 6: 299–313 [Grenaderova A. V., Mandryka P. V., Xiaokun W., Senotrusova P. O., Mikhailova A. B., Quiankun Q. (2021) Comprehensive archaeological and palaeoecological studies of the Holocene chronosequence in the southern taiga of the middle Yenisei. *Stratum Plus*, 6: 299–313 (in Russian)]

Жилич С. В., Рудая Н. А. (2021) Реконструкция палеопожаров Кулундинской степи для последних 3500 лет по данным из донных отложений озера Малое Яровое. *Проблемы археологии, этнографии, антропологии Сибири и сопредельных территорий*, 27: 433–440 [Zhilich S. V., Rudaya N. A. (2021) Reconstruction of fire activity in Kulunda steppe for the last 3500 years based on the data from the bottom sediments of Lake Maloe Yarovoe. *Problems of Archaeology, Ethnography, Anthropology of Siberia and Neighboring Territories* [Problemy arkheologii, etnografii, antropologii Sibiri i sopredel'nykh territorii], 27: 433–440 (in Russian)]

Пономарёв Е. И. (2024) Пространственно–временное распределение показателей горимости растительности Сибири за период спутниковых наблюдений 1996–2023 гг. в формате векторного полигонального слоя. Свидетельство о государственной регистрации базы данных № 2024622955 от 05.07.2024. Бюллетень № 7. Заявка № 2024622671 от 27.06.2024 <https://www1.fips.ru/ofpstorage/BULLETIN/PrEVM/2024/07/20/INDEX.HTM> [Ponomarev E. I. (2024) Spatiotemporal distribution of vegetation fire indicators in Siberia for the satellite observation period 1996–2023 in the format of a vector polygonal layer. Certificate of State Registration of the Database No. 2024622955 dated 05.07.2024. Bulletin No. 7. Application No. 2024622671 dated 27.06.2024 <https://www1.fips.ru/ofpstorage/BULLETIN/PrEVM/2024/07/20/INDEX.HTM>]

Пономарёв Е. И., Швецов Е. Г. (2024) Сопоставление оценок отпада древостоев Сибири после воздействия пожаров по дистанционным данным. *Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса*, 21(6): 213–223 [Ponomarev E. I., Shvetsov E. G. (2024) Comparison of estimates of post-fire forest mortality in Siberia based on remote sensing data. *Current Problems*

in Remote Sensing of the Earth from Space [Sovremennyye problemy dstantsionnogo zondirovaniya Zemli iz kosmosa], 21(6): 213–223 (in Russian)]

Рогозин Д. Ю., Болобанщикова Г. Н., Бурдин Л. А., Мейдус А. В. (2022) Угольные макрочастицы в донных отложениях озер Центрально-Тунгусского плато (Сибирь, Эвенкия) как индикатор динамики лесных пожаров и возможный след Тунгусской катастрофы 1908 г. *Сибирский экологический журнал*, 29(4): 404–414 [Rogozin D. Y., Bolobanshchikova G. N., Burdin L. A., Meydus A. V. (2022) Macroparticle charcoal in lake sediments of the Central Tunguska Plateau (Siberia, Evenkia) as an indicator of forest fires and a possible trace of the Tunguska Event of 1908. *Contemporary Problems of Ecology*, 15(4): 337–344]

Рогозин Д. Ю., Бурдин Л. А., Болобанщикова Г. Н., Дегерменджи А. Г. (2023a) Беспрецедентное увеличение количества углистых частиц в донных отложениях озер Северо-Минусинской котловины (юг Сибири) в современный период как возможное свидетельство антропогенного влияния. *Доклады Российской академии наук. Науки о Земле*, 511(2): 280–286 [Rogozin D. Y., Burdin L. A., Bolobanshchikova G. N., Degermendzhy A. G. (2023a) The unprecedented current increase in the amount of charcoal particles in sediments of lakes of the North Minusinsk Basin (Southern Siberia): Possible evidence of anthropogenic influence. *Doklady Earth Sciences*, 511(2): 748–752]

Рогозин Д. Ю., Бурдин Л. А., Болобанщикова Г. Н. (2023b) Угольные макрочастицы в верхних слоях донных отложений озёр Северо-Минусинской котловины (юг Сибири) как индикатор динамики пожаров на окружающей территории. *Журнал Сибирского федерального университета. Биология*, 16(2): 252–266 [Rogozin D. Yu., Burdin L. A., Bolobanshchikova G. N. (2023b) Macrocharcoal in upper sediments of the lakes of North-Minusinsk Valley (southern Siberia) as a proxy of fires on the surrounding territory. *Journal of Siberian Federal University. Biology* [Zhurnal Sibirskogo federal'nogo universiteta. Biologiya], 16(2): 252–266 (in Russian)]

Рогозин Д. Ю., Бурдин Л. А., Мейдус А. В. (2023c) Угольные макрочастицы в донных отложениях озера Суздалево (Красноярский край, Эвенкия) как индикатор природных пожаров: к проблеме Тунгусской катастрофы 1908 г. *Журнал Сибирского федерального университета. Биология*, 16(3): 271–281 [Rogozin D. Yu., Burdin L. A., Meydus A. V. (2023c) Macro-charcoal in sediments of Lake Suzdalevo (Krasnoyarsk Krai, Siberia) as a proxy of natural fires: on the problem of the Tunguska 1908 Event. *Journal of Siberian Federal University. Biology* [Zhurnal Sibirskogo federal'nogo universiteta. Biologiya], 16(3): 271–281 (in Russian)]

Ямских Г. Ю. (1995) *Растительность и климат голоцена Минусинской котловины*. Красноярск, Издательство Красноярского университета, 180 с. [Yamskikh G. Yu. (1995) *Holocene vegetation and climate in the Minusinsk Basin*. Krasnoyarsk, Krasnoyarsk University, 180 p. (in Russian)]

Anderson L., Wahl D. (2016) Two Holocene paleofire records from Peten, Guatemala: Implications for natural fire regime and prehispanic Maya land use. *Global and Planetary Change*, 138: 82–92

Conedera M., Tinner W., Neff C., Meurer M., Dickens A. F., Krebs P. (2009) Reconstructing past fire regimes: methods, applications, and relevance to fire management and conservation. *Quaternary Science Reviews*, 28(5–6): 555–576

Feurdean A., Florescu G., Tanțău I., Vanniere B., Diaconu A.-C., Pfeiffer M., Warren D., Hutchinson S. M., Gorina N., Gałka M., Kirpotin S. (2020) Recent fire regime in the southern boreal

forests of western Siberia is unprecedented in the last five millennia. *Quaternary Science Reviews*, 244: 106495

Glückler R., Herzsuh U., Kruse S., Andreev A., Vyse S.A., Winkler B., Biskaborn B.K., Pestryakova L., Dietze E. (2021) Wildfire history of the boreal forest of south-western Yakutia (Siberia) over the last two millennia documented by a lake-sediment charcoal record. *Biogeosciences*, 18(13): 4185–4209

Higuera P.E., Brubaker L.B., Anderson P.M., Hu F.S., Brown T.A. (2009) Vegetation mediated the impacts of postglacial climate change on fire regimes in the south-central Brooks Range, Alaska. *Ecological Monographs*, 79(2): 201–219

Kelly R., Chipman M.L., Higuera P.E., Stefanova I., Brubaker L.B., Hu F.S. (2013) Recent burning of boreal forests exceeds fire regime limits of the past 10,000 years. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110(32): 13055–13060

Kirdyanov A. V., Saurer M., Siegwolf R., Knorre A. A., Prokushkin A. S., Churakova (Sidorova) O. V., Fonti M. V., Büntgen U. (2020) Long-term ecological consequences of forest fires in the continuous permafrost zone of Siberia. *Environmental Research Letters*, 15(3): 034061

Knorre A. A., Kirdyanov A. V., Prokushkin A. S., Krusic P.J., Büntgen U. (2019) Tree ring-based reconstruction of the long-term influence of wildfires on permafrost active layer dynamics in Central Siberia. *Science of the Total Environment*, 652: 314–319

Leys B.A., Marlon J.R., Umbanhowar C., Vannièrè B. (2018) Global fire history of grassland biomes. *Ecology and Evolution*, 8(17): 8831–8852

Marlon J.R. (2020) What the past can say about the present and future of fire. *Quaternary Research*, 96: 66–87

Mouillot F., Field C.B. (2005) Fire history and the global carbon budget: a 1°x 1° fire history reconstruction for the 20th century. *Global Change Biology*, 11(3): 398–420

Mustaphi C.J. C., Pisarc M.F. J. (2014) A classification for macroscopic charcoal morphologies found in Holocene lacustrine sediments. *Progress in Physical Geography: Earth and Environment*, 38(6): 734–754

Novenko E. Y., Kupryanov D. A., Mazei N. G., Prokushkin A. S., Phelps L. N., Buri A., Davis B. A. S. (2022) Evidence that modern fires may be unprecedented during the last 3400 years in permafrost zone of Central Siberia, Russia. *Environmental Research Letters*, 17(2): 025004

Rudaya N., Krivonogov S., Słowinski M., Cao X., Zhilich S. (2020) Postglacial history of the Steppe Altai: Climate, fire and plant diversity. *Quaternary Science Reviews*, 249: 106616

Unkelbach J., Dulamsuren C., Punsalpaamuu G., Saindovdon D., Behling H. (2018) Late Holocene vegetation, climate, human and fire history of the forest-steppe-ecosystem inferred from core G2-A in the ‘Altai Tavan Bogd’ conservation area in Mongolia. *Vegetation History and Archaeobotany*, 27(5): 665–677

Wang Z., Huang J.-G., Ryzhkova N., Li J., Kryshen A., Voronin V., Li R., Bergeron Y., Drobyshch I. (2021) 352 years long fire history of a Siberian boreal forest and its primary driving factor. *Global and Planetary Change*, 207: 103653

EDN: LPHZAS

УДК 574.474

Modeling of Gas Exchange in the BIOS-3 Closed Ecosystem

Mikhail Y. Saltykov^{a*}, Yury V. Barkhatov^a,
Yuming Fu^b and Andrey G. Degermendzhi^a

*^aInstitute of Biophysics SB RAS
Federal Research Center “Krasnoyarsk Science Center SB RAS”
Krasnoyarsk, Russian Federation
^bBeihang University
Beijing, China*

Received 17.06.2025, received in revised form 06.12.2025, accepted 08.12.2025

Abstract. The creation of biotechnological life support systems (BLSS) is impossible without the development of their mathematical models, which in turn require verification based on available experimental data. This study is devoted to the development of a mathematical model of gas exchange in a closed ecosystem of BIOS-3 and its verification. The key feature of gas exchange in the BIOS-3 experiments was the high (1–2 %) concentration of carbon dioxide in the household compartment of the system, which was in a quasi-stationary state during each of the longest experiments (in 1973 and 1978). That could mean that the system had mechanisms for self-stabilization. However, the most obvious mechanism of autostabilization due to plant photosynthesis does not work at these concentrations because photosynthesis reaches carbon dioxide saturation, which occurs at a concentration of 0.15 % for wheat and vegetables. Two possible explanations for the abnormal concentration of carbon dioxide in the BIOS-3 system have been proposed: spatial heterogeneity of the gas composition and the inhibition of human respiration at concentrations of carbon dioxide close to 1.5 %, which is described in the literature. A computer model of BIOS-3 has been created that contains both of the proposed mechanisms. The model describes the interactions between the biological components of the BLSS: plants and humans. The equations and coefficients of the model have been determined based on experimental data from the BIOS-3 facility. Simulations of isolation experiments have been carried out, which have shown the possibility of reproducing quasi-stationary high concentrations within the framework of both proposed mechanisms. The results obtained are valuable for the development of future BLSS systems. In particular, the study demonstrates the importance of controlling the gas exchange between the compartments of the system.

© Siberian Federal University. All rights reserved

This work is licensed under a Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0 International License (CC BY-NC 4.0).

* Corresponding author E-mail address: saltykoff.mixail@yandex.ru

ORCID: 0009-0008-4225-4531 (Saltykov M.); 0000-0003-4547-0439 (Barkhatov Y.); 0000-0003-2116-5253 (Fu Y.); 0000-0001-8649-5419 (Degermendzhi A.)

Keywords: mathematical modeling, closed ecosystems, BIOS-3, space application.

Acknowledgements. The study was supported by Grant of the Russian Science Foundation No. 23–44–00059, <https://rscf.ru/en/project/23–44–00059/> and was also financially supported by the International Cooperation and Exchange Program of the National Natural Science Foundation of China (Grant No. 32261133528).

Citation: Saltykov M. Y., Barkhatov Y. V., Fu Y., Degermendzhi A. G. Modeling of gas exchange in the BIOS-3 closed ecosystem. J. Sib. Fed. Univ. Biol., 2025, 18(4), 517–533. EDN: LPHZAS



Моделирование газообмена в замкнутой экосистеме БИОС-3

М. Ю. Салтыков^а, Ю. В. Бархатов^а,
Ю. Фу^б, А. Г. Дегерменджи^а

^аИнститут биофизики СО РАН
ФИЦ «Красноярский научный центр СО РАН»
Российская Федерация, Красноярск

^бПекинский университет авиации и космонавтики
Китай, Пекин

Аннотация. Создание биотехнологических систем жизнеобеспечения (БСЖО) невозможно без разработки их математических моделей, которые, в свою очередь, требуют верификации на имеющихся экспериментальных данных. Данная работа посвящена разработке математической модели газообмена в замкнутой экосистеме БИОС-3 и ее верификации. Ключевой особенностью газообмена в экспериментах БИОС-3 была высокая (1–2 %) концентрация углекислого газа в бытовом отсеке комплекса, находившаяся в квазистационарном состоянии в течение каждого из наиболее продолжительных экспериментов (1973 и 1978 годов). Это могло означать наличие в системе механизмов ее стабилизации. Однако наиболее очевидный механизм аутостабилизации за счет фотосинтеза растений при данных концентрациях не работает в силу выхода фотосинтеза в насыщение по углекислому газу, происходящее при концентрации 0,15 % для пшеницы и овощей. Было предложено два варианта объяснения аномальной концентрации углекислого газа в комплексе БИОС-3: пространственная неоднородность газового состава и описанное в литературе явление ингибирования дыхания человека при концентрации углекислого газа, близкой к 1,5 %. Была создана компьютерная модель БИОС-3, содержащая оба предложенных механизма. Модель описывала взаимодействия между биологическими компонентами БСЖО: растениями и человеком. Уравнения и коэффициенты модели были определены на основе данных экспериментов на установке БИОС-3. Проведены симуляции изоляционных экспериментов, показавшие возможность воспроизведения квазистационарной высокой концентрации в рамках обоих предложенных механизмов. Полученные результаты

представляют ценность для разработки будущих систем БСЖО. В частности, показана важность контроля газообмена между отсеками комплекса.

Ключевые слова: математическое моделирование, замкнутые экосистемы, БИОС-3, космическое применение.

Благодарности. Исследование поддержано грантом Российского научного фонда № 23–44–00059, <https://rscf.ru/ru/project/23-44-00059/>, а также финансово поддержано Программой международного сотрудничества и обмена Национального научного фонда Китая (Грант № 32261133528).

Цитирование: Салтыков М. Ю. Моделирование газообмена в замкнутой экосистеме БИОС-3 / М. Ю. Салтыков, Ю. В. Бархатов, Ю. Фу, А. Г. Дегерменджи // Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология, 2025. 18(4). С. 517–533. EDN: LPHZAS

Введение

Биологические системы жизнеобеспечения (БСЖО) представляют собой многофункциональные комплексы, способные обеспечивать регенерацию кислорода, воды и растительной пищи за счёт фотосинтетической активности растений, а также перерабатывать органические отходы в минеральные удобрения для повторного использования (Nelson et al., 2010). Пионерные исследования в этой области были проведены в 1960–1970-х годах в Институте биофизики СО АН СССР, где последовательно разрабатывались экспериментальные модели БСЖО (Гительзон и др., 1975; Salisbury et al., 1997; Gitelson, Lisovsky, 2002, 2008). Наиболее совершенная из них – система БИОС-3 – продемонстрировала рекордные показатели замкнутости биогеохимических циклов: полное воспроизводство атмосферы и водного баланса, а также 70 %-ную рециркуляцию биомассы, что подтвердило принципиальную возможность создания автономных экосистем как для космических миссий, так и для наземного применения.

В результате данных экспериментов был получен большой объем данных, содержащий информацию о внутрисистемных взаимодействиях, определяющих динамику системы БСЖО и ее реакцию на внешние воздействия.

Часть этой информации представлена в соответствующих публикациях (Гительзон и др., 1975; Лисовский, 1979), однако для выявления общих закономерностей и построения унифицированного описания внутрисистемных взаимодействий необходим тщательный анализ первичных материалов исследования.

Описание моделируемой системы

Технически система БИОС-3 представляла собой герметичный прямоугольный контейнер с полным объемом 315 м³ и объемом атмосферы 231 м³. Комплекс состоял из четырех равных частей: бытового отсека, двух фитотронных отсеков и отсека водорослевых культиваторов (рис. 1). В фитотронных отсеках размещались фитотроны с высшими растениями. Отсек водорослевых культиваторов использовался только в эксперименте 1973 года. В эксперименте 1978 года произошел отказ от водорослевого культиватора, но была введена чуфа для обеспечения равенства ассимиляционного коэффициента растений (отношения поглощенного углекислого газа к произведенному кислороду) и диссимиляционного коэффициента экипажа.

В бытовом отсеке экипаж БИОС-3 проводил большую часть времени эксперимента. Данный отсек состоял из кухни-столовой,

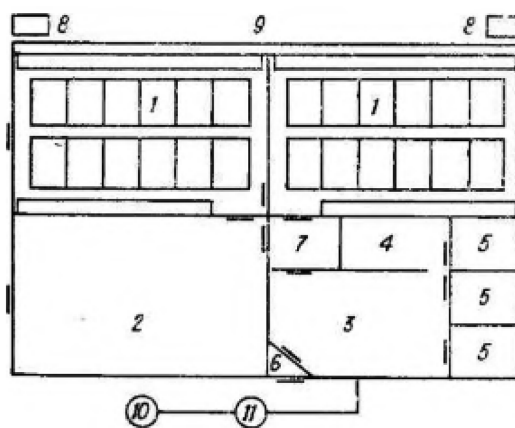


Рис. 1. Схема БИОС-3 согласно (Лисовский, 1979). На схеме: 1 – фитотроны, 2 – отсек водорослевых культиваторов, 3 – обитаемый отсек, 4 – кухня-столовая, 5 – каюты, 6 – шлюз-санузел, 7 – тамбур, 8 – насосы системы охлаждения источников света, 9 – коллектор полива теплообменной стены фитотронов, 10 – компрессор наддува, 11 – бактериальный фильтр

Fig. 1. BIOS-3 diagram according to (Lisovsky, 1979). The diagram shows: 1 – growth chambers, 2 – the algal culturing compartment, 3 – the habitable compartment, 4 – the kitchen-dining room, 5 – cabins, 6 – an airlock-bathroom, 7 – a vestibule, 8 – pumps of the light source cooling system, 9 – the collector of irrigation liquid of the heat-exchange wall of growth chambers, 10 – a supercharging compressor, 11 – a bacterial filter

трех кают и санузла. В течение эксперимента 1973 года экипаж менялся, но состоял из трех человек в каждый период времени. В эксперименте 1978 года первоначальная численность экипажа составляла три человека, затем была уменьшена до двух. После уменьшения экипажа до двух человек одна из кают была использована для размещения каталитической печи. Каталитическая печь использовалась для сжигания несъедобной биомассы и вносила в газообмен вклад, идентичный одному человеку в смысле потребления кислорода и производства углекислого газа. Большую часть времени эксперимента бытовой отсек был отделен от фитотронных отсеков гермодверью. Воздух из бытового (обитаемого) отсека принудительно перекачивался в фитотронные отсеки вентилятором (рис. 2), таким образом, повышалось давление в фитотронных отсеках. Воздух из фитотронных отсеков попадал в бытовой отсек пассивно за счет разницы давлений. Для проведения работ в фитотронных отсеках вентиляция отклю-

чалась, выравнивалось давление, после чего открывалась дверь из бытового отсека в фитотронный.

Высшие растения в замкнутых системах жизнеобеспечения выполняют следующие функции: производство кислорода через фотосинтез, синтез пищи, регенерация воды за счёт транспирации. Поскольку ни один вид растений не может полностью обеспечить сбалансированный рацион, необходим комплекс культур. В БСЖО требуется тщательный подбор растений, обеспечивающих питание и газовую рециркуляцию (Лисовский, 1979; Nelson et al., 2010).

В течение всего цикла экспериментов в установке БИОС-3 использовалось 15 видов высших растений, одновременно до 12 (Гительзон и др., 1975; Лисовский, 1979; Gitelson, Lisovsky, 2008). Однако наибольшую площадь всегда занимала культура пшеницы (пшеница мягкая (*Triticum aestivum* L., линия 232 селекции Г.М. Лисовского)) либо культуры пшеницы и чужбы (*Cyperus esculentus* L.).

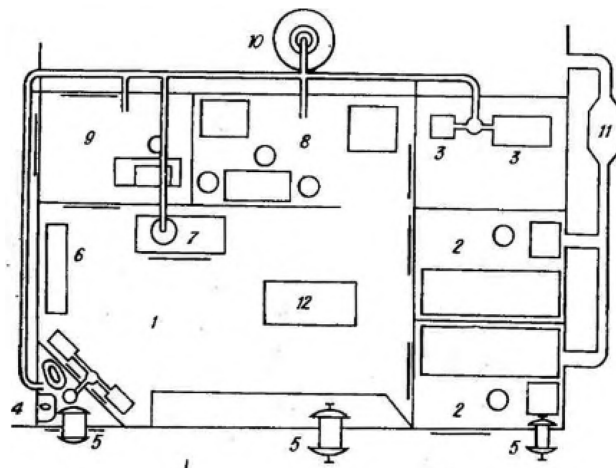


Рис. 2. Схема бытового отсека из (Лисовский, 1979). Цифрами обозначены: 1 – рабочее помещение, 2 – каюты, 3 – каталитическая установка для сжигания атмосферных примесей и непищевой биомассы, 4 – шлюз-санузел, 5 – шлюз для передачи предметов, 6 – пульт контроля и управления фитотронами, 7 – сушильный шкаф, 8 – кухня-столовая, 9 – тамбур, 10 – циркуляционный вентилятор, 11 – теплообменник, 12 – кондиционер (подвешен у потолка)

Fig. 2. Diagram of the household compartment from (Lisovsky, 1979). The numbers indicate: 1 – a workroom, 2 – cabins, 3 – a catalytic unit for burning atmospheric impurities and non-edible biomass, 4 – an airlock-bathroom, 5 – a gateway for transferring items, 6 – a growth chamber control panel, 7 – a drying cabinet, 8 – a kitchen-dining room, 9 – a vestibule, 10 – a circulation fan, 11 – a heat exchanger, 12 – an air conditioner (suspended from the ceiling)

В совокупности эти два вида высших растений занимали около 80 % посевной площади. Остальные культуры были представлены различного вида овощами, наибольшую долю из которых представляли редис (*Raphanus sativus* L.) и морковь (*Daucus carota* subsp. *sativus*).

Проблема концентрации углекислого газа в комплексе БИОС-3

В ходе экспериментов в комплексе БИОС-3 концентрация углекислого газа постепенно менялась, но в целом оставалась в интервале 1–2 объемных процентов (рис. 3). Данное значение находится за пределами насыщающей концентрации углекислого газа. Это исключает естественное поддержание гомеостаза за счет увеличения поглощения углекислого газа растениями при повышении его концентрации.

Было предложено два возможных объяснения феномену аутостабилизации газового состава в БИОС-3:

1. Гипотеза неоднородности. В силу несовершенства аппаратуры концентрация углекислого газа измерялась только в бытовом отсеке. Но фитотроны находились в отдельном отсеке, в норме изолированном от бытового, с воздухообменом через систему вентиляции. У экспериментаторов были основания полагать, что вентиляция обеспечивает однородность газового состава, но прямой экспериментальной проверки, судя по всему, не было.

2. Гипотеза регуляции человеком. В работе (Schaefer et al., 1963) было показано, что интенсивность дыхания человека может уменьшаться при умеренно высоких (~1,5 %) концентрациях углекислого газа.

Целью работы была проверка работоспособности выдвинутых выше гипотез путем

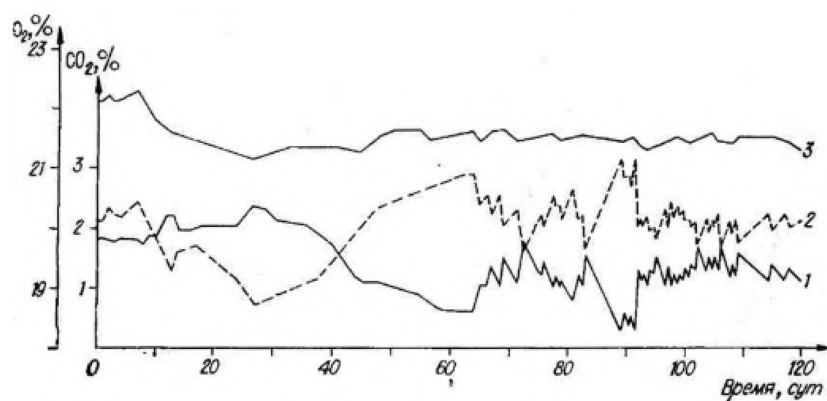


Рис. 3. Динамика концентраций углекислого газа (1) и кислорода (2), а также общее содержание кислорода в бытовом отсеке комплекса БИОС-3 во время эксперимента 1978 года согласно (Лисовский, 1979)

Fig. 3. Dynamics of carbon dioxide (1) and oxygen (2) concentrations and the total oxygen content in the household compartment of the BIOS-3 system during the 1978 experiment according to (Lisovsky, 1979)

построения модели массо- и газообмена в комплексе БИОС-3 с воспроизведением наблюдавшейся динамики газового состава атмосферы.

Описание модели

Замкнутая экологическая система жизнеобеспечения состоит из набора подсистем, обменивающихся различными веществами. На данный момент описывается 11 веществ, представленных в табл. 1. Статья посвящена моделированию газообмена, к которому от-

носятся 2 из 11 использованных ресурсов (или веществ): углекислый газ и кислород. Соответственно, в статье приводятся динамики только этих ресурсов. Полная версия модели в виде программы на языке Python 3 находится в дополнительных материалах к статье на сайте журнала.

Часть ресурсов, например животные белки, не производятся в системе БИОС-3 и расходуются из запасов. Запасы реализуются путем задания начального количества веще-

Таблица 1. Вещества, описываемые в модели, и их рабочие диапазоны

Table 1. The substances described in the model and their operating ranges

Ресурс	Рабочий диапазон	Единицы измерения
Кислород	18–22	Объемные проценты
Углекислый газ	0,1–2	Объемные проценты
Углеводы	0–500	Кг
Клетчатка	0–100	Кг
Растительные жиры, пищевые	0–100	Кг
Лигнин	0–100	Кг
Растительные белки	0–100	Кг
Животные белки	0–100	Кг
Фекалии	0–200	Кг
Моча	0–1000	Кг
Минеральный азот	0–100	Кг

ства либо добавлением в модель подсистемы «запас» генерирующей необходимый ресурс с постоянной скоростью.

В общем виде модель можно представить следующим образом:

$$\frac{dx_i}{dt} = \sum_{j=1}^{j=m} PCF_{ij}(x_1, \dots, x_n), \quad (1)$$

где x_1, \dots, x_n – текущие количества веществ, $PCF_{ij}(x_1, \dots, x_n)$ – функции, описывающие производство подсистемами веществ и их потребление, n – количество описываемых веществ, m – количество использующихся функций производства и потребления.

Человек описывается одной из двух функций:

1. Простое потребление и производство строго заданных количеств ресурсов.
2. С эффектом дыхательного угнетения, описанным в работе (Schaefer et al., 1963):

$$\begin{cases} \frac{dW_{CO_2}}{dt} = b_1 \cdot H, & W_{CO_2} < 1,5 \\ \frac{dW_{O_2}}{dt} = -b_2 \cdot H, & W_{CO_2} < 1,5 \\ \frac{dW_{CO_2}}{dt} = 0,9 \cdot b_1 \cdot H, & W_{CO_2} \geq 1,5 \\ \frac{dW_{O_2}}{dt} = -0,9 \cdot b_2 \cdot H, & W_{CO_2} \geq 1,5 \end{cases}, \quad (2)$$

где H – количество людей в системе, b_1 и b_2 – константы дыхания, W_{CO_2} и W_{O_2} – концентрации углекислого газа и кислорода в объемных процентах.

Функции производства и потребления растений вычисляют векторы потребленных и произведенных ресурсов исходя из прироста несъедобной и съедобной биомасс, имеющих постоянный химический состав.

В модели использовались три основных вида высших растений: пшеница, чуфа и редис (как обобщенные овощи). Для коэффициентов роста и дыхания растений использовались данные, полученные из следующих источников: (Гительзон и др., 1975; Лисов-

ский, 1979; Tikhomirov et al., 2008, 2011; Шихов и др., 2011; Нестеренко и др., 2012; Pascual-Seva et al., 2013; Liu et al., 2018).

Функция прироста вегетативной биомассы имеет вид:

$$\frac{dVP_j^i}{dt} = (1 - \beta(t_j^i)) \cdot k^i \cdot Le^i(E) \cdot Lc(W_{CO_2}) \cdot Nit \cdot S_j^i \cdot G^i(t_j^i). \quad (3)$$

Генеративной:

$$\frac{dGP_j^i}{dt} = \beta(t_j^i) \cdot k^i \cdot Le^i(E) \cdot Lc(W_{CO_2}) \cdot Nit \cdot S_j^i \cdot G^i(t_j^i), \quad (4)$$

где k_i – константа скорости роста растений i -го вида, N_{it} – концентрация азота в субстрате, S_j^i – площадь, занятая растениями i -го вида j -го возраста.

$\beta(t_j^i)$ – функция «перетока» биомассы из вегетативной в генеративную:

$$\beta(t_j^i) = \begin{cases} 0, & t_j^i < T_s^i \\ K_\beta(t_j^i - T_s^i), & t_j^i \geq T_s^i \end{cases} \quad (5)$$

где t_j^i – возраст растений, T_s^i – начало роста зерен, задано генетически, K_β – эмпирическая константа.

Прирост общей биомассы определяется следующими факторами: генетическими особенностями, освещенностью, концентрацией углекислого газа и наличием минеральных веществ в питательном растворе. Ниже приведен вид функций, использованных для описания пшеницы:

Функция генетической программы роста для пшеницы:

$$G^1(t_j^1) = \begin{cases} 0, & t_j^1 < T_s^1 \\ a_1(t_j^1 - T_s^1) - b_1(t_j^1 - T_s^1)^{3/2}, & t_j^1 \geq T_s^1 \end{cases}, \quad (6)$$

где T_s^1 – время от посева до прорастания семян, a_1 и b_1 – эмпирические константы.

Данная форма уравнения роста для пшеницы предложена и апробирована в (Гитель-

зон и др., 1975), в дальнейшем использовалась в (Gubanov et al., 2009a, 2009b).

Функция зависимости роста от освещенности пшеницы:

$$Le^1(E) = \begin{cases} e_1 E + e_2, & E \geq E_{opt} \\ e_3 E + e_4, & E < E_{opt} \end{cases} \quad (7)$$

где E – интенсивность освещения Вт/м², $E_{opt} = 200$ Вт/м² – интенсивность освещения, при которой достигается максимальная продуктивность пшеницы, e_1, e_2, e_3 и e_4 – эмпирические константы.

Зависимость скорости роста от концентрации CO₂:

$$Lc(W_{CO_2}) = \begin{cases} 1, & W_{CO_2} > W_{sat}^i \\ \frac{W_{CO_2}}{W_{sat}^i}, & W_{CO_2} \leq W_{sat}^i \end{cases} \quad (8)$$

где W_{sat}^i – насыщающая концентрация углекислого газа, 0,15 %, W_{CO_2} – концентрация углекислого газа.

Модель описывала три вида растений: пшеница, обобщенные овощи на основе редиса и чужа. Вид зависимости скорости роста от концентрации углекислого газа был идентичным для всех видов растений, но для чужа $W_{sat}^3 = 0,02$ % (поскольку чужа является растением C4, которое уже при обычной концентрации углекислого газа в атмосфере достигает максимальных значений его поглощения). Различались эмпирические зависимости скорости роста от времени.

Для овощей:

$$G^2(t_j^2) = \begin{cases} 0, & t_j^2 < T_s^2 \\ a_2 \left(1 - e^{-b_2(t_j^2 - T_s^2)}\right)^6, & t_j^2 \geq T_s^2 \end{cases} \quad (9)$$

где a_2, b_2 – эмпирические константы.

Для чужа:

$$G^3(t_j^3) = \begin{cases} 0, & t_j^3 < T_s^3 \\ a_3(t_j^3 - T_s^3)^3 - b_3(t_j^3 - T_s^3)^2 + c_3(t_j^3 - T_s^3) - d_3, & t_j^3 \geq T_s^3 \end{cases} \quad (10)$$

где a_3, b_3, c_3, d_3 – эмпирические константы.

Зависимость скорости роста от освещенности для овощей:

$$Le^2(E) = e_1 E^2 + e_2 E + e_3. \quad (11)$$

Для чужа:

$$Le^3(E) = e_1 E + e_2. \quad (12)$$

Данные формулы являются эмпирическими. Значения коэффициентов были получены с помощью регрессионного анализа результатов экспериментов по культивации растений (Гительзон и др., 1975).

При достижении растением максимального времени жизни происходит уборка урожая. После этого генеративная биомасса переходит в углеводы, клетчатку, растительные жиры и белки в запасе, в соответствии с их содержанием в данном растении. Представление собранного урожая в виде белков, жиров и углеводов является модельным упрощением. Доли питательных веществ в биомассе взяты из (Гительзон и др., 1975; Лисовский, 1979).

Результаты

Анализ гипотез

Моделирование показывает, что в результате неизбежно возникающих дисбалансов производства и потребления система переходит либо в область низких концентраций углекислого газа и аутостабилизации, либо высоких и смерти экипажа. Как видно из рис. 4, концентрация углекислого газа в модели БИОС-3 росла до тех пор, пока не было уменьшено его производство путем уменьшения экипажа. Однако после этого произошло быстрое падение в зону аутостабилизации, чего не наблюдалось в реальном БИОС-3.

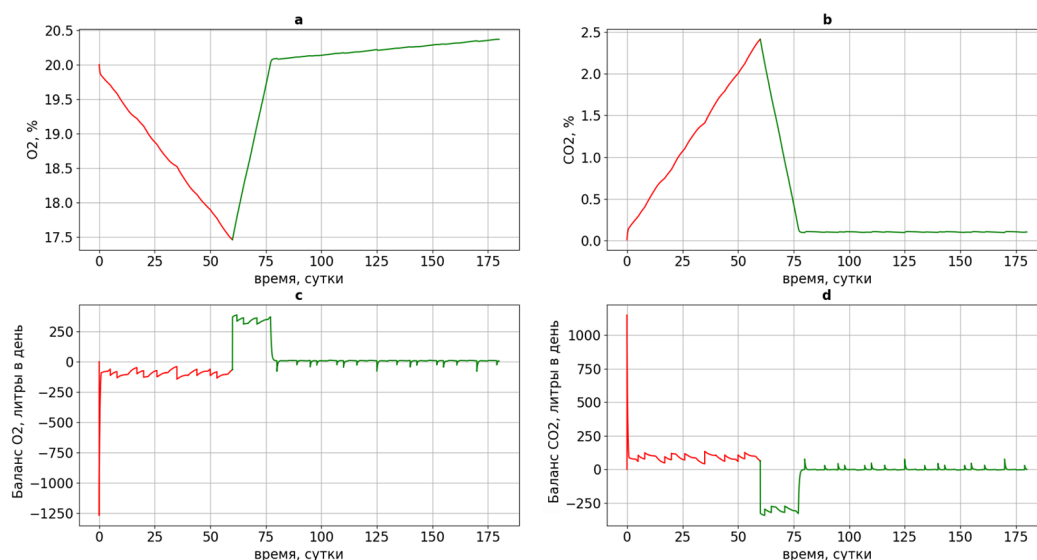


Рис. 4. Симуляция сценария с экипажем из 3 человек в течение 60 дней (красный), с сокращением до 2 человек на следующие 120 дней (зеленый). Использовалась модель однородной системы без дыхательного угнетения у экипажа. Графики «а» и «б» – концентрации кислорода и углекислого газа, объемные проценты, графики «с» и «д» – разность производства и потребления кислорода и углекислого газа соответственно

Fig. 4. Simulation of a scenario with a crew of 3 people for 60 days (red), with a reduction to 2 people for the following 120 days (green). A model of a homogeneous system without respiratory inhibition in the crew was used. Graphs “a” and “b” – concentrations of oxygen and carbon dioxide, volume percentages, graphs “c” and “d” – the difference in production and consumption of oxygen and carbon dioxide, respectively

Разберем вначале первую гипотезу. Поток через вентилятор составляет 0,5–1,5 м³/мин, что в теории дает от 154 до 462 минут на полный оборот атмосферы БИОС-3.

Равновесная концентрация углекислого газа в комнате определяется уравнением:

$$V \frac{(C_{room} - C_{in})}{100} = G, \quad (13)$$

где V – поток воздуха в комнату и из нее (в литрах в минуту), C_{in} – объемная концентрация CO₂ на входе (в процентах), C_{room} – объемная концентрация углекислого газа в комнате (в процентах), G – производство CO₂ в комнате (в литрах в минуту).

Для экипажа из двух человек $G = 0,7$ литра в минуту. Согласно отчету, поток воздуха между отсеками составлял от 500 до 1500 литров в минуту, что согласно (13) дает разность концентраций в бытовом и фитотронном отсеках от 0,05 до 0,14 %.

Надо заметить, что высокие концентрации углекислого газа в бытовом отсеке были нормой еще во времена ранних экспериментов с хлореллой, насыщение которой по углекислому газу происходит при более высоких концентрациях, чем у высших растений (Гиттельзон и др., 1975).

Расчеты разности концентраций делались в предположении о равномерности распределения углекислого газа в бытовом отсеке. Согласно (Mahyuddin, Awbi, 2010; Mahyuddin et al., 2014), распределение углекислого газа можно считать однородным в комнате без перегородок с одной точкой притока вентиляции. Однако замеров действительной скорости воздухообмена между отсеками не производилось.

Косвенным подтверждением гипотезы неоднородности могут служить результаты эксперимента по созданию БСЖО «Лунный

дворец 1» (функционально аналогичной системе БИОС-3), согласно которым средняя концентрация углекислого газа в ходе эксперимента составила 0,12 %, максимальная – 0,4 % (Fu et al., 2021, 2025).

В фитотронном отсеке БИОС-3 при помощи нагнетающего вентилятора создавалось повышенное давление (10–15 мм водяного столба или 100–150 Па). Как видно из схемы (рис. 2), обратно из фитотронного отсека в бытовой воздух попадал за счет повышенного давления в фитотронном отсеке, проходя по пути через теплообменник. К сожалению, данных о конструкции теплообменника не сохранилось, но вполне вероятно, что он создавал достаточное сопротивление циркуляции воздуха для обеспечения высокой разности концентраций. Как видно из формулы (13), для разницы

концентраций в 1 % требуется проток 70 литров в минуту.

Альтернативным объяснением стабилизации концентрации углекислого газа является эффект уменьшения интенсивности дыхания при высоких концентрациях углекислого газа или дыхательного угнетения.

Как показано в (Schaefer et al., 1963), при достаточно высоких (1–2 %) концентрациях углекислого газа происходит уменьшение интенсивности дыхания. В рамках модели эффект описан уравнением (2).

На рис. 5 показаны результаты моделирования при условии, что интенсивность дыхания человека при концентрации CO_2 выше 1,5 % снижается на 10 %.

Оба объяснения имеют свои плюсы и минусы, к сожалению, окончательное решение вопроса о причинах высокой концентрации

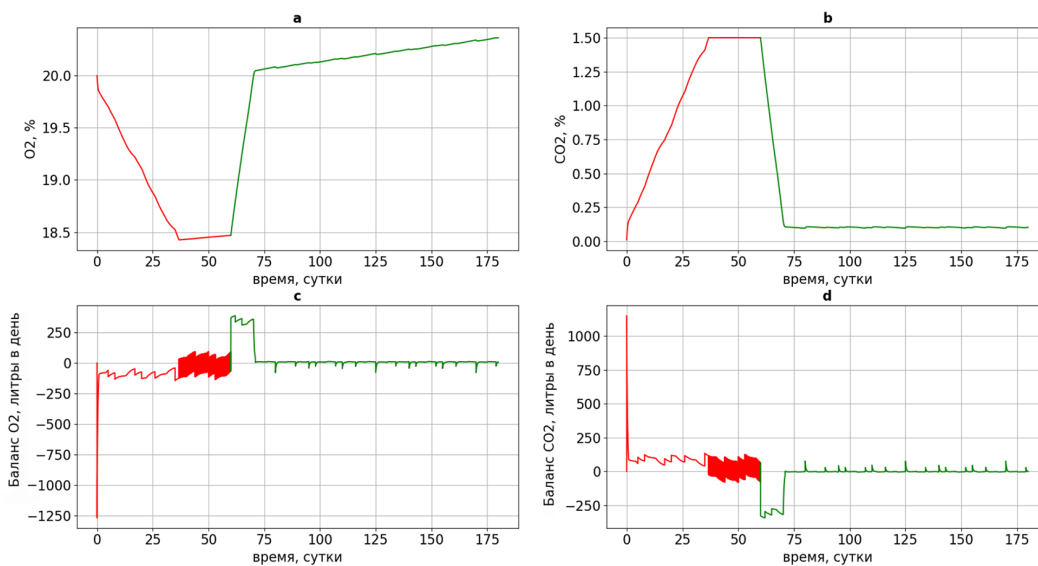


Рис. 5. Симуляция сценария с экипажем из 3 человек в течение 60 дней (красный), с сокращением до 2 человек на следующие 120 дней (зеленый) при наличии эффекта дыхательного угнетения. Графики «а» и «b» – концентрации кислорода и углекислого газа, объемные проценты, графики «с» и «d» – разность производства и потребления кислорода и углекислого газа соответственно

Fig. 5. Simulation of a scenario with a crew of 3 people for 60 days (red), with a reduction to 2 people for the following 120 days (green), with a respiratory inhibition effect. Graphs “a” and “b” – concentrations of oxygen and carbon dioxide, volume percentages, graphs “c” and “d” – the difference in production and consumption of oxygen and carbon dioxide, respectively

углекислого газа в бытовом отсеке невозможно без проведения изоляционного эксперимента на установке БИОС, но с современными датчиками. Недостатком гипотезы аутостабилизации за счет уменьшения интенсивности дыхания (другими словами за счет человека) является чрезвычайно малый «запас прочности» данного способа стабилизации. Согласно (Schaefer et al., 1963), уменьшение интенсивности дыхания составляет порядка 10–15 %, что соответствует допустимому перепроизводству CO_2 в системе. С другой стороны, гипотеза неоднородности базируется на непроверяемых на данном этапе предположениях о конструкции БИОСа. При этом эффект дыхательного угнетения человека (Schaefer et al., 1963) является экспериментальным фактом и не может быть исключен из модели кроме

как по соображениям ее упрощения, либо для иллюстрации невозможности длительного поддержания квазистационарной концентрации углекислого газа в однородной системе без эффекта дыхательного угнетения (рис. 4).

Различные сценарии

Были проведены две симуляции годичного эксперимента по схеме 4 месяца с экипажем 3 человека и 8 месяцев – 2 человека. В первой симуляции регуляция обеспечивалась за счет низкой концентрации углекислого газа в фитотронном отсеке при скорости обмена атмосферой 70 литров в минуту (рис. 6), во второй – за счет эффекта ингибирования дыхания при скорости обмена атмосферой 500 литров в минуту и продуктивности растений, уменьшенной на 10 % для

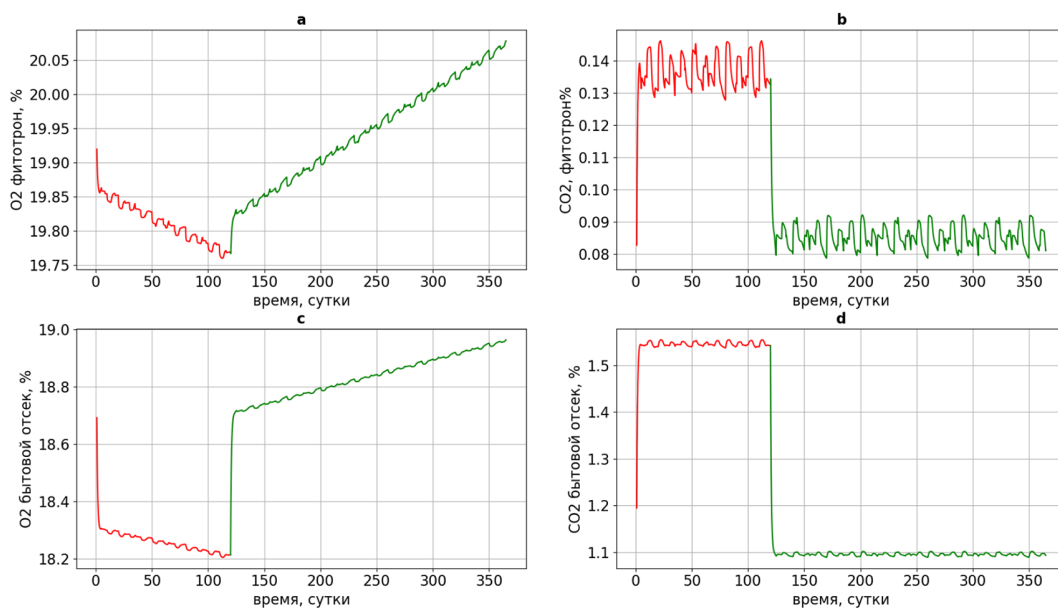


Рис. 6. Симуляция сценария с экипажем из 3 человек в течение 120 дней (красный), с сокращением до 2 человек на следующие 240 дней (зеленый) при наличии дыхательного угнетения и высокой неоднородности газового состава. На графиках а и б представлена концентрация кислорода и углекислого газа в фитотронном отсеке, на графиках с и d – в бытовом отсеке

Fig. 6. Simulation of a scenario with a crew of 3 people for 120 days (red), with a reduction to 2 people for the next 240 days (green), with the respiratory inhibition and high heterogeneity of the gas composition. Graphs a and b show the concentrations of oxygen and carbon dioxide in the growth chamber compartment, and graphs c and d show their concentrations in the living compartment

компенсации увеличившейся концентрации CO_2 в фитотронном отсеке (рис. 7).

На рис. 4–7 можно наблюдать межсуточный (доли процента) прирост концентрации кислорода в ходе симуляций. Это связано с ограничениями модели считающей пропорцию потребляемого растениями углекислого газа к производимому кислороду (так называемый ассимиляционный коэффициент) строго постоянной. Путем подбора видового состава растений (введена чужа) в эксперименте 1978 года было достигнуто хорошее совпадение ассимиляционного коэффициента растений и диссимиляционного человека, но не идеальное. Однако обнаруженная невязка коэффициентов ассимиляции и диссимиляции много меньше экспериментальных погрешностей.

Выше были показаны результаты моделирования динамики кислорода и углекислого газа. Динамика остальных девяти ресурсов модели была достаточно тривиальной в силу использования приближения постоянного рациона при описании потребления человеком питательных веществ, произведенных БСЖО, и отсутствии переработки твердых и жидких метаболитов, за отсутствием на тот момент технологии «мокрого сжигания» (Салтыков и др., 2016). Данное приближение соответствует реальному положению дел в ходе эксперимента БИОС-3. Вычисление производства питательных веществ и их динамики на данном этапе служило для проверки корректности модели путем сверки с результатами экспериментов. На рис. 8 представлена динамика негазообразных веществ в модели

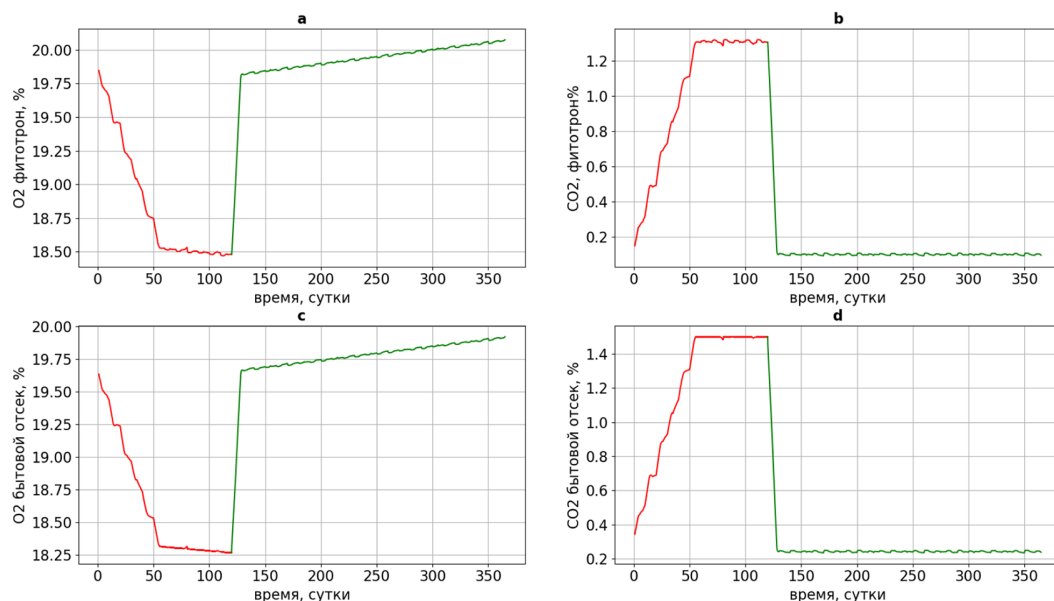


Рис. 7. Симуляция сценария с экипажем из 3 человек в течение 120 дней (красный), с сокращением до 2 человек на оставшийся год (зеленый) при наличии дыхательного угнетения и низкой неоднородности газового состава. На графиках а и б представлена концентрация кислорода и углекислого газа в фитотронном отсеке, на графиках с и d – в бытовом отсеке

Fig. 7. Simulation of a scenario with a crew of 3 people for 120 days (red), with a reduction to 2 people for the remaining year (green), with the respiratory inhibition and low heterogeneity of the gas composition. Graphs a and b show the concentrations of oxygen and carbon dioxide in the growth chamber compartment, and graphs c and d show their concentrations in the living compartment

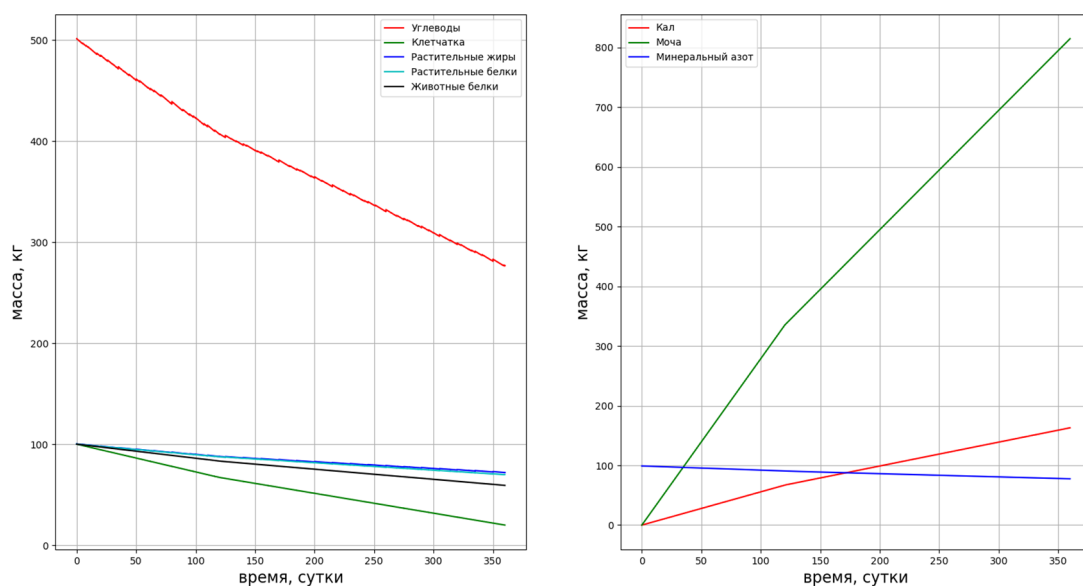


Рис. 8. Динамика негазообразных веществ в модели комплекса БИОС-3 при симуляции сценария годовичного эксперимента с высокой неоднородностью системы и дыхательным угнетением (рис. 6). Левый график – питательные вещества для человека. Красным обозначены углеводы, зеленым – клетчатка, синим – растительные жиры, голубым – растительные белки, черным – животные белки. Правый график – экзометаболиты человека и минеральный азот для растений. Красным обозначен кал, зеленым – моча, синим – минеральный азот

Fig. 8. The dynamics of non-gaseous substances in the model of the BIOS-3 system simulating the scenario of a one-year experiment with high heterogeneity of the system and respiratory inhibition (Fig. 6). The left-hand graph shows nutrients for humans. Carbohydrates are indicated in red, fiber in green, vegetable fats in blue, vegetable proteins in light blue, and animal proteins in black. The right-hand graph shows human wastes and mineral nitrogen for plants. Red indicates feces, green indicates urine, and blue indicates mineral nitrogen

БИОС-3 для сценария годовичного эксперимента с экипажем из 3 человек в первые 4 месяца и 2 человек в последующие 8 месяцев. Как видно из графиков, уменьшение экипажа отражается на потреблении питательных веществ. Полная регенерация питательных веществ в модели не обеспечивается аналогично натурным экспериментам в БИОС-3. Лигнин в данной симуляции не производился и не потреблялся, поскольку не являлся частью съедобной биомассы.

Обсуждение

Разработка биологических систем жизнеобеспечения направлена на создание условий для поддержания жизни в экстремальных средах, таких как космос или планеты

солнечной системы. Современные исследования в Институте биофизики СО РАН направлены на совершенствование БСЖО с целью повышения степени их замкнутости. Помимо тщательного подбора автотрофных видов-участников экосистемы, внедряется гетеротрофное звено, включающее грибы, червей и микроорганизмы, что позволяет эффективнее перерабатывать растительные отходы. В результате их жизнедеятельности образуется почвоподобный субстрат (ППС) (Manukovsky et al., 1997; Hu et al., 2013), который пришел на смену нейтральным субстратам, использовавшимся в системе БИОС-3, и обеспечивает растения необходимыми минеральными элементами (Tikhomirov et al., 2003; Gros et al., 2005). Дополнительно для

переработки человеческих метаболитов применяется блок физико-химической обработки органических отходов (Kudenko et al., 2000; Тихомиров и др., 2016). В настоящее время эти подходы тестируются в малоразмерных экспериментальных системах, рассчитанных на частичное имитационное присутствие человека.

Эти системы включают физические, биологические и технические компоненты, а их эффективное проектирование требует применения математических моделей, которые позволяют прогнозировать поведение системы (например, устойчивость или уровень замкнутости), оптимизировать параметры, снижать затраты на эксперименты и изучать сложные биологические процессы. Для данных систем существуют их математические модели, в частности, в работе (Бабичева, Губанов, 2006а, 2006б) предложена математическая модель БСЖО на основе высшего растения рода *Arabidopsis*, земляных червей и бактерий без участия человека. Для этой системы уравнений аналитически найдены условия замкнутости. Еще один вариант экспериментальной системы жизнеобеспечения, включающей два вида высших растений, грибы, а также условное присутствие доли человека (Tikhomirov et al., 2003), также был представлен в виде математической модели на основе обыкновенных дифференциальных уравнений (Gubanov et al., 2009а, 2009б). В работе (Бархатов и др., 2023) представлена математическая модель БСЖО на основе пяти видов высших растений и ППС. Однако в данных работах не был воспроизведен и исследован феномен высокой концентрации углекислого газа в бытовом отсеке БИОС-3. Данная работа предлагает возможные объяснения данному феномену: неоднородность системы и уменьшение интенсивности дыхания при высокой концентрации углекислого газа.

Очевидно, что в комплексах БСЖО должны быть использованы современные технологии сбора данных и выращивания растений, отсутствовавшие во времена БИОС-3. Так, в настоящее время имеется возможность автоматического измерения концентрации CO_2 во всех отсеках комплекса, что снимает вопрос о наличии неоднородностей. С другой стороны, в «Лунном дворце 1» была показана возможность работы замкнутой экосистемы при концентрациях углекислого газа, близких к атмосферным (Fu et al., 2021, 2025). Очевидно, что низкие концентрации углекислого газа являются предпочтительными физиологически, и именно они должны стать основным режимом работы БСЖО. В то же время возможно кратковременное повышение концентрации в рамках экспериментальной проверки устойчивости системы и моделирования аварийных ситуаций.

Заключение

Была построена математическая модель комплекса БИОС-3, качественно воспроизводящая исторические данные по динамике состава атмосферы во время изоляционного эксперимента. При этом для объяснения наблюдавшихся в бытовом отсеке высоких, но стабильных концентраций пришлось использовать неочевидные на этапе проведения эксперимента механизмы: неоднородность газового распределения в отсеках и регуляция за счет эффекта дыхательного угнетения. Для получения однозначного ответа на вопрос, какой из механизмов обеспечения квазистационарности газового состава превалировал в реальности, требуется восстановление аутентичного комплекса БИОС-3.

Было показано, что точечные модели в общем случае недостаточны для описания комплексов, подобных БИОС-3, в силу возможной неоднородности. С другой стороны,

моделирование газовой динамики в пределах отсека в большинстве случаев представляется избыточным, поскольку, согласно (Mahyuddin, Awbi, 2010; Mahyuddin et al., 2014), распределение углекислого газа в за-

крытой комнате с одной точкой входа вентиляции достаточно близко к равномерному. Оптимальным вариантом представляются модели, состоящие из компартментов, каждый из которых описан как точечная модель.

Список литературы / References

Бабичева Е. В., Губанов В. Г. (2006а) Математическая модель самоподдерживающейся высокозамкнутой по массообмену экспериментальной экосистемы (без учета человека). 1. Построение модели. *Вестник Красноярского государственного университета. Физико-математические науки*, 1: 55–57 [Babicheva E. V., Gubanov V. G. (2006a) Mathematical model of self-supported highly closed on the mass exchanging of experimental ecosystem (without the man). 1. Construction of model. *Bulletin of Krasnoyarsk State University. Physical and Mathematical Sciences* [Vestnik Krasnoyarskogo gosudarstvennogo universiteta. Fiziko-matematicheskie nauki], 1: 55–57 (in Russian)]

Бабичева Е. В., Губанов В. Г. (2006b) Математическая модель самоподдерживающейся высокозамкнутой по массообмену экспериментальной экосистемы без звена-задатчика. 2. Анализ модели. *Вестник Красноярского государственного университета. Физико-математические науки*, 9: 32–37 [Babicheva E. V., Gubanov V. G. (2006b) A mathematical model of the self-sustained experimental ecosystem with an essentially closed mass exchange loop (excluding the human). 2. Analysis of the model. *Bulletin of Krasnoyarsk State University. Physical and Mathematical Sciences* [Vestnik Krasnoyarskogo gosudarstvennogo universiteta. Fiziko-matematicheskie nauki], 9: 32–37 (in Russian)]

Бархатов Ю. В., Ушакова С. А., Тихомиров А. А., Дегерменджи А. Г. (2023) Анализ динамики замкнутости массообменных процессов в экспериментальной модели биологической системы жизнеобеспечения. *Журнал Сибирского федерального университета. Биология*, 16(4): 522–535 [Barkhatov Y. V., Ushakova S. A., Tikhomirov A. A., Degermendzhi A. G. (2023) Analysis of closure dynamics of an experimental biological life support system. *Journal of Siberian Federal University. Biology* [Zhurnal Sibirskogo federal'nogo universiteta. Biologiya], 16(4): 522–535 (in Russian)]

Гительсон И. И., Ковров Б. Г., Лисовский Г. М., Окладников Ю. Н., Рерберг М. С., Сидько Ф. Я., Терсков И. А. (1975) *Экспериментальные экологические системы, включающие человека. Проблемы космической биологии, том 28*. Москва, Наука, 312 с. [Gitelson I. I., Kovrov B. G., Lisovsky G. M., Okladnikov Yu. N., Rerberg M. S., Sidko F. Ya., Terskov I. A. (1975) *Experimental ecological systems with humans. Problems of space biology, Volume 28*. Moscow, Nauka, 312 p. (in Russian)]

Лисовский Г. М. (1979) *Замкнутая система человек – высшие растения (четырёхмесячный эксперимент)*. Новосибирск, Наука, 160 с. [Lisovsky G. M. (1979) *Human – higher plants closed system (four-month experiment)*. Novosibirsk, Nauka, 160 p. (in Russian)]

Нестеренко Т. В., Шихов В. Н., Тихомиров А. А. (2012) Влияние старения на световую зависимость флуоресценции хлорофилла листьев растений редиса. *Доклады Академии наук*, 442(2): 275–278 [Nesterenko T. V., Shikhov V. N., Tikhomirov A. A. (2012) The influence of leaf senescence on light dependence of chlorophyll fluorescence of radish leaves. *Doklady Biochemistry and Biophysics*, 442(1): 15–18]

Салтыков М.Ю., Морозов Е.А., Трифонов С.В., Мурыгин А.В., Тихомиров А.А. (2016) Компьютерная автоматизация установки «мокрого сжигания» органических отходов для замкнутых экосистем. *Вестник Сибирского государственного аэрокосмического университета им. академика М.Ф. Решетнева*, 17(2): 438–443 [Saltykov M. Yu., Morozov E. A., Trifonov S. V., Murygin A. V., Tikhomirov A. A. (2016) Computer automation of organic wastes “wet incineration” installation for closed ecosystems. *Bulletin of the Academician M.F. Reshetnev Siberian State Aerospace University* [Vestnik Sibirskogo gosudarstvennogo aerokosmicheskogo universiteta im. akademika M. F. Reshetneva], 17(2): 438–443 (in Russian)]

Тихомиров А.А., Трифонов С.В., Морозов Е.А., Куденко Ю.А., Калачёва Г.С., Ушакова С. А (2016) Разработка метода глубокой минерализации экзометаболитов человека для замкнутых экосистем. *Доклады Академии наук*, 470(1): 102–104 [Tikhomirov A. A., Trifonov S. V., Morozov E. A., Kudenko Y. A., Kalacheva G. S., Ushakova S. A. (2016) Development of human exometabolite deep mineralization method for closed ecosystems. *Doklady Biochemistry and Biophysics*, 470(1): 316–318]

Шихов В.Н., Величко В.В., Нестеренко Т.В., Тихомиров А.А. (2011) Онтогенетический подход при оценке методом индукции флуоресценции хлорофилла реакции растений чужды на условия культивирования. *Физиология растений*, 58(2): 290–295 [Shikhov V. N., Velichko V. V., Nesterenko T. V., Tikhomirov A. A. (2011) Ontogenetic approach to assessment of chufa response to culture conditions by the method of chlorophyll fluorescence induction. *Russian Journal of Plant Physiology*, 58(2): 359–363]

Fu Y., Liu H., Liu D., Hu D., Xie B., Liu G., Yi Z., Liu H. (2025) A case for supporting human long-term survival on the moon: “Lunar Palace 365” mission. *Acta Astronautica*, 228: 131–140

Fu Y., Yi Z., Du Y., Liu H., Xie B., Liu H. (2021) Establishment of a closed artificial ecosystem to ensure human long-term survival on the moon. *bioRxiv*, 2021.01.12.426282

Gitelson I. I., Lisovsky G. M. (2008) Creation of closed ecological life support systems: Results, critical problems and potentials. *Journal of Siberian Federal University. Biology*, 1(1): 19–39

Gitelson J. I., Lisovsky G. M. (2002) *Man-made closed ecological systems*. CRC Press, 416 p.

Gros J. B., Lasseur C., Tikhomirov A. A., Manukovsky N. S., Kovalev V. S., Ushakova S. A., Zolotukhin I. G., Tirranen L. S., Karnachuk R. A., Dorofeev V. Y. (2005) Testing soil-like substrate for growing plants in bioregenerative life support systems. *Advances in Space Research*, 36(7): 1312–1318

Gubanov V. G., Barkhatov Y. V., Manukovsky N. S., Tikhomirov A. A., Degermendzhy A. G., Gross J.-B. B., Lasseur C. (2009a) Mathematical and computer simulation of the biological life support system module. 1/2. Description of the model. *Journal of Siberian Federal University. Biology*, 2(4): 466–480

Gubanov V. G., Barkhatov Y. V., Manukovsky N. S., Ushakova S. A., Gribovskaya I. V., Tikhomirov A. A., Degermendzhy A. G., Gross J.-B. R., Lasseur C. (2009b) Mathematical and computer simulation of the biological life support system module. 2/2. Verification of the model and scenarios. *Journal of Siberian Federal University. Biology*, 2(4): 481–496

Hu D., Zhang H., Li L., Zhou R., Sun Y. (2013) Mathematical modeling, design and optimization of conceptual configuration of soil-like substrate bioreactor based on system dynamics and digital simulation. *Ecological Engineering*, 51: 45–58

Kudenko Y. A., Gribovskaya I. V., Zolotukhin I. G. (2000) Physical–chemical treatment of wastes: a way to close turnover of elements in LSS. *Acta Astronautica*, 46(9): 585–589

Liu G., Dong C., Fu Y., Wang M., Shao L., Yu J., Liu H. (2018) Is elevated CO₂ in space really harmful to growth and development? A case study of Chufa (*Cyperus esculentus* L.) in Lunar Palace-1. *Acta Astronautica*, 146: 282–288

Mahyuddin N., Awbi H. (2010) The spatial distribution of carbon dioxide in an environmental test chamber. *Building and Environment*, 45(9): 1993–2001

Mahyuddin N., Awbi H.B., Alshitawi M. (2014) The spatial distribution of carbon dioxide in rooms with particular application to classrooms. *Indoor and Built Environment*, 23(3): 433–448

Manukovsky N.S., Kovalev V.S., Rygalov V.Y., Zolotukhin I.G. (1997) Waste bioregeneration in life support CES: Development of soil organic substrate. *Advances in Space Research*, 20(10): 1827–1832

Nelson M., Pechurkin N.S., Allen J.P., Somova L.A., Gitelson J.I. (2010) Closed ecological systems, space life support and biospherics. *Environmental biotechnology. Handbook of environmental engineering, Vol. 10*. Wang L., Ivanov V., Tay J.H. (Eds.) Humana Press, Totowa, NJ, p. 517–565

Pascual-Seva N., San Bautista A., López-Galarza S., Maroto J.V., Pascual B. (2013) Furrow-irrigated chufa crops in Valencia (Spain). I: Productive response to two irrigation strategies. *Spanish Journal of Agricultural Research*, 11(1): 258–267

Salisbury F.B., Gitelson J.I., Lisovsky G.M. (1997) Bios-3: Siberian experiments in bioregenerative life support. *BioScience*, 47(9): 575–585

Schaefer K.E., Hastings B.J., Carey C.R., Nichols G. Jr. (1963) Respiratory acclimatization to carbon dioxide. *Journal of Applied Physiology*, 18(6): 1071–1078

Tikhomirov A.A., Ushakova S.A., Manukovsky N.S., Lisovsky G.M., Kudenko Y.A., Kovalev V.S., Gubanov V.G., Barkhatov Y.V., Gribovskaya I.V., Zolotukhin I.G., Gros J.B., Lasseur C. (2003) Mass exchange in an experimental new-generation life support system model based on biological regeneration of environment. *Advances in Space Research*, 31(7): 1711–1720

Tikhomirov A.A., Ushakova S.A., Velichko V.V., Tikhomirova N.A., Kudenko Y.A., Gribovskaya I.V., Gros J.B., Lasseur C. (2011) Assessment of the possibility of establishing material cycling in an experimental model of the bio-technical life support system with plant and human wastes included in mass exchange. *Acta Astronautica*, 68(9–10): 1548–1554

Tikhomirov A.A., Ushakova S.A., Velichko V.V., Zolotukhin I.G., Shklavtsova E.S., Lasseur C., Golovko T.K. (2008) Estimation of the stability of the photosynthetic unit in the bioregenerative life support system with plant wastes included in mass exchange. *Acta Astronautica*, 63(7–10): 1111–1118

EDN: NBVIML

УДК 57.02:579.6

**Physiological and Biochemical Parameters
of *Phaseolus vulgaris* L. ‘Elsa’
under Normal Conditions and under Salt Stress:
Effects of Inoculation with Different Strains
of the Endophytic *Bacillus subtilis***

**Oksana V. Markova^{a,*},
Svetlana R. Garipova^a and Ludmila I. Pusenkova^b**
*^aUfa University of Science and Technology
Ufa, Russian Federation
^bBashkir Research Institute of Agriculture –
Subdivision of the Ufa Federal Research Centre RAS
Ufa, Russian Federation*

Received 21.11.2023, received in revised form 13.11.2025, accepted 08.12.2025

Abstract. Symbiosis of plants with endophytic bacteria increases their adaptive potential, stimulating growth and increasing resistance of plants to stress factors. At the same time, the responses of agricultural crop cultivars to inoculation with different strains are specific and may be dependent on the degree of stress. The purpose of the present study was to investigate the interactions of bean plants (*Phaseolus vulgaris* L. ‘Elsa’) with endophytic *Bacillus subtilis* strains 26D and 10–4 under optimal conditions and under sodium chloride salinization. The responses of plants to inoculation and salt stress were assessed by plant growth (length of shoots and roots, number of adventitious roots, leaf area, fresh weight of plants) and physiological and biochemical parameters (water content and water-holding capacity of roots, contents of malondialdehyde and proline in roots). The study showed that under optimal conditions both strains stimulated the growth of roots and shoots in 7-day-old seedlings. At Day 21 of plant growth, both strains contributed to an increase in the water-holding capacity in the roots and an increased content of proline in them, but they had different effects on the content of malondialdehyde and the accumulation of fresh biomass. Under salt stress, inoculation with either strain resulted in the reduced levels of proline and malondialdehyde and lower moisture content in the roots compared to the control with induced stress. The differences in plant responses to bacterial inoculation revealed in the current study provide a basis for further research of the effectiveness of cultivar–strain combinations of symbiotic partners.

© Siberian Federal University. All rights reserved

This work is licensed under a Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0 International License (CC BY-NC 4.0).

* Corresponding author E-mail address: o-ksana@list.ru

ORCID: 0009-0000-5881-7636 (Markova O.); 0000-0002-0276-6689 (Garipova S.); 0000-0001-6341-0486 (Pusenkov L.)

Keywords: common bean, plant growth-promoting bacteria, salinity, malondialdehyde, water-holding capacity, hydration, proline.

Acknowledgements. The work was carried out with financial support from the Russian Science Foundation, Project No. 23–24–00602, <https://rscf.ru/project/23–24–00602/>

Citation: Markova O. V., Garipova S. R., Pusenkova L. I. Physiological and biochemical parameters of *Phaseolus vulgaris* L. 'Elsa' under normal conditions and under salt stress: effects of inoculation with different strains of the endophytic *Bacillus subtilis*. J. Sib. Fed. Univ. Biol., 2025, 18(4), 534–549. EDN: NBVIML



Изменение физиолого-биохимических показателей растений *Phaseolus vulgaris* L. сорта Эльза в норме и при солевом стрессе в ответ на инокуляцию различными по эффективности штаммами эндофитных бактерий *Bacillus subtilis*

О. В. Маркова^а, С. Р. Гарипова^а, Л. И. Пусенкова^б

^аУфимский университет науки и технологий
Российская Федерация, Уфа

^бБакирский научно-исследовательский
институт сельского хозяйства –
обособленное структурное подразделение
Уфимского федерального исследовательского центра РАН
Российская Федерация, Уфа

Аннотация. Симбиоз растений с эндофитными бактериями повышает их адаптивный потенциал, стимулируя рост и увеличивая устойчивость к стрессовым факторам. При этом реакции сортов сельскохозяйственных культур на инокуляцию разными штаммами специфичны и могут зависеть от степени стресса. Целью исследования было изучение особенностей взаимодействия растений фасоли (*Phaseolus vulgaris* L.) сорта Эльза с эндофитными бактериями *Bacillus subtilis* штаммов 26Д и 10–4 в оптимальных условиях и при натрий-хлоридном засолении. Ответную реакцию растений на инокуляцию и солевой стресс оценивали по ростовым (длина побега и корней, число придаточных корней, площадь листьев, сырая масса растений) и физиолого-биохимическим параметрам (оводненность и водоудерживающая способность корней, содержание малонового диальдегида и пролина в корнях). Выявлено, что в оптимальных условиях оба штамма стимулировали рост корней и побегов у 7-суточных проростков. На 21-е сутки роста растений штаммы способствовали увеличению водоудерживающей способности в корнях, повышенному содержанию в них пролина, но отличались по влиянию на содержание малонового диальдегида и накоплению сырой биомассы. При солевом стрессе инокуляция обоими штаммами снижала уровень пролина, малонового диальдегида и содержание влаги в корне по сравнению со стресс-

индуцированным контролем. Выявленные особенности в реакциях растений на инокуляцию служат базой для дальнейшего анализа эффективности сорт-штаммовых комбинаций симбиотических партнеров.

Ключевые слова: фасоль обыкновенная, ростстимулирующие бактерии, засоление, малоновый диальдегид, водоудерживающая способность, оводненность, пролин.

Благодарности. Работа выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда, грант № 23–24–00602, <https://rscf.ru/project/23–24–00602/>

Цитирование: Маркова О. В. Изменение физиолого-биохимических показателей растений *Phaseolus vulgaris* L. сорта Эльза в норме и при солевом стрессе в ответ на инокуляцию различными по эффективности штаммами эндофитных бактерий *Bacillus subtilis* / О. В. Маркова, С. Р. Гарипова, Л. И. Пусенкова // Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология, 2025. 18(4). С. 534–549. EDN: NBVIML

Введение

Увеличение продуктивности сельскохозяйственных культур, а также повышение устойчивости и адаптации растений к неблагоприятным климатическим условиям являются актуальными вопросами современного сельского хозяйства. К наиболее распространенным лимитирующим факторам среды относятся дефицит влаги в условиях засухи и при засолении почв (Singh et al., 2018). Использование полезных эндофитных бактерий (от англ. “Plant Growth Promoting Endobacteria», PGPE) при инокуляции сельскохозяйственных растений может в определенной степени смягчить перенесение ими стрессовых условий среды экологически безопасным способом (Kaushal, Wani, 2016; Sadki et al., 2021; Jalal et al., 2023). В почве, ризосфере и эндосфере растений род *Bacillus* является преобладающим. Представители этого рода, чрезвычайно разнообразные как метаболически, так и генетически, выживают в течение длительного времени в неблагоприятных условиях окружающей среды благодаря своей способности образовывать долгоживущие стрессоустойчивые споры. Бациллы выделяют различные метаболиты, которые стимулируют рост растений и повышают их устойчивость к биотическим и абиотическим

стрессам (Веселова и др., 2022; Kuramshina et al., 2023). Некоторые виды *Bacillus* коммерчески доступны в виде фитостимуляторов, биопестицидов и биоудобрений. Благодаря этой функциональной универсальности род *Bacillus* является одним из наиболее широко используемых в агробиотехнологической промышленности (Etesami et al., 2023).

Фасоль обыкновенная — высокобелковая сельскохозяйственная культура, имеющая большой потенциал возделывания в разных регионах России (Миоц, Мирошникова, 2021; Лебкова, 2022; Жаркова, Филиппова, 2023). В условиях Южного Урала на основе многолетних данных установлено, что сорт фасоли Эльза характеризовался высокой продуктивностью в благоприятных условиях среды, но меньшей стабильностью урожая в контрастных условиях по сравнению с районированными сортами фасоли Золотистая и Уфимская. Известно также, что сорт Эльза был сравнительно устойчив к листовым поражениям (Маркова, Гарипова, 2020). Однако инокуляция этого сорта эндофитными бактериями, выделенными из клубеньков фасоли, в полевых условиях при разном уровне дефицита влаги оказала либо нейтральное, либо негативное влияние (Маркова, Гарипова, 2022).

Для лучшего понимания механизмов, обуславливающих специфические реакции разных сортов растений на симбиоз с эндофитными бактериями в изменчивых условиях среды, необходим сравнительный анализ поведения растительно-микробной ассоциации как в нормальных условиях, так и при стрессе, и поиск физиолого-биохимических показателей, отражающих эффективность симбиотических отношений (Pandey et al., 2023). Для такого анализа были выбраны коллекционные штаммы эндофитных бактерий *Bacillus subtilis* 26Д и 10–4, изученные при взаимодействии с другими видами растений (Lastochkina et al., 2023). Особенность этих штаммов состояла в том, что они формировали разный по эффективности симбиоз с сортами фасоли Уфимская и Золотистая. В продуктивных комбинациях штаммов *B. subtilis* 26Д и 10–4 с сортами Уфимская и Золотистая наблюдался пониженный относительно контроля без инокуляции уровень малонового диальдегида (МДА) в корнях недельных и трехнедельных проростков, что давало основу для определения эффективного симбиоза. В корнях фасоли сорта Эльза как содержание МДА, так и ростовые характеристики инокулированных этими же штаммами растений отличались относительно контроля без инокуляции противоположным образом у недельных и трехнедельных растений, а семенная продуктивность в полевых условиях при инокуляции этого сорта указанными штаммами ранее не была изучена (Garipova et al., 2022).

Поскольку в природных условиях культурные растения подвержены различным неблагоприятным воздействиям, а их ответные физиологические реакции на разные виды стрессовых факторов во многом схожи, представляло интерес смоделиро-

вать условия стресса, которые вызывали бы комбинированный эффект дефицита влаги и токсического влияния натрий-хлоридного засоления. Цель данной работы заключалась в оценке штамм-специфического влияния инокуляции семян фасоли сорта Эльза *B. subtilis* 26Д и 10–4 на параметры роста растений, водный статус, содержание МДА и пролина в норме и при натрий-хлоридном засолении.

Материалы и методы

Объекты исследования

Исследования проводили на растениях фасоли обыкновенной (*Phaseolus vulgaris* L.) сорта Эльза (каталог Всероссийского института генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова (ВИР) № к-14693). Поверхность семян промывали водопроводной водой с детергентом, стерилизовали в 96 % этаноле в течение 10 минут и ополаскивали многократно дистиллированной водой (de Zélicourt et al., 2018). Для инокуляции семян использовали штаммы эндофитных бактерий: *B. subtilis* 26Д (Всероссийская коллекция промышленных микроорганизмов (ВКПМ) № 016–02–2491–1) и *B. subtilis* 10–4 (ВКПМ № В-12988), полученные из коллекции Башкирского НИИСХ УФИЦ РАН. Для приготовления суспензии бактерий использовали двухсуточные споровые культуры бактерий, выращенные на мясо-пептонном агаре при температуре +37 °С. Плотность клеток бактерий в суспензии определяли по стандарту мутности Тарасевича: для *B. subtilis* 26Д использовали титр 10⁸ кл./мл, для *B. subtilis* 10–4 – титр 10⁵ кл./мл. Инокуляцию проводили путем замачивания семян (прайминг) в суспензии бактерий в течение 1 часа в термостате при +28 °С. Контролем служили необработанные бактериями семена, их замачивали в тех же условиях в стериль-

ной воде. Затем семена контрольного и опытных вариантов проращивали в термостате при температуре 22–24 °С в растильнях (14 × 10 см) на увлажненном песке (80 % от полной влагоемкости). На 7-е сутки проростки пересаживали в пластиковые сосуды объемом 250 мл (по 5 проростков на один сосуд), заполненные стерильным песком. На дно сосудов в качестве дренажа помещали слой гальки массой 50 г. Затем в течение двух недель растения выращивали при температуре 23–25 °С и естественном освещении. Влажность субстрата поддерживали на уровне 80 % от полной влагоемкости. На 19-е сутки растения однократно поливали водопроводной водой (нормальные условия) или раствором 1 % NaCl (стресс) и продолжали выращивать в течение двух суток. Оценивали ростовые параметры растений через разные промежутки времени: 1) на 7-е сутки определяли длину корней, длину побегов и число придаточных корней; 2) на 14-е сутки – площадь листьев и длину побегов; 3) на 21-е сутки (через 48 ч после воздействия стресса) – массу растений.

Определение площади листьев

Площадь листьев определяли расчетным методом (1), основанным на измерении параметров листа с помощью вычисленного в результате экспериментальной работы поправочного коэффициента (Иксанова, Гарипова, 2021):

$$S = (L \times W) \times K, \quad (1)$$

где S – площадь листа (см²), L – длина листа (см), W – ширина листа (см), $K = 0,9$.

Коэффициент (K) определяли как отношение фактической площади, измеренной прямым методом (планиметрическим), к площади геометрической фигуры, соответствующей форме листа (прямоугольника).

Оводненность

и водоудерживающая способность

Отбирали пробы побегов и корней растений, высушивали их с периодическим взвешиванием через определенные промежутки времени (Реут, Денисова, 2019). Потерю воды в растительном материале определяли при увядании на воздухе в течение 24 часов, высушивание до постоянной массы осуществляли в сушильном шкафу при 100–105 °С. Рассчитывали общую оводненность (W) и водоудерживающую способность (R) в пробах, используя формулы (2 и 3):

$$W = 100 \times (M - M_2) / M; \quad (2)$$

$$R = 100 \times ((M - M_2) - (M - M_1)) / M = \\ = 100 \times (M_1 - M_2) / M, \quad (3)$$

где M – масса свежей пробы, M_1 – масса пробы спустя сутки, M_2 – масса пробы после высушивания.

Определение содержания пролина и малонового диальдегида в корнях

Степень оксидативного стресса определяли спектрофотометрическим методом по количественному содержанию в корнях растений фасоли пролина и МДА. Определение содержания пролина проводили с помощью нингидринового реактива на спектрофотометре (ПЭ-53008, «Экрос», Россия) при длине волны 540 нм и выражали в мкмоль/г сырой массы (Bates et al., 1973; Калинкина, 1985). Концентрацию МДА оценивали по реакции с тиобарбитуровой кислотой в вытяжках трихлоруксусной кислоты, оптическую плотность измеряли на спектрофотометре при длинах волн 540 нм и 590 нм и выражали в нмоль/г сырой массы (Heath, Packer, 1968).

Все опыты проводили в трех биологических повторностях. Для биохимических проб использовали композитные навески с че-

тырёх растений в 3-кратной аналитической повторности для каждого варианта опыта. Статистическую обработку данных проводили с помощью программ Microsoft Excel 2010 и Statistica 8.0. Достоверность различий между вариантами анализировали с использованием критерия Стьюдента при $p < 0,05$. На рисунках представлены средние значения и их стандартные ошибки.

Результаты

Влияние эндофитных бактерий на рост растений

В первую неделю инкубации проростков в оптимальных условиях был отмечен стиму-

лирующий эффект по длине корня на 30–35 % и побега на 23–27 % в обоих инокулированных вариантах опыта по сравнению с контролем (рис. 1a). При этом отмечена тенденция к формированию большего числа корней, хотя достоверных различий между вариантами не было обнаружено (рис. 1b). Во вторую неделю растения, обработанные штаммом 26Д, по длине побега сравнивались с контрольной группой, но сформировали меньшую площадь листьев (на 26 % по сравнению с контролем и вариантом обработки штаммом 10–4) (рис. 1c, 1d). Можно предположить, что рост более разветвленной корневой системы растений, обработанных штаммом 26Д, от-

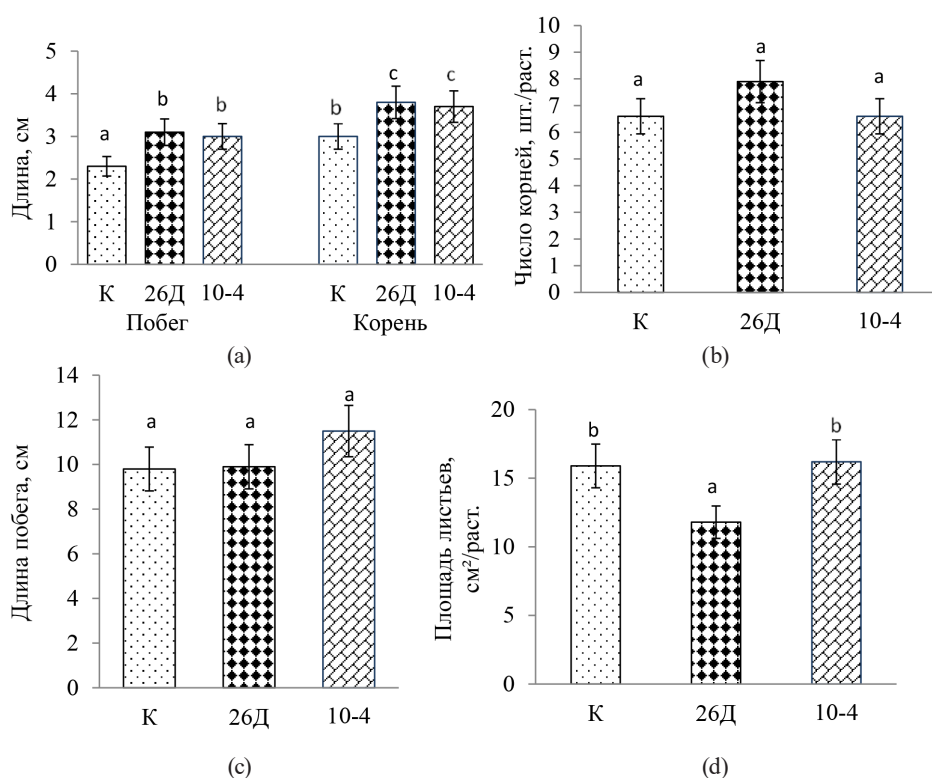


Рис. 1. Влияние предпосевной обработки *B. subtilis* на длину побегов и корней (a), число придаточных корней (b) 7-суточных проростков, а также длину побегов (c), площадь листьев (d) 15-суточных растений: К – Контроль, 26Д и 10–4 – штаммы *B. subtilis*. Разные буквы в верхней части столбцов обозначают значимые отличия между средними значениями для различных вариантов при $p < 0,05$

Fig. 1. The effects of the pre-sowing treatment with *B. subtilis* on the length of shoots and roots (a), the number of adventitious roots (b) of 7-day-old seedlings as well as the length of shoots (c), leaf area (d) of 15-day-old plants: K – Control, 26D and 10–4 – *B. subtilis* strains. Different letters at the top of the bars indicate significant differences between means for different treatments at $p < 0.05$

влекал ресурсы от развития надземной части растений.

Через три недели сырая масса растений в обоих инокулированных вариантах опыта существенно не отличалась от контрольной группы, но в варианте обработки штаммом 26Д было отмечено уменьшение сырой массы на 27 % по сравнению с растениями, предобработанными штаммом 10–4. Аналогичная тенденция по массе растений с разницей между вариантами бактериальных обработок в 21 % сохранялась и при воздействии солевого стресса (рис. 2). Таким образом, ростстимулирующий эффект штаммов, выявленный на начальных стадиях прорастания семян фасоли, стал менее очевидным на стадии трехнедельных растений, особенно в вариантах обработки штаммом 26Д. В связи с этим представляло интерес выявление биохимических характеристик, которые сопровождали физиологические изменения растений на этой стадии развития и могли обуславливать опре-

деленный тип взаимодействия растений с бактериями.

Влияние эндофитных бактерий на уровень перекисного окисления липидов (ПОЛ) и пролина

Конечным продуктом ПОЛ является МДА, содержание которого определяли в корнях. В оптимальных условиях при обработке штаммом 26Д уровень МДА был на 30 % ниже, а при обработке штаммом 10–4 – на 23 % выше контроля. При засолении уровень МДА в корнях растений контрольной группы увеличился незначительно по сравнению с оптимальными условиями (рис. 3а). Это может быть результатом резистентности сорта к повреждающему действию засоления на мембранные структуры растений. В инокулированных вариантах сохранялись различия между обработками разными штаммами: более низкий уровень МДА был отмечен в варианте обработки штаммом 26Д и более

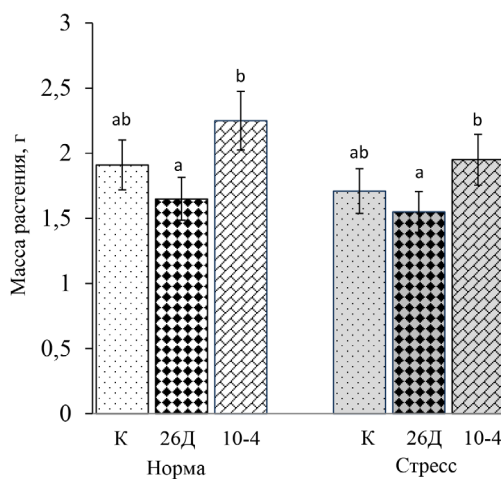


Рис. 2. Влияние предпосевной обработки *B. subtilis* на сырую массу 21-суточных растений фасоли в нормальных условиях и при воздействии солевого стресса (1 % NaCl): К – Контроль, 26Д и 10–4 – штаммы *B. subtilis*. Разные буквы в верхней части столбцов обозначают значимые отличия между средними значениями для различных вариантов при $p < 0,05$

Fig. 2. The effects of the pre-sowing treatment with *B. subtilis* on the fresh weight of 21-day-old bean plants under normal conditions and under the salt stress (1 % NaCl): К – Control, 26D and 10–4 – *B. subtilis* strains. Different letters at the top of the bars indicate significant differences between means for different treatments at $p < 0.05$

высокий уровень – при обработке штаммом 10–4 (рис. 3а), что указывает на особенности адаптивных реакций растений по отношению к разным штаммам.

Содержание пролина в корнях контрольной группы растений многократно

увеличилось в условиях стресса (рис. 3б), что может свидетельствовать об адаптивной реакции сорта на воздействие фактора засоления. Возможно, именно благодаря защитному влиянию этого осмопротектора в корнях растений контрольного варианта

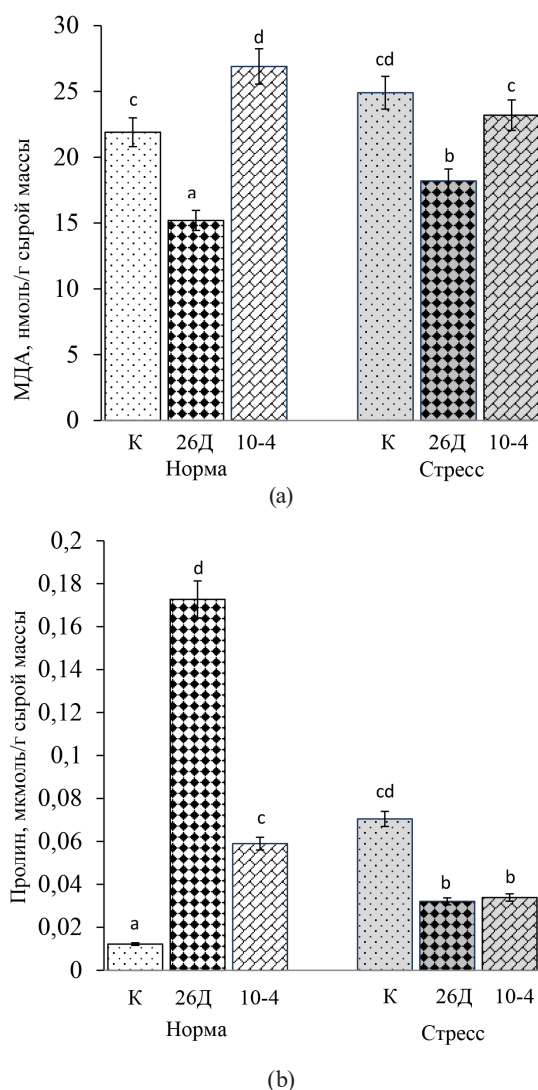


Рис. 3. Влияние предпосевной обработки *B. subtilis* на содержание малонового диальдегида МДА (а) и пролина (б) в корнях 21-суточных растений фасоли в нормальных условиях и при воздействии солевого стресса (1 % NaCl): К – Контроль, 26Д и 10–4 – штаммы *B. subtilis*. Разные буквы в верхней части столбцов обозначают значимые отличия между средними значениями для различных вариантов при $p < 0,05$

Fig. 3. The effects of the pre-sowing treatment with *B. subtilis* on the contents of malondialdehyde MDA (a) and proline (b) in the roots of 21-day-old bean plants under normal conditions and under the salt stress (1 % NaCl): K – Control, 26D and 10–4 – *B. subtilis* strains. Different letters at the top of the bars indicate significant differences between means for different treatments at $p < 0.05$

не было выявлено накопления продуктов ПОЛ (рис. 3а). Содержание пролина в корнях предобработанных бактериями растений было значительно выше по сравнению с контрольной группой в нормальных условиях, но заметно ниже стресс-индуцированного контроля при действии засоления (рис. 3б). Примечательно, что в нормальных условиях накопление пролина при инокуляции штаммом 26Д было в 3 раза больше, чем при инокуляции штаммом 10–4, а в условиях действия засоления реакции растений, инокулированных разными штаммами, были практически одинаковыми (рис. 3б). Очевидно, что в отсутствие стрессового фактора штаммы по-разному интерферируют с регуляторными системами растений, но на фоне мобилизации собственных адаптивных систем растения в ответ на засоление эти различия сглаживаются.

Влияние эндофитных бактерий на водный статус растений фасоли

Одним из основных параметров, отражающих способность растения противостоять осмотическому действию соли, является оводненность его тканей и водоудерживающая способность. Содержание воды в подземной части растений фасоли составило 85 %, в надземной части – 87 %. Инокуляция не оказала значимого влияния на водный баланс в побегах (данные не представлены), тогда как в корнях эти различия были выявлены (рис. 4). В оптимальных условиях в обработанных штаммами 26Д и 10–4 растениях содержание воды в корнях было на 12 % меньше, чем в контроле, при этом водоудерживающая способность была на 17 и 37 %, соответственно, больше по сравнению с контролем. Это могло быть связано с повышенным уровнем пролина в инокулированных вариантах

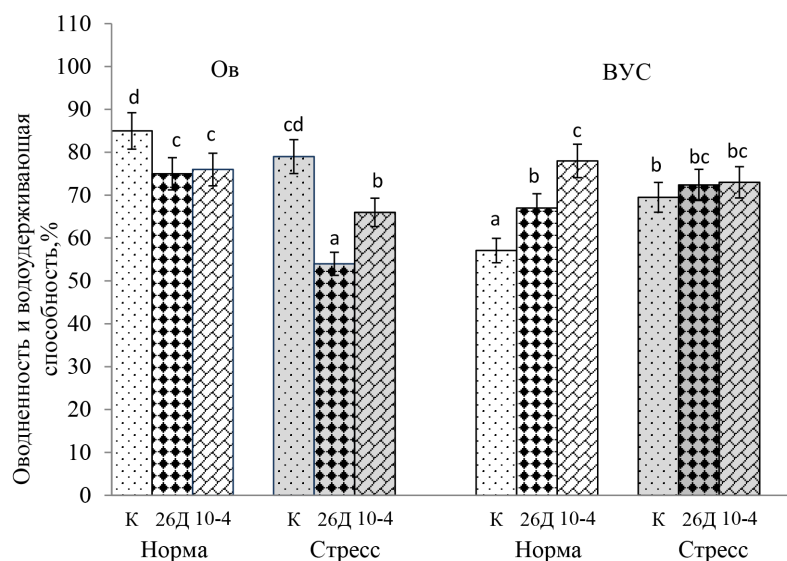


Рис. 4. Влияние предпосевной обработки *B. subtilis* на оводненность (Ов) и водоудерживающую способность (ВУС) корней фасоли в нормальных условиях и при воздействии солевого стресса (1 % NaCl): К – Контроль, 26Д и 10–4 – штаммы *B. subtilis*. Разные буквы в верхней части столбцов обозначают значимые отличия между средними значениями для различных вариантов при $p < 0,05$

Fig. 4. The effects of the pre-sowing treatment with *B. subtilis* on the water content (Ov) and water-holding capacity (BYC) of bean roots under normal conditions and under the salt stress (1% NaCl): K – Control, 26D and 10-4 – *B. subtilis* strains. Different letters at the top of the bars indicate significant differences between means for different treatments at $p < 0.05$

(рис. 3b), который мог повышать вязкость клеточного сока, удерживающего воду. В условиях солевого стресса оводненность корней контрольных растений незначительно уменьшалась по сравнению с нормальными условиями, но водоудерживающая способность повышалась на 23 % (рис. 4). Это свидетельствовало об адаптивной реакции данного сорта фасоли к солевому стрессу, возможно, благодаря шестикратному увеличению содержания пролина в корнях (рис. 3b). Содержание свободной воды в корнях растений, инокулированных штаммами 26Д и 10–4, при стрессе стало, соответственно, на 32 и 14 % меньше, чем в стресс-индуцированном контроле. На фоне повышенного уровня водоудерживающей способности в стресс-индуцированном контроле, в инокулированных вариантах опыта этот показатель сохранялся на уровне контроля, возможно, ввиду сниженного вдвое уровня содержания пролина (рис. 3b). Таким образом, инокуляция положительно влияла на водоудерживающую способность сорта Эльза в нормальных условиях, но не оказывала значимого воздействия на этот показатель в условиях стресса.

Обсуждение

Известно, что ростстимулирующие бактерии могут модулировать заложенную генотипом растения программу развития посредством производства фитогормонов, вторичных метаболитов и ферментов (Li et al., 2022, 2024), а также изменяя транскрипцию генов и биосинтез метаболитов в растительных клетках (Веселова и др., 2022; Kaur et al., 2023). Сорт Эльза относится к сортам интенсивного типа, так как потенциал этого сорта лучше раскрывался в благоприятные по влагообеспеченности годы, что приводило к высокой семенной продуктивности, однако в контрастных условиях среды сорт характе-

ризовался меньшей стабильностью и зависимостью урожайности от гидротермических условий (Маркова, Гарипова, 2020). Предполагалось, что с помощью инокуляции ростстимулирующими эндофитными бактериями *B. subtilis* 26Д и 10–4 могут быть скорректированы лимитирующие свойства генотипа растения, например, чувствительность сорта Эльза к недостатку влаги. Устойчивость сорта Эльза к натрий-хлоридному засолению ранее была не изучена.

Анализ влияния инокуляции штаммами *B. subtilis* 10–4 и 26Д показал стимулирующий эффект на рост корня и побега недельных растений сорта Эльза, однако в дальнейшем положительное действие бактерий нивелировалось, и к третьей неделе роста различия по массе у инокулированных растений были незначительными, но прослеживалось штамм-специфичное действие на растения. В настоящее время активно проводятся исследования, направленные на изучение регуляторных механизмов влияния ростстимулирующих эндофитных и ризосферных бактерий на рост и физиологические процессы растений. Было показано, что ростстимулирующие бактерии (PGPB) улучшают параметры роста различных сельскохозяйственных культур, например томатов (Gowtham et al., 2020), фасоли и кукурузы (De Lima et al., 2019), а также пшеницы (Bakaeva et al., 2022). Кроме того, штаммы *Bacillus subtilis* IB-22 и *Pseudomonas mandelii* IB-Ki14 способствовали повышению устойчивости к засолению пшеницы (Arkhipova et al., 2020), а *Bacillus firmus* – сои (El-Esawi et al., 2018). Одним из ключевых аспектов эндофитного симбиоза является способность бактерий изменять гормональный баланс растений, стимулируя их рост, что достигается путем синтеза фитогормонов самими бактериями (Bharucha et al., 2013). Индолил-3-уксусная кислота (ИУК), как из-

вестно, стимулирует деление и дифференциацию клеток, индуцируя образование боковых корней, а также является регулятором взаимодействия между главным и боковыми корнями (Кривобок, Бибикина, 2019). Кроме того, ИУК участвует в регуляции устойчивости растений к различным видам биотических и абиотических стрессов. Например, бактерии, синтезирующие ИУК, могут способствовать формированию более развитой корневой системы, что позволяет растениям лучше усваивать питательные вещества и воду из почвы, следовательно, повышая их устойчивость к засухе (Cardoso et al., 2018). Ранее было показано, что штаммы *B. subtilis* 26Д и 10–4 продуцировали ИУК *in vitro*, при этом штамм 10–4 синтезировал вдвое больше ИУК, чем штамм 26Д (Lastochkina et al., 2021). Однако это не привело к существенным изменениям в характере роста недельных проростков фасоли.

Несмотря на отсутствие ярко выраженного ростстимулирующего действия *B. subtilis* 26Д и 10–4 на биомассу трехнедельных растений фасоли сорта Эльза, было выявлено значимое влияние штаммов на повышение водоудерживающей способности растений в оптимальных условиях, при этом штамм 10–4 проявил более сильное действие по сравнению со штаммом 26Д. Вместе с тем было отмечено, что обработка штаммом 26Д вызвала более высокое накопление пролина по сравнению с обработкой штаммом 10–4. Пока неясно, какие молекулярные механизмы обусловили эти результаты. Но известно, что предобработка семян штаммом 10–4 в условиях засухи оказывала положительное влияние на параметры водного баланса проростков пшеницы, увеличивая относительное содержание воды как в корнях, так и в побегах (Lubyanova et al., 2023). Применение штаммов *B. subtilis* для инокуляции фасоли сорта

Золотистая приводило к повышению содержания лигнина в корнях, при этом в варианте обработки штаммом 10–4 уровень лигнина был в два раза выше, чем при использовании штамма 26Д (Lastochkina et al., 2021). Считается, что отложение лигнина является следствием реакции индуцированной системной устойчивости растений, вызванной сигнальными молекулами бактерий (Vacheron et al., 2013; Tugbaeva et al., 2023). Можно предположить, что преадаптивное действие штамма 10–4 на водоудерживающую способность корней фасоли сорта Эльза могло быть связано с усилением барьерных функций клеточных стенок, а штамма 26Д – с повышенным содержанием пролина.

В исследованиях механизмов защитного действия PGPE от абиотических стрессов такие показатели, как содержание пролина и МДА, берутся за основу для скрининга микробиологических препаратов на способность повышать устойчивость растений к обезвоживанию (Курамшина, Хайруллин, 2023). При стрессе обычно содержание пролина возрастает, отражая адаптивную способность растений (Abd_Allah et al., 2018; Dubey et al., 2021), и по реакции растений на инокуляцию разными штаммами можно видеть различные механизмы защитного действия штаммов (Дорожук и др., 2018). Относительно стресс-индуцированного контроля содержание пролина в инокулированных растениях может как возрастать (Dubey et al., 2021; Neshat et al., 2022; Курамшина, Хайруллин, 2023), так и снижаться (Abd_Allah et al., 2018). Последнее имело место при взаимодействии штаммов 26Д и 10–4 с сортом Эльза. Для объяснения полученных эффектов исследователи часто приводят данные по активизации индуцированной бактериями антиоксидантной системы (Abd_Allah et al., 2018; Dubey et al., 2021; Song et al., 2023), работа которой может

являться как причиной, так и следствием тех событий, которые фиксируются в момент измерений. Поэтому важное значение имеет период измерений. Так, в экспериментах с ячменем содержание пролина в растениях при оптимальных условиях с 6 на 10-е сутки уменьшилось в 17 раз, что объяснялось истощением ресурсов эндосперма (Дорошук и др., 2018). Подобная картина наблюдалась и в исследованиях с растениями разных сортов фасоли с 7-х по 21-е сутки, и особенно сильным было уменьшение содержания пролина у сорта Эльза (Garipova et al., 2022), имеющего более мелкие семена по сравнению с другими сортами.

Выявленное при стрессе увеличение содержания пролина в контрольных растениях свидетельствует о высокой резистентности сорта к засолению. О том, что генотип растения имеет собственный адаптивный резерв для противостояния засолению, свидетельствует и невысокое увеличение содержания МДА (14 % по отношению к нестрессированному контролю). Возможно, в связи с этим влияние инокуляции хотя и указывало на смягчающее действие бактериальных обработок на накопление продуктов ПОЛ, но по другим физиолого-биохимическим показателям это влияние несущественно отличалось от контроля.

Заключение

В результате проведенного исследования получены приоритетные данные о том, что обработка штаммами *B. subtilis* 26Д и 10–4 оказывала стимулирующее влияние на рост

корней и побегов (соответственно на 30–35 % и 23–27 % по сравнению с контролем) у недельных проростков фасоли, но на трехнедельной стадии развития растений приводила к различающимся эффектам: 26Д тормозил, а 10–4 стимулировал накопление сырой биомассы, которая статистически достоверно различалась между вариантами инокуляции (на 27 %), но несущественно отличалась от контроля. В оптимальных условиях оба штамма способствовали увеличению водоудерживающей способности (на 17–37 %) и повышенному содержанию пролина (в 5–14 раз). Уровень накопления МДА относительно контроля был при обработке штаммом 26Д ниже, а при обработке штаммом 10–4 выше уровня контрольного варианта (на 44 % и 23 % соответственно). При солевом стрессе сохранялись различия между бактериальными обработками по уровню содержания МДА на 22 %, но нивелировались по водоудерживающей способности. По способности растений повышать содержание пролина и минимизировать уровень перекисного окисления липидов, сопровождающегося выработкой МДА в ответ на натрий-хлоридное засоление, можно характеризовать сорт Эльза как устойчивый. Поэтому на фоне собственной высокой резистентности сорта Эльза к данному фактору влияние бактериальных обработок на продукционный процесс растений было незначимым. Выявленные различия в реакциях растений фасоли на бактериальное заражение служат базой для дальнейшего анализа эффективных/неэффективных сорт-штаммовых комбинаций симбиотических партнеров.

Список литературы / References

Веселова С. В., Сорокань А. В., Бурханова Г. Ф., Румянцев С. Д., Алексеев В. Ю., Черепанова Е. А., Максимов И. В. (2022) Бактерии рода *Bacillus* как перспективный источник для создания биопрепаратов от патогенов и вредителей сельскохозяйственных культур. *Труды Кубанского государственного аграрного университета*, 97: 40–45 [Veselova S. V.,

Sorokan A. V., Burkhanova G. F., Rumyantsev S. D., Alekseev V. Yu., Cherepanova E. A., Maksimov I. V. (2022) Bacteria of the genus *Bacillus* as a promising source for the creation of biological control agents against pathogens and pests of agricultural crops. *Proceedings of the Kuban State Agrarian University* [Trudy Kubanskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta], 97: 40–45 (in Russian)]

Дорошук О. В., Калацкая Ж. Н., Ламан Н. А., Фролова Т. В., Шевцов Н. А., Овчинников И. А. (2018) Влияние обработки семян ячменя штаммами бактерий рода *Bacillus* на активность компонентов антиоксидантной системы в корнях проростков при солевом стрессе. *Известия Национальной академии наук Беларуси. Серия биологических наук*, 63(2): 135–145 [Doroshchuk O. V., Kalatskaja J. N., Laman N. A., Frolova T. V., Shevtsov N. A., Ovchinnikov I. A. (2018) Influence treatment of barley seeds by genus bacteria *Bacillus* on activity of components of the antioxidative system in roots of seedlings under salt stress. *Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus, Biological Series* [Izvestiya Natsional'noi akademii nauk Belarusi. Seriya biologicheskikh nauk], 63(2): 135–145 (in Russian)]

Жаркова С. В., Филиппова А. С. (2023) Результаты изучения сортообразцов фасоли обыкновенной (*Phaseolus vulgaris* L.) в условиях приобской зоны Алтайского края. *Вестник Алтайского государственного аграрного университета*, 3: 16–22 [Zharkova S. V., Filippova A. S. (2023) Results of studying common bean accessions (*Phaseolus vulgaris* L.) under the conditions of the Altai Region's Ob River area. *Bulletin of Altai State Agricultural University* [Vestnik Altaiskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta], 3: 16–22 (in Russian)]

Иксанова М. А., Гарипова С. Р. (2021) Сравнительный анализ расчетной площади первичных настоящих листьев фасоли при выращивании растений в естественных и искусственных условиях. *Современные научно-практические решения в области растениеводства, животноводства и сельскохозяйственной микробиологии: материалы Международной научно-практической конференции, посвященной 120-летию почетного академика Академии наук Республики Башкортостан С. А. Кунакбаева*. Уфа, Башкирский ГАУ, с. 49–52 [Iksanova M. A., Garipova S. R. (2021) A comparative analysis of the calculated area of the primary true leaves of beans when growing plants under natural and artificial conditions. *Modern scientific and practical solutions in the field of crop production, animal husbandry and agricultural microbiology: Proceedings of the International scientific and practical conference dedicated to the 120th anniversary of Honorary Academician of the Academy of Sciences of the Republic of Bashkortostan S. A. Kunakbaev*. Ufa, Bashkir State Agrarian University, p. 49–52 (in Russian)]

Калинкина Л. Г. (1985) Накопление пролина в клетках морской и пресноводной хлореллы в зависимости от концентрации NaCl в среде и интенсивности роста водорослей. *Физиология растений*, 32(1): 42–52 [Kalinkina L. G. (1985) Proline accumulation in marine and freshwater *Chlorella* in relation to NaCl concentration in the medium and to alga growth rates. *Plant Physiology* [Fiziologiya rastenii], 32(1): 42–52 (in Russian)]

Кривобок А. С., Бибикова Т. Н. (2019) Регуляция роста и пространственной ориентации боковых корней *Arabidopsis thaliana* L. *Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии*, 3: 80–94 [Krivobok A. S., Bibikova T. N. (2019) Regulating growth and spatial orientation of lateral roots of *Arabidopsis thaliana* L. *Izvestiya of Timiryazev Agricultural Academy* [Izvestiya Timiryazevskoi sel'skokhozyaistvennoi akademii], 3: 80–94 (in Russian)]

Курамшина З.М., Хайруллин Р.М. (2023) Повышение устойчивости растений к засухе с помощью эндофитных штаммов *Bacillus subtilis*. *Физиология растений*, 70(3): 259–268 [Kuramshina Z. M., Khairullin R. M. (2023) Endophytic strains of *Bacillus subtilis* promote drought resistance of plants. *Russian Journal of Plant Physiology*, 70(3): 45]

Лебкова О.А. (2022) Параметры экологической пластичности фасоли обыкновенной зернового типа в условиях Орловской области. *Зернобобовые и крупяные культуры*, 3: 33–40 [Lebkova O. A. (2022) Ecological plasticity parameters of the common bean grain type in the conditions of the Orel region. *Legumes and Groat Crops* [Zernobobovye i krupyanye kul'tury], 3: 33–40 (in Russian)]

Маркова О.В., Гарипова С.Р. (2020) Адаптивный потенциал сортов фасоли (*Phaseolus vulgaris* L.), возделываемых в условиях Южного Предуралья. *Проблемы агрохимии и экологии*, 4: 40–43 [Markova O. V., Garipova S. R. (2020) Adaptive potential of bean (*Phaseolus vulgaris* L.) varieties cultivated in the conditions of Southern Urals. *Agrochemistry and Ecology Problems* [Problemy agrokhimii i ekologii], 4: 40–43 (in Russian)]

Маркова О.В., Гарипова С.Р. (2022) Эффект от инокуляции фасоли эндофитными бактериями, выделенными из клубеньков. *Аграрный научный журнал*, 4: 32–36 [Markova O. V., Garipova S. R. (2022) Effect of bean inoculation by endophytic bacteria isolated from nodules. *Agrarian Scientific Journal* [Agrarnyi nauchnyi zhurnal], 4: 32–36 (in Russian)]

Миуц О.А., Мирошникова М.П. (2021) Обоснование параметров модели высокопродуктивного сорта фасоли обыкновенной (*Phaseolus vulgaris* (L.) Sav.) для центральной полосы России. *Земледелие*, 4: 31–34 [Miyuts O. A., Miroshnikova M. P. (2021) Justification of the model parameters of a high-productive variety of haricot (*Phaseolus vulgaris* (L.) Sav.) for central Russia. *Agriculture* [Zemledelie], 4: 31–34 (in Russian)]

Реут А.А., Денисова С.Г. (2019) Устойчивость декоративных травянистых растений к изменяющимся условиям окружающей среды. *Экобиотех*, 2(4): 456–461 [Reut A. A., Denisova S. G. (2019) Resistance of decorative herbaceous plants to changing environmental conditions. *Ecobiotech* [Ekobiotech], 2(4): 456–461 (in Russian)]

Abd_Allah E. F., Alqarawi A. A., Hashem A., Radhakrishnan R., Al-Huqail A. A., Al-Otibi F. O. N., Malik J. A., Alharbi R. I., Egamberdieva D. (2018) Endophytic bacterium *Bacillus subtilis* (BERA 71) improves salt tolerance in chickpea plants by regulating the plant defense mechanisms. *Journal of Plant Interactions*, 13(1): 37–44

Arkhipova T., Martynenko E., Sharipova G., Kuzmina L., Ivanov I., Garipova M., Kudoyarova G. (2020) Effects of plant growth promoting rhizobacteria on the content of abscisic acid and salt resistance of wheat plants. *Plants*, 9(11): 1429

Bakaeva M., Chetverikov S., Timergalin M., Feoktistova A., Rameev T., Chetverikova D., Kenjjeva A., Starikov S., Sharipov D., Hkudaygulov G. (2022) PGP-bacterium *Pseudomonas protegens* improves bread wheat growth and mitigates herbicide and drought stress. *Plants*, 11(23): 3289

Bates L. S., Waldren R. P., Teare I. D. (1973) Rapid determination of free proline for water-stress studies. *Plant and Soil*, 39(1): 205–207

Bharucha U., Patel K., Trivedi U. B. (2013) Optimization of indole acetic acid production by *Pseudomonas putida* UB 1 and its effect as plant growth-promoting rhizobacteria on mustard (*Brassica nigra*). *Agricultural Research*, 2(3): 215–221

- Cardoso P., Alves A., Silveira P., Sá C., Fidalgo C., Freitas R., Figueira E. (2018) Bacteria from nodules of wild legume species: Phylogenetic diversity, plant growth promotion abilities and osmotolerance. *Science of the Total Environment*, 645: 1094–1102
- De Lima B.C., Moro A.L., Santos A.C. P., Bonifacio A., Araujo A.S. F., de Araujo F.F. (2019) *Bacillus subtilis* ameliorates water stress tolerance in maize and common bean. *Journal of Plant Interactions*, 14(1): 432–439
- de Zêlicourt A., Synek L., Saad M.M., Alzubaidy H., Jalal R., Xie Y., Andrés-Barrao C., Rolli E., Guerard F., Mariappan K. G., Daur I., Colcombet J., Benhamed M., Depaepe T., Van Der Straeten D., Hirt H. (2018) Ethylene induced plant stress tolerance by *Enterobacter* sp. SA187 is mediated by 2-keto-4-methylthiobutyric acid production. *PLOS Genetics*, 14(3): e1007273
- Dubey A., Saiyam D., Kumar A., Hashem A., Abd_Allah E. F., Khan M.L. (2021) Bacterial root endophytes: Characterization of their competence and plant growth promotion in soybean (*Glycine max* (L.) Merr.) under drought stress. *International Journal of Environmental Research and Public Health*, 18(3): 931
- El-Esawi M. A., Alaraidh I.A., Alsahli A.A., Alamri S.A., Ali H.M., Alayafi A.A. (2018) *Bacillus firmus* (SW5) augments salt tolerance in soybean (*Glycine max* L.) by modulating root system architecture, antioxidant defense systems and stress-responsive genes expression. *Plant Physiology and Biochemistry*, 132: 375–384
- Etesami H., Jeong B. R., Glick B. R. (2023) Potential use of *Bacillus* spp. as an effective biostimulant against abiotic stresses in crops – A review. *Current Research in Biotechnology*, 5: 100128
- Garipova S. R., Markova O. V., Fedorova K. A., Dedova M. A., Iksanova M. A., Kamaletdinova A. A., Lastochkina O. V., Pusenkova L. I. (2022) Malondialdehyde and proline content in bean cultivars following the inoculation with endophytic bacteria. *Acta Physiologiae Plantarum*, 44(9): 89
- Gowtham H. G., Brijesh Singh S., Murali M., Shilpa N., Prasad M., Aiyaz M., Amruthesh K. N., Niranjana S. R. (2020) Induction of drought tolerance in tomato upon the application of ACC deaminase producing plant growth promoting rhizobacterium *Bacillus subtilis* Rhizo SF 48. *Microbiological Research*, 234: 126422
- Heath R.L., Packer L. (1968) Photoperoxidation in isolated chloroplasts. I. Kinetics and stoichiometry of fatty acid peroxidation. *Archives of Biochemistry and Biophysics*, 125(1): 189–198
- Jalal A., Oliveira C.E. d. S., Rosa P.A. L., Galindo F.S., Teixeira Filho M.C. M. (2023) Beneficial microorganisms improve agricultural sustainability under climatic extremes. *Life*, 13(5): 1102
- Kaur G., Patel A., Dwibedi V., Rath S.K. (2023) Harnessing the action mechanisms of microbial endophytes for enhancing plant performance and stress tolerance: Current understanding and future perspectives. *Archives of Microbiology*, 205(9): 303
- Kaushal M., Wani S.P. (2016) Rhizobacterial-plant interactions: Strategies ensuring plant growth promotion under drought and salinity stress. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 231: 68–78
- Kuramshina Z. M., Khairullin R. M., Maksimov I. V. (2023) Endophytic bacteria *Bacillus* spp. in the formation of adaptive potential of plants. *Russian Journal of Plant Physiology*, 70(8): 186
- Lastochkina O., Aliniaiefard S., Garshina D., Garipova S., Pusenkova L., Allagulova C., Fedorova K., Baymiev A., Koryakov I., Sobhani M. (2021) Seed priming with endophytic *Bacillus subtilis* strain-specifically improves growth of *Phaseolus vulgaris* plants under normal and salinity conditions and

exerts anti-stress effect through induced lignin deposition in roots and decreased oxidative and osmotic damages. *Journal of Plant Physiology*, 263: 153462

Lastochkina O., Yuldashev R., Avalbaev A., Allagulova C., Veselova S. (2023) The contribution of hormonal changes to the protective effect of endophytic bacterium *Bacillus subtilis* on two wheat genotypes with contrasting drought sensitivities under osmotic stress. *Microorganisms*, 11(12): 2955

Li Q., Li H., Yang Z., Cheng X., Zhao Y., Qin L., Bisseling T., Cao Q., Willemsen V. (2022) Plant growth-promoting rhizobacterium *Pseudomonas* sp. CM11 specifically induces lateral roots. *New Phytologist*, 235(4): 1575–1588

Li Y., Chen Y., Fu Y., Shao J., Liu Y., Xuan W., Xu G., Zhang R. (2024) Signal communication during microbial modulation of root system architecture. *Journal of Experimental Botany*, 75(2): 526–537

Lubyanova A.R., Allagulova C.R., Lastochkina O.V. (2023) The effects of seed pretreatment with endophytic bacteria *Bacillus subtilis* on the water balance of spring and winter wheat seedlings under short-time water deficit. *Plants*, 12(14): 2684

Neshat M., Abbasi A., Hosseinzadeh A., Sarikhani M.R., Dadashi Chavan D., Rasoulnia A. (2022) Plant growth promoting bacteria (PGPR) induce antioxidant tolerance against salinity stress through biochemical and physiological mechanisms. *Physiology and Molecular Biology of Plants*, 28(2): 347–361

Pandey P., Tripathi A., Dwivedi S., Lal K., Jhang T. (2023) Deciphering the mechanisms, hormonal signaling, and potential applications of endophytic microbes to mediate stress tolerance in medicinal plants. *Frontiers in Plant Science*, 14: 1250020

Sadki I., Taoufiq Kh., Aberchane L., El Biari K., Tahrouch S., Oufdou K., Faghire M., Hatimi A. (2021) Effect of inoculation by indigenous endophytic bacteria from the arid region in Morocco (Tata-Akka) on the antioxidative responses of *Phaseolus vulgaris* L. *Journal of Materials and Environmental Science*, 12(2): 205–216

Singh V.K., Singh A.K., Singh P.P., Kumar A. (2018) Interaction of plant growth promoting bacteria with tomato under abiotic stress: a review. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 267: 129–140

Song P., Zhao B., Sun X., Li L., Wang Z., Ma C., Zhang J. (2023) Effects of *Bacillus subtilis* HS 5B 5 on maize seed germination and seedling growth under NaCl stress conditions. *Agronomy*, 13(7): 1874

Tugbaeva A.S., Ermoshin A.A., Wuriyanghan H., Kiseleva I.S. (2023) Expression of genes involved in phenolics and lignin biosynthesis in *Zinnia elegans* under saline stress. *Journal of Siberian Federal University. Biology*, 16(2): 193–205

Vacheron J., Desbrosses G., Bouffaud M.-L., Touraine B., Moënne-Loccoz Y., Muller D., Legendre L., Wisniewski-Dyé F., Prigent-Combaret C. (2013) Plant growth-promoting rhizobacteria and root system functioning. *Frontiers in Plant Science*, 4: 356

EDN: UJQBXS

УДК 58.035

The Effects of LED Light Spectra on the Morphometric Traits and Biochemical Composition of *Eruca sativa* Mill.

Ivan A. Timofeenko^{a*}, Ekaterina A. Dranichnikova^a,
Vladislava V. Malysheva^a and Aleksandr S. Kazachenko^{a, b, c, d}

^a*Siberian Federal University*

Krasnoyarsk, Russian Federation

^b*Institute of Chemistry and Chemical Technology SB RAS
Federal Research Center “Krasnoyarsk Science Center SB RAS”*

Krasnoyarsk, Russian Federation

^c*Reshetnev Siberian State University of Science and Technology*

Krasnoyarsk, Russian Federation

^d*Professor V. F. Voino-Yasenetsky Krasnoyarsk State Medical University*

Krasnoyarsk, Russian Federation

Received 11.01.2024, received in revised form 15.12.2024, accepted 26.12.2024

Abstract. The present study aimed to determine how changes in the spectral composition of light-emitting diodes (LEDs) affect the growth and biochemical profiles of two arugula (*Eruca sativa* Mill.) cultivars, ‘Astra’ and ‘Gurman’, grown in a vertical hydroponic system. Plants were cultivated at a PPFD of 70 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ under a 16:8 h photoperiod using a programmable luminaire designed at the Siberian Federal University for the red-shifted (R = 74 % R / 18 % G / 8 % B) and green-shifted (G = 28 % R / 46 % G / 26 % B) spectra and a LED FARM 80.0.x fixture for warm-white light (WW = 50 % R / 36 % G / 14 % B). Fresh shoot and root biomass, leaf morphometry, and the contents of chlorophylls, carotenoids, sugars, ascorbic acid, and nitrates were measured; data were analysed by one-way ANOVA followed by Tukey’s test ($p < 0.05$). ‘Gurman’ achieved its greatest shoot mass ($34 \pm 14 \text{ g plant}^{-1}$) and leaf area under WW, whereas the R and G spectra reduced these parameters by 63–72 %. In ‘Astra’, red light increased vitamin C concentration to $746 \pm 49 \text{ mg kg}^{-1}$ dry matter; green light enhanced root formation and fibre synthesis in ‘Astra’ but suppressed these responses in ‘Gurman’. Across all treatments, leaves contained $\geq 5.4 \text{ g kg}^{-1}$ fresh weight nitrates; spectral shifts lowered their content only partially. The highest photopigment content was recorded under green light. Hence, optimal LED supplementation

© Siberian Federal University. All rights reserved

This work is licensed under a Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0 International License (CC BY-NC 4.0).

* Corresponding author E-mail address: ivan@timofeenko.com

ORCID: 0000-0002-4996-4674 (Timofeenko I.); 0009-0008-3119-9485 (Dranichnikova E.); 0000-0002-3121-1666 (Kazachenko A.)

must be cultivar-specific: broad warm-white for ‘Gurman’ and red-shifted for ‘Astra’, with additional PPFD increases required to meet regulatory nitrate thresholds. These results provide a scientific and practical foundation for dynamic spectrum management in urban agro-systems, supporting higher yields and improved nutritional quality of leafy greens.

Keywords: arugula, *Eruca sativa*, LEDs, light spectrum, photomorphogenesis, biochemical composition, hydroponics.

Acknowledgements. The study was supported by the grant of the Ministry of Education and Science of Russia No. 075–15–2024–682.

Citation: Timofeenko I. A., Dranichnikova E. A., Malysheva V. V., Kazachenko A. S. The effects of LED light spectra on the morphometric traits and biochemical composition of *Eruca sativa* Mill. J. Sib. Fed. Univ. Biol., 2025, 18(4), 550–563. EDN: UJQBX5



Воздействие спектров излучения светодиодных ламп на морфологию и биохимический состав *Eruca sativa* Mill.

И. А. Тимофеев^а, Е. А. Драничникова^а,
В. В. Малышева^а, А. С. Казаченко^{а, б, в, г}

^аСибирский федеральный университет
Российская Федерация, Красноярск

^бИнститут химии и химической технологии СО РАН
ФИЦ «Красноярский научный центр СО РАН»
Российская Федерация, Красноярск

^вСибирский государственный университет науки
и технологий имени академика М. Ф. Решетнева
Российская Федерация, Красноярск

^гКрасноярский государственный медицинский университет
им. проф. В. Ф. Войно-Ясенецкого
Российская Федерация, Красноярск

Аннотация. Цель исследования – выявить, как изменения спектрального состава светодиодного (LED) излучения влияют на рост и биохимический профиль двух сортов руколы (*Eruca sativa* Mill.) «Астра» и «Гурман», культивируемых на вертикальной гидропонике. Растения выращивали при плотности потока фотонов фотосинтеза (ППФФ) 70 мкмоль м⁻² с⁻¹ и фотопериоде 16:8 ч, используя разработанный в Сибирском федеральном университете фитосветильник с переменным спектром для красносмещённого (R = 74 % R/18 % G/8 % B) и зелёносмещённого (G = 28 % R/46 % G/26 % B) спектров и светильник LED FARM 80.0.x для тёпло-белого (WW = 50 % R/36 % G/14 % B). Оценены морфология растений, содержание хлорофиллов, каротиноидов, сахаров, аскорбиновой кислоты и нитратов; статистическая обработка осуществлена ANOVA с тестом Тьюки ($p <$

0,05). «Гурман» достиг максимальной надземной массы (34 ± 14 г/растение) и площади листьев под WW, тогда как под R и G эти показатели снижались на 63–72 %. У «Астры» использование красного спектра приводило к повышению концентрации витамина C до 746 ± 49 мг/кг сухой массы; применение зелёного спектра способствовало корнеобразованию и синтезу клетчатки у «Астры», но подавляло эти процессы у «Гурмана». Во всех режимах листья содержали $\geq 5,4$ г/кг сырой массы нитратов; спектральные сдвиги уменьшали их содержание лишь частично. Максимум фотопигментов фиксировался при зелёном свете. Таким образом, оптимальная LED-досветка должна подбираться сорт-специфично: «Гурману» необходим широкий тёплого-белый спектр, «Астре» – красносмещённый; для доведения нитратов до нормативного уровня требуется дополнительное увеличение ППФФ. Результаты формируют научную и практическую основу динамического управления спектром в городских агросистемах, способствуя повышению урожайности и нутриционной ценности зеленных культур.

Ключевые слова: рукола, *Eruca sativa*, светодиоды, спектр излучения, фотоморфогенез, биохимический состав, гидропоника.

Благодарности. Исследование выполнено за счет гранта Минобрнауки России № 075–15–2024–682.

Цитирование: Тимофеев И. А. Воздействие спектров излучения светодиодных ламп на морфологию и биохимический состав *Eruca sativa* Mill. / И. А. Тимофеев, Е. А. Драничникова, В. В. Малышева, А. С. Казаченко // Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология, 2025. 18(4). С. 550–563. EDN: UJQBXS

Введение

Сити-фермы рассматриваются как устойчивая альтернатива полевому земледелию. Они позволяют круглогодично получать свежие овощи в городах при дефиците земельных ресурсов (Kabir et al., 2023). Полный контроль микроклимата – прежде всего освещённости (плотность потока фотонов фотосинтеза (ППФФ), спектр, фотопериод) – обеспечивает стабильные урожаи, повышает пищевую ценность продукции и сокращает потери (Kaiser et al., 2024). Благодаря этому вертикальные фермы способны удовлетворить растущий спрос мегаполисов на свежие зеленные культуры.

В системах контролируемого выращивания ключевым элементом является светодиодное (LED) освещение. LED-светильники энергоэффективны, долговечны и практически не нагревают растения, что особенно важно при многоярусном размещении. Их главное

достоинство – точная настройка спектра: комбинации узкополосных диодов позволяют задавать интенсивность, спектральный состав и фотопериод с учётом физиологических потребностей конкретной культуры (Bantis et al., 2018). Неудивительно, что LED-технологии почти полностью вытеснили натриевые и люминесцентные лампы и стали стандартом вертикального земледелия (Sheibani et al., 2023).

Свет остаётся ведущим экологическим фактором, влияющим на морфогенез и метаболизм растений (Синявина и др., 2024; Azizi et al., 2025). Наиболее значимы красный (R, 600–700 нм) и синий (B, 400–500 нм) диапазоны: фитохромы воспринимают R-свет и регулируют прорастание, листообразование и формирование хлоропластов, тогда как криптохромы реагируют на B-свет, управляя фототропизмом, открыванием устьиц и синтезом пигментов. Монохроматический R-свет поддерживает

фотосинтез, но не обеспечивает гармоничного развития; оптимальные результаты достигаются при совместном воздействии R и B в заданных пропорциях (Brito et al., 2024). Дополнительные преимущества даёт включение зелёного (G) и дальнего красного (FR, ≈ 730 нм) излучения, улучшающих распределение света в кроне и усиливающих фотоморфогенетические ответы (Иваницких, Тараканов, 2022).

Рукола (*Eruca sativa* Mill.) – востребованный листовой овощ семейства Brassicaceae, быстро расширяющий присутствие в теплицах и вертикальных фермах. Листья отличаются пряным вкусом и высокой питательной ценностью: они содержат калий, кальций, витамины A, C, E, фолаты, флавоноиды и другие антиоксиданты (Brito et al., 2024). В Европе выращивают два вида – *E. sativa* и *Diplotaxis tenuifolia*; в коммерческих посадках преобладает первый (Signore et al., 2020). Несмотря на растущий спрос, рукола изучена слабее, чем салат-латук или базилик, особенно в аспекте светокультуры (Montefiori et al., 2022).

Недавние исследования подтвердили, что спектральная оптимизация LED-подсветки позволяет направленно регулировать морфофизиологию и метаболизм руколы. На гидропонике максимальная продуктивность фиксировалась при отношении R: B ≥ 3 , тогда как более «синий» свет уменьшал прирост биомассы (Montefiori et al., 2022). При круглосуточном освещении с тем же соотношением R: B масса микрозелени Brassicaceae возрастала примерно на 50 %, а содержание нитратов снижалось на 13–24 % (Шибеева и др., 2023). R-доминирующие спектры также уменьшали накопление нитратов в листьях и одновременно повышали содержание глюкозинолатов – важнейших вторичных метаболитов (Signore et al., 2020). Добавление FR-излучения к спектру с высоким отноше-

нием R: B дополнительно увеличивало урожайность листовых овощей (Frutos-Totosa et al., 2023). Интересный эффект показал метод, сочетающий проращивание семян под G (521 нм) и последующую вегетацию при интенсивном R (660 нм) + B (440 нм) освещении 500 мкмоль·м⁻²·с⁻¹: он достоверно повышал уровень антоцианов в руколе (Кульчин и др., 2024).

Учитывая необходимость разработки эффективных «рецептов» освещения для листовых культур, настоящая работа посвящена оценке влияния спектра LED-света на руколу. Цель исследования – определить, как различные комбинации R, B и G-излучения влияют на морфологические показатели и биохимический состав сортов «Астра» и «Гурман» *E. sativa*. Полученные данные позволят обосновать оптимальные параметры освещения для повышения урожайности и функциональной ценности руколы в городских агротехнологиях.

Материалы и методы

Описание установки

Были использованы три одинаковые гидропонные установки для гидропоники глубокого потока (2,0 × 1,2 × 0,6 м) на металлическом каркасе, каждая – с двумя ярусами, разделёнными на 0,9 м. На первом ярусе каждой установки размещали пластиковые лотки (1,2 × 0,6 × 0,1 м) с крышками, содержащими 21 отверстие Ø 55 мм, равномерно распределённые по площади. Питательный раствор подавали из общего герметичного бака (300 л, непрозрачный пластик) с помощью поверхностного насоса «ВИХРЬ ПН-650» (Россия) по системе гофрированных трубок; обратный слив осуществлялся аналогичными трубками в нижней части лотков. Таймер «Реле времени УТ24» (ОВЕН, Россия) задавал циклы затопления.

Подготовка питательных растворов

Для приготовления питательных растворов проточную воду наливали в два непрозрачных бака по 500 л и отстаивали 24 ч. Затем в каждый бак вносили водные концентраты удобрений Kristalon Brown и Calcinит (YaraTera, Россия), предварительно растворённые в 2 л горячей воды. Раствор для проращивания содержал 250 г Kristalon Brown и 80 г Calcinит на 500 л воды; pH доводили до 6,0 добавлением 10 мл реагента pH down (Simplex, Россия). Раствор для доращивания готовили из 500 г Kristalon Brown и 200 г Calcinит на то же количество воды; pH корректировали до 5,5 внесением 20 мл регулятора кислотности pHdown. Смеси перемешивали на магнитной мешалке ЭКРОС-6113Н (1000 об·мин⁻¹, 1 ч).

Культивирование

В качестве посевного материала использовали семена руколы (*E. sativa*) сортов «Астра» и «Гурман» (Аэлита, Россия). Семена протравливали 15 мин в 7 %-ном растворе NaClO (Химпром, Россия), трижды промывали проточной водой и с помощью стерильного пинцета размещали по три штуки в полиуретановые губки. Всего 60 губок – по 10 штук каждого сорта и варианта облучения – устанавливали в систему для проращивания. Этап проращивания длился восемь суток при 22–23 °С, относительной влажности 50–60 %, pH 5,5 и электропроводности 0,6–0,7 мСм·см⁻¹. Питательный раствор подавался автоматически: одна минута работы насоса чередовалась с десятиминутной паузой. Фотопериод составлял 16 ч света и 8 ч темноты; ППФФ во время проращивания и доращивания поддерживали на уровне 70 ± 3 мкмоль·м⁻²·с⁻¹ (измеритель Li-250A с квантовым датчиком Q-35016, США), спектр контролировали спектрометром МК350S (UPRtek, Тайвань). Пара-

метры среды (pH, ЕС) регистрировали комбинированным прибором Milwaukee MW804 MAX (США), микроклимат – цифровыми датчиками температуры и влажности.

После проращивания отбирали проростки высотой около 5 см с двумя неповрежденными семядольными листьями; лишние проростки удаляли. Шестьдесят растений (по 1 в губке) переносили в системы доращивания на нижние полки установок, где они выращивались ещё 20 суток при 19–20 °С и 60–70 % относительной влажности; pH раствора поддерживали на уровне 5,5, ЕС – 1,8–2,0 мСм·см⁻¹. На каждой из трёх полок размещали по 20 растений – по 10 каждого сорта; при этом каждая полка освещалась лампами с различными спектральными характеристиками. Спектр «красной» лампы (R) содержал 74 % красного, 18 % зелёного и 8 % синего света; «зелёной» (G) – 28 % красного, 46 % зелёного и 26 % синего; контрольная тёпlobелая (WW) – 50 % красного, 36 % зелёного и 14 % синего (рис. 1). Эксперименты проведены в вертикальной ферме с использованием разработанного в СФУ высокомошного фитосветильника с программируемым спектром (Молокеев, 2022). Спектры R и G получали нанесением люминофоров SrAlSiN₃:Eu²⁺ и YAG:Ce³⁺ на 450-нм синие светодиоды по методике, описанной в патенте. Лампы WW – LEDFARM 80.0.x (ЦСОТ НАН, Беларусь).

Морфология и биохимический анализ

Были собраны данные по морфологическим признакам: сырая масса надземной части и корня, длина корня и стебля, количество листьев и площадь листовой пластины, которую измеряли с помощью программы ImageJ (National Institutes of Health).

Растительные пробы анализировали на содержание хлорофилла *a* и *b*, каротино-

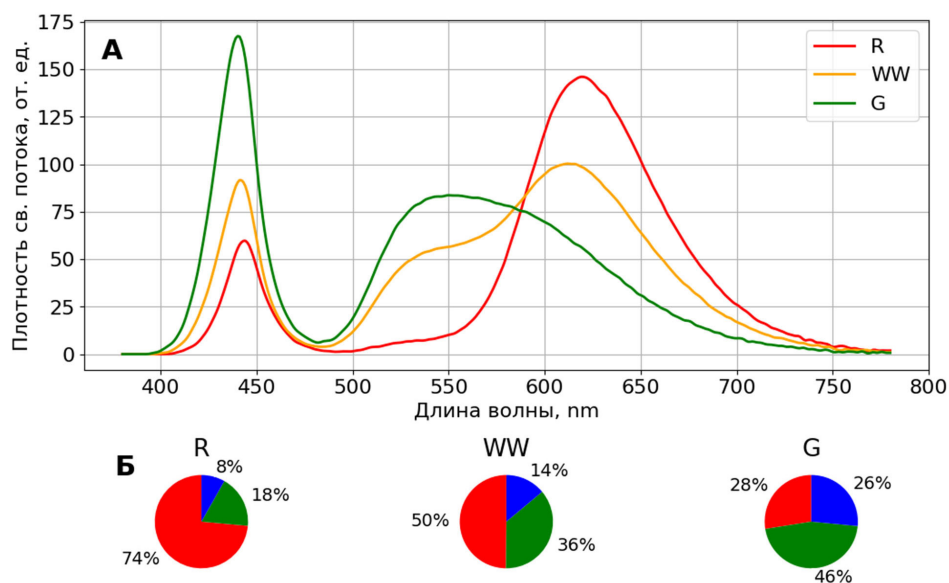


Рис. 1. А – спектр каждого варианта облучения в относительных единицах; Б – доля синей (400–500 нм), зеленой (500–600 нм) и красной (600–700 нм) составляющей в каждом из вариантов облучения R, WW, G

Fig. 1. А – spectrum of each lighting treatment (relative units); Б – proportions of the blue (400–500 nm), green (500–600 nm), and red (600–700 nm) components in the R, WW, and G treatments

идов (Lichtenthaler, Buschmann, 2001), клетчатки (ГОСТ 31675–2012, 2020), фруктозы (Magwaza, Opara, 2015), витамина С (Behrens, Madere, 1987) (ФГБОУ ВО Красноярский ГАУ НИИЦ) и нитратов (Merino et al., 2017) (ФГБУ «Россельхозцентр»).

Статистическая обработка данных

Нормальность распределения каждой переменной проверяли критерием Шапиро–Уилка ($n < 50$). Все морфометрические показатели соответствовали нормальному закону ($p > 0,05$), за исключением сырой массы корней сорта «Астра» при спектре G. Для этой переменной применили логарифмическое преобразование $\ln(x)$, после которого распределение стало нормальным ($p = 0,12$). Далее различия между спектральными вариантами для всех морфометрических данных оценивали односторонним дисперсионным анализом (ANOVA) с последующим post hoc-тестом Тьюки (Tukey HSD). Биохимические показате-

тели изначально демонстрировали нормальное распределение и анализировались аналогично. Уровень статистической значимости принимали $p < 0,05$. Все расчёты выполнены в Python 3.11 с использованием библиотек *pandas* 2.2.0, *numpy* 1.26.4 и *matplotlib* 3.9.0.

Результаты и обсуждение

Морфологические показатели

При теплом белом свете (WW) сорт «Гурман» развил максимальную надземную биомассу – 34,3 г на растение ($\sigma = 14,1$ г), более чем вдвое превысив показатель сорта «Астра» ($13,8 \pm 2,5$ г; $p < 0,001$) (рис. 2А). При изменении доли синего и зелёного света продуктивность «Гурмана» резко снижалась: в спектральном режиме G (смещение к зелёному) масса сокращалась примерно до $9,5 \pm 1,4$ г (–72 % к WW; $p < 0,001$), а в режиме R (смещение к красному) – до $12,6 \pm 3,5$ г (–63 %; $p < 0,001$). У «Астры» реакция была иной и носила только тенденциальный ха-

ракти (р > 0,05): несколько более высокая надземная масса наблюдалась при красном освещении ($18,9 \pm 10,4$ г) по сравнению с ~13–14 г при WW и G. Таким образом, сбалансированный белый спектр оптимален для роста «Гурмана», тогда как масса «Астры» остаётся в целом стабильной и лишь проявляет тенденцию к увеличению при усилении красной компоненты, что согласуется с наблюдениями (Sarabi et al., 2022).

У изученных салатов выявились две контрастные «корневые» стратегии (рис. 2 Б, В). У «Гурмана» тёплый белый свет (WW) способствовал формированию максимальной массы корней ($4,8 \pm 3,2$ г) и их длины (47 ± 14 см), тогда как в обоих других вариан-

тах (G и R) эти показатели снижались почти вдвое. У «Астры» в белом и красном режимах значения оставались статистически эквивалентными (масса ≈ 1 г, длина ≈ 32 –33 см), тогда как использование зелёного света приводило к достоверному удлинению корней до 52 ± 19 см, хотя их масса увеличивалась лишь тенденциально. Межсортовые сравнения показали, что при WW «Гурман» превосходил «Астру» по массе и длине корней, тогда как в зелёном спектре, напротив, именно «Астра» имела более длинные корни. Отношение надземной массы к массе корней у «Гурмана» под WW и G было сходным, а под красным светом (R) возрастало почти вдвое, что указывает на перераспределение

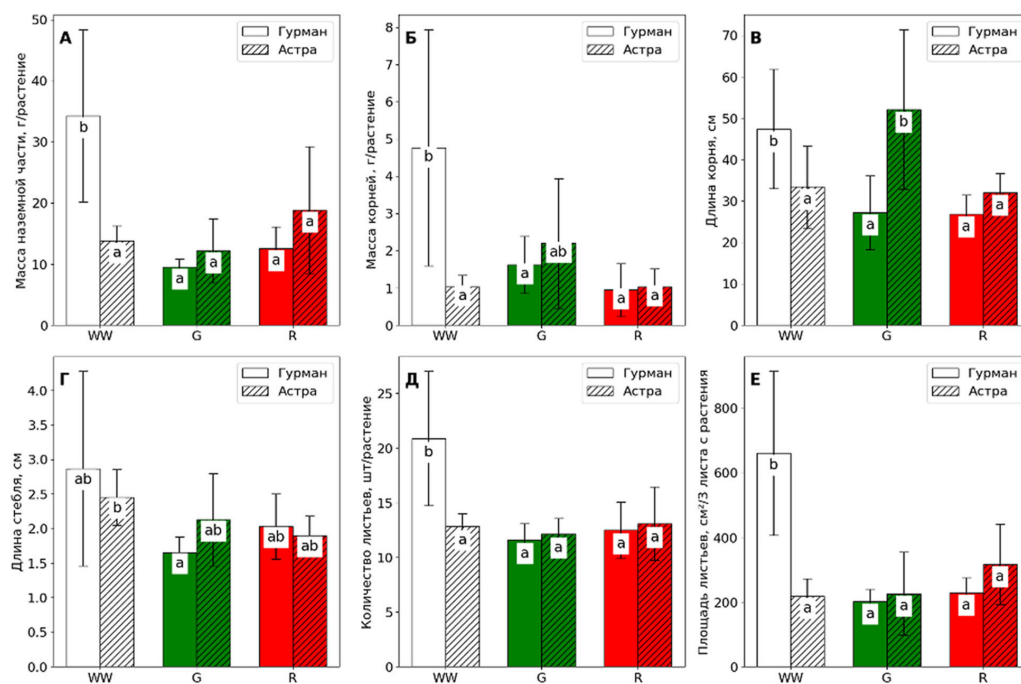


Рис. 2. Морфологические показатели руколы сортов «Гурман» и «Астра», облучённой тремя вариантами спектров – WW, G и R. А – сырая масса надземной части; Б – сырая масса корней; В – длина корня; Г – длина стебля; Д – количество листьев; Е – площадь трех верхних листьев. Статистически отличающиеся средние значения для каждого показателя отмечены разными буквами (n=10, p<0,05)

Fig. 2. Morphological traits of arugula cultivars “Gurman” and “Astra” exposed to three spectral treatments – WW, G, and R. А – fresh shoot mass; Б – fresh root mass; В – root length; Г – stem length; Д – number of leaves; Е – area of the three upper leaves. Statistically different means for each parameter are marked with different letters (n=10, p<0.05)

ассимилятов в пользу надземных органов. Вероятно, при R-освещении усиливается транспорт углеводов в корни, активизируя их поглотительную способность без необходимости значительного увеличения их массы. Такая зависимость «Гурмана» от баланса длин волн отражает изменение углеродного обмена между надземной и подземной частями растения. Такой механизм – усиление метаболизма корневой зоны без морфометрического увеличения – характерен для листовых культур под красным и комбинированным LED-светом (Sarabi et al., 2022). Стимуляция удлинения корней у «Астры» зелёно-синим компонентом перекликается с наблюдениями (Veremeichik et al., 2023) об удвоении корневой биомассы *E. sativa* под коротковолновым светом, что указывает на сортоспецифический механизм перераспределения ассимилятов в пользу подземных органов.

При анализе листового аппарата выявлены ярко выраженные сорт- и спектро-зависимые различия (рис. 2 Д, Е). У «Гурмана» тёплый белый свет (WW) обеспечил достоверно большее число листьев (≈ 21 шт.) и максимальную площадь листьев (PL ≈ 661 см²) по сравнению с зелёно-смещённым (G) и красно-смещённым (R) режимами, где оба показателя резко снижались (≈ 12 шт.; ≈ 200 – 230 см²). У «Астры» спектральные вариации статистически не меняли ни число листьев (~ 12 – 13 шт.), ни площадь (≈ 219 – 317 см²), хотя при R наблюдалась тенденция к наибольшей листовой поверхности. Полученные данные согласуются с работой Doneva et al. (2024), где добавление зелёного к красно-синему спектру уменьшало площадь листьев и удельную листовую поверхность у *E. sativa*, что перекликается с угнетением листообразования «Гурмана» в режиме G, и с исследованием Frutos-Totosa et al. (2023), показавшим, что для отдельных линий руко-

лы увеличение доли красного (R: B $\approx 8:1$) может поддерживать или даже усиливать рост, как это наблюдается у «Астры», сохранившей листовую площадь при красном свете. Таким образом, «Гурман» демонстрирует типичную для салатных культур зависимость «широкий спектр \rightarrow крупный лист», тогда как «Астра» более толерантна к узкому красному спектру, что следует учитывать при выборе досветки в производстве.

В совокупности полученные данные свидетельствуют о чёткой сортовой настройке на спектр. «Гурман» резко теряет листовой аппарат (количество и площадь листьев) при любом нарушении баланса R: G: B, тогда как «Астра» выдерживает дефицит синего/зелёного и даже выигрывает от преобладания красного света. В условиях закрытых агросистем оптимальную LED-подсветку необходимо подбирать «под сорт», а не «под культуру» в целом. Практически это означает, что на вертикальных фермах, где одновременно выращиваются разные генотипы, следует либо разделять их по зонам с разным спектром, либо использовать динамическое освещение с регулируемыми долями R, G, B в ходе роста растений.

Биохимический ответ

Содержание клетчатки (рис. 3А) отреагировало на спектр облучения противоположно у двух сортов. У «Гурмана» максимум клетчатки зафиксирован под красным спектром R – $13,0 \pm 1,2$ % от сухой массы, тогда как минимальное значение наблюдалось при зелёном G – $10,4 \pm 0,7$ % (при WW – $10,9 \pm 0,7$ %). У «Астры» картина обратная: наибольшая доля клетчатки пришлась на G – $13,9 \pm 1,0$ %, а наименьшая – на WW – $11,0 \pm 0,9$ % (при R – $11,8 \pm 0,8$ %). Межсортные различия проявились только под зелёным светом, где «Астра» содержала больше клетчатки, чем «Гурман».

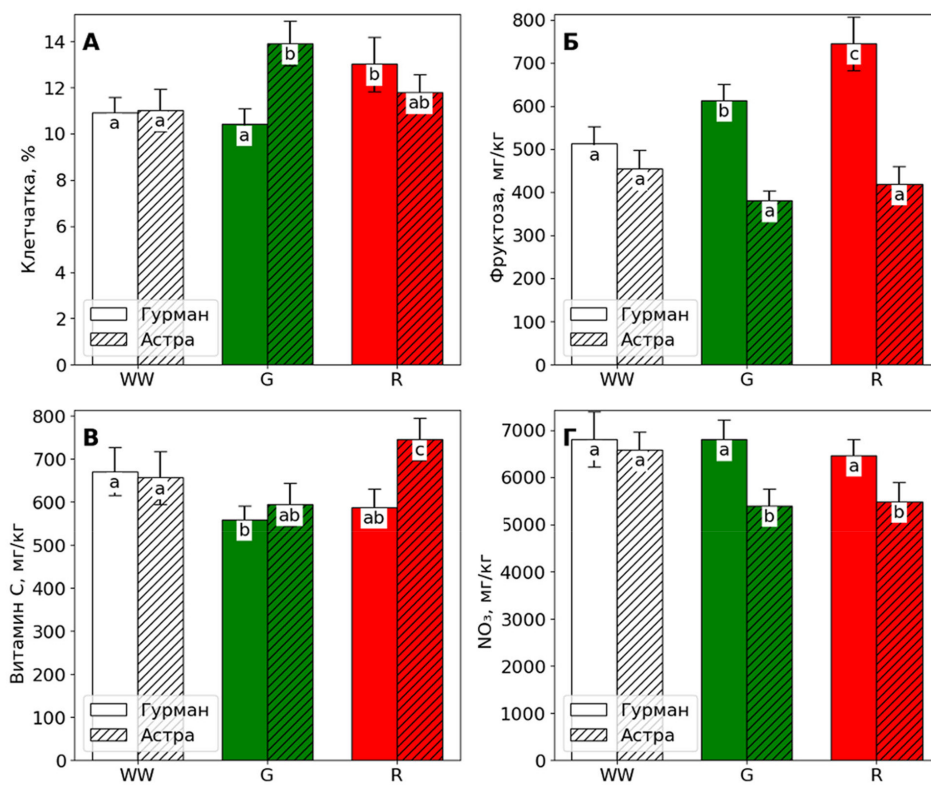


Рис. 3. Биохимические показатели руколы сортов «Гурман» и «Астра», облучённой тремя вариантами спектров – WW, G и R. А – клетчатка, % от сухой массы; Б – фруктоза, мг/кг сухой массы; В – витамин С, мг/кг сухой массы; Г – нитраты, мг/кг сырой массы. Статистически отличающиеся средние значения для каждого показателя отмечены разными буквами ($n=3$, $p\leq 0,05$)

Fig. 3. Biochemical parameters of arugula cultivars “Gurman” and “Astra” exposed to three spectral treatments – WW, G, and R. A – fibre, % of dry mass; Б – fructose, mg kg⁻¹ dry mass; В – vitamin C, mg kg⁻¹ dry mass; Г – nitrates, mg kg⁻¹ fresh mass. Statistically different means for each parameter are marked with different letters ($n=3$, $p\leq 0.05$)

Похожие генотипические различия описаны и в литературе: у некоторых генотипов руколы зелёная составляющая света повышает плотность листьев (т.е. клетчатку), тогда как у других преобладание красного света усиливает накопление структурных углеводов (Signore et al., 2020; Doneva et al., 2024). Таким образом, «Астра» сильнее наращивает клетчатку при наличии зелёно-синего света, а «Гурман» – при преобладании красного.

Концентрация фруктозы продемонстрировала ярко выраженную сортовую специфику руколы (рис. 3Б). У растений сорта «Гурман», выращенных при разных спек-

трах облучения, значения достоверно различались: при белом WW свете содержалось 512 мг кг⁻¹ сухой массы, под «зелёным» G – уже 614 мг кг⁻¹, а максимум 745 мг кг⁻¹ достигался при красном R, то есть красный > зелёный > белый с достоверными различиями между всеми тремя режимами. У «Астры» же различия между вариантами оказались статистически незначимы (419–454 мг кг⁻¹), отмечается лишь тенденция к снижению при G. Сравнение сортов между собой показало, что «Гурман» выигрывает у «Астры» в режимах G и R, тогда как при WW сорта не различались. Подобное уси-

ние накопления неструктурных углеводов под красным светом и сортовые «плато» под зелёным/белым описаны и для других крестоцветных (Frutos-Totosa et al., 2023), подчёркивая, что оптимальный спектр для повышения сладости следует подбирать адресно для каждого генотипа.

Содержание аскорбиновой кислоты изменялось спектр- и сортоспецифично (рис. 3В). У «Гурмана» единственным достоверным сдвигом стало снижение при зелёном освещении до 560 ± 31 мг кг⁻¹ сухой массы по сравнению с контролем WW – 671 ± 56 мг кг⁻¹; при красном свете уровень остался практически на контрольном значении (588 ± 42 мг кг⁻¹), снижение можно рассматривать лишь как тенденцию. У «Астры» ситуация зеркальная: под воздействием красного спектра концентрация витамина С увеличилась до 746 ± 49 мг кг⁻¹, что достоверно выше по сравнению как с WW (656 ± 62 мг кг⁻¹), так и с G (594 ± 50 мг кг⁻¹), тогда как между WW и G достоверных различий не выявлено. Межсортное сравнение показало значимое превосходство «Астры» над «Гурманом» именно под красным светом (746 ± 49 против 588 ± 42 мг кг⁻¹), тогда как при WW и G их уровни статистически совпадали. Подобную «красную» индукцию аскорбата для устойчивых генотипов руколы описали (Doneva et al., 2024) и (Frutos-Totosa et al., 2023), связывая её с усиленным ROS-сигналом и активацией антиоксидантного пути; чувствительные линии, напротив, требовали сбалансированного R + B спектра. Наши результаты подтверждают эту закономерность: «Астра» отвечает на избыток красного накоплением витамина С, тогда как «Гурман» реагирует на дефицит в красной области в режиме G снижением аскорбата, что подчёркивает необходимость сорто-специфической настройки световой формулы для обогащения продукции аскорбиновой кислотой.

При низкой ППФФ (~ 70 мкмоль·м⁻²·с⁻¹) листья накапливали очень высокие концентрации нитратов (рис. 3Г): около 6800 мг/кг сырой массы у «Гурмана» и 6600 мг/кг у «Астры» (при допустимых по ТР ТС 021/2011 ≤ 2000 мг/кг). Смещенные спектры несколько уменьшали нитратный пул, но сортоспецифично. У «Астры» в режимах R и G уровень нитратов снизился до ~ 5400 – 5500 мг/кг (-17 – 18 % к WW), тогда как у «Гурмана» значимых отличий между спектрами не выявлено. Подобную вариабельность между генотипами отметили (Signore et al., 2020). Согласно (Sarabi et al., 2022), повышение ППФФ до 200 – 250 мкмоль·м⁻²·с⁻¹ и применение гуминовых кислот позволяет дополнительно снизить содержание нитратов в руколе на ~ 30 – 40 %. Следовательно, одного лишь изменения спектра при 70 мкмоль·м⁻²·с⁻¹ недостаточно: требуются также повышение интенсивности света и агротехнические приёмы (например, оптимизация азотного питания) – особенно для «Гурмана» – чтобы довести содержание нитратов до безопасного уровня.

Пигментный состав

У двух сортов руколы спектр облучения по-разному сдвигал состав хлорофиллов и каротиноидов (рис. 4). У «Гурмана» при зелено-смещенном режиме G содержание всех пигментов было максимальным: хлорофилл *a* – 406 ± 17 мкг г⁻¹ сырой массы, хлорофилл *b* – 161 ± 6 мкг г⁻¹ и каротиноиды – 148 ± 4 мкг г⁻¹; эти значения достоверно превосходили содержание пигментов у растений, выращенных как под белым WW (255 , 113 и 97 мкг г⁻¹ соответственно), так и под красным R светом (322 , 137 , 122 мкг г⁻¹). Переход на красный спектр сопровождался лишь тенденцией к снижению относительного содержания хлорофиллов ($\text{Chl } a/b \approx 2,33$ – $2,53$, различия незначимы). У «Астры» тоже именно зелёный

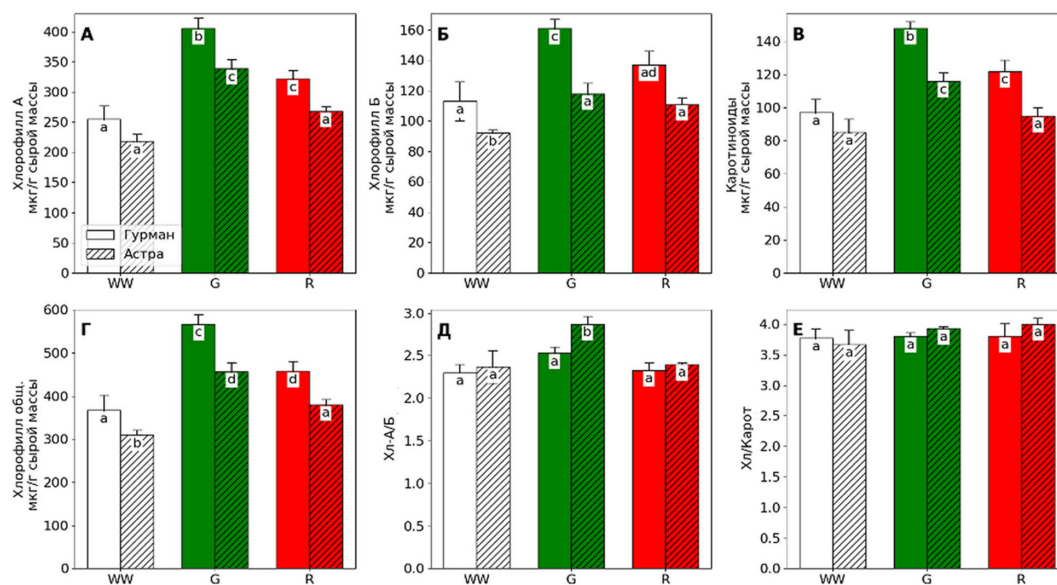


Рис. 4. Пигментный состав руколы сортов «Гурман» и «Астра», облучённой тремя вариантами спектров – WW, G и R. А – хлорофилл *a*, мкг/г сырой массы; Б – хлорофилл *b*, мкг/г сырой массы; В – каротиноиды, мкг/г сырой массы; Г – хлорофилл общ., мкг/г сырой массы; Д – отношение хлорофилла *a* к *b*; Е – отношение хлорофилла общ. к каротиноидам. Статистически отличающиеся средние значения для каждого показателя отмечены разными буквами ($n=3$, $p \leq 0,05$)

Fig. 4. Pigment composition of arugula cultivars “Gurman” and “Astra” exposed to three spectral treatments – WW, G, and R. A – chlorophyll *a*, $\mu\text{g g}^{-1}$ fresh mass; Б – chlorophyll *b*, $\mu\text{g g}^{-1}$ fresh mass; В – carotenoids, $\mu\text{g g}^{-1}$ fresh mass; Г – total chlorophyll, $\mu\text{g g}^{-1}$ fresh mass; Д – chlorophyll *a* to *b* ratio; Е – total chlorophyll to carotenoids ratio. Statistically different means for each parameter are marked with different letters ($n=3$, $p \leq 0.05$)

свет оказался ключевым: хлорофилл *a* достиг 339 ± 15 мкг г^{-1} , что достоверно выше WW (218 ± 12 мкг г^{-1}) и R (268 ± 8 мкг г^{-1}), а отношение Chl *a/b* выросло до $2,87 \pm 0,09$ ($p \leq 0,05$). Для хлорофилла *b* у «Астры» статистически значимых различий между G и R не наблюдалось, тогда как WW оставался самым низким (92 мкг г^{-1}). Общее содержание хлорофиллов у «Гурмана» варьировало от 367 ± 35 (WW) до 567 ± 22 мкг г^{-1} (G), у «Астры» – от 310 ± 11 (WW) до 457 ± 21 мкг г^{-1} (G), что подтверждает преимущественное накопление при повышенной доле зелёного. Совокупно это подтверждает выводы о том, что добавление зелёного к красно-синему спектру усиливает биосинтез хлорофиллов и каротиноидов у большинства генотипов руколы (Frutos-Totosa et al., 2023), тогда как роль чисто крас-

ного света зависит от сорта: у некоторых линий его использование приводит к снижению содержания фотопигментов (Proietti et al., 2021), а у других, как и в случае с сортом «Астра», их содержание остается на уровне контроля.

Заключение

Исследование показало, что спектральный состав света существенно по-разному влияет на два сорта руколы. «Гурман» реализует свой потенциал только при тёпло-белом освещении, обеспечивающем максимальный рост (надземная биомасса ~ 34 г на растение, наибольшая листовая площадь и т.д.). Смещение спектра к красному или зелёному значительно ухудшает его морфометрические показатели, хотя усиливает накопление

структурных компонентов (клетчатки) и растворимых сахаров. При этом у «Гурмана» содержание нитратов не зависело от спектра облучения и находилось в пределах ~6–7 тыс. мг/кг сырой массы.

Сорт «Астра», напротив, оказался устойчив к спектрам с преобладанием красного (R) и зеленого (G) и даже выиграл при преобладании красной области: концентрация витамина С увеличилась до ~746 мг/кг сухой массы (на 14 % выше контроля). Зелёно-синяя подсветка стимулировала у «Астры» развитие корней и повышала содержание клетчатки, одновременно снижая уровень нитратов (до ~5,4 тыс. мг/кг). Таким образом, оптимальные режимы освещения для «Астры» (красно-смещённый) и для «Гурмана» (сбалансированный белый) диаметрально различаются, что подчёркивает необходимость сортовой настройки LED-досветки.

При использованной низкой интенсивности (~70 мкмоль·м⁻²·с⁻¹) оба сорта накопили NO₃ намного выше предела 2000 мг/кг сырой массы, поэтому одного спектрального контроля недостаточно для получения безопасной продукции. По данным литературы, повышение ППФФ (до ≥200 мкмоль·м⁻²·с⁻¹) и применение гуминовых препаратов позволяет дополнительно снизить содержание нитратов примерно на 30–40 %, приближая его к нормативу. В целом результаты демонстрируют, что оптимальная LED-подсветка должна выбираться индивидуально для каждого сорта: динамическое регулирование долей R, G, B и увеличение ППФФ до уровней, используемых в теплицах, – ключевые инструменты для повышения урожайности и нутриционной ценности (витамин С, фруктоза, клетчатка) при одновременном снижении накопления нитратов до безопасных норм.

Список литературы / References

ГОСТ 31675–2012 (2020) *Корма. Методы определения содержания сырой клетчатки с применением промежуточной фильтрации*. Москва, Стандартинформ, 12 с. [State Standard 31675–2012 (2020) *Feeds. Methods for determination of crude fibre content with intermediate filtration*. Moscow, Standartinform, 12 p. (in Russian)]

Иваницких А. С., Тараканов И. Г. (2022) Действие спектрального состава света на накопление эфирных масел растениями базилика в условиях светокультуры. *Вопросы биологической, медицинской и фармацевтической химии*, 25(11): 3–9 [Ivanitskikh A. S., Tarakanov I. G. (2022) Effect of light spectral composition on the essential oils accumulation in basil plants grown with artificial lighting. *Problems of biological, medical and pharmaceutical chemistry* [Voprosy biologicheskoi, meditsinskoi i farmatsevticheskoi khimii], 25(11): 3–9 (in Russian)]

Кульчин Ю. Н., Кожанов С. О., Холин А. С., Субботин Е. П., Субботина Н. И., Гомольский А. С., Слугина О. О. (2024) Влияние состава почвенных смесей на морфогенез и продуктивность руколы, культивируемой в условиях светодиодного освещения. *Вестник Дальневосточного отделения Российской академии наук*, 6: 5–17 [Kulchin Yu. N., Kozhanov S. O., Kholin A. S., Subbotin E. P., Subbotina N. I., Gomosly A. S., Slugina O. O. (2024) LED cultivated *Eruca sativa* morphogenesis and productivity in different soil mixtures. *Vestnik of the Far East Branch of the Russian Academy of Sciences* [Vestnik Dal'nevostochnogo otdeleniya Rossiiskoi akademii nauk], 6: 5–17 (in Russian)]

Молокеев М. С. (2022) Высокомощная лампа с переменным спектром. RU 2792773 С 1, патент РФ. Опубликовано: 24.03.2023 Бюл. № 9 [Molokeev M. S. (2022) High power variable spectrum lamp. Russian patent RU 2792773 С 1. Date of publication: 24.03.2023 Bull. № 9 (in Russian)]

Синявина Н.Г., Панова Г.Г., Кулешова Т.Э., Чесноков Ю.В. (2024) Светокультура растений в современных сооружениях искусственного климата (обзор). *Сельскохозяйственная биология*, 59(5): 869–892 [Sinyavina N.G., Panova G.G., Kuleshova T.E., Chesnokov Yu. V. (2024) Artificial light culture of plants in modern artificial climate facilities (review). *Agricultural Biology [Sel'skokhozyaistvennaya biologiya]*, 59(5): 869–892 (in Russian)]

Шибаева Т.Г., Шерудило Е.Г., Рубаева А.А., Лёвкин И.А., Титов А.Ф. (2023) Влияние аномальных свето-темновых циклов на пигментный комплекс растений семейств Brassicaceae и Solanaceae. *Физиология растений*, 70(7): 801–810 [Shibaeva T. G., Sherudilo E. G., Rubaeva A. A., Levkin I. A., Titov A. F. (2023) Effect of abnormal light/dark cycles on the pigment complex of Brassicaceae and Solanaceae plants. *Russian Journal of Plant Physiology*, 70(7): 168]

Azizi S., Aliniaiefard S., Zarbakhsh S., Esmaeili S., Baghalian K., Gruda N. S. (2025) Photobiology, photosynthesis and plant responses under artificial lighting in controlled environment agriculture. *Scientia Horticulturae*, 349: 114248

Bantis F., Smirnakou S., Ouzounis T., Koukounaras A., Ntagkas N., Radoglou K. (2018) Current status and recent achievements in the field of horticulture with the use of light-emitting diodes (LEDs). *Scientia Horticulturae*, 235: 437–451

Behrens W. A., Madere R. (1987) A highly sensitive high-performance liquid chromatography method for the estimation of ascorbic and dehydroascorbic acid in tissues, biological fluids, and foods. *Analytical Biochemistry*, 165(1): 102–107

Brito C., Andrade S., Ferreira H., Matos C., Martins S., Moutinho-Pereira J. (2024) The synergistic effect of light spectra and selenium supplementation on *Eruca sativa* Mill. growth and physiological and metabolic responses. *Horticulturae*, 10(5): 511

Doneva D., Pál M., Szalai G., Vasileva I., Brankova L., Misheva S., Janda T., Peeva V. (2024) Manipulating the light spectrum to increase the biomass production, physiological plasticity and nutritional quality of *Eruca sativa* L. *Plant Physiology and Biochemistry*, 217: 109218

Frutos-Totosa A., Hernández-Adasme C., Martínez V., Mestre T., Diaz-Mula H. M., Botella M. A., Flores P., Martinez-Moreno A. (2023) Light spectrum effects on rocket and lamb's lettuce cultivated in a vertical indoor farming system. *Scientia Horticulturae*, 321: 112221

Kabir M. S. N., Reza M. N., Chowdhury M., Ali M., Samsuzzaman, Ali M. R., Lee K. Y., Chung S.-O. (2023) Technological trends and engineering issues on vertical farms: a review. *Horticulturae*, 9(11): 1229

Kaiser E., Kusuma P., Violet-Chabrand S., Folta K., Liu Y., Poorter H., Woning N., Shrestha S., Ciarreta A., van Brenk J., Karpe M., Ji Y., David S., Zepeda C., Zhu X.-G., Huntentburg K., Verdonk J. C., Woltering E., Gauthier P. P. G., Courbier S., Taylor G., Marcelis L. F. M. (2024) Vertical farming goes dynamic: optimizing resource use efficiency, product quality and energy costs. *Frontiers in Science*, 2: 1411259

Lichtenthaler H. K., Buschmann C. (2001) Chlorophylls and carotenoids: measurement and characterization by UV–VIS spectroscopy. *Current Protocols in Food Analytical Chemistry*, F4.3.1–F4.3.8.

Magwaza L. S., Opara U. L. (2015) Analytical methods for determination of sugars and sweetness of horticultural products – A review. *Scientia Horticulturae*, 184: 179–192

Merino L., Örnemark U., Toldrá F. (2017) Analysis of nitrite and nitrate in foods: Overview of chemical, regulatory and analytical aspects. *Advances in food and nutrition research, Volume 81*. Toldrá F. (Ed.) Academic Press, p. 65–107

Montefiori F., Pennisi G., Pistillo A., Orsini F., Nicola S., Fernandez J. A., Crepaldi A., Gianquinto G. (2022) Optimal red: blue LED lighting ratio for a sustainable indoor cultivation of rocket salad and chicory. *Acta Horticulturae*, 1337: 25–30

Proietti S., Moscatello S., Riccio F., Downey P., Battistelli A. (2021) Continuous lighting promotes plant growth, light conversion efficiency, and nutritional quality of *Eruca vesicaria* (L.) Cav. in controlled environment with minor effects due to light quality. *Frontiers in Plant Science*, 12: 730119

Sarabi B., Ghaderi N., Ghashghaie J. (2022) Light-emitting diode combined with humic acid improve the nutritional quality and enzyme activities of nitrate assimilation in rocket (*Eruca sativa* (Mill.) Thell.). *Plant Physiology and Biochemistry*, 187: 11–24

Sheibani F., Bourget M., Morrow R. C., Mitchell C. A. (2023) Close-canopy lighting, an effective energy-saving strategy for overhead sole-source LED lighting in indoor farming. *Frontiers in Plant Science*, 14: 1215919

Signore A., Bell L., Santamaria P., Wagstaff C., Van Labeke M.-C. (2020) Red light is effective in reducing nitrate concentration in rocket by increasing nitrate reductase activity, and contributes to increased total glucosinolates content. *Frontiers in Plant Science*, 11: 604

Veremeichik G. N., Grigorchuk V. P., Makhazen D. S., Subbotin E. P., Kholin A. S., Subbotina N. I., Bulgakov D. V., Kulchin Y. N., Bulgakov V. P. (2023) High production of flavonols and anthocyanins in *Eruca sativa* (Mill) Thell plants at high artificial LED light intensities. *Food Chemistry*, 408: 135216

EDN: NTAIFY

УДК 574.522

Catalase Activity of *Melanoides granifera* (Lamarck, 1822) (Thiaridae) and *Helisoma duryi* (Wetherby, 1879) (Planorbidae) under Hypothermic Conditions

Elena M. Fomicheva,
Evgeniy G. Evdokimov* and Vladimir M. Tsukanov
P. G. Demidov Yaroslavl State University
Yaroslavl, Russian Federation

Received 06.08.2024, received in revised form 04.12.2025, accepted 08.12.2025

Abstract. Catalase activity, as a response of the antioxidant system in mollusks to low temperatures, reflects potential adaptation strategies of the body under conditions of hypothermia. This study aimed to investigate the effect of low temperature exposure on catalase activity in two freshwater gastropod species, *Melanoides granifera* (Lamarck, 1822) (Thiaridae) and *Helisoma duryi* (Wetherby, 1879) (Planorbidae), at different exposure durations. Catalase activity was evaluated in mollusk tissues during 8- and 24-hour exposures at +24 °C (control) and low temperatures: +18 °C, +16 °C, +14 °C, +12 °C and +10 °C. The results showed species-specific differences in catalase activity, with *M. granifera* having higher values compared to *H. duryi* across all temperatures. Under low temperatures ranging from +18 °C to +12 °C for 8 hours, a decrease in catalase activity was observed, attributed to the suppression of physiological and biochemical processes and the organism's transition into hypobiosis. However, at the lowest “critical” temperature (+10 °C) *M. granifera*'s catalase activity remained at the control level; in *H. duryi* even an increase was observed. It was also noted that the 24-hour hypothermic exposures caused an increase in catalase activity compared to 8-hour exposures at most temperatures. At the 24-hour exposure, an increase in catalase activity at +10 °C was observed in *M. granifera*, whereas in *H. duryi* a decrease occurred at +18 °C and increases at +16°C, +14°C and +12 °C. Thus, changes in catalase activity under hypothermic conditions depend on the mollusks' thermal tolerance and the ecotopic conditions of their habitat.

Keywords: mollusks, catalase, hypothermia.

Citation: Fomicheva E. M., Evdokimov E. G., Tsukanov V. M. Catalase activity of *Melanoides granifera* (Lamarck, 1822) (Thiaridae) and *Helisoma duryi* (Wetherby, 1879) (Planorbidae) under hypothermic conditions. J. Sib. Fed. Univ. Biol., 2025, 18(4), 564–577. EDN: NTAIFY



© Siberian Federal University. All rights reserved

This work is licensed under a Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0 International License (CC BY-NC 4.0).

* Corresponding author E-mail address: skrad200052@yandex.ru

ORCID: 0000-0002-7221-3975 (Fomicheva E.); 0000-0002-4265-1173 (Evdokimov E.)

Активность каталазы *Melanoides granifera* (Lamarck, 1822) (Thiaridae) и *Helisoma duryi* (Wetherby, 1879) (Planorbidae) в условиях гипотермии

Е. М. Фомичева, Е. Г. Евдокимов, В. М. Цуканов
Ярославский государственный университет им. П. Г. Демидова
Российская Федерация, Ярославль

Аннотация. Активность каталазы, как ответная реакция антиоксидантной системы моллюсков на действие пониженных температур, характеризует возможные адаптационные стратегии организма в условиях гипотермии. Цель исследования – изучение воздействия пониженных температур на активность каталазы у пресноводных брюхоногих моллюсков *Melanoides granifera* (Lamarck, 1822) (Thiaridae) и *Helisoma duryi* (Wetherby, 1879) (Planorbidae) при разных периодах экспозиции. Оценивали активность каталазы в тканях моллюсков в течение 8- и 24-часовой экспозиции при +24 °C (контроль) и при пониженных температурах: +18 °C, +16 °C, +14 °C, +12 °C и +10 °C. Результаты исследований показали наличие видовой специфики активности каталазы. При воздействии всех пониженных температур активность каталазы имеет более высокие значения у *M. granifera* по сравнению с *H. duryi*. При действии пониженных температур в диапазоне от +18 °C до +12 °C в течение 8 часов отмечено снижение активности каталазы, что обусловлено угнетением физиологических и биохимических процессов и переходом организма в состояние гипобיוза. Только при наиболее низких «критических» значениях температуры (+10 °C) наблюдается повышение активности каталазы у *H. duryi*, в то время как у *M. granifera* ее активность остаётся на уровне контроля. Отмечено, что длительность экспозиции 24 часа в гипотермии влияет на активность каталазы, вызывая её увеличение по сравнению с 8-часовой экспозицией при большинстве значений температур. При 24-часовой экспозиции у *M. granifera* выявлено увеличение активности каталазы при +10 °C, а у *H. duryi* снижение активности каталазы при +18 °C и её повышение при температурах +16 °C, +14 °C и +12 °C. Таким образом, показано, что изменение активности каталазы в условиях гипотермии зависит от термотолерантности моллюсков и экотопических условий их среды обитания.

Ключевые слова: моллюски, каталаза, гипотермия.

Цитирование: Фомичева Е. М. Активность каталазы *Melanoides granifera* (Lamarck, 1822) (Thiaridae) и *Helisoma duryi* (Wetherby, 1879) (Planorbidae) в условиях гипотермии / Е. М. Фомичева, Е. Г. Евдокимов, В. М. Цуканов // Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология, 2025. 18(4). С. 564–577. EDN: NTAIFY

Введение

Приспособление организма к условиям гипотермии носит разнонаправленный характер и затрагивает все его системы. При этом стратегия адаптации к действию по-

ниженных температур зависит от сформированных, наследственно закреплённых физиолого-биохимических характеристик организма и от степени изменения температуры. Гипотермия стимулирует усиление процессов

свободно-радикального окисления в клетках и тканях, в результате чего увеличивается образование активных форм кислорода (АФК) и развивается состояние окислительного стресса (СОС). В условиях пониженных температур повышение их концентрации является причиной клеточных повреждений (Белкин и др., 2018). К важным элементам адаптации к гипотермии относят формирование комплекса неспецифической защиты организма от СОС – системы антиоксидантной защиты (АОЗ) (Khessiba et al., 2005). Ферменты АОЗ относятся к основным компонентам биохимической адаптации, позволяющим сохранять жизнеспособность организма в стрессовых условиях среды (Климова, 2018). Известно, что имеется относительная специфичность активности ферментов АОЗ, изменяющаяся в зависимости от эволюционных, экологических и видовых особенностей организмов (Гостюхина, Андреев, 2018).

Каталаза (КАТ), как один из элементов АОЗ, служит биомаркером СОС (Khessiba et al., 2005). Изменение активности КАТ изучено при действии следующих неблагоприятных факторов: антропогенное загрязнение, гипоксия, повышенная температура, колебания солёности воды (Гостюхина, Андреев, 2018, 2020; Холодкевич и др., 2021; Головина, 2023). Так, наличие в среде углеводородов нефти и тяжёлых металлов вызывает изменение активности КАТ моллюсков (Скуратовская, Алемова, 2022; Campoy-Diaz et al., 2023). При гипертермии она варьирует соответственно территориальной приуроченности в зависимости от географического положения (Зайцева, Овчинникова, 2018). Имеются сведения, что у моллюсков, часто испытывающих воздействие флуктуаций параметров среды, активность КАТ может быть выше, чем у особей, обитающих в стабильных условиях (Гостюхина, 2021).

Вопрос об адаптации брюхоногих моллюсков к действию пониженных температур изучен недостаточно и механизм их приспособления к данным условиям полностью не описан. Новые сведения, полученные при изучении активности КАТ у *Melanoides granifera* (Müller, 1774) (Thiaridae) и *Helisoma duryi* (Wetherby, 1879) (Planorbidae), в условиях гипотермии позволят расширить сведения о механизмах адаптации и оценить возможность инвазии данных видов в регионы с неблагоприятными для них температурными условиями.

Цель работы – изучить активность КАТ брюхоногих моллюсков *M. granifera* и *H. duryi* при экспозиции в условиях пониженных температур в течение 8 и 24 часов.

Материалы и методы

Объект исследования

Исследование проводили на брюхоногих моллюсках *M. granifera* и *H. duryi*. Культуры моллюсков содержали отдельно в аквариумах объёмом 50 литров с грунтом, высшей водной растительностью, принудительной фильтрацией и аэрацией. Температура воды в аквариуме поддерживалась в диапазоне от +22 °C до +24 °C с помощью обогревателя Aquael с терморегулятором. Каждые два дня проводили кормление особей, с чередованием сухого таблетированного корма для рыб (Tetra Min) и дисков свежей моркови. Для проведения экспериментов отбирали моллюсков одной размерной категории: *M. granifera* – массой $0,13 \pm 0,01$ г и высотой раковины 9–12 мм и *H. duryi* – массой $0,12 \pm 0,001$ г, диаметр раковины 6–9 мм.

Моделирование условий гипотермии

Для создания условий гипотермии в экспериментах использовали климатическую камеру постоянной температуры и влажности

ТН-МЕ-025 (Jeio Tech Lab Companion). Проводили 8- и 24-часовую экспозицию при +18 °C, 16 °C, 14 °C, 12 °C, 10 °C. Скорость снижения температуры во всех сериях экспериментов составляла 0,2 °C/мин до необходимых значений и поддерживалась на всём протяжении испытания. В контрольных группах особи содержались при +24 °C. На каждый вариант эксперимента использовали по 3 моллюска, что в сумме составило 60 особей обоих видов.

Исследование активности каталазы

Определение активности КАТ проводили по изменению концентрации перекиси водорода в среде инкубации. Концентрацию перекиси водорода измеряли по реакции с молибдатом аммония (Королук и др., 1988; Авторское свидетельство..., 1988). Активность КАТ определяли по интенсивности жёлтой окраски продукта реакции при длине волны 410 нм. Измерение оптической плотности растворов выполняли на спектрофотометре КФК-3. Активность фермента измеряли суммарно во всех тканях моллюска, путём его полного гомогенизирования на ледяной бане. Активность фермента выражали в ммоль пероксида водорода в минуту на 1 г ткани ($\text{ммоль} \times \text{г}^{-1} \times \text{мин}^{-1}$).

Анализ данных и статистическая обработка результатов

В работе результаты представлены в виде средних значений и их стандартных отклонений ($\bar{x} \pm \text{SD}$).

Оценку влияния температуры, длительности экспозиции и видовой принадлежности на активность фермента проводили с помощью многофакторного дисперсионного анализа. В случае параметрического анализа применяли ANOVA, при непараметрическом – критерий Краскела-Уолиса.

Для проведения множественных апостериорных попарных сравнений средних значений активности КАТ у различных видов моллюсков, при различных температурных условиях и длительности экспозиции применяли критерий Тьюки (Tukey HSD). Для проверки нулевой гипотезы о нормальности распределения остатков (ошибок) дисперсионного анализа применяли критерий Шапиро-Уилка (Shapiro-Wilk test).

Критический уровень значимости при использовании всех вышеуказанных тестов принимался равным 0,05 ($\alpha=0,05$). Обработка результатов проводилась с использованием следующего программного обеспечения: MS Excel 2016, IPython 7.19.0, Python 3.8.5, Statistica TIBCO Software 2017 Version 13.

Результаты

*Активность каталазы *M. granifera* в условиях гипотермии*

В контрольной группе, при температуре воды 24 °C активность КАТ у *M. granifera* составляла $0,169 \pm 0,086 \text{ ммоль} \times \text{мин}^{-1} \times \text{г}^{-1}$ при 8-часовой экспозиции и $0,162 \pm 0,067 \text{ ммоль} \times \text{мин}^{-1} \times \text{г}^{-1}$ при 24-часовой экспозиции. Различий между активностью КАТ при различной длительности экспозиции не обнаружено (табл. 1).

При 8-часовой экспозиции зафиксировано снижение активности КАТ относительно контрольных значений (24 °C) только при температурах 18 °C и 14 °C в 1,8 и 1,6 раз соответственно ($p \leq 0,05$) (табл. 1). Однако отмечается неизменность активности фермента при 10 °C по сравнению с контрольным вариантом. При этом она выше, чем в диапазоне 18–12 °C ($p \leq 0,05$).

Иная картина наблюдается при более продолжительной экспозиции длительностью 24 часа. При содержании моллюсков в диапазоне температур 18–12 °C не отмечено

Таблица 1. Активность каталазы (среднее \pm SD, n=3) в тканях *M. granifera* в условиях пониженных температур при 8- и 24-часовой экспозиции, ммоль \times г⁻¹ \times мин⁻¹. Средние, отмеченные одинаковыми буквами, достоверно не отличаются по критерию Тьюки (p \leq 0,05)

Table 1. Catalase activity (mean \pm SD, n=3) in tissues of *M. granifera* under low temperatures at 8- and 24-hour exposure, μ mol \times g⁻¹ \times min⁻¹. Means labelled with the same letter are not significantly different after Tukey HSD (p \leq 0.05)

Период экспозиции, часы	Температура, °C					
	24	18	16	14	12	10
8	0,169 \pm 0,086 ^{aci}	0,093 \pm 0,006 ^b	0,124 \pm 0,033 ^a	0,103 \pm 0,005 ^{bf}	0,105 \pm 0,040 ^{af}	0,155 \pm 0,009 ^{ig}
24	0,162 \pm 0,067 ^{cc}	0,135 \pm 0,010 ^{cg}	0,155 \pm 0,034 ^{cg}	0,238 \pm 0,053 ^{ch}	0,165 \pm 0,014 ^c	0,235 \pm 0,062 ^{dh}

статистически значимых изменений в активности фермента. Только при 10 °C выявлено повышение активности КАТ в 1,4 раза относительно контроля (p=0,01) (табл. 1).

При этом показано, что активность КАТ у *M. granifera* при 24-часовой экспозиции в гипотермических условиях в зависимости от температуры в 1,25–2,3 раз статистически значимо выше, чем при 8-часовой (p \leq 0,05).

Активность каталазы *H. duryi* в условиях гипотермии

Активность КАТ *H. duryi* в контрольных условиях (24 °C) составляла 0,086 \pm 0,005 ммоль \times мин⁻¹ \times г⁻¹ как при 8-часовой, так и при 24-часовой экспозиции. Различий между активностью КАТ при различной длительности экспозиции не обнаружено (табл. 2).

Для *H. duryi* при 8-часовой экспозиции выявлено статистически значимое понижение активности фермента в 1,3–2,2 раза относительно контроля при содержании моллюсков в диапазоне 18–12 °C. При этом наиболее низкая активность фермента отмечена при 12 °C. В то же время при 10 °C, в отличие от более высоких температур, отмечено статистически значимое (p \leq 0,05) ее повышение в 1,3 раза относительно контрольных значений (табл. 2).

При 24-часовой экспозиции у *H. duryi* при 18 °C отмечено снижение активности КАТ, а в диапазоне 16–12 °C показано ее увеличение относительно контрольных значений (p \leq 0,05) (табл. 2). При температуре 10 °C статистически значимых отличий относительно контроля не выявлено.

Таблица 2. Активность каталазы (среднее \pm SD, n=3) в тканях *H. duryi* в условиях пониженных температур при 8- и 24-часовой экспозиции, ммоль \times г⁻¹ \times мин⁻¹. Средние, отмеченные одинаковыми буквами, достоверно не отличаются по критерию Тьюки (p \leq 0,05)

Table 2. Catalase activity (mean \pm SD, n=3) in tissues of *H. duryi* under low temperatures at 8- and 24-hour exposure, μ mol \times g⁻¹ \times min⁻¹. Means labelled with the same letter are not significantly different after Tukey HSD (p \leq 0.05)

Период экспозиции, часы	Температура, °C					
	24	18	16	14	12	10
8	0,086 \pm 0,005 ^{ac}	0,050 \pm 0,017 ^b	0,066 \pm 0,003 ^{bf}	0,054 \pm 0,002 ^b	0,039 \pm 0,031 ^b	0,110 \pm 0,004 ^{bhj}
24	0,086 \pm 0,005 ^{cd}	0,062 \pm 0,012 ^{ef}	0,160 \pm 0,017 ⁱ	0,140 \pm 0,012 ^s	0,108 \pm 0,015 ^{hj}	0,099 \pm 0,017 ^{dh}

При этом показано, что активность КАТ у *H. duryi* при 24-часовой экспозиции в гипотермических условиях (18–12 °C) в зависимости от температуры в 1,2–2,7 раз статистически значимо выше, чем при 8-часовой ($p \leq 0,05$). При 10 °C статистически значимого повышения активности фермента при увеличении времени экспозиции не обнаружено.

Анализ межвидовой активности каталазы

При исследовании кроссвидовой активности КАТ установлено, что при нормальных условиях она выше у *M. granifera*, чем у *H. duryi* в 1,9 раз ($p < 0,01$).

Сравнительный межвидовой анализ активности КАТ показал, что при 8-часовой экспозиции активность фермента у *M. granifera* выше, чем *H. duryi* при всех значениях иссле-

дуемых температур ($p \leq 0,05$). При этом наибольшая разность в ее активности отмечена при температуре 12 °C, практически в 2,7 раз, а наименьшие отличия выявлены при 10 °C (в 1,4 раза) (рис.).

Отличия в активности КАТ у изучаемых видов моллюсков сохраняются и при их 24-часовой экспозиции в условиях пониженных температур (рис.). Активность КАТ по-прежнему выше у *M. granifera*, однако наименьшая разница в активности фермента между видами отмечается при температуре 12 °C (в 1,5 раза), а наиболее сильные различия выявлены при температуре 10 °C (в 2,3 раза) ($p \leq 0,05$). При этом при 16 °C статистически значимых отличий в активности фермента между *M. granifera* и *H. duryi* не выявлено.

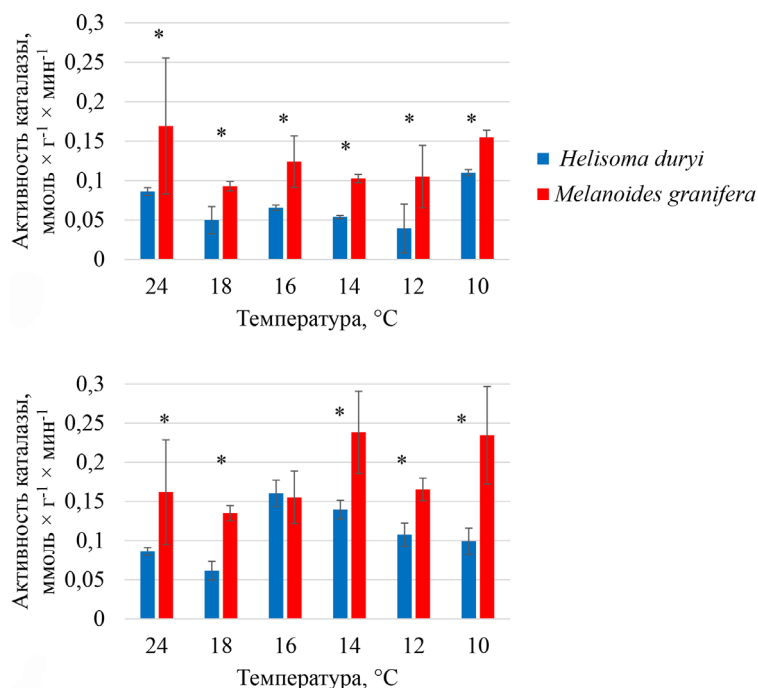


Рис. Активность каталазы (среднее \pm стандартное отклонение, $n=3$) в тканях *M. granifera* и *H. duryi* при 8-часовой (а) и 24-часовой (б) экспозиции в условиях воздействия пониженных температур. * – статистически значимые различия средних значений выборок (Tukey HSD, $p \leq 0,05$)

Fig. Catalase activity (mean \pm SD, $n=3$) in tissues of *M. granifera* and *H. duryi* during 8-hour (a) and 24-hour (b) exposure to low temperatures. * – statistically significant differences in the mean values of the samples (Tukey HSD, $p \leq 0,05$)

Обсуждение

Приспособление организма к неблагоприятным условиям среды может идти по двум стратегиям: увеличение резистентности и повышение толерантности (Парахонский, 2005). В формировании и поддержании устойчивости организма к действию неблагоприятных факторов среды участвует система антиоксидантной защиты (Гостюхина, Андреевко, 2018). Одним из первых ферментов системы АОЗ, возникших в эволюции, является КАТ, активность которой отражает изменение окислительно-восстановительных процессов в тканях организма, степени оксидативного стресса и уровня эндогенной интоксикации, являющихся следствием патологических изменений (Аладьева, Зиматкин, 2022). В условиях стресса происходит индуцирование высокореакционных АФК, вызывающих перекисное окисление биомолекул, при этом изменение активности КАТ считается одной из наиболее ранних реакций на оксидативное повреждение клеток (Климова, 2018).

Температурная внутривидовая специфика активности каталазы

Понижение температуры среды приводит к различным последствиям для организма. Если это происходит в рамках экологического оптимума, то он успешно справляется с вызванным изменением физиологических процессов и достаточно быстро переходит в состояние адаптированности. Дальнейшее отклонение значения фактора в зону пессимума может привести к срыву адаптации и нарушению гомеостатических механизмов.

Выявленные особенности активности КАТ при гипотермии и длительности экспозиции свидетельствует об изменениях функционального состояния организма моллюска. Воздействие пониженных температур в диа-

пазоне 18–12 °С при 8-часовой экспозиции у обоих видов моллюсков приводит к снижению активности КАТ, что отражает изменение синтеза фермента или его кинетических свойств, пропорций изоферментов, приспособленных к определённым температурам в силу понижения уровня метаболизма (Проссер, 1977). Однако у *M. granifera* отмечено статистически значимое уменьшение активности фермента только при 18 и 14 °С при краткосрочном воздействии, что отражает переход моллюска в состояние гипобиоза. Это подтверждается тем, что при 24-часовой экспозиции повышение активности фермента происходит только при критичных для них 10 °С. Возможно, на первом этапе ответной реакции при непродолжительном воздействии наблюдается реакция только на понижение температуры, приводящая к падению активности физиологических и биохимических процессов, а значит, и к уменьшению генерирования АФК. Выраженность состояния окислительного стресса, в том числе генерация АФК, зависит от интенсивности потребления организмом кислорода (Истомина, Довженко, 2010). При понижении температуры скорость потребления кислорода снижается, что и отражается в падении активности КАТ. Подобное изменение активности фермента показано на примере анализа работы системы АОЗ у виноградной улитки при переходе её в состояние зимней спячки (Мандрик и др., 2014). Очевидно, повышенная активность КАТ при 10 °С отражает напряжённое состояние АОЗ комплекса моллюска вследствие возможного развития СОС (Гостюхина, Андреевко, 2020). Для борьбы с холодным стрессом у ряда двустворчатых моллюсков повышается уровень содержания антиоксидантных ферментов, в частности КАТ, и увеличивается экспрессия белков теплового шока (Masanja et al., 2023). Возможно, более длительное воздействие

критических температур вызывает дестабилизацию функциональных систем, дальнейшую активацию свободно-радикальных процессов, приводящих к повышенному образованию АФК и переходу организма в стадию истощения адаптационных резервов и срыву его функциональных возможностей.

Сходное изменение активности КАТ при краткосрочной гипотермии отмечено и у *H. duryi*. Первоначальное достоверное снижение активности КАТ при 8-часовом воздействии в диапазоне 18–12 °С также свидетельствует о понижении функциональной активности моллюска вследствие холодового угнетения метаболизма, а выявленное при 10 °С увеличение активности фермента обусловлено повышением окислительной нагрузки. Однако отмеченное при 24-часовой экспозиции снижение активности КАТ при 18 °С, ее рост в диапазоне 16–12 °С, вероятно, обусловлено развитием стресс-реакции (Парахонский, 2005) и активацией системы АОЗ для стабилизации функционального состояния организма. Соответственно, отсутствие отличий от контрольных данных при 10 °С свидетельствует о переходе организма в стадию резистентности, уравновешенности окислительно-восстановительных процессов и переходе в новое гомеостатическое состояние.

Подобная динамика активности КАТ свидетельствует о том, что при гипотермии возможны два варианта развития ответной реакции в зависимости от температуры и длительности воздействия. Проявление стратегии резистентности выражается в активации окислительно-восстановительных процессов в тканях, что служит первым этапом адаптивной реакции, стадией экстренной мобилизации. При этом фактор, действующий избыточно и с высокой частотой, вызывает развитие патологических изменений

в организме моллюска. Другим вариантом может быть стратегия толерантности, заключающаяся в подавлении активности окислительно-восстановительных процессов на фоне снижения всех физиологических функций для сохранения жизнеспособности в неблагоприятных условиях среды и переход в состояние гипобиоза. При этом успешность сохранения жизнеспособности будет зависеть как от силы воздействующего фактора, так и от функциональной, физиологической и биохимической подготовленности организма к данному виду стресса (Каранова, Гахова, 2007). Таким образом, краткосрочное воздействие пониженных температур у *H. duryi* приводит к первому этапу адаптивной реакции организма в ответ на стресс, а у *M. granifera* к гипобиозу. Тем не менее для обоих видов моллюсков характерна повышенная активность КАТ при увеличении длительности экспозиции. Для *M. granifera* эта зависимость, отмеченная при действии всех изучаемых температур, свидетельствует об усилении окислительного стресса по мере возрастания экспозиции моллюсков в условиях гипотермии и возможном развитии патологических процессов. У *H. duryi* на фоне аналогичного усиления активности фермента в диапазоне 16–12 °С отмеченное отсутствие отличий при 10 °С в зависимости от периода экспозиции свидетельствует о том, что при данной температуре моллюск находится в состоянии более глубокого гипобиоза, как варианта адаптивной стратегии (Срослова и др., 2017), что позволяет ему сохранять жизнеспособность в данных условиях.

Таким образом, выявленные внутривидовые особенности активности КАТ исследованных видов брюхоногих моллюсков обусловлены изменением интенсивности свободно-радикальных процессов в зависимости от температуры среды и этапа адапта-

ционного ответа организма в ответ на стресс-фактор.

Особенности межвидовой специфики активности каталазы

Несмотря на то, что существует генетически закреплённая видовая специфичность работы системы антиоксидантной защиты, даже таксономическая близость видов не определяет общности уровня холодоустойчивости организмов и обуславливающих её механизмов (Лейрих, 2012; Wang et al., 2013). Выявленные особенности ферментативной активности у изучаемых моллюсков подчёркивают видовую специфику работы АОЗ. Оба вида относятся к инвазивным (Сон, 2009), однако отличаются по ареалу обитания и экотопическим особенностям (Leng et al., 1999; Сафронов, 2001; Ben-Ami, Heller, 2005; Veeravechskij et al., 2018; Masanja et al., 2023). Повышенная активность КАТ у *M. granifera* обусловлена особенностями условий их обитания. Они относятся к представителям бентоса и длительное время могут находиться, зарывшись в грунт, при этом содержание кислорода в воде для них не является ограничивающим фактором (Сафронов, 2001). Вероятно, высокая тканевая активность КАТ обусловлена способностью сохранять жизнедеятельность в условиях гипоксии при обитании в грунте. Аналогичная зависимость отмечается и для двустворчатых моллюсков. Так, для ряда донных зарывающихся видов двустворчатых моллюсков, как правило, отмечаются более высокие уровни активности ферментов АОЗ – глутатионпероксидазы, глутатионредуктазы, супероксиддисмутазы и КАТ, чем у массовых видов моллюсков (Гостюхина, 2021). Североамериканский лёгочный моллюск *H. duryi*, являющийся эндемичным для Флориды, также относится к инвазивным

видам и обнаружен в Европе, Юго-Западной Африке, на территории Украины, Среднего Урала и в водоёмах Западной Сибири (Appleton, 1977; Винарский и др., 2015; Duarte et al., 2021). Он относится к представителям эпибентоса и способен в большей степени избегать гипоксические зоны, активно перемещаясь по субстрату. При формировании гипоксической зоны в грунте из-за низкого насыщения воды кислородом и периодического отсутствия перемешивания воды, у моллюсков могут происходить разнонаправленные изменения в системе АОЗ в силу отличий в поведенческих стратегиях. Вероятно, *M. granifera* переносит краткосрочную экзогенную гипоксию за счет перехода в состояние анаэробноза, что обуславливает высокую активность КАТ и работу системы АОЗ.

Различия в ответной реакции АОЗ на понижение температуры у изучаемых моллюсков также могут быть обусловлены их разной термотолерантностью. *M. granifera* плохо переносят действие пониженных температур, погибая после 8-часовой экспозиции при температурах ниже 10 °C, что ограничивает их распространение (Фомичева, Горулев, 2019). В то же время *H. duryi* способен успешно выдерживать аналогичное 8-часовое воздействие температур в диапазоне от 10 °C до –2 °C (Фомичева, Шугладзе, 2021). Вероятно, такие отличия в термотолерантности и обуславливают значительную разницу в активности КАТ при низких наиболее критических для одного из видов температурах. Именно при 10 °C отмечается максимальное отличие в активности фермента между моллюсками в 2,3 раза. Возможно, у *M. granifera*, как у более чувствительного к холодному воздействию вида, критическая температура 10 °C, граничащая с пределами термотолерантности приводит к усилению активности

фермента вследствие активизации патологических процессов. В отличие от меланий, у *H. duryi*, имеющего более широкий диапазон термотолерантности, при той же температуре активность КАТ остаётся на уровне нормы, что вероятно отражает адаптацию моллюска за счет снижения афферентации.

Таким образом, высокий уровень активности КАТ у моллюсков *M. granifera* по сравнению с *H. duryi* в нормальных условиях обусловлен их разной устойчивостью к гипоксии в естественной среде обитания. Повышенная активность КАТ у *M. granifera* в ответ на воздействие критических температур отражает чувствительность моллюска вследствие его низкой термотолерантности.

Заключение

Установлены видовые особенности активности КАТ в тканях брюхоногих моллю-

сков *M. granifera* и *H. duryi*. Для *M. granifera* как вида, устойчивого к гипоксии, характерны более высокие значения активности фермента.

В условиях гипотермии при 8-часовой экспозиции наблюдается снижение активности КАТ у обоих видов моллюсков, связанное с уменьшением активности метаболических процессов, что отражает их переход в состояние гипобיוза. При увеличении длительности экспозиции активность КАТ возрастает у обоих видов моллюсков в зависимости от температуры воздействия, что впоследствии приводит к расхождению в выбираемых стратегиях ответной реакции организма на воздействие.

Выявленные особенности активности КАТ в тканях моллюсков отражают специфику их адаптации к действию пониженных температур в зависимости от видовых особенностей, значения температуры и длительности периода её действия.

Список литературы / References

Авторское свидетельство № 1622821 А1 СССР, МПК G01N 33/68. Способ определения активности каталазы в плазме крови: № 4436831: заявл. 06.06.1988: опубл. 23.01.1991 / В.С. Васильев, Г.К. Новицкий, И.П. Черникевич [и др.]; заявитель Институт биохимии АН БССР, Гродненский государственный медицинский институт [Author's Certificate No. 1622821 A1 of the USSR, IPC G01N 33/68. Method for determining catalase activity in blood plasma: No. 4436831: filed 06.06.1988: publ. 23.01.1991 / V.S. Vasiliev, G.K. Novitsky, I.P. Chernikevich [et al.]; applicant Institute of Biochemistry of the Academy of Sciences of the BSSR, Grodno State Medical Institute (in Russian)]

Аладьева Т. Л., Зиматкин С. М. (2022) Каталаза клетки: строение, биогенез, многообразие, функции. *Экспериментальная биология и биотехнология*, 1: 12–22 [Aladyeva T. L., Zimatkin S. M. (2022) Cellular catalase: structure, biogenesis, diversity, functions. *Experimental Biology and Biotechnology* [Eksperimental'naya biologiya i biotekhnologiya], 1: 12–22 (in Russian)]

Белкин А. В., Дубровский В. Н., Маслакова К. Ю., Турбасова Н. В. (2018) Оценка уровня свободных радикалов, образующихся в печени и почках лабораторных мышей при кратковременном переохлаждении. *Вестник Нижневартковского государственного университета*, 3: 99–103 [Belkin A. V., Dubrovsky V. N., Maslakova K. Y., Turbasova N. V. (2018) Evaluation of free radicals level in the liver and kidneys of laboratory mice when exposed to short-term supercooling. *Bulletin of Nizhnevartovsk State University* [Vestnik Nizhnevartovskogo gosudarstvennogo universiteta], 3: 99–103 (in Russian)]

Винарский М. В., Андреев Н. И., Андреева С. И., Казанцев И. Е., Каримов А. В., Лазуткина Е. А. (2015) Чужеродные виды моллюсков в водных экосистемах Западной Сибири: обзор. *Российский журнал биологических инвазий*, 8(2): 2–19 [Vinarski M. V., Andreev N. I., Andreeva S. I., Kazantsev I. E., Karimov A. V., Lazutkina E. A. (2015) Alien mollusk species in the aquatic ecosystems of Western Siberia: A review. *Russian Journal of Biological Invasions*, 6(3): 137–147]

Головина И. В. (2023) Влияние солености на активность оксидоредуктаз в тканях моллюска-вселенца в Чёрное море *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906). *Российский журнал биологических инвазий*, 16(2): 40–50 [Golovina I. V. (2023) Effect of salinity on the oxidoreductase activity in tissues of the ark clam *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906), a Black Sea invader. *Russian Journal of Biological Invasions*, 14(3): 299–307]

Гостюхина О. Л. (2021) Влияние краткосрочной гипоксии на состояние антиоксидантного комплекса черноморского двустворчатого моллюска *Cerastoderma glaucum* (Bruguiere, 1789) (Cardiidae). *Биология моря*, 47(5): 332–338 [Gostyukhina O. L. (2021) Short-term hypoxia effect on the state of the antioxidant complex in the Black Sea bivalve mollusk *Cerastoderma glaucum* (Bruguiere, 1789). *Russian Journal of Marine Biology*, 47(5): 373–379]

Гостюхина О. Л., Андреев Т. И. (2020) Активность супероксиддисмутазы и каталазы в тканях трех видов черноморских двустворчатых моллюсков: *Cerastoderma glaucum* (Bruguiere, 1789), *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906) и *Mytilus galloprovincialis* Lam. в связи с адаптацией к условиям их обитания. *Журнал эволюционной биохимии и физиологии*, 56(2): 108–118 [Gostyukhina O. L., Andreenko T. I. (2020) Superoxide dismutase and catalase activities in tissues of the Black Sea bivalve mollusks *Cerastoderma glaucum* (Bruguière, 1789), *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906) and *Mytilus galloprovincialis* Lam. as related to adaptation to their habitats. *Journal of Evolutionary Biochemistry and Physiology*, 56(2): 113–124]

Гостюхина О. Л., Андреев Т. И. (2018) Ферментное и низкомолекулярное звенья антиоксидантного комплекса двух видов черноморских моллюсков с разной устойчивостью к окислительному стрессу: *Mytilus galloprovincialis* Lam. и *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906). *Журнал общей биологии*, 79(6): 482–492 [Gostyukhina O. L., Andreenko T. I. (2020) Enzymatic and low-molecular weight parts of antioxidant complex in two species of Black Sea mollusks with different resistance to oxidative stress: *Mytilus galloprovincialis* Lam. and *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906). *Biology Bulletin Reviews*, 10(1): 38–47]

Зайцева В. В., Овчинникова А. А. (2018) Влияние гипертермии на содержание каталазы в гепатопанкреасе пресноводных моллюсков, обитающих в водоемах Витебской и Гомельской областей. *XII Машеровские чтения. Материалы международной научно-практической конференции студентов, аспирантов и молодых ученых*. Витебск, Витебский государственный университет им. П. М. Машерова, с. 46–47 [Zaitseva V. V., Ovchinnikova A. A. (2018) Effect of hyperthermia on catalase content in the hepatopancreas of freshwater mollusks inhabiting the water bodies of Vitebsk and Gomel oblasts. *XII Masharov Readings. Materials of the international scientific-practical conference for undergraduate and postgraduate students and young researchers*. Vitebsk, P. M. Masharov Vitebsk State University, 46–47 (in Russian)]

Истомина А. А., Довженко Н. В. (2010) Влияние аноксии и реоксигенации на антиоксидантную активность *Mizuhopecten yessoensis*. *Современные проблемы физиологии и биохимии водных организмов: Материалы III Международной конференции с элементами школы для молодых ученых*,

аспирантов и студентов 22 июня – 26 июня 2010 года. Петрозаводск, Карельский научный центр РАН, с. 67–68 [Istomina A. A., Dovzhenko N. V. (2010) The effect of anoxia exposure and aerobic recovery on the antioxidant defenses of scallops *Mizuhopecten yessoensis*. *Current problems of physiology and biochemistry of aquatic organisms: Proceedings of the III International Conference and Young Scientists School, June 22–26*. Petrozavodsk, Karelian Research Centre of RAS, p. 67–68 (in Russian)]

Каранова М. В., Гахова Э. Н. (2007) Биохимическая стратегия выживания пресноводного моллюска *Lymnaea stagnalis* при околонулевых температурах. *Журнал эволюционной биохимии и физиологии*, 43(3): 258–264 [Karanova M. V., Gakhova E. N. (2007) Biochemical strategy of survival of the freshwater mollusk *Lymnaea stagnalis* at near-zero temperatures. *Journal of Evolutionary Biochemistry and Physiology*, 43(3): 310–317]

Климова Я. С. (2018) Влияние природных и антропогенных факторов среды на показатели оксидативного стресса двустворчатых моллюсков сем. *Dreissenidae*. Диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук. Борок, 123 с. [Klimova Ya. S. (2018) *Influence of natural and anthropogenic environmental factors on oxidative stress indicators in bivalve mollusks of the family Dreissenidae*. *Dissertation for the degree of Candidate of Biological Sciences*. Borok, 123 p. (in Russian)]

Королук М. А., Иванова Л. И., Майорова И. Г., Токарев В. Е. (1988) Метод определения активности каталазы. *Лабораторное дело*, 1: 16–19 [Korolyuk M. A., Ivanova L. I., Mayorova I. G., Tokarev V. E. (1988) A method for determining catalase activity. *Laboratory work* [Laboratornoe delo], 1: 16–19 (in Russian)]

Лейрих А. Н. (2012) Холодоустойчивость почвообитающих беспозвоночных животных на северо-востоке Азии. Автореферат диссертации на соискание ученой степени доктора биологических наук. Санкт-Петербург, 32 с. [Leirikh A. N. (2012) *Cold tolerance of soil-dwelling invertebrates in Northeast Asia*. *Abstract of dissertation for the degree of Doctor of Biological Sciences*. St. Petersburg, 32 p. (in Russian)]

Мандрик К. А., Карелин С. И., Кремлёва О. Е., Каревский А. Е. (2014) Сезонные изменения антиоксидантной системы виноградной улитки *Helix pomatia* L. *Вестник Гродненского государственного университета имени Янки Купалы. Серия 5. Экономика. Социология. Биология*, 1: 137–141 [Mandrik K. A., Karelin S. I., Kremleva O. E., Karevski A. E. (2014) Seasonal changes of antioxydantic system of the grape snail *Helix pomatia* L. *Vestnik of Yanka Kupala State University of Grodno. Series 5. Economics. Sociology. Biology* [Vestnik Grodnenskogo gosudarstvennogo universiteta imeni Yanki Kupaly. Seriya 5. Ekonomika. Sotsiologiya. Biologiya], 1: 137–141 (in Russian)]

Парахонский А. П. (2005) Роль гормонов и рецепторов в адаптационных стратегиях при неблагоприятных условиях. *Успехи современного естествознания*, 4: 65 [Parakhonsky A. P. (2005) The role of hormones and receptors in adaptative strategies under adverse conditions. *Advances in Current Natural Sciences* [Uspekhi sovremennogo estestvoznaniya], 4: 65 (in Russian)]

Проссер Л. (1977) *Сравнительная физиология животных. Том II*. Москва, Мир, 571 с. [Prosser L. (1977) *Comparative animal physiology. Volume 2*. Moscow, Mir, 571 p. (in Russian)]

Сафронов В. (2001) Грунтовые улитки – мелании. *Аквариум*, 3: 37–40 [Safronov V. (2001) Ground snails – melanias. *Aquarium* [Akvarium], 3: 37–40 (in Russian)]

Скуратовская Е. Н., Алемова А. С. (2022) Влияние нефтяных углеводов на биохимические показатели черноморской мидии *Mytilus galloprovincialis*. *Актуальные вопросы биоло-*

гической физики и химии, 7(4): 650–656 [Skuratovskaya E. N., Alemova A. S. (2022) The impact of petroleum hydrocarbons on the biochemical parameters in hepatopancreas of the Black Sea mussel *Mytilus galloprovincialis*. *Russian Journal of Biological Physics and Chemistry* [Aktual'nye voprosy biologicheskoi fiziki i khimii], 7(4): 650–656 (in Russian)]

Сон М. О. (2009) Моллюски-вселенцы на территории Украины: источники и направления инвазии. *Российский журнал биологических инвазий*, 2(2): 37–48 [Son M. O. (2009) Mollusks-invasers in the Ukraine territory: the sources and directions of invasion. *Russian Journal of Biological Invasions* [Rossiiskii zhurnal biologicheskikh invazii], 2: 37–48 (in Russian)]

Срослова Г. А., Постнова М. В., Зими́на Ю. А. (2017) Особенности адаптации живых организмов. *Вестник Волгоградского государственного университета. Серия 11: Естественные науки*, 7(4): 32–38 [Sroslova G. A., Postnova M. V., Zimina Yu. A. (2017) Features of adaptation of living organisms. *Science Journal of Volgograd State University. Series 11. Natural Sciences* [Vestnik Volgogradskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya 11: Estestvennye nauki], 7(4): 32–38 (in Russian)]

Фомичева Е. М., Шугладзе Я. В. (2021) Влияние пониженных температур на оборонительное поведение брюхоногих моллюсков на примере *Helisoma duryi* (Wetherby, 1879). *Принципы экологии*, 3: 87–98 [Fomicheva E. M., Shugladze Ya. V. (2021) The effect of low temperatures on the defensive behavior of gastropods, on the example *Helisoma duryi* (Wetherby, 1879). *Principles of the Ecology* [Printsipy ekologii], 3: 87–98 (in Russian)]

Фомичева Е. М., Горулев П. А. (2019) Устойчивость пресноводного брюхоногого моллюска *Melanoides granifera* к воздействию пониженных температур. *Принципы экологии*, 8(4): 81–90 [Fomicheva E. M., Gorulev P. A. (2019) Resistance of freshwater gastropod mollusk *Melanoides granifera* to the effect of low temperatures. *Principles of the Ecology* [Printsipy ekologii], 8(4): 81–90 (in Russian)]

Холодкевич С. В., Чуйко Г. М., Шаров А. Н., Кузнецова Т. В., Песня Д. С. (2021) Показатели кардиоактивности и оксидативного стресса моллюска *Anodonta cygnea* при краткосрочной соленосной тест-нагрузке как биомаркеры для оценки состояния организма и качества среды обитания. *Биология внутренних вод*, 6: 599–606 [Kholodkevich S. V., Chuiko G. M., Sharov A. N., Kuznetsova T. V., Pesnya D. S. (2021) Indicators of cardiac activity and oxidative stress in the mollusk *Anodonta cygnea* under short-term salt test load as biomarkers for assessing the state of the organism and the quality of the environment. *Inland Water Biology*, 14(6): 739–746]

Appleton C. C. (1977) The exotic fresh-water snail *Helisoma duryi* (Wetherby, 1879) (Planorbidae) in Southern Africa. *Zoologische Mededelingen*, 52(10): 125–135

Ben-Ami F., Heller J. (2005) Spatial and temporal patterns of parthenogenesis and parasitism in the freshwater snail *Melanoides tuberculata*. *Journal of Evolutionary Biology*, 18(1): 138–146

Campoy-Diaz A. D., Malanga G., Giraud-Billoud M., Vega I. A. (2023) Changes in the oxidative status and damage by non-essential elements in the digestive gland of the gastropod *Pomacea canaliculata*. *Frontiers in Physiology*, 14: 1123977

Duarte R. F., Fernández L. D., Monzón Muñoz M. V., Juárez Sandoval J. A., Cabrera I. S., Pérez Arruti A. E. (2021) *Planorbella duryi* (Wetherby, 1879) (Gastropoda: Planorbidae) first record to Jutiapa, Guatemala. *International Journal of Pure and Applied Zoology*, 9(8): 13–14

Khessiba A., Romeo M., Aissa P. (2005) Effects of some environmental parameters on catalase activity measured in the mussel (*Mytilus galloprovincialis*) exposed to lindane. *Environmental Pollution*, 133(2): 275–281

Leng M.J., Lamb A.L., Lamb H.F., Telford R.J. (1999) Palaeoclimatic implications of isotopic data from modern and early Holocene shells of the freshwater snail *Melanoides tuberculata*, from lakes in the Ethiopian Rift Valley. *Journal of Paleolimnology*, 21(1): 97–106

Masanja F., Xu Y., Yang K., Mkuye R., Deng Y., Zhao L. (2023) Surviving the cold: a review of the effects of cold spells on bivalves and mitigation measures. *Frontiers in Marine Science*, 10: 1158649

Veeravechsukij N., Krailas D., Namchote S., Wiggering B., Neiber M.T., Glaubrecht M. (2018) Molecular phylogeography and reproductive biology of the freshwater snail *Tarebia granifera* in Thailand and Timor (Cerithioidea, Thiaridae): morphological disparity versus genetic diversity. *Zoosystematics and Evolution*, 94(2): 461–493

Wang C., Yue X., Lu X., Liu B. (2013) The role of catalase in the immune response to oxidative stress and pathogen challenge in the clam *Meretrix meretrix*. *Fish & Shellfish Immunology*, 34(1): 91–99

EDN: MBBBXJ

УДК 57.055

A Model of Interacting Regional Ecosystems

Sergey I. Bartsev,

Andrey G. Degermendzhi and Mikhail Y. Saltykov*

Institute of Biophysics SB RAS

Federal Research Center “Krasnoyarsk Science Center SB RAS”

Krasnoyarsk, Russian Federation

Received 07.08.2025, received in revised form 10.11.2025, accepted 17.12.2025

Abstract. The biosphere is a “patchwork” of regional ecosystems the interactions between which are weaker than within the ecosystems, but, nevertheless, can influence their dynamics. The main channel of interaction between such ecosystems is the atmosphere, which transports carbon dioxide. Research shows that the local concentration of carbon dioxide may differ considerably from the global average and exert a substantial effect on plants. To assess the contribution of ecosystems to the global dynamics of greenhouse gases, it is useful to create a mathematical model of regional ecosystems interacting through the atmosphere, and that was the purpose of the current study. The dynamics of the regional ecosystem was described by a point model that included 6 variables: the mass of carbon (Gt) in the atmosphere, in terrestrial plant biomass, in soil organic matter, and in soil microflora, and the atmospheric and soil temperatures. One of the problems of applying the qualitative theory of differential equations to nonlinear systems of high dimension is the search for a stationary solution. The present study proposes a way to circumvent this problem by using the current indicators of the biosphere as stationary ones. The Lyapunov stability of the steady state found in this way was estimated by localizing the eigenvalues of the matrix of the linearized system and numerically integrating the equations of the model. The results show that the stationary values of the model variables, equal to the estimates of the real biosphere values, can be unstable in a fairly wide range of values of the model parameters. At the same time, the greatest stability of the regional ecosystem model is expected at steady-state biomass values equal to half of the limiting capacity of the medium. The interaction with an external atmospheric pool stabilizes the system and practically eliminates the occurrence of self-oscillatory modes and threshold switching. However, analytical estimates and computational experiments suggest that the interaction of eco-climatic systems through a common air pool may lead to various consequences, from the complete absence of any effect to the damping of relaxation oscillations.

© Siberian Federal University. All rights reserved

This work is licensed under a Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0 International License (CC BY-NC 4.0).

* Corresponding author E-mail address: saltykoff.mikhail@yandex.ru

ORCID: 0000-0003-0140-4894 (Bartsev S.); 0000-0001-8649-5419 (Degermendzhi A.); 0009-0008-4225-4531 (Saltykov M.)

Keywords: mathematical modeling, greenhouse gases, ecosystem stability.

Acknowledgements. The study was funded by State Assignment of the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation (project No FWES-2021–0018).

Citation: Bartsev S. I., Degermendzhi A. G., Saltykov M. Y. A model of interacting regional ecosystems. J. Sib. Fed. Univ. Biol., 2025, 18(4), 578–601. EDN: MBBBXJ



Модель взаимодействующих региональных экосистем

С. И. Барцев, А. Г. Дегерменджи, М. Ю. Салтыков

Институт биофизики СО РАН

ФИЦ «Красноярский научный центр СО РАН»

Российская Федерация, Красноярск

Аннотация. Биосфера представляет собой «лоскутное одеяло» региональных экосистем, взаимодействия между которыми слабее, чем внутри экосистемы, но тем не менее могут оказывать влияние на их динамику. Основным каналом взаимодействия таких экосистем является атмосфера, переносящая углекислый газ. Исследования показывают возможность существенных отличий локальной концентрации углекислого газа от средней глобальной и значительное ее влияние на растения. Для оценки вклада экосистем в мировую динамику парниковых газов представляется полезным создание математической модели региональных экосистем, взаимодействующих через атмосферу, что и было целью данной работы. Динамика региональной экосистемы описывалась точечной моделью, включающей 6 переменных: массу (Гт) углерода в атмосфере, в биомассе наземных растений, в органике почвы, в почвенной микрофлоре, а также температуру атмосферы и почвы. Одной из проблем применения качественной теории дифференциальных уравнений к нелинейным системам высокой размерности является поиск стационарного решения. В данной работе был предложен способ обхода данной проблемы путем использования текущих показателей биосферы в качестве стационарных. Устойчивость найденного таким образом стационарного состояния по Ляпунову была оценена посредством локализации собственных чисел матрицы линеаризованной системы и численным интегрированием уравнений модели. Показано, что стационарные значения переменных модели, равные оценкам реальных значений, могут быть неустойчивы в достаточно широкой области значений модельных параметров. При этом наибольшая устойчивость модели региональной экосистемы ожидается при стационарных значениях биомассы, равных половине предельной емкости среды. Показано, что взаимодействие с внешним атмосферным пулом стабилизирует систему и практически исключает возникновение автоколебательных режимов и пороговых переключений. В то же время из аналитических оценок и вычислительных экспериментов следует, что взаимодействие эоклиматических систем через общий воздушный пул может приводить к различным последствиям – от полного отсутствия какого-либо эффекта, до гашения релаксационных колебаний.

Ключевые слова: математическое моделирование, парниковые газы, устойчивость экосистем.

Благодарности: Исследование выполнено в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования РФ (проект № FWES-2021–0018).

Цитирование: Барцев С. И. Модель взаимодействующих региональных экосистем / С. И. Барцев, А. Г. Дегерменджи, М. Ю. Салтыков // Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология, 2025. 18(4). С. 578–601. EDN: MBVBXJ

Введение

Биосфера представляет собой «лоскутное одеяло» региональных экосистем, взаимодействия между которыми слабее, чем внутри экосистемы, но тем не менее нельзя исключить, что соседние экосистемы могут оказывать заметное влияние на их динамику. Основным каналом взаимодействия соседствующих экосистем является атмосфера, переносящая углекислый газ. Обмен через реки мы не будем учитывать, поскольку влияние оказывается не на всю экосистему, а на прибрежную растительность, вкладом которой в динамику экосистемы пренебрежем для простоты.

Экосистема может существенно влиять на локальную концентрацию углекислого газа при изменении баланса процессов фотосинтеза и дыхания (растений и почвенное). Если некоторое время ветра на территории данной экосистемы отсутствуют или незначительны, то возможно существенное отклонение локальной концентрации CO_2 от усредненной глобальной. То, что локальные изменения концентрации CO_2 и их влияние на растения могут быть значительными, отмечено в ряде работ (Jerez et al., 2018; Zhao et al., 2019; Wu et al., 2019; Jain et al., 2021; Nordling et al., 2021; Olonscheck et al., 2021; Cheng et al., 2022). В целом в этих работах отмечается необходимость учета комбинированного воздействия локального и дальнего переноса концентраций парниковых газов.

Зададимся вопросом, какой эффект может оказывать локальное изменение концентрации CO_2 на растения региональной экосистемы?

При этом нужно отметить, что наличие локально действующего парникового эффекта тоже нужно принимать во внимание. Важную роль в региональной динамике может играть повышение выделения метана из почвы с ростом атмосферной концентрации углекислого газа (Van Groenigen et al., 2011). Этот эффект основан на влиянии атмосферной концентрации CO_2 на транспирацию растений, которая падает с ростом этой концентрации, что приводит к увеличению увлажненности почвы, ухудшению аэрируемости и, как следствие, интенсификации метаногенеза.

Кроме того, отмечена физиологическая реакция растительности на повышение концентрации CO_2 , тоже связанная с падением транспирации (Skinner et al., 2018), поскольку уменьшение количества испаренной воды означает меньшее охлаждение растений. Причем этот эффект больше при большей площади листьев.

Показана (Abbot, Tziperman, 2008) возможность возникновения положительной обратной связи, которая активируется по мере увеличения концентрации CO_2 и приводит к высоким температурам пограничного слоя, конвекции в средних и высоких широтах. Возможно возникновение множественного равновесия и гистерезиса по отношению к CO_2 (D'Andrea et al., 2006).

Помимо растений на увеличение CO_2 и температуры может реагировать и почва (Wang et al., 2019), демонстрируя иногда почти пороговую реакцию на повышение температуры. Более того, показано (Zhang et al.,

2015), что скорость почвенного дыхания может демонстрировать петлю гистерезиса в ответ на изменения температуры почвы (T_s) и концентрации CO_2 .

Сразу отметим, что в разрабатываемой модели эти эффекты учитываются в совокупности, феноменологически.

Поскольку нас интересует принципиальная возможность взаимодействия региональных экосистем через атмосферу и возможные параметры этого взаимодействия, то можно абстрагироваться от детального описания региональных экосистем и сконцентрироваться на наиболее значимых взаимодействиях в рамках малоразмерных моделей (Барцев и др., 2005; Bartsev et al., 2008).

В то же время даже относительно простые модели экосистем являются нелинейными, и оценка устойчивости их стационарного состояния упирается в трудности получения ана-

литической зависимости собственных значений линеаризованной системы от параметров модели.

Поэтому целью данной работы помимо создания математической модели региональных экосистем, взаимодействующих через атмосферу, и исследования ее устойчивости, была разработка подхода к оценке устойчивости ее стационарного состояния.

Скелетно-трофическая модель региональной эколого-климатической системы

Минимальная схема экосистемы – своего рода трофический скелет, учитывающий только трофические взаимодействия и включающий все основные трофические уровни, приведена на рис. 1.

Эту графическую модель можно описать следующей системой дифференциальных уравнений:

$$\begin{cases} \dot{S} = -\gamma_1 v_1(S)(X_m - X)X + (1 - \gamma_2)v_2(X)(Y_m - Y)Y + (1 - \gamma_3)v_3(D)(R_m - R)R + V(S_0 - S) \\ \dot{X} = \gamma_1 v_1(S)(X_m - X)X - v_2(X)Y - m_1(S)X \\ \dot{Y} = [\gamma_2 v_2(X)(Y_m - Y) - m_2(X)]Y \\ \dot{D} = -v_3(D)R + m_1(S)X + m_2(X)Y + m_3(D)R \\ \dot{R} = [\gamma_3 v_3(D)(R_m - R) - m_3(D)]R \end{cases}, \quad (1)$$

где S – минеральный биоген (CO_2); X – продуцент; Y – консумент; D – детрит; R – редуцент; S_0 – запасы минерального биогена во внешней среде (в Гт углерода);

$$v_i(x_i) = \frac{V_i x_i^n}{K_i + x_i^n} \quad (2)$$

трофическая функция Холлинга типа II (при $n = 1$) или типа III (при $n \geq 2$) (Тютюнов, Титова, 2018); V_i – максимальная скорость роста; K_i – константа полунасыщения;

$$m_i(x_j) = \frac{m_i c_i (1 + x_j)}{1 + c_i x_j} \quad (3)$$

функция отмирания, учитывающая рост смертности при голодании; m_i – смертность в условиях изобилия пищи или минимальная смертность, c_i – чувствительность организма к недостатку пищи.

В работе (Тютюнов, Титова, 2018) убедительно продемонстрирована необходимость учета интерференции хищника, а в широком смысле – потребителя предыдущего по трофической

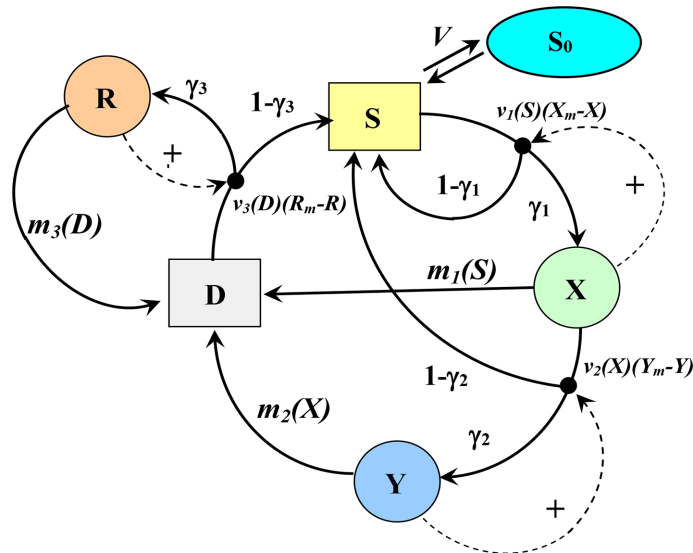


Рис. 1. Простейшая графическая модель частично замкнутой по углероду экологической системы, включающая основные трофические уровни. Обозначения переменных: S – минеральный биоген (CO_2); X – продуцент; Y – консумент; D – детрит; R – редуцент; S_0 – резервуар минерального биогена во внешней среде. Штриховые стрелки условно отображают автокаталитическое действие живых организмов

Fig. 1. The simplest graphical model of a partially carbon-closed ecological system, including the main trophic levels. Designations of variables: S – mineral biogenic substance (CO_2); X – producer; Y – consumer; D – detritus; R – reducing agent; S_0 – reservoir of mineral biogenic substance in the external environment. The dashed arrows conventionally represent the autocatalytic action of living organisms

цепи субстрата, для адекватного описания трофических взаимодействий. Вариантов учета этой интерференции рассмотрено много. В модели (1) для описания интерференции потребителя использована феноменологическая формула Ферхюльста (Verhulst, 1838; Свирежев, Логофет, 1978; Morales-Erosa et al., 2023) на том основании, что логистическая кривая, являющаяся решением уравнения Ферхюльста, хорошо описывает динамику становления биологических популяций различного типа в условиях ограниченности ресурса, что является общим случаем.

Перед нами стоит задача описания взаимодействия относительно больших региональных экосистем друг с другом. Одним из возможных подходов к такому описанию является понижение сложности за счет усреднения. Для природных экосистем характерна устойчивость, в том числе в смысле сохране-

ния видового состава (Ives, Carpenter, 2007), и в рамках поставленной задачи это позволяет отказаться от моделирования отдельных видов в пределах одного трофического уровня, перейдя к описанию обобщенного трофического уровня одной переменной.

Оценки показывают (Дворников и др., 2022), что плотность животной биомассы в таежных экосистемах составляет порядка 10 кг на гектар, в то время как масса древостоя 100–200 тонн на гектар, т.е. разница составляет четыре порядка в пользу растений. Следовательно, есть основания исключить животную биомассу из модели как малозначимый фактор, по крайней мере, на первом этапе.

Тем самым набор необходимых компонентов (переменных) модели региональной экосистемы сокращается до углекислого газа в атмосфере над моделируемым регионом,

Для решения проблемы анализа устойчивости модели предлагается следующий прием. Примем наблюдаемые или оцениваемые специалистами реальные показатели экосистемы, соответствующие переменным модели, в качестве стационарных значений. Тем самым мы избавляемся от необходимости вычислять их, подбирая параметры модели, по критерию соответствия наблюдаемым данным. При этом, опираясь на предположение о стационарности, можно вычислить значения переменных модели, которые обеспечивают существование стационарного состояния, которое, конечно, может оказаться неустойчивым.

Так, например, для модели 4 можно вычислить значения коэффициентов смертности m_1 и m_3 , а также максимальные скорости V_1 и V_3 роста продуцентов и редуцентов:

$$\begin{aligned} m_1 &= \frac{V_p}{X_0} \\ m_3 &= \frac{\gamma_3 V_p}{(1 - \gamma_3) R_0} \\ V_1 &= \frac{V_p (K_1 + S_0)}{\gamma_1 S_0 (X_m - X_0) X_0} \\ V_3 &= \frac{V_p (K_3 + D_0)}{(1 - \gamma_3) D_0 (R_m - R_0) R_0} \end{aligned} \quad , \quad (5)$$

где обозначениям с нулевым индексом соответствуют реальные, полученные из наблюдений «стационарные» значения компонентов экосистемы; V_p – скорость круговорота углерода в гигатоннах за год, которая тоже берется из оценок наблюдений.

Как можно видеть, «подгоночными» параметрами модели остались значения предельной емкости среды – X_m и R_m , средние коэффициенты Моно для растений и почвенных микроорганизмов – K_1 и K_3 , а также КПД усвоения биомассы предыдущего трофического уровня – γ_1 и γ_3 .

Поскольку чистая первичная продукция фотосинтеза наземной биомассы равна примерно половине общей продукции фотосинтеза (Gifford, 2003), то примем что $\gamma_1 = 0,5$. То есть в данной скелетно-трофической модели региональной системы у нас осталось всего пять «подгоночных» параметров, имеющих прозрачный биологический смысл, причем X_m характеризует возможность растений прирастить биомассу в ответ на повышение концентрации углекислого газа и/или температуры, а R_m характеризует то же самое для совокупной почвенной микро- и мезофлоры. Не исключено, что наблюдаемые значения биомассы компонентов находятся близко к этим значениям, т.е. круговорот лимитируется другими факторами, например биогенами – азотом и фосфором.

Следовательно, текущие наблюдаемые значения биомассы выступают естественными ограничителями области определения подгоночных параметров – емкость среды не может быть ниже наблюдаемого значения биомассы. В то же время кривые зависимости скорости роста растений от концентрации углекислого газа достаточно хорошо изучены (Nowak et al., 2004), и подгоночным данный параметр является лишь потому, что модель оперирует не конкретными видами растительности, а их ансамблем, причем на фоне отсутствия данных о лимитирующих факторах.

Оценка устойчивости модели

Аналитическая оценка устойчивости

Для оценки устойчивости скелетно-трофической модели, лишенной экологических «аллостерических» взаимодействий, пойдем традиционным путем и посчитаем значение элементов матрицы Якоби:

$$J = \begin{pmatrix} \frac{\partial F_S}{\partial S} & \frac{\partial F_S}{\partial X} & \frac{\partial F_S}{\partial D} & \frac{\partial F_S}{\partial R} \\ \frac{\partial F_X}{\partial S} & \frac{\partial F_X}{\partial X} & \frac{\partial F_X}{\partial D} & \frac{\partial F_X}{\partial R} \\ \frac{\partial F_D}{\partial S} & \frac{\partial F_D}{\partial X} & \frac{\partial F_D}{\partial D} & \frac{\partial F_D}{\partial R} \\ \frac{\partial F_R}{\partial S} & \frac{\partial F_R}{\partial X} & \frac{\partial F_R}{\partial D} & \frac{\partial F_R}{\partial R} \end{pmatrix}, \quad (6)$$

где:

$$\begin{aligned} F_S &= -\gamma_1 v_1(S)(X_m - X)X + (1 - \gamma_3) v_3(D)(R_m - R)R + V(S_0 - S) \\ F_X &= [\gamma_1 v_1(S)(X_m - X) - m_1] X \\ F_D &= -v_3(D)(R_m - R)R + m_1 X + m_3 R \\ F_R &= [\gamma_3 v_3(D)(R_m - R) - m_3] R \end{aligned}, \quad (7)$$

После вычисления частных производных матрица Якоби (6) имеет вид (8). Поскольку на данном этапе нас интересует устойчивость модели региональной экосистемы самой по себе, рассматриваемой как локальная замкнутая система, то обмен с внешним глобальным пулом углерода, выраженный константой обмена V , на данном этапе исключим.

$$J = \begin{pmatrix} -\frac{\gamma_1 V_1 K_1}{(K_1 + S)^2} (X_m - X)X - V & -\frac{\gamma_1 V_1 S}{K_1 + S} (X_m - 2X) & -\frac{(1 - \gamma_3) V_3 K_3}{(K_3 + D)^2} (R_m - R)R & \frac{(1 - \gamma_3) V_3 D}{K_3 + D} (R_m - 2R) \\ \frac{\gamma_1 V_1 K_1}{(K_1 + S)^2} (X_m - X)X & -\frac{\gamma_1 V_1 S}{K_1 + S} X & 0 & 0 \\ 0 & m_1 & -\frac{V_3 K_3}{(K_3 + D)^2} (R_m - R)R & -\frac{V_3 D}{K_3 + D} (R_m - 2R) + m_3 \\ 0 & 0 & \frac{\gamma_3 V_3 K_3}{(K_3 + D)^2} (R_m - R)R & -\frac{V_3 D}{K_3 + D} R \end{pmatrix}. \quad (8)$$

Заменим в матрице выбранные нами параметры V_1 , m_1 , V_3 и m_3 соответствующими выражениями (5) и одновременно подставим стационарные значения переменных:

$$J = \begin{pmatrix} -\frac{V_p K_1}{S_0 (K_1 + S_0)} & -\frac{V_p}{(X_m - X_0) X_0} (X_m - 2X_0) & -\frac{V_p K_3}{D_0 (K_3 + D_0)} & \frac{V_p (R_m - 2R_0)}{(R_m - R_0) R_0} \\ \frac{V_p K_1}{S_0 (K_1 + S_0)} & -\frac{V_p}{(X_m - X_0)} & 0 & 0 \\ 0 & \frac{V_p}{X_m} & -\frac{V_p K_3}{(1 - \gamma_3) D_0 (K_3 + D_0)} & -V_p \left(\frac{1}{R_0} + \frac{1}{(1 - \gamma_3)(R_m - R_0)} \right) \\ 0 & 0 & \frac{\gamma_3 V_p K_3}{(1 - \gamma_3) D_0 (K_3 + D_0)} & -\frac{V_p}{(1 - \gamma_3)(R_m - R_0)} \end{pmatrix}. \quad (9)$$

Аналитические выражения для собственных значений данной матрицы можно получить с помощью систем символьной алгебры типа Maple (<https://www.maplesoft.com/products/maple/>) и Maxima (<https://maxima.sourceforge.io/>), однако формулы получаются слишком громоздкими. С этим можно было бы смириться, однако для последующих усложнений модели аналитиче-

ские выражения собственных значений получить не удастся. По этой причине мы не будем использовать эти системы для дальнейшего анализа.

Тем не менее общий характер влияния значений параметров модели на устойчивость модели можно выявить путем локализации собственных значений по методу кругов Гершгорина (Хорн, Джонсон, 1989).

Согласно этому методу на комплексной плоскости можно выделить области (круги), в объединении которых локализованы собственные значения данной матрицы. При этом действительная часть всех собственных значений отрицательна, если выполняются следующие неравенства:

$$a_{ii} < 0, |a_{ii}| > R_i,$$

где $R_i = \sum_{j \neq i} |a_{ij}|$ – радиус i -го круга Гершгорина,

a_{ij} – элементы матрицы линейной аппроксимации исследуемой системы.

Важно отметить, что метод Гершгорина дает точный ответ на вопрос об устойчивости системы при данных значениях параметров только в том случае, когда радиусы кругов меньше модулей координат соответствующих центров. В противном случае теорема Гершгорина не дает определенного ответа на вопрос о локализации собственных чисел, даже в случае, когда большая часть объединения кругов лежит в отрицательной части комплексной плоскости.

При исследовании устойчивости по Ляпунову системы обыкновенных дифференциальных уравнений (СОДУ) мы получаем коэффициенты матрицы линеаризованной системы (МЛС) как функцию от параметров СОДУ, после чего находим собственные числа МЛС как функции от коэффициентов МЛС и, соответственно, параметров СОДУ. На практике нахождение строгого функцио-

нального соответствия между собственными числами МЛС и параметрами СОДУ является избыточным – для определения устойчивости достаточно знать знаки действительных частей собственных чисел МЛС.

Фактически метод Гершгорина ставит в соответствие параметрам СОДУ одно из трех значений: «устойчивость по Ляпунову», «неустойчивость по Ляпунову» и «неопределенно». Однако в случае моделей экосистем значительная часть параметров СОДУ являются «подгоночными», и нахождение строгого соответствия между ними и устойчивостью не имеет практического смысла – достаточно ответа на вопрос о существовании значений параметров, при которых достигается устойчивость.

Логичной представляется гипотеза о том, что размер области параметров СОДУ, при которой СОДУ будет устойчива по Ляпунову, положительно коррелирует с площадью объединения кругов Гершгорина, лежащей в отрицательной части комплексной плоскости. В самом деле, крайним случаем «все круги в отрицательной полуплоскости» и «все круги в положительной полуплоскости» соответствуют «устойчивость при любых значениях параметров СОДУ» и «неустойчивость при любых значениях параметров СОДУ» соответственно.

Легко видеть, что для матрицы (9) первое условие – отрицательные значения диагональных элементов – выполняется всегда, то есть центры всех кругов расположены в левой полуплоскости.

Первому столбцу матрицы соответствует круг, расположенный целиком в отрицательной полуплоскости (за исключением одной точки, лежащей в начале координат), что соответствует отрицательной действительной части собственного значения, если бы круг был изолированным.

Во втором столбце условие устойчивости выполняется при $X_0 < X_m < 2,4X_0$. В этом случае весь круг Гершгорина расположен в отрицательной полуплоскости, а значит, действительная часть расположенного в этом круге собственного значения всегда отрицательна.

В третьем столбце, по аналогии с первым столбцом, также выполняется строгое условие стабильности.

В четвертом столбце строгое условие стабильности не выполняется, поскольку соответствующий круг Гершгорина постоянно смещен в положительную полуплоскость, причем смещение тем больше, чем больше R_m по сравнению с R_0 .

Тем самым из проведенного анализа можно заключить, что предложенная модель биосферы может иметь неустойчивое стационарное состояние. В то же время большая часть объединения кругов Гершгорина лежит в отрицательной полуплоскости, что, согласно выдвинутой выше гипотезе, говорит о значимых шансах того, что действительная часть собственных значений матрицы линейного приближения отрицательна и модель устойчива по Ляпунову.

Вычислительные эксперименты

Для уточнения свойств модели проведены вычислительные эксперименты. Посколь-

ку целью данной работы была разработка модели и исследование ее качественных свойств, привязки параметров модели к реальным экосистемам на данном этапе не проводилось. Начальные значения переменных брались из расчета «одна десятая Земли». Поэтому было естественно принять те же соотношения содержания углерода, как и в оценках глобальных компартментов: атмосфера – 650 ГтС (гигатонн углерода); наземная растительность 550 ГтС; почвенная органика – 2000 ГтС (Кондратьев, Крапивин, 2004; Brovkin et al., 2004; Тарко, 2005; Stainforth et al., 2005). При этом чистая первичная продукция фотосинтеза наземных растений, т.е. поток углерода через систему (V_p), равна примерно десятой части биомассы растений в год, т.е. 55 ГтС/год. При этом значения обобщенных (феноменологических) констант Моно (K_1 и K_3) подбираются произвольно, чтобы выявить типы возможных режимов модели. Феноменологичность этих параметров заключается в том, что их конкретные значения зависят от лимитирующих факторов, набор которых и степень лимитирования нам неизвестны. Биологический смысл параметров и единицы измерения приведены в табл. 1.

Прямое вычисление собственных значений МЛС модели со случайно выбранными значениями параметров модели показало, что

Таблица 1. Параметры модели, их биологический смысл и единицы измерения

Table 1. Model parameters, their biological meaning, and units of measurement

Обозначение	Биологический смысл	Единицы измерения
S_0, X_0, R_0, D_0	Начальные значения углекислого газа, растительной биомассы, бактериальной биомассы и детрита	Гигатонны углерода (ГтС)
X_m, R_m	Предельная емкость среды для растений и бактерий	ГтС
K_p, K_3	Константы полунасыщения растений и бактерий	ГтС
V_1, V_3	Максимальная скорость роста растений и бактерий	ГтС/год
m_1, m_3	Коэффициенты смертности растений и бактерий	ГтС/год

Таблица 1. Продолжение

Table 1. Continued

Обозначение	Биологический смысл	Единицы измерения
γ_1, γ_3	КПД преобразования углекислого газа в растительную биомассу и мертвой органики в биомассу бактерий	
V	Скорость обмена углеродом с биосферой	1/год
V_{ex}	Скорость обмена углекислым газом между региональными экосистемами	1/год
V_p	Поток углерода через систему	ГтС/год
T_{del}	Чувствительность климата	$^{\circ}\text{C}$

при всех выбранных значениях параметров действительная часть собственных значений остается отрицательной, хотя у некоторых собственных значений действительная часть может приближаться к нулю слева. При некоторых значениях параметров модели возникают собственные значения с мнимой частью, что указывает на возможность существования затухающих колебаний. Вычислительные эксперименты с возмущенным (относительно вычисленного по реальным данным стационарного состояния) начальным состоянием подтвердили результаты проведенного анализа (рис. 3).

После оценки устойчивости стационарного состояния системы можно оценить реакцию модели на постепенное повышение количества углерода в атмосфере (что соответствует росту концентрации углекислого газа), для чего собственно и создаются модели системы «биосфера-климат». Повышение концентрации CO_2 описывается в модели постепенным повышением величины внешнего пула, исходно равного S_0 по линейной зависимости, вполне приемлемой для концептуальной оценки. Вопрос заключается в том, как поступающий углерод будет распределяться по компар-

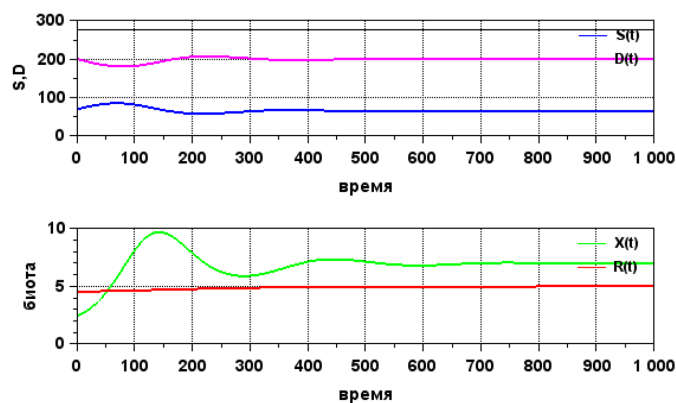


Рис. 3. Реакция модели на однократное начальное возмущение при значениях параметров: $S_0=65$, $X_0=7$, $D_0=200$, $R_0=5$, $X_m=100$, $R_m=20$, $K_1=50$, $K_3=20$, $\gamma_3=0.1$. Время на этом и остальных графиках измеряется в годах

Fig. 3. The model's response to a single initial disturbance at the values of the parameters: $S_0=65$, $X_0=7$, $D_0=200$, $R_0=5$, $X_m=100$, $R_m=20$, $K_1=50$, $K_3=20$, $\gamma_3=0.1$. Time in this and other charts is measured in years

тментам модели при различных параметрах модели.

Качественно характер распределения, в зависимости от соотношения констант модели, можно спрогнозировать. Исходно все кинетические параметры модели были подобраны так, чтобы обеспечить стационарное состояние модели, но при повышении концентрации внешнего пула увеличивается общее количество вещества в цикле превращений, а значит, растет требуемая интенсивность потока. Из-за естественного различия кинетических параметров акторов модели – растительности и бактерий, их реакция на увеличение потока будет различной. Если «пропускная способность», то есть способность повышать продуктивность с ростом концентрации CO_2 , высших растений будет выше, чем у бактериальной компоненты, то будет происходить накопление детрита в системе с темпом, превышающим темпы роста концентрации CO_2 во внешнем пуле. В противоположной ситуации можно ожидать, что практически весь

поступивший углекислый газ будет накапливаться в атмосфере. Результаты вычислений, приведенные на рис. 4, подтверждают эти предположения.

Вычисления показали, что уменьшение пропускной способности микробной компоненты либо вследствие малой величины константы Моно (не показано), т.е. при удельной скорости роста, близкой к максимальной, либо в результате близости текущего значения биомассы редуцентов к предельной емкости среды (случай А – $R_m=11$) ведет к очень быстрому, в сравнении с темпом нарастания CO_2 в атмосфере, накоплению детрита. В случае, когда лимитирующей компонентой системы является растительность (случай Б – $X_m=55$), накопление органики в почве отстает от темпов роста концентрации CO_2 в атмосфере.

Результаты вычислительных экспериментов показывают, что для оценки последствий повышения концентрации CO_2 в атмосфере и эффективности предлагаемых мер необходимо знать соотношение пропускной

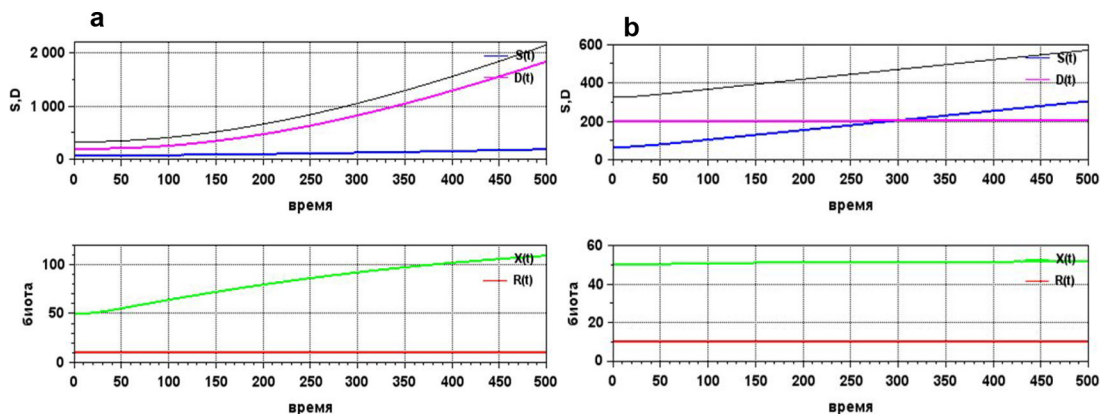


Рис. 4. Реакция скелетно-трофической модели на постепенное повышение концентрации углекислого газа. Черная кривая на верхних рисунках соответствует общему количеству вещества в системе ($S(t)+D(t)+X(t)+R(t)$). Постоянные параметры: $S_0=65$, $X_0=50$, $D_0=200$, $R_0=10$, $K_3=50$, $\gamma_3=0.5$. Варьируемые комбинации параметров: а) $X_m=200$, $R_m=11$, $K_1=100$; б) $X_m=55$, $R_m=100$, $K_1=50$

Fig. 4. Response of the skeletal-trophic model to a gradual increase in carbon dioxide concentration. The black curve in the upper figures corresponds to the total amount of substance in the system ($S(t)+D(t)+X(t)+R(t)$). Constant parameters: $S_0=65$, $X_0=50$, $D_0=200$, $R_0=10$, $K_3=50$, $\gamma_3=0.5$. Variable combinations of parameters: а) $X_m=200$, $R_m=11$, $K_1=100$; б) $X_m=55$, $R_m=100$, $K_1=50$

способности растительного и микробного компонентов, что возможно, позволит спланировать адекватные меры по снижению остроты климатических изменений.

Математическая эколого-климатическая модель региона с учетом обратной связи «CO₂-температура»

Описание модели

Модель представляет собой дополнение исходной трофико-скелетной модели экологическими «аллостерическими» взаимодействиями через описанные выше обратные связи. Поскольку мы занимаемся разработкой методики работы с региональными эоклиматическими системами, то сейчас мы рассматриваем эти связи в совокупности, не детализируя, феноменологически. Эффект влияния CO₂ на температуру воздуха и почвы представлен через формулу, описывающую форсинг парниковых газов, поскольку пока нет необходимости вводить иные зависимости – мы проводим опробование и демонстрацию методики. Реакция компонентов экосистемы на повышение температуры описывается простой параболической зависимостью, выбранной тоже из-за соображений простоты, поскольку мы выявляем общие свойства системы без привязки к конкретной динамике реальной экосистемы:

$$\begin{cases} \dot{S} = -\gamma_1 v_1(S, T_0 + \Delta T_a, T_{Ma})(X_m - X)X + (1 - \gamma_3) v_3(D, T_0 + \Delta T_s, T_{Ms})(R_m - R)R + V(S_0 - S) \\ \dot{X} = [\gamma_1 v_1(S, T_0 + \Delta T_a, T_{Ma})(X_m - X) - m_1]X \\ \dot{D} = -v_3(D, T_0 + \Delta T_s, T_{Ms})(R_m - R)R + m_1 X + m_3 R \\ \dot{R} = [\gamma_3 v_3(D, T_0 + \Delta T_s, T_{Ms})(R_m - R) - m_3]R \\ \Delta \dot{T}_a = C_{i-a} (R_f(S) - fb_1 \cdot \Delta T_a) \\ \Delta \dot{T}_s = C_{i-s} (R_f(S) - fb_2 \cdot \Delta T_s) \end{cases}, \quad (10)$$

$$v_i(x_i, T) = \frac{V_i x_i}{K_i + x_i} f(T, T_{Mi})$$

$$f(T, T_M) = \begin{cases} \left(\frac{T}{T_M} \right) \left(2 - \left(\frac{T}{T_M} \right) \right), & 0 \leq T \leq 2T_M \\ 0 & \text{иначе} \end{cases}$$

$$R_f(S) = F \cdot \ln \left(\frac{S}{S_0} \right)$$

где в нижнем ряду показаны: трофическая функция входящих в экосистему компонентов, температурная зависимость роста биомассы компонентов и зависимость, описывающая влияние концентрации CO₂ на температуру; T_0 – «стационарная» региональная температура в текущий момент времени; ΔT_a и ΔT_s – приращения температуры воздуха и почвы; T_M – температура, при которой достигается максимум функции роста; $R_f(S)$ – температурное влияние концентрации CO₂; F – радиационный форсинг; fb – коэффициент отрицательной обратной связи по температуре, который можно в первом приближении вычислить по оценкам чувствительности климата T_{del} : $fb = F \ln(2) / T_{del}$.

Оценка устойчивости модели

Как и в предыдущем случае оценим параметры модели, обеспечивающие стационарное состояние модели при текущих значениях параметров исследуемой системы:

$$\begin{aligned} V_1 &= \frac{V_p(K_1 + S_0)}{\gamma_1 S_0 f(T_0, T_{Ma})(X_m - X_0)X_0} \\ m_1 &= \frac{V_p}{X_0} \\ V_3 &= \frac{V_p(K_3 + D_0)}{(1 - \gamma_3)D_0 f(T_0, T_2)(R_m - R_0)R_0} \\ m_3 &= \frac{\gamma_3 V_p}{(1 - \gamma_3)R_0} \end{aligned} \quad (11)$$

Для оценки устойчивости данной модели вычисляем элементы матрицы Якоби и подставляем стационарные значения переменных:

$$J = \begin{pmatrix} -\frac{V_p K_1}{S_0(K_1 + S_0)} & -\frac{V_p(X_m - 2X_0)}{(X_m - X_0)X_0} & -\frac{V_p K_3}{D_0(K_3 + D_0)} & \frac{V_p(R_m - 2R_0)}{(R_m - R_0)R_0} & -\frac{2V_p(T_{ma} - T_a)}{(2T_{ma} - T_a)T_a} & \frac{2V_p(T_{ms} - T_s)}{(2T_{ms} - T_s)T_s} \\ \frac{V_p K_1}{S_0(K_1 + S_0)} & -\frac{V_p}{(X_m - X_0)} & 0 & 0 & \frac{2V_p(T_{ma} - T_a)}{(2T_{ma} - T_a)T_a} & 0 \\ 0 & \frac{V_p}{X_m} & -\frac{V_p K_3}{(1 - \gamma_3)D_0(K_3 + D_0)} & -V_p \left(\frac{1}{R_0} + \frac{1}{(1 - \gamma_3)(R_m - R_0)} \right) & 0 & -\frac{2V_p(T_{ms} - T_s)}{(1 - \gamma_3)(2T_{ms} - T_s)T_s} \\ 0 & 0 & \frac{\gamma_3 V_p K_3}{(1 - \gamma_3)D_0(K_3 + D_0)} & -\frac{V_p}{(1 - \gamma_3)(R_m - R_0)} & 0 & -\frac{2\gamma_3 V_p(T_{ms} - T_s)}{(1 - \gamma_3)(2T_{ms} - T_s)T_s} \\ \frac{C_a F}{S_0} & 0 & 0 & 0 & -C_a \cdot f_b_a & 0 \\ \frac{C_s F}{S_0} & 0 & 0 & 0 & 0 & -C_s \cdot f_b_s \end{pmatrix} \quad (12)$$

Для анализа последствий учета температурного фактора на устойчивость региональной экосистемы будем использовать результаты анализа предыдущей модели.

В первую очередь сразу видно, что круг Гершгорина, соответствующий первой переменной (первый столбец), увеличил радиус, вследствие появления еще двух слагаемых, и расширился в положительную полуплоскость, что означает ненулевые шансы появления собственных значений с положительной действительной частью.

Кроме того, появилось два дополнительных столбца, соответствующих атмосферной и почвенной температурам. Подстановка типичных значений $T_0=15^\circ\text{C}$, $T_{ma}=17^\circ\text{C}$ и $T_{ms}=35^\circ\text{C}$, $T_{del}=2^\circ\text{C}$, $C_a=0,031$ и $F=5,3$ (Кон-

дратьев, Крапивин, 2004; Brovkin et al., 2004; Тарко, 2005; Stainforth et al., 2005) приводит к тому, что почти половина площадей этих кругов находится в положительной полуплоскости, что означает высокие шансы проявления неустойчивости рассматриваемой модели.

Вычислительные эксперименты

Прямое вычисление собственных значений показало, что в системе могут возникать затухающие колебания, а при численности редуцентов, близкой к предельной емкости среды, возникают комплексно-сопряженные собственные значения с положительной действительной частью, что указывает на то, что в системе возможен автоколебательный режим (рис. 5).

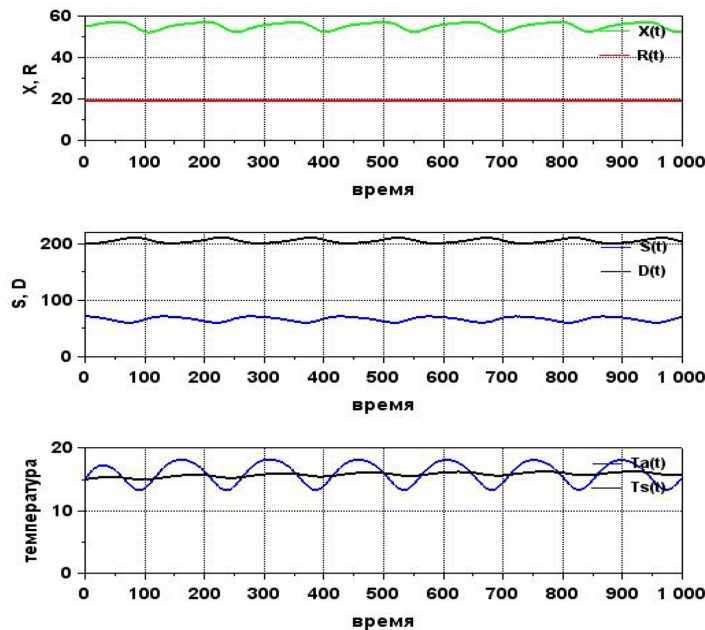


Рис. 5. Автоколебательный режим в замкнутой системе (без обмена с внешним пулом углерода) при значениях параметров: $S_0=65$, $X_0=55$, $D_0=200$, $R_0=19$, $X_m=275$, $R_m=20$, $K_1=5$, $K_3=10$, $\gamma_3=0.5$, $T_{del}=100$

Fig. 5. Self-oscillating mode in a closed system (without exchange with an external carbon pool) at parameter values: $S_0=65$, $X_0=55$, $D_0=200$, $R_0=19$, $X_m=275$, $R_m=20$, $K_1=5$, $K_3=10$, $\gamma_3=0.5$, $T_{del}=100$

В то же время вычисления показали, что и при вполне правдоподобных значениях параметров модели и при наиболее вероятной (Stainforth et al., 2005) чувствительности климата могут существовать три стационарных состояния, из которых одно – неустойчивое, т.е. возникает своего рода экологический триггер. При этом самое тревожное, что это неустойчивое состояние – это текущее состояние биосферы. В системе возможны переключения под действием малого возмущения в одно из двух стационарных состояний, в зависимости от направления возмущения (рис. 6). Отметим, что малое возмущение может быть приложено к любой из переменных – динамика перехода при этом существенно не меняется. Параметрами, от которых в первую очередь критически зависит возможность такого переключения, являются чувствительность климата и возможность микрофлоры интенсифицировать свою актив-

ность, т.е. близость текущей биомассы микрофлоры к предельной.

Математическая модель взаимодействующих эколого-климатических систем с учетом обратной связи «CO₂-температура»

Описание модели

После анализа свойств математической модели отдельной региональной экосистемы можно приступить к исследованию особенностей динамики смежных региональных эоклиматических систем, взаимодействующих через общий локальный пул атмосферного углекислого газа. Помимо взаимодействия с внешним пулом CO₂ экосистемы обмениваются CO₂ между собой, причем направление потока газа определяется разницей концентраций в атмосфере над регионами. Объединенная система уравнений имеет следующий вид:

$$\begin{cases}
\dot{S} = -\gamma_1 v_1(S, T_0 + \Delta T_a, T_{Ma})(X_m - X)X + (1 - \gamma_3) v_3(D, T_0 + \Delta T_s, T_{Ms})(R_m - R)R + V(S_0 - S) + V_{ex}(S_1 - S) \\
\dot{X} = [\gamma_1 v_1(S, T_0 + \Delta T_a, T_{Ma})(X_m - X) - m_1]X \\
\dot{D} = -v_3(D, T_0 + \Delta T_s, T_{Ms})(R_m - R)R + m_1 X + m_3 R \\
\dot{R} = [\gamma_3 v_3(D, T_0 + \Delta T_s, T_{Ms})(R_m - R) - m_3]R \\
\Delta \dot{T}_a = C_{i-a}(R_f(S) - f b_1 \cdot \Delta T_a) \\
\Delta \dot{T}_s = C_{i-s}(R_f(S) - f b_2 \cdot \Delta T_s) \\
\dot{S}_1 = -\gamma_{11} v_{11}(S_1, T_0 + \Delta T_{a1}, T_{Ma1})(X_{m1} - X_1)X_1 + (1 - \gamma_{31}) v_{31}(D_1, T_0 + \Delta T_{s1}, T_{Ms1})(R_{m1} - R_1)R_1 + V(S_0 - S_1) + V_{ex}(S - S_1) \\
\dot{X}_1 = [\gamma_{11} v_{11}(S_1, T_0 + \Delta T_{a1}, T_{Ma1})(X_{m1} - X_1) - m_{11}]X_1 \\
\dot{D}_1 = -v_{31}(D_1, T_0 + \Delta T_{s1}, T_{Ms1})(R_{m1} - R_1)R_1 + m_{11} X_1 + m_{31} R_1 \\
\dot{R}_1 = [\gamma_{31} v_{31}(D_1, T_0 + \Delta T_{s1}, T_{Ms1})(R_{m1} - R_1) - m_{31}]R_1 \\
\Delta \dot{T}_{a1} = C_{i-a1}(R_f(S_1) - f b_1 \cdot \Delta T_{a1}) \\
\Delta \dot{T}_{s1} = C_{i-s1}(R_f(S_1) - f b_2 \cdot \Delta T_{s1})
\end{cases} \quad (13)$$

где все обозначения соответствуют обозначениям системы (10), а к именам переменных и параметров второй экотематической системы добавился индекс 1. Кроме того, появилась константа скорости обмена углекислым газом между экосистемами – V_{ex} .

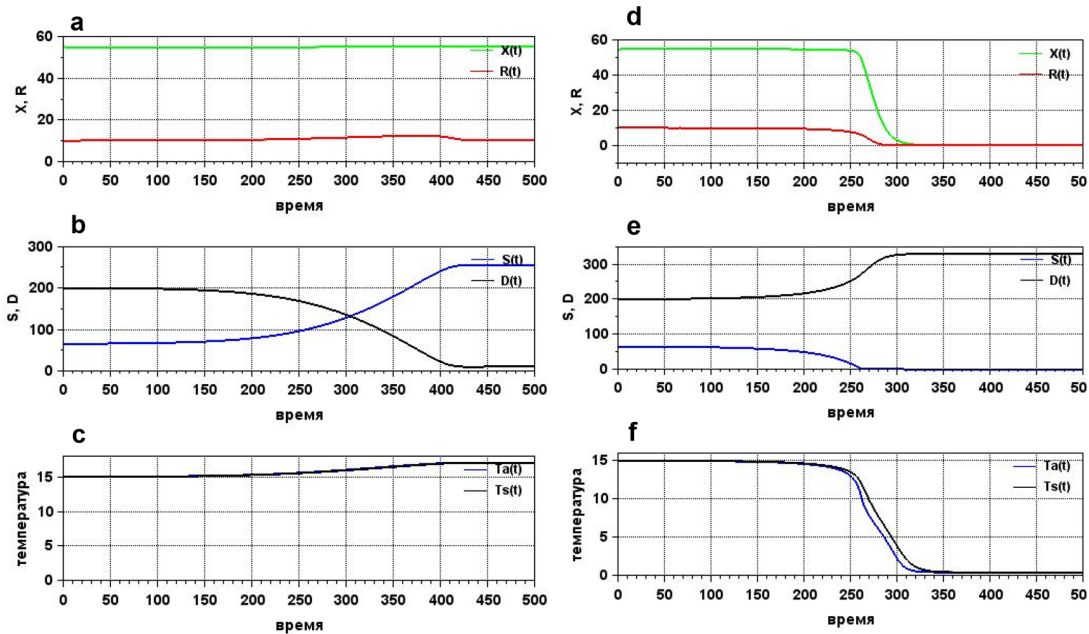


Рис. 6. Реакция модели на малые возмущения различной направленности при значениях параметров: $S_0=65$, $X_0=55$, $D_0=200$, $R_0=10$, $X_m=60$, $R_m=50$, $K_1=30$, $K_3=10$, $\gamma_3=0.5$, $T_{del}=3$. В сценарии, показанном на графиках **a**, **b** и **c** (левый столбец), произошел переход углерода из детрита (график $D(t)$) в атмосферу (график $S(t)$) почти без изменения растительности и редуцентов (графики $X(t)$ и $R(t)$), сопровождающийся ростом температуры на 3 градуса. В сценарии, показанном на графиках **d**, **e** и **f**, происходит обратный процесс с переходом углекислого газа из атмосферы в детрит и резкое падение средней температуры до 0 (фактически ледниковый период)

Fig. 6. The model's response to small perturbations of various directions at the values of the parameters: $S_0=65$, $X_0=55$, $D_0=200$, $R_0=10$, $X_m=60$, $R_m=50$, $K_1=30$, $K_3=10$, $\gamma_3=0.5$, $T_{del}=3$. In the scenario shown in graphs **a**, **b**, and **c** (left-hand column), carbon was transferred from detritus (graph $D(t)$) to the atmosphere (graph $S(t)$) with almost no change in vegetation and reducing agents (graphs $X(t)$ and $R(t)$), accompanied by a temperature increase of 3 degrees. In the scenario shown in graphs **d**, **e**, and **f**, the reverse process occurs with the transition of carbon dioxide from the atmosphere to detritus and a sharp drop in average temperature to 0 (actually an ice age)

Оценка устойчивости модели

Оценим с помощью кругов Гершгорина, как влияет на устойчивость модели взаимодействие двух систем друг с другом и с атмосферой большой биосферы. Мы не будем расписывать полностью МЛС, а пропишем те добавки, которые влияют на устойчивость первой системы (14).

В первую очередь у самого первого диагонального элемента появилось еще два слагаемых со знаком «минус», что сдвигает центр круга глубже в отрицательную полуплоскость. Однако появление обмена со второй экоклиматической системой приводит к появлению еще одного недиагонального слагаемого в первом столбце, что соответствует увеличению радиуса круга на величину V_{ex} . То есть обмен с другой экоклиматической системой не влияет на локализацию собственных значений, связанных с первым кругом.

Другое дело – обмен с атмосферой остальной биосферы. Увеличение интенсивности обмена с внешним атмосферным пулом смещает центр соответствующего круга Гершгорина вглубь отрицательной полуплоскости и, согласно нашей гипотезе, может привести к повышению устойчивости системы.

$$J = \begin{pmatrix} -\frac{V_p K_1}{S_0(K_1 + S_0)} - V - V_{ex} & -\frac{V_p(X_m - 2X_0)}{(X_m - X_0)X_0} & -\frac{V_p K_3}{D_0(K_3 + D_0)} & \frac{V_p(R_m - 2R_0)}{(R_m - R_0)R_0} & -\frac{2V_p(T_{ma} - T_a)}{(2T_{ma} - T_a)T_a} & \frac{2V_p(T_{ma} - T_s)}{(2T_{ma} - T_s)T_s} & V_{ex} \\ \frac{V_p K_1}{S_0(K_1 + S_0)} & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & 0 \\ 0 & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & 0 \\ 0 & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & 0 \\ \frac{C_a F}{S_0} & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & 0 \\ \frac{C_s F}{S_0} & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & 0 \\ V_{ex} & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & -\frac{V_{pl} K_{11}}{S_{01}(K_{11} + S_{01})} - V - V_{ex} \end{pmatrix}. \quad (14)$$

Ниже будут продемонстрированы особенности поведения объединенной системы, полученные в вычислительных экспериментах. Цель этих экспериментов заключается в проверке возможности проявления специфических эффектов взаимодействия экосистем через газовую среду.

Вычислительные эксперименты

На рисунке 7 показано наличие автоколебательных режимов у экоклиматических систем с несколько различающимися (для наглядности) параметрами, при отсутствии обмена между системами и остальной атмосферой. Включение обмена между экосистемами – $V_{ex} > 0$ не оказывает никакого заметного влияния на динамику подсистем до значений, выходящих за реалистичные значения.

В то же время включение обмена с остальной атмосферой полностью гасит автоколебания уже при значении $V = 0,0005$.

Несколько иная картина взаимного влияния экоклиматических систем получена при исследовании процесса переключения системы из текущего стационарного состояния в одно из двух устойчивых, продемонстрированное на рис. 6. На рис. 8А показана динамика двух подсистем при отсутствии взаимодействия между ними и с остальной биосферой. Включение обмена между подсистемами приводит к существенному изменению динамики второй подсистемы (рис. 8Б) начиная с $V_{ex} = 0,001$. Можно отметить интенсивный обмен углекислым газом между подсистемами, что видно по динамике биогенов. В то же время включение обмена с остальной атмосферой

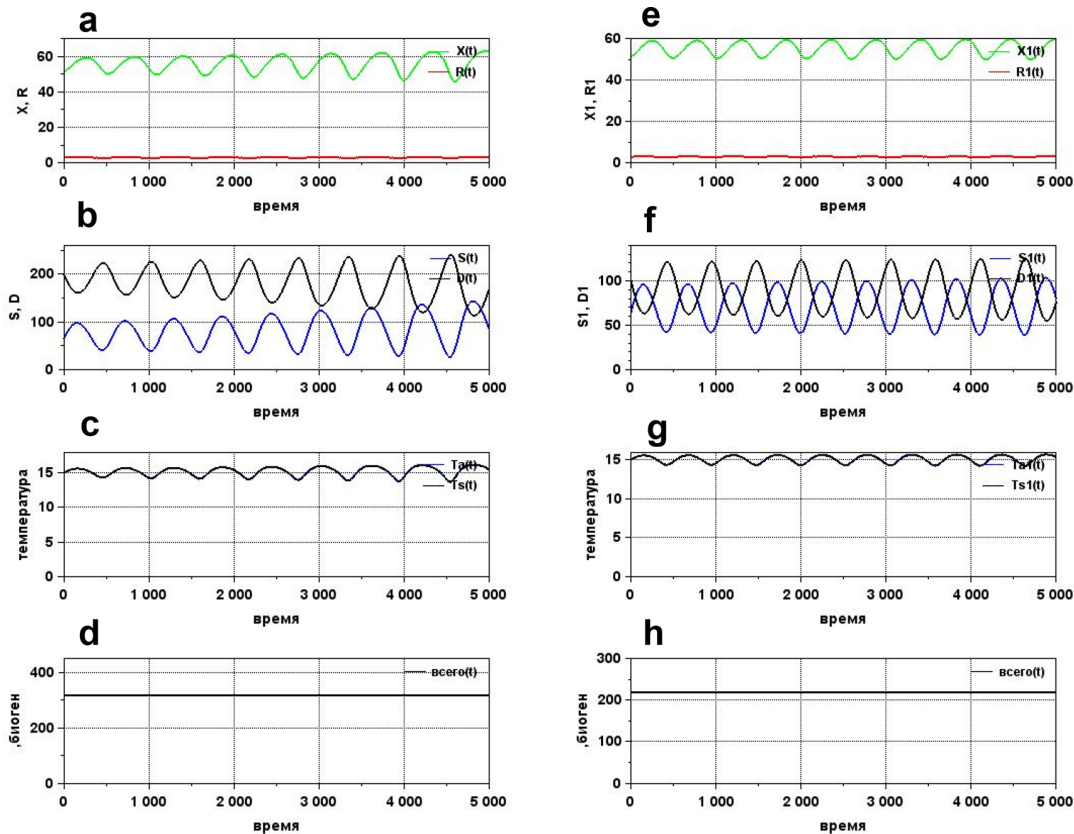


Рис. 7. Динамика переменных двух взаимодействующих региональных экосистем. Первой экосистеме соответствуют графики с **a** по **d**, второй – с **e** по **h**. На графиках **d** и **h** показано общее количество углерода в соответствующей экосистеме. Значения параметров: $S_0=65$, $X_0=55$, $D_0=200$, $R_0=3$, $X_m=825$, $R_m=8$, $K_1=3$, $K_3=2$, $T_{del}=3$, $S_{01}=65$, $X_{01}=55$, $D_{01}=100$, $R_{01}=3$, $X_{m1}=935$, $R_{m1}=7$, $K_{11}=3$, $K_{31}=2$, $T_{del1}=3$, $V_{ex}=0$, $V=0$

Fig. 7. Dynamics of variables of two interacting regional ecosystems. Graphs **a** to **d** correspond to the first ecosystem, and graphs **e** to **h** correspond to the second ecosystem. Graphs **d** and **h** show the total amount of carbon in the respective ecosystem. Parameter values: $S_0=65$, $X_0=55$, $D_0=200$, $R_0=3$, $X_m=825$, $R_m=8$, $K_1=3$, $K_3=2$, $T_{del}=3$, $S_{01}=65$, $X_{01}=55$, $D_{01}=100$, $R_{01}=3$, $X_{m1}=935$, $R_{m1}=7$, $K_{11}=3$, $K_{31}=2$, $T_{del1}=3$, $V_{ex}=0$, $V=0$

с константой скорости $V \geq 0,0017$ полностью гасит переключения.

Интересно, что взаимодействие близких по массовым показателям подсистем, при котором в одной из них присутствуют релаксационные автоколебания, имеет сценарий, отличный от имеющего место с динамикой систем из рис. 7. Так, исходно несвязанные подсистемы демонстрировали кардинально различающуюся динамику (рис. 9А), но после включения взаимодействия ($V_{ex}=0,01$) в подсистемах установился идентичный, далекий от релаксационного, колебательный режим

(рис. 9Б). Подключение остальной атмосферы с константой скорости обмена $V=0,001$ приводит к полному гашению автоколебаний.

Обсуждение

Данная статья имеет несколько необычное построение, связанное со смешением жанров. С одной стороны, она посвящена разработке подхода, который бы позволял проводить анализ устойчивости достаточно сложных моделей природных экосистем и биосферы. Этот подход опирается на данные наблюдений реальных экосистем и че-

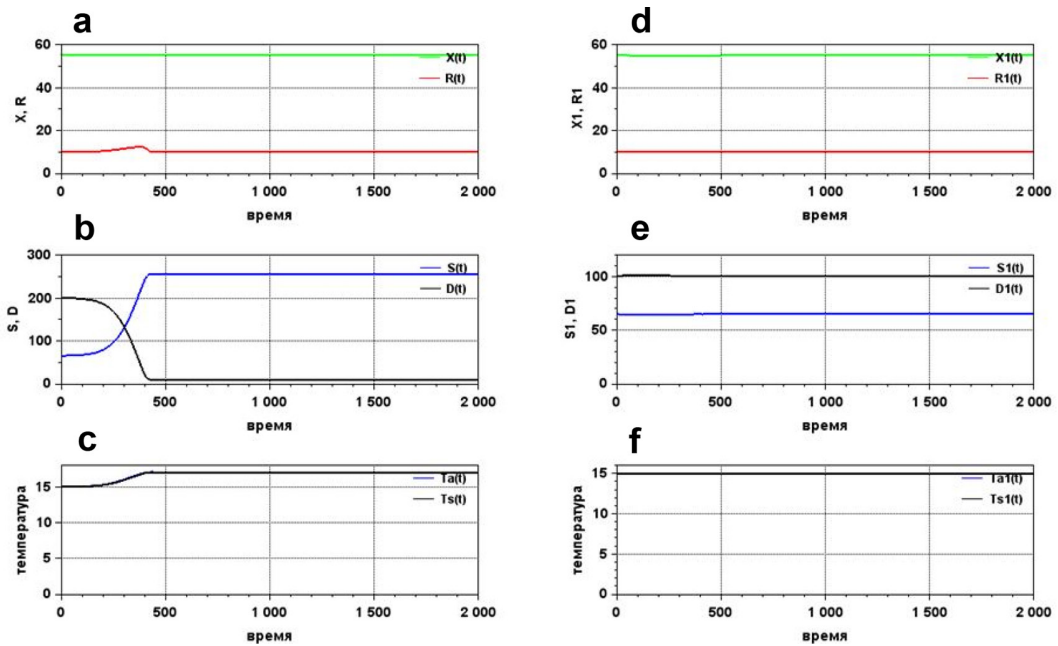


Рис. 8А. Случай отсутствия взаимосвязей между экосистемами и остальной биосферой. Динамика первой экосистемы показана на графиках **a**, **b** и **c**, второй – на графиках **d**, **e** и **f**. Значения параметров: $S_0=65$, $X_0=55$, $D_0=200$, $R_0=10$, $X_m=60$, $R_m=50$, $K_1=30$, $K_3=10$, $T_{del}=3$, $S_{01}=65$, $X_{01}=55$, $D_{01}=100$, $R_{01}=10$, $X_{m1}=165$, $R_{m1}=25$, $K_{11}=30$, $K_{31}=10$, $T_{del1}=3$, $V_{ex}=0$, $V=0$

Fig. 8A. The case of no interconnections between ecosystems and the rest of the biosphere. The dynamics of the first ecosystem is shown in graphs **a**, **b**, and **c**, and the dynamics of the second is shown in graphs **d**, **e**, and **f**. Parameter values: $S_0=65$, $X_0=55$, $D_0=200$, $R_0=10$, $X_m=60$, $R_m=50$, $K_1=30$, $K_3=10$, $T_{del}=3$, $S_{01}=65$, $X_{01}=55$, $D_{01}=100$, $R_{01}=10$, $X_{m1}=165$, $R_{m1}=25$, $K_{11}=30$, $K_{31}=10$, $T_{del1}=3$, $V_{ex}=0$, $V=0$

рез предположение о стационарности текущего состояния системы дает возможность обойти технически сложный вопрос вычисления стационарного состояния сложной нелинейной системы обыкновенных дифференциальных уравнений. Это предположение позволяет сделать прямой шаг к вычислению матрицы Якоби, поскольку производные без особых сложностей вычисляются для большинства функций. Более того, выражение части параметров модели через стационарные состояния и известные данные об интенсивности процессов позволяют существенно упростить вычисляемые выражения, что и продемонстрировано в статье.

Следующим приемом, позволяющим оценить устойчивость модели без прямо-

го расчета собственных значений, является использование кругов Гершгорина (Хорн, Джонсон, 1989). Этот метод очень часто не дает однозначного ответа о знаке действительной части собственных значений, он только указывает их локализацию на комплексной плоскости. Но зато этот метод позволяет оценить, при каких значениях параметров модели шансы получить устойчивую систему максимальны, а при каких минимальны. При этом вклад тех или других модификаций исходной модели на устойчивость можно увидеть наглядно, что тоже продемонстрировано в статье.

Вот эта неопределенность в определении собственных значений, когда они могут располагаться где угодно в объединении всех кругов Гершгорина, побуждает, на фоне

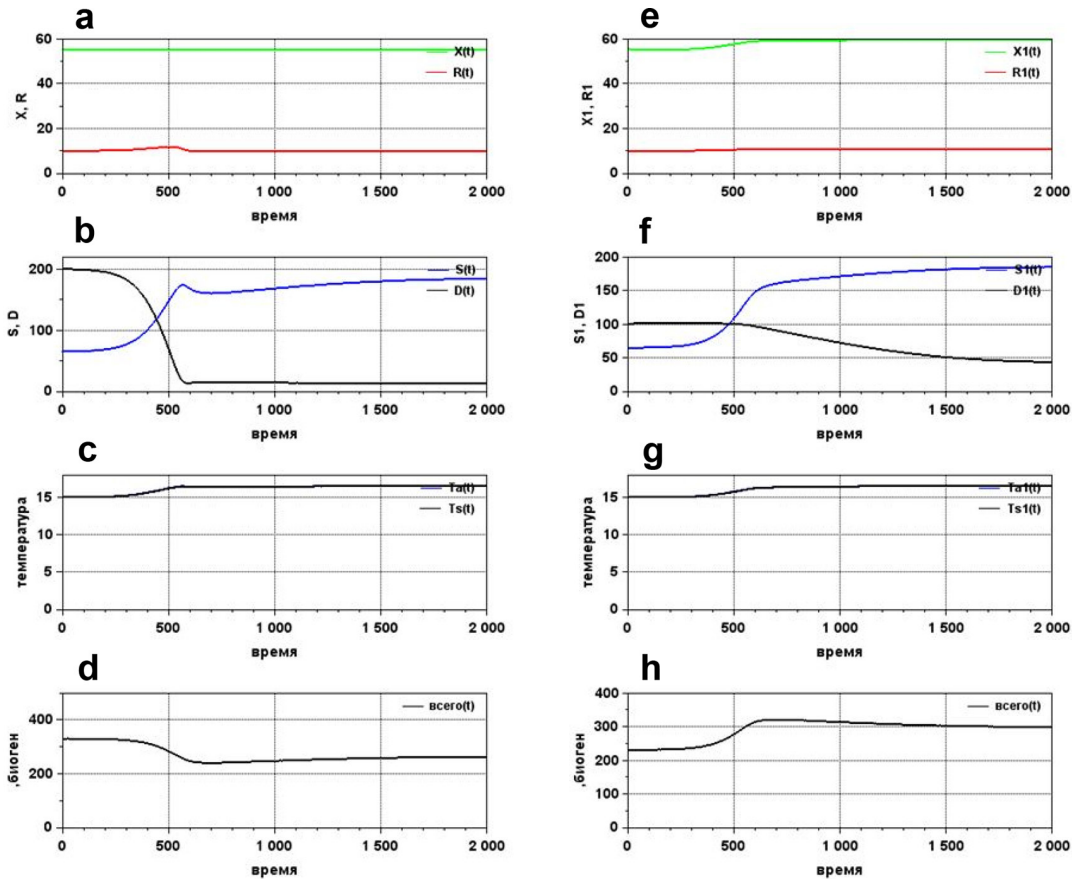


Рис. 8Б. Случай наличия потока углерода между экосистемами. Динамика первой экосистемы приведена на графиках с **a** по **d**, второй – с **e** по **h**. На графиках **d** и **h** наблюдается изменение общей концентрации углерода в экосистемах, обусловленное взаимодействиями с биосферой. Константа скорости обмена между системами $V_{ex}=0,001$. Остальные параметры идентичны рис. 8А

Fig. 8B. The case of carbon flux between ecosystems. The dynamics of the first ecosystem is shown in graphs **a** to **d**, the second – from **e** to **h**. Graphs **d** and **h** show a change in the total carbon concentration in ecosystems due to interactions with the biosphere. The exchange rate constant between the systems is $V_{ex}=0.001$. The remaining parameters are identical to those in Fig. 8A

строгой привязки к реальным данным, погрузиться в вычислительные эксперименты с широкодиапазонной вариативностью «подгоночных» параметров, чтобы выяснить, какие динамические режимы возможны в исследуемой системе. И на этом этапе мы переходим к концептуальному рассмотрению свойств исследуемой системы с целью выяснить, какие динамические режимы возможны в принципе, включая в рассмотрение и большие временные масштабы. Поэтому от этих вычислительных экспериментов не нужно

ожидать моделирования конкретной динамики региональных экоклиматических систем – эти вычислительные эксперименты предназначены для определения рамки возможных динамических режимов и условий их возникновения.

Тем не менее в ходе этого концептуального рассмотрения мы получаем в первом приближении представление о значимости взаимодействия экосистем через воздушную среду, а также предварительный ответ на вопрос о необходимости учета этого, так

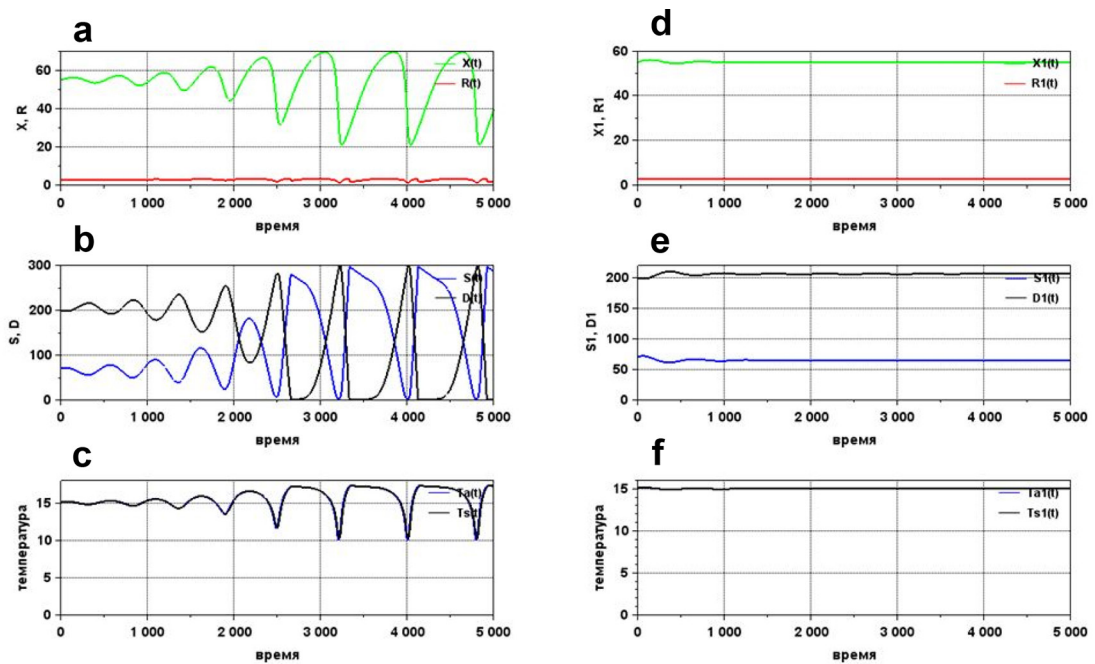


Рис. 9А. Колебания в одной из региональных экосистем (графики а по е) при отсутствии взаимодействия между экосистемами. Значения параметров: $S_0=65$, $X_0=55$, $D_0=200$, $R_0=3$, $X_m=1100$, $R_m=8$, $K_1=3$, $K_3=2$, $T_{del}=3$, $S_{01}=65$, $X_{01}=55$, $D_{01}=200$, $R_{01}=3$, $X_{m1}=550$, $R_{m1}=8$, $K_{11}=5$, $K_{31}=3$, $T_{del1}=3$, $V_{ex}=0$, $V=0$

Fig. 9A. Fluctuations in one of the regional ecosystems (graphs a to e) in the absence of interaction between ecosystems. Parameter values: $S_0=65$, $X_0=55$, $D_0=200$, $R_0=3$, $X_m=1100$, $R_m=8$, $K_1=3$, $K_3=2$, $T_{del}=3$, $S_{01}=65$, $X_{01}=55$, $D_{01}=200$, $R_{01}=3$, $X_{m1}=550$, $R_{m1}=8$, $K_{11}=5$, $K_{31}=3$, $T_{del1}=3$, $V_{ex}=0$, $V=0$

сказать, латерального взаимодействия региональных экосистем.

В целом можно заключить, что взаимодействие между региональными экосистемами через атмосферу в общем случае оказывает незначительное влияние на их динамику, причем характер этого влияния на данном этапе изучения плохо поддается прогнозам. В то же время взаимодействие с остальной атмосферой оказывает существенное влияние на динамику модели региональной экосистемы. Причем это влияние соответствует аналитическому прогнозу на основе кругов Гершгорина.

Заключение

1. Предложен набросок комплексной методики построения и анализа эколого-климатических моделей средней сложности,

и на конкретном примере продемонстрирована ее работоспособность. Методика заключается в «навязывании» модели стационарного состояния по данным наблюдений и подстройку параметров модели для обеспечения этого стационарного состояния.

2. Согласно предложенной модели наибольшая устойчивость экосистемы ожидается при стационарных значениях биомассы равных половине предельной емкости среды. Наоборот, если стационарные значения близки к предельным значениям емкости среды, то это может привести систему в нестабильное состояние, чреватое резкими переключениями. В свою очередь, если стационарные значения существенно меньше половины предельной емкости среды, то в системе может возникнуть колебательный режим.

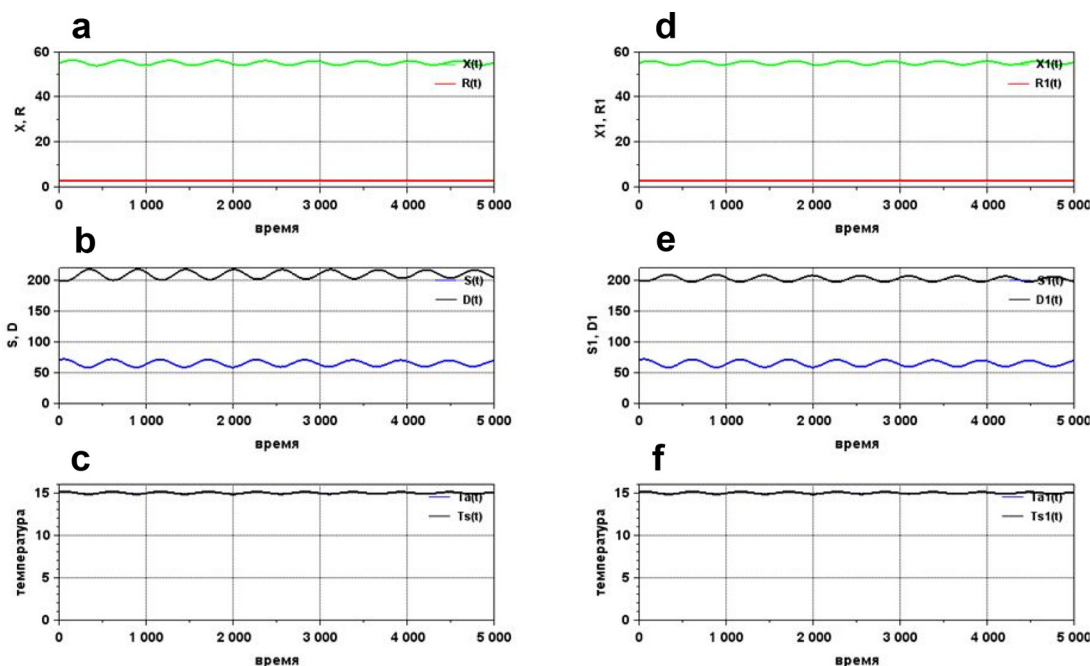


Рис. 9Б. Гашение колебаний в экосистеме (графики с а по е) за счет наличия связи с соседней (графики с d по f) константой скорости обмена $V_{ex}=0,01$. Параметры систем соответствуют рис. 9А

Fig. 9B. Damping of fluctuations in an ecosystem (graphs a to c) due to the presence of a connection with a neighboring one (graphs d to f) with a constant exchange rate $V_{ex}=0.01$. The system parameters correspond to those in Fig. 9A

3. Аналитически и в вычислительных экспериментах показано, что взаимодействие с внешним атмосферным пулом стабилизирует систему и практически исключает возникновение автоколебательных режимов и пороговых переключений.

4. В то же время из аналитических оценок и вычислительных экспериментов следует, что взаимодействие экоклиматических систем через общий воздушный пул может приводить к различным последствиям — от полного отсутствия какого-либо эффекта до гашения релаксационных колебаний.

Список литературы / References

Барцев С. И., Дегерменджи А. Г., Ерохин Д. В. (2005) Глобальная минимальная модель многолетней динамики углерода в биосфере. *Доклады Академии наук*, 401(2): 233–237 [Bartsev S. I., Degermendzhi A. G., Erokhin D. V. (2005) Global minimal model of long-term carbon dynamics in the biosphere. *Doklady Earth Sciences*, 401(2): 326–329]

Дворников М. Г., Саксонов С. В., Букина Л. А. (2022) Воздействие млекопитающих при кормодобывании и вытаптывании растительности в таежных и лесостепных природных и природно-антропогенных комплексах Предуралья и Урала. *Вестник Российского университета дружбы народов. Серия: Экология и безопасность жизнедеятельности*, 30(1): 28–44 [Dvornikov M. G., Saxonov S. V., Bukina L. A. (2022) Impact of mammals during foraging and trampling of vegetation in the taiga and forest-steppe natural and natural-anthropogenic complexes

of the Pre-Urals and Urals. *RUDN Journal of Ecology and Life Safety* [Vestnik Rossiiskogo universiteta druzhby narodov. Seriya: Ekologiya i bezopasnost' zhiznedeyatel'nosti], 30(1): 28–44 (in Russian)]

Кондратьев К. Я., Крапивин В. Ф. (2004) *Моделирование глобального круговорота углерода*. Москва, Физматлит, 336 с. [Kondratiev K. Y., Krapivin V. F. (2004) *Modeling of global carbon cycle*. Moscow, Fizmatlit, 336 p. (in Russian)]

Свирижев Ю. М., Логофет Д. О. (1978) *Устойчивость биологических сообществ*. Москва, Наука, 352 с. [Svirezhev Y. M., Logofet D. O. (1978) *Stability of biological societies*. Moscow, Nauka, 352 p. (in Russian)]

Тарко А. М. (2005) *Антропогенные изменения глобальных биосферных процессов. Математическое моделирование*. Москва, Физматлит, 232 с. [Tarko A. M. (1987) *Anthropogenic changes of global biosphere processes. Mathematical modeling*. Moscow, Fizmatlit, 232 p. (in Russian)]

Тютюнов Ю. В., Титова Л. И. (2018) От Лотки-Вольтерра к Ардити-Гинзбургу: 90 лет эволюции трофических функций. *Журнал общей биологии*, 79(6): 428–448 [Tyutyunov Y. V., Titova L. I. (2020) From Lotka–Volterra to Arditi–Ginzburg: 90 years of evolving trophic functions. *Biology Bulletin Reviews*, 10(3): 167–185]

Хорн Р., Джонсон Ч. (1989) *Матричный анализ*. Москва, Мир, 655 с. [Horn R., Johnson C. (1989) *Matrix analysis*. Moscow, Mir, 655 p. (in Russian)]

Abbot D. S., Tziperman E. (2008) A high-latitude convective cloud feedback and equable climates. *Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society*, 134(630): 165–185

Bartsev S. I., Degermendzhi A. G., Erokhin D. V. (2008) Principle of the worst scenario in the modelling past and future of biosphere dynamics. *Ecological Modelling*, 216(2): 160–171

Brovkin V., Sitch S., Von Bloh W., Claussen M., Bauer E., Cramer W. (2004) Role of land cover changes for atmospheric CO₂ increase and climate change during the last 150 years. *Global Change Biology*, 10(8): 1253–1266

Cheng W., Dan L., Deng X., Feng J., Wang Y., Peng J., Tian J., Qi W., Liu Z., Zheng X., Zhou D., Jiang S., Zhao H., Wang X. (2022) Global monthly gridded atmospheric carbon dioxide concentrations under the historical and future scenarios. *Scientific Data*, 9: 83

D'Andrea F., Provenzale A., Vautard R., De Noblet-Decoudre N. (2006) Hot and cool summers: Multiple equilibria of the continental water cycle. *Geophysical Research Letters*, 33(24): L24807

Ives A. R., Carpenter S. R. (2007) Stability and diversity of ecosystems. *Science*, 317(5834): 58–62

Gifford R. M. (2003) Plant respiration in productivity models: conceptualisation, representation and issues for global terrestrial carbon-cycle research. *Functional Plant Biology*, 30(2): 171–186

Jain C. D., Singh V., Raj S. T. A., Madhavan B. L., Ratnam M. V. (2021) Local emission and long-range transport impacts on the CO, CO₂, and CH₄ concentrations at a tropical rural site. *Atmospheric Environment*, 254: 118397

Jerez S., López-Romero J. M., Turco M., Jiménez-Guerrero P., Vautard R., Montávez J. P. (2018) Impact of evolving greenhouse gas forcing on the warming signal in regional climate model experiments. *Nature Communications*, 9: 1304

Morales-Erosa A. J., Reyes-Reyes J., Astorga-Zaragoza C. M., Osorio-Gordillo G. L., García-Beltrán C. D., Madrigal-Espinosa G. (2023) Growth modeling approach with the Verhulst coexistence dynamic properties for regulation purposes. *Theory in Biosciences*, 142(3): 221–234

- Nordling K., Korhonen H., Räisänen J., Partanen A.-I., Samset B.H., Merikanto J. (2021) Understanding the surface temperature response and its uncertainty to CO₂, CH₄, black carbon, and sulfate. *Atmospheric Chemistry and Physics*, 21(19): 14941–14958
- Nowak R.S., Ellsworth D.S., Smith S.D. (2004) Functional responses of plants to elevated atmospheric CO₂—do photosynthetic and productivity data from FACE experiments support early predictions? *New Phytologist*, 162(2): 253–280
- Olonscheck D., Schurer A.P., Lücke L., Hegerl G.C. (2021) Large-scale emergence of regional changes in year-to-year temperature variability by the end of the 21st century. *Nature Communications*, 12: 7237
- Skinner C.B., Poulsen C.J., Mankin J.S. (2018) Amplification of heat extremes by plant CO₂ physiological forcing. *Nature Communications*, 9: 1094
- Stainforth D.A., Aina T., Christensen C., Collins M., Faull N., Frame D.J., Kettleborough J.A., Knight S., Martin A., Murphy J.M., Piani C., Sexton D., Smith L.A., Spicer R.A., Thorpe A.J., Allen M.R. (2005) Uncertainty in predictions of the climate response to rising levels of greenhouse gases. *Nature*, 433(7024): 403–406
- Van Groenigen K.J., Osenberg C.W., Hungate B.A. (2011) Increased soil emissions of potent greenhouse gases under increased atmospheric CO₂. *Nature*, 475(7355): 214–216
- Verhulst P.F. (1838) Notice sur la loi que la population suit dans son accroissement. *Correspondence Mathématique et Physique*, 10: 113–121
- Wang G., Li F., Peng Y., Yu J., Zhang D., Yang G., Fang K., Wang J., Mohammad A., Zhou G., Yang Y. (2019) Responses of soil respiration to experimental warming in an alpine steppe on the Tibetan Plateau. *Environmental Research Letters*, 14(9): 094015
- Wu T., Hu A., Gao F., Zhang J., Meehl G.A. (2019) New insights into natural variability and anthropogenic forcing of global/regional climate evolution. *npj Climate and Atmospheric Science*, 2: 18
- Zhang Q., Katul G.G., Oren R., Daly E., Manzoni S., Yang D. (2015) The hysteresis response of soil CO₂ concentration and soil respiration to soil temperature. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 120(8): 1605–1618
- Zhao J., Li G., Cui W., Cao Q., Zhang H. (2019) Important evidence of constant low CO₂ windows and impacts on the non-closure of the greenhouse effect. *Scientific Reports*, 9: 5033