

**ВЕСТНИК
ТОМСКОГО
ГОСУДАРСТВЕННОГО
УНИВЕРСИТЕТА
БИОЛОГИЯ**

Tomsk State University Journal of Biology

Научный журнал

2023

№ 61

Зарегистрирован в Федеральной службе по надзору в сфере
массовых коммуникаций, связи и охраны культурного наследия
(свидетельство о регистрации ПИ № ФС 77-29499 от 27 сентября 2007 г.)

Подписной индекс в объединённом каталоге «Пресса России» 44024

Журнал включен в «Перечень рецензируемых научных изданий, в которых
должны быть опубликованы основные научные результаты диссертаций
на соискание ученой степени кандидата наук, на соискание ученой
степени доктора наук» Высшей аттестационной комиссии



Учредитель – Томский государственный университет

Научный журнал «Вестник Томского государственного университета. Биология» публикует результаты завершённых оригинальных исследований (теоретические и экспериментальные статьи) в различных областях современной биологии, ранее нигде не публиковавшиеся и не представленные к публикации в другом издании; публикуются описания принципиально новых методов исследований, обзорные статьи по отдельным проблемам. Основные требования к представляемым рукописям: новизна и обоснованность фактического материала, ясность, сжатость изложения, воспроизводимость экспериментальных данных. Решение о публикации принимается редколлегией после рецензирования, учитывая соответствие материала тематике журнала, актуальность проблемы, научную и практическую новизну и значимость, профессионализм выполнения работы. Принимаются статьи на русском и английском языках. Средний срок публикации 3–6 месяцев. Журнал выходит ежеквартально. Публикации осуществляются на некоммерческой основе. Все опубликованные материалы находятся в свободном доступе.

Индексируется: SCOPUS; Web of Science (Biological Abstracts, BIOSIS Previews, Emerging Sources Citation Index, Zoological Record, RSCI); Google Scholar; eLIBRARY.RU; CYBERLENINKA. Внесён в Ulrich's Periodicals Directory.

Адрес издателя и редакции: 634050, г. Томск, пр. Ленина, 36, Национальный исследовательский Томский государственный университет, Биологический институт; сайт: <http://journals.tsu.ru/biology/>

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

Воробьев Д.С. – гл. редактор (Томский государственный университет, Томск, Россия)
Покровский О.С. – зам. гл. редактора (Национальный центр научных исследований, Тулуза, Франция)
Баранова О.Г. – отв. редактор (Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург, Россия)
Бобровский М.В. – отв. редактор (Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН, Пушкино, Россия)
Громовых Т.И. – отв. редактор (Московский политехнический университет, Москва, Россия)
Денисов Е.В. – отв. редактор (НИИ онкологии Томского НИМЦ РАН, Томск, Россия)
Дорогина О.В. – отв. редактор (Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, Новосибирск, Россия)
Зверев А.А. – отв. редактор (Томский государственный университет, Томск, Россия)
Иванов Ю.В. – отв. редактор (Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН, Москва, Россия)
Кулижский С.П. – отв. редактор (Томский государственный университет, Томск, Россия)
Лойко С.В. – отв. редактор (Томский государственный университет, Томск, Россия)
Тарасов В.В. – отв. редактор (Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург, Россия)
Шефтель Б.И. – отв. редактор (Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Россия)
Чернова О.Д. – отв. секретарь (Томский государственный университет, Томск, Россия)
E-mail: biotsu@rambler.ru, biotsu@mail.ru
Волокитина А.В. (Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, Красноярск); **Воробьев Д.С.** (Томский государственный университет, Томск); **Дюкарев А.Г.** (Институт мониторинга и климатических систем РАН, Томск); **Кривец С.А.** (Институт мониторинга и климатических систем РАН, Томск); **Минеева Н.М.** (Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, пос. Борок); **Штерншис М.В.** (Всероссийский научно-исследовательский институт биологической защиты растений, Краснодар)

РЕДАКЦИОННЫЙ СОВЕТ

Александровский А.Л. (Институт географии РАН, Москва, Россия); **Ананьева Н.Б.** (Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия); **Афтанас Л.И.** (НИИ физиологии и экспериментальной медицины СО РАМН, Новосибирск, Россия); **Васильев В.П.** (Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Россия); **Васильева Е.Д.** (Зоомузей МГУ, Москва, Россия); **Дюбуа А.** (Национальный музей естественной истории, Париж, Франция); **Зеллер Б.** (Национальный институт агрономических исследований, Нанси, Франция); **Зипченко Т.Д.** (Институт экологии Волжского бассейна РАН, Тольятти, Россия); **Кингма Г.** (Маастрихтский университет, Маастрихт, Нидерланды); **Крюков В.Ю.** (Институт систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск, Россия); **Кузнецов Вл.В.** (Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН, Москва, Россия); **Лодыгин Е.Д.** (Институт биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН, Коми научный центр УрО РАН, Сыктывкар, Россия); **Лупашин В.В.** (Университет Арканзаса медицинских наук, Арканзас, США); **Максимов Т.Х.** (Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН, Якутск, Россия); **Носов А.М.** (Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва, Россия); **Оленников Д.Н.** (Институт общей и экспериментальной биологии СО РАН, Улан-Удэ, Россия); **Пердигес А.** (Национальный Музей естественных наук, Мадрид, Испания); **Смирнова О.В.** (Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН, Москва, Россия); **Соколова Ю.Я.** (Университет Луизианы, Батон Руж, Луизиана, США); **Степанов В.А.** (НИИ медицинской генетики Томского НЦ СО РАМН, Томск, Россия); **Торчик В.И.** (Центральный ботанический сад НАН Беларуси, Минск, Беларусь); **Шарахов И.В.** (Политехнический университет Вирджинии, Вирджиния, США)

Издательство: Издательство Томского государственного университета. Редактор Н.А. Афанасьева; редактор-переводчик В.В. Воздвиженский; оригинал-макет А.И. Лелююр; дизайн обложки Л.Д. Кривонова

Подписано в печать 23.08.2023 г. Формат 70×108¹/₁₆. Усл. печ. л. 12,1. Тираж 50 экз. Заказ № 5548. Цена свободная.

Дата выхода в свет 13.09.2023 г.

Журнал отпечатан на полиграфическом оборудовании Издательства ТГУ. 634050, Ленина, 36, Томск, Россия. Тел. 8+(382-2)-52-98-49. Сайт: <http://publish.tsu.ru>. E-mail: rio.tsu@mail.ru

**About *Vestnik Tomskogo Gosudarstvennogo Universiteta. Biologiya* =
Tomsk State University Journal of Biology**

Founder – Tomsk State University

Tomsk State University Journal of Biology is a quarterly international and peer-reviewed scientific journal publishing the results of the completed experimental research, reviews and novel methods of research in Agricultural & Biological Sciences on the basis of its originality, importance, scientific character, validity, precision and clarity. The Journal is intended for a broad range of scientists and experts in biology, agriculture and ecology.

The editorial board of the *Tomsk State University Journal of Biology* commits to the internationally accepted principles of publication ethics expressed.

International standard serial edition number: EISSN 2311-2077, ISSN 1998-8591

Language: Russian, English

Publications are on non-commercial basis (FREE)

Open access

Publication timeframe: 3-6 months

All manuscripts are to be reviewed: double blind peer review (2-10-weeks)

Abstracting and Indexing: SCOPUS; Web of Science (Biological Abstracts, BIOSIS Previews, Emerging Sources Citation Index, Zoological Record, RSCI); Google Scholar; eLIBRARY.RU; CYBERLENINKA; Ulrich's Periodicals Directory

Contact the Journal

Tomsk State University, Institute of Biology, 36 Lenin Ave., Tomsk 634050, Russian Federation
<http://journals.tsu.ru/biology/en/>

EDITORIAL COUNCIL

Vorobiev DS - Editor-in-Chief, Tomsk State University, Tomsk, Russia

Pokrovsky OS - Co Editor-in-Chief, National Centre for Scientific Research, Toulouse, France

Baranova OG - Editor, Komarov Botanical Institute, RAS, St. Petersburg, Russia

Bobrovsky MV - Editor, Institute of Physicochemical and Biological Problems in Soil Science, RAS, Pyshchino, Russia

Gromovyykh TI - Editor, Moscow Polytechnic University, Moscow, Russia

Denisov EV - Editor, Cancer Research Institute of Tomsk NRMC, Tomsk, Russia

Dorogina OV - Editor, Central Siberian Botanical Garden SB RAS, Novosibirsk, Russia

Zverev AA - Editor, Tomsk State University, Tomsk, Russia

Ivanov Yu V - Editor, Timiryazev Institute of Plant Physiology, RAS, Moscow, Russia

Kulizhskiy SP - Editor, Tomsk State University, Tomsk, Russia

Loyko SV - Editor, Tomsk State University, Tomsk, Russia

Tarasov VV - Editor, Institute of Plant and Animal Ecology, RAS, Yekaterinburg, Russia

Sheftel BI - Editor, AN Severtsov Institute of Ecology and Evolution, RAS, Moscow, Russia

Chernova OD - Associate Editor, Tomsk State University, Tomsk, Russia

biojournalsu@gmail.com, biotsu@mail.ru

Volokitina AV (Sukachev Institute of Forest, SB RAS, Krasnoyarsk, Russia); **Dukarev AG** (Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems, SB RAS, Tomsk, Russia); **Krivets SA** (Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems, SB RAS, Tomsk, Russia); **Mineeva NM** (Papanin Institute for Biology of Inland Waters, RAS, Borok, Russia); **Shternshis MV** (All-Russian Research Institute of Biological Plant Protection, Krasnodar, Russia)

EDITORIAL BOARD [In Russian Alphabetical order]

Alexandrovskiy AL, Institute of Geography RAS (Moscow, Russia); **Ananjeva NB**, Zoological Institute RAS (St. Petersburg, Russia); **Aftanas LI**, State Research Institute of Physiology SB RAMS (Novosibirsk, Russia); **Vasil'ev VP**, A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution RAS (Moscow, Russia); **Vasil'eva ED**, Zoological Museum, MV Lomonosov Moscow State University (Moscow, Russia); **Dubois A**, French National Museum of Natural History (Paris, France); **Zeller B**, French National Institute for Agricultural Research (Nancy, France); **Zinchenko TD**, Institute of Ecology of the Volga River Basin RAS (Togliatti, Russia); **Kingma H**, Maastricht University (Maastricht, Netherlands); **Kryukov VY**, Institute of Systematics and Ecology of Animals SB RAS (Novosibirsk, Russia); **Kuznetsov VIV**, Timiryazev Institute of Plant Physiology RAS (Moscow, Russia); **Lodygin ED**, Institute of Biology of Komi Scientific Centre UB RAS (Syktyvkar, Russia); **Lupashin VV**, University of Arkansas for Medical Sciences (Arkansas, USA); **Maximov TC**, Institute for Biological Problems of the Cryolithozone SB RAS (Yakutsk, Russia); **Nosov AM**, MV Lomonosov Moscow State University (Moscow, Russia); **Olennikov DN**, Institute of General and Experimental Biology SB RAS (Ulan-Ude, Russia); **Perdices A**, National Museum of Natural Sciences (Madrid, Spain); **Smirnova OV**, Center of Ecology and Productivity of Forests RAS (Moscow, Russia); **Sokolova YY**, Louisiana State University (Baton Rouge, Louisiana, USA); **Stepanov VA**, Research Institute of Medical Genetics SB RAMS (Tomsk, Russia); **Torchyk UI**, Central Botanical Garden of the National Academy of Sciences of Belarus (Minsk, Republic of Belarus); **Sharakhov IV**, Virginia Polytechnic Institute and State University (Blacksburg, Virginia, USA).

PUBLISHER: TSU Press (Tomsk State University, Tomsk, Russian Federation). Editor N.A. Afanasieva; Translator/Editor VV Vozdvizhenskij; camera-ready copy AI Leloyur; cover design LD Krivtsova.

Passed for printing 23.08.2023. Format 70×108¹/₁₆. Conventional printed sheets 12,1. Circulation is 50 copies. Orders No 5548. Open price. Date of publication 13.09.2023.

36 Lenin Ave, Tomsk 634050, Russian Federation. Tel. +7 (382-2)-52-98-49. <http://publish.tsu.ru>.

E-mail: rio.tsu@mail.ru

СОДЕРЖАНИЕ

АГРОХИМИЯ И ПОЧВОВЕДЕНИЕ

Бовсун М.А., Нестерова О.В., Семаль В.А., Сакара Н.А., Брикманс А.В., Карпенко Т.Ю., Тарасова Т.С. Влияние внесения биоугля на урожайность сельскохозяйственных культур	6
Кулагина В.И., Грачев А.Н., Шагидуллин Р.Р., Сунгатуллина Л.М., Рязанов С.С., Забелкин С.А. Воздействие совместного внесения биоугля и минеральных азотных удобрений на растения овса посевного и биологические свойства почв	27

БОТАНИКА

Кучеров И.Б., Зверев А.А., Чиненко С.В. Ценоотические позиции гипоарктических видов растений в сообществах таежной зоны Европейской России	45
---	----

ЗООЛОГИЯ

Гашков С.И., Гриньков В.Г. Гнездовая биология западносибирской популяции большой синицы в городских и естественных местообитаниях за 30-летний период	88
--	----

ЭКОЛОГИЯ

Копий В.Г., Тимофеев В.А., Бондаренко Л.В., Подзорова Д.В., Гринцов В.А. Макрозообентос колоний полихеты <i>Ficopomatus enigmaticus</i> (Fauvel, 1923) в районе Керченского пролива (Азово-Черноморский бассейн)	113
Пиркова А.В., Ладыгина Л.В., Щуров С.В. Интенсивность питания самок и самцов рапаны <i>Rapana venosa</i> (Valenciennes, 1846) (Gastropoda, Muricidae) в Чёрном море	134

TABLE OF CONTENTS

AGROCHEMISTRY & SOIL SCIENCE

Bovsun MA, Nesterova OV, Semal VA, Sakara NA, Brikmans AV, Karpenko TYu, Tarasova TS. The effect of applying biochar on crop yields	6
Kulagina VI, Grachev AN, Shagidullin RR, Sungatullina LM, Ryazanov SS, Zabelkin SA. The impact of the joint application of biochar and mineral nitrogen fertilizers on oat plants and the biological properties of soils	27

BOTANY

Kuchеров IB, Zverev AA, Chinenko SV. Phytocoenotical positions of hypoarctic plant species in boreal-forest zone communities of European Russia	45
--	----

ZOOLOGY

Gashkov SI, Grinkov VG. Breeding biology of the Western Siberian Great Tit population in urban and natural habitats over a 30-year period	88
--	----

ECOLOGY

Kopiy VG, Timofeev VA, Bondarenko LV, Podzorova DV, Grintsov VA. Macrozoobenthos of polychaete <i>Ficopomatus enigmaticus</i> (Fauvel, 1923) colonies in the Kerch Strait area (Azov-Black Sea basin)	113
Pirkova AV, Ladygina LV, Shchurov SV. Feeding Intensity of females and males of the veined rapa whelk <i>Rapana venosa</i> (Valenciennes, 1846) (Gastropoda, Muricidae) in the Black Sea	134

АГРОХИМИЯ И ПОЧВОВЕДЕНИЕ

Научная статья
УДК 631.8 (571.63)
doi: 10.17223/19988591/61/1

Влияние внесения биоугля на урожайность сельскохозяйственных культур

Мария Александровна Бовсун¹, Ольга Владимировна Нестерова²,
Виктория Андреевна Семаль³, Николай Андреевич Сакара⁴,
Анастасия Владимировна Брикманс⁵, Татьяна Юрьевна Карпенко⁶,
Татьяна Сергеевна Тарасова⁷

^{1, 2, 3, 5, 6} Дальневосточный федеральный университет, Владивосток, Россия

³ Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты
Восточной Азии ДВО РАН, Владивосток, Россия

^{4, 7} Приморская овощная опытная станция – филиал
Федерального государственного научного учреждения «Федеральный научный
центр овощеводства», Артём, Россия

⁶ Институт химии ДВО РАН, Владивосток, Россия

¹ bovsun.mal@dyfu.ru

² nesterova.ov@dyfu.ru

³ semal.va@dyfu.ru

⁴ nsakara@inbox.ru

⁵ brikmans.av@dyfu.ru

⁶ karpenko.tiu@dyfu.ru

⁷ nsakara@inbox.ru

Аннотация. Биоуголь имеет широкий диапазон применения и множество положительных свойств. Одним из свойств биоугля является его способность влиять на урожайность растений. В работе оценено влияние внесения биоугля из древесных остатков *Betula alba* и его сочетания с минеральными и органическими удобрениями на урожайность сельскохозяйственных культур. Исследование проводилось на агрономогумусовых подбелах юга Приморского края. В качестве экспериментальной площадки было выбрано два поля. На поле № 1 действие внесенного биоугля на урожайность оценивалось в течение двух периодов вегетации на капусте белокочанной и сое в 2018 и 2019 гг. соответственно. На поле № 2 оценивалось влияние биоугля на урожайность столовой свеклы в течение одного периода вегетации 2020 г. Варианты опыта включали контроль, 1 кг/м² биоугля, 3 кг/м² биоугля и сочетания каждого из этих участков с минеральными (300 кг/га N₅₀P₁₂₅K₁₂₅) и органическими (10 т/га) удобрениями. Урожайность измерялась взвешиванием каждого растения с разделением на вилоч, покровные листья и корень для капусты, с разделением на корнеплод и ботву для свеклы и биомассой с квадратного метра сои. Показано, что наибольший прирост урожайности получен для капусты, где внесение только биоугля привело к увеличению урожайности на 111% в дозе 1 кг/м² и на 205% по сравнению с контролем в дозе 3 кг/м². Влияние биоугля на урожайность свеклы показало положительный, но менее выраженный результат по сравнению с влиянием биоугля на урожайность капусты. Влияние биоугля на биомассу сои статистически

отсутствовало. Выявлено, что биоуголь увеличил биомассу зеленой части сои и уменьшил количество бобов. Сделан вывод, что влияние биоугля на урожайность сельскохозяйственных культур носит неоднозначный характер и связан с выбором сельскохозяйственной культуры. Внесение биоугля приводит к увеличению зеленой части растений.

Ключевые слова: биоуголь, сельское хозяйство, низкоуглеродные технологии, темногомусовые подбелы, Luvic Anthrosols, Дальний Восток

Источник финансирования: работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований по проекту № 19-29-05166 и проекта Министерства науки и высшего образования Российской Федерации № FZNS-2023-0019.

Для цитирования: Бовсун М.А., Нестерова О.В., Семаль В.А., Сакара Н.А., Брикманс А.В., Карпенко Т.Ю., Тарасова Т.С. Влияние внесения биоугля на урожайность сельскохозяйственных культур // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2023. № 61. С. 6–26. doi: 10.17223/19988591/61/1

Original article

doi: 10.17223/19988591/61/1

The effect of applying biochar on crop yields

Maria A. Bovsun¹, Olga V. Nesterova², Viktoriia A. Semal³, Nikolay A. Sakara⁴,
Anastasia V. Brikmans⁵, Tatiana Yu. Karpenko⁶, Tatiana S. Tarasova⁷

^{1, 2, 3, 5, 6} Far Eastern Federal University, Vladivostok, Russia

³ Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity,

Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, Vladivostok, Russia

^{4, 7} Seaside Vegetable Experimental Station of the All-Russian Scientific Research Institute
of Vegetables, Artyom, Russia

⁶ Institute of Chemistry, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences,
Vladivostok, Russia

¹ bovsun.mal@dvfu.ru

² nesterova.ov@dvfu.ru

³ semal.va@dvfu.ru

⁴ nsakara@inbox.ru

⁵ brikmans.av@dvfu.ru

⁶ karpenko.tiu@dvfu.ru

⁷ nsakara@inbox.ru

Summary. Soil fertility is traditionally restored by applying organic and mineral fertilizers. The actual ways to solve the problem of soil fertility losses is the use of biochar. Biochar affects the water-air properties of the soil, pH, availability of nutrients, availability of organic carbon, structural and aggregate state of soils, reduces the amount of pollutants, sequesters carbon. One of the reasons for the use of biochar in agriculture is its ability to increase crop yields. The novelty of the research is the use of biochar in the soil and climatic conditions of the south of Primorsky Krai (Far East of Russia). The purpose of this research is to assess the effect of doses of biochar application, as well as its combined use with organic and mineral fertilizers on crop yields on Luvic Anthrosols in the south of Primorsky Krai. The experiment was conducted at the Primorsky Vegetable Experimental Station, a branch of the Federal State Scientific Institution "Federal Scientific Center of Vegetable Growing" (43°25'22.4"N 132°18'50.6"E, Surazhevka village, Primorsky Krai, Russian Federation). The increase in crop yields during the growing seasons of 2018, 2019 and 2020 was estimat-

ed. Two fields (field № 1 and field № 2) have been selected on the territory of the experimental one. The biochar was added to field № 1 on June 15, 2018. The biochar was added to field № 2 on June 19, 2020. 9 plots with an area of 21.6 m² (1.8 × 12 m) were selected in the fields (See Fig. 1): Control – a plot without the introduction of biochar and fertilizers, BC1kg – a plot with the introduction of 1 kg/m² of biochar, BC3kg – a plot with the introduction of 3 kg/m² of biochar, Min – a plot with the introduction of mineral fertilizers at a dose of 300 kg/ha N₅₀P₁₂₅K₁₂₅, MinBC1kg – a plot with the application of mineral fertilizers together with 1 kg/m² of biochar, MinBC3kg – a plot with the application of mineral fertilizers together with 3 kg/m² of biochar, Org – a plot with the application of organic fertilizer "Gigantin" at a dose of 10 t/ha, OrgBC1kg – a plot with the introduction of organic fertilizer together with 1 kg/m² of biochar, OrgBC3kg – a plot with the introduction of organic fertilizer together with 3 kg/m² of biochar. Biochar is made from *Betula alba* birch by slow pyrolysis. The properties of biochar were determined before its application in the vegetation experiment according to the international standard IBI (International Biochar Initiative). Biochar does not contain in its composition the maximum permissible concentrations of hazardous chemical elements, has a high-strength (H/C = 0.052 and O/C = 0.145) and highly porous structure (pore surface area 73.25 m²/g). The carbon content in the studied biochar is 78.13%, the pH is 8.09±0.07, the water absorption capacity in the original fraction is 110% ± 6.56%. Cabbage was grown in field № 1 in 2018. The cabbage was planted on June 15, 2018. The harvest was carried out on November 2–3, 2018 by weighing each plant with separation into root, cover leaves and forks. Soybeans were grown in field № 1 in 2019. The planting of soybeans was carried out on June 28, 2019. Soybean harvesting was carried out from October 10 to October 12, 2019. During the growing season of 2020, beets were grown on field № 2, the planting of the crop was carried out on July 10. The harvest was carried out in the third decade of October 2020. The soil in the studied areas is classified as Luvic Anthrosols and has a medium loamy granulometric composition (in Russian classification), silt loam by classification FAO. Soils have pH_{H2O} = 6.8, pH_{KCl} = 5.45.

As a result of the study, it was shown that biochar increases the biomass of cabbage (See Table 1). In the range of Control, BC1kg and BC3kg, the introduction of biochar significantly increased the yield of cabbage ($P = 0.001$). The Control had the lowest value of cabbage biomass (10.84 t/ha). At the BC1kg, the biomass increased by 111% compared to the control. The increase in biomass at the BC3kg was 205% compared to the control. In the ranks of Min, MinBC1kg and MinBC3kg and Org, OrgBC1kg and OrgBC3kg, a similar increase in cabbage biomass was observed ($P = 1.9 \cdot 10^{-7}$ and $9.6 \cdot 10^{-10}$, respectively). The largest increase in cabbage biomass was recorded at the MinBC3kg - 415% compared to the control and 53% compared to the Min. The head : cover leaves : root ratio showed that the Control has the lowest percentage of cabbage head biomass and the highest percentage of cover leaves biomass (35 : 42 : 22). The introduction of biochar increases the percentage of biomass of the cabbage head. So at the BC1kg, the ratio of head : cover leaves : root was 51 : 29 : 19. At the BC3kg, the ratio of head : cover leaves : root was 54:27:18. No effect of biochar on soybean biomass was revealed when comparing Control, BC1kg, BC3kg plots ($P = 0.99$) (See Table 2). No effect of biochar together with mineral and organic fertilizers on biomass was revealed when comparing the variants of the experiment Min, MinB1kg and MinB3kg ($P = 0.98$) and Org, OrgB1kg and OrgB3kg ($P = 0.96$). In all variants of the experiment, a decrease in soybean biomass in comparison with the control was noted. A comparison of the results of the biomass of one soybean plant, the average number of beans in the bush and the average height of the bush showed that biochar contributes to a decrease in the number of soybeans in the bush and an increase in the green biomass of soybeans. The results of measurements of beet biomass showed an increase in its biomass when using biochar (See Table 3). There was no significant difference in beet biomass between plots with different doses

of biochar. The calculation of the percentage of beetroot biomass from the total beet biomass showed a decrease in root biomass in case with biochar applying. Similarly, to the change in the percentage of root biomass to total beet biomass, the percentage of green part biomass to total beet biomass increased or decreased.

The results of the measurement showed that degree of biochar's influence on crop yields is controversial and is mainly related to the choice of crop. When considering the effect of biochar on the yield of white cabbage, soybean and beet, it was found out that biochar has a better effect on the biomass of the green part of the plant. The best results are discovering in the case of the influence of biochar on the yield of white cabbage were obtained, which is associated with the formation of the main part of the plant from green biomass. In the plot with 1 kg/m² of biochar, an increase in the total biomass of cabbage two times compared to the control was observed. In the plot with 3 kg/m² of biochar, an increase in the total biomass of cabbage three times compared to the control was observed. The effect of biochar on the yield of beets had a positive, but less pronounced result compared to the effect of biochar on the cabbage yield. In areas without organic and mineral fertilizers the largest increase in beet biomass when 1 kg/m² of biochar was added (86%) compared to the control was obtained. The effect of applying 3 kg/m² of biochar did not have a better result on beet yield compared to the effect of 1 kg/m² of biochar. The application of biochar demonstrate the percentage reduce of root crop biomass and increased the percentage of green part biomass in relation to the total beet biomass in the variants with biochar application and in variants with mineral fertilizers, but not in the variants with organic fertilizers. The application of biochar did not have a significant positive effect on soybean yield. It was revealed that biochar increased the biomass of the green part of soybeans and reduced the number of beans.

The paper contains 2 Figures, 3 Tables, and 30 References.

Keywords: biochar, agriculture, low-carbon technologies, Luvic Anthrosols, Far East of Russia

Funding: The work was carried out with the support of the Russian Foundation for Basic Research under project № 19-29-05166 and the project of the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation № FZNS-2023-0019.

For citation: Bovsun MA, Nesterova OV, Semal VA, Sakara NA, Brikmans AV, Karpenko TYu, Tarasova TS. The effect of applying biochar on crop yields. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya* = *Tomsk State University Journal of Biology*. 2023;61:6-26. doi: 10.17223/19988591/61/1

Введение

Сохранение почвенного плодородия является одной из важнейших задач при возникновении частной собственности на землю. Земельное законодательство дает возможность собственнику самостоятельно принимать решения о выборе производимых сельскохозяйственных культур, способах обработки почвы и сохранения ее плодородия. Формирование нового рынка органической продукции заставляет собственников искать новые виды удобрений, которые могли бы повышать урожайность и сохранять готовый продукт как органический.

Производство овощной сельскохозяйственной продукции предполагает активную механическую обработку гумусового горизонта, а значит, это может приводить к постепенной потере почвенного плодородия за счет изменения водно-воздушного режима в прикорневой зоне.

Традиционным способом восстановления почвенного плодородия в сельском хозяйстве для выращивания культур является внесение органических, минеральных удобрений и их сочетаний. Почвы тяжелого гранулометрического состава, находящиеся под воздействием умеренного муссонного климата Приморского края, имеют проблему избыточного переувлажнения в прикорневой зоне, вызванного обильным количеством осадков, что негативно сказывается на росте и развитии растений. Внесение мелиорантов совместно с разными типами удобрений, вероятно, может решить эту проблему. Одним из актуальных путей решения проблемы и перспективным видом мелиоранта является биоуголь. На сегодняшний день активное использование биоугля обусловлено не только множеством его положительных для плодородия почв свойств, но также и способностью уменьшать выбросы парниковых газов.

Согласно Мандату качества биоугля (Biochar Quality Mandate – BQM), который разработан Эдинбургским университетом в 2013 г., биоуголь (англ. «biochar») – это твердый материал, содержащий углерод с большим количеством трудноминерализуемых ароматических структур, полученный путем карбонизации возобновляемой органической биомассы при высокой температуре без доступа кислорода (пиролиза) [1].

Биоуголь имеет широкий диапазон применения. В сельском хозяйстве биоуголь применяется в качестве средства для улучшения качества свойств и плодородия почв. Он влияет на такие параметры, как водно-воздушные свойства почвы, значения pH почвенного раствора, доступность питательных веществ, доступность органического углерода, структурно-агрегатное состояние почв, уменьшает количество загрязняющих веществ, секвестрирует углерод и снижает эмиссию парниковых газов [2–7]. Одним из основных критериев эффективности работы биоугля является влияние на прирост урожайности растений [8–10]. Прирост урожайности за счет внесения биоугля может варьировать в широком диапазоне от незначительного прироста в несколько процентов до почти двойного. Хорошее влияние биоугля на прирост урожая отмечается для пропашных и зерновых культур. Увеличение урожайности ячменя на 61% в среднеокультуренной почве и на 49% в высокоокультуренной почве по сравнению с контролем показано в исследовании И.М. Мухиной с соавт. [8]. Увеличение урожайности кукурузы и пшеницы на 28 и 13% соответственно по сравнению с контролем выявлено в исследовании Салара Ф. Абриза с соавт. [9]. Внесение 2 и 4% биоугля увеличило урожайность перестощетинника пурпурного (*Pennisetum Purpureum Schumacher*) на 6 и 82% соответственно по сравнению с контролем [10].

Несмотря на большое количество научных публикаций, подтверждающих увеличение урожайности за счет внесения биоугля, существует ряд работ, где получены неоднозначные и даже отрицательные эффекты, наблюдаемые в почвах от внесения этого продукта [11, 12].

В мировой практике использование биоугля для улучшения качества почв приобрело особую популярность в последние два десятилетия.

За этот период опубликовано большое количество научных исследований по влиянию биоугля на широкий диапазон почвенных свойств в разнообразных почвенно-климатических условиях [13–16]. Тем не менее прогнозирование действия биоугля на почвы и урожайность в определенном сочетании внешних условий остается сложным.

Новизной работы является применение биоугля в почвенно-климатических условиях юга Приморского края.

Цель работы – оценка влияния различных доз внесения биоугля, а также его совместного применения с органическими и минеральными удобрениями на урожайность сельскохозяйственных культур на агрономическом участке юга Приморского края.

Материалы и методики исследования

Оценка влияния биоугля и его совместного применения с минеральными и органическими удобрениями на урожайность сельскохозяйственных культур проведена в условиях вегетационного опыта на базе Приморской овощной опытной станции – филиала Федерального государственного научного учреждения «Федеральный научный центр овощеводства» (43°25'22.4"N 132°18'50.6"E, с. Суражевка, Приморский край, Российская Федерация). Оценка влияния биоугля на прирост урожая сельскохозяйственных культур проводилась в вегетационные периоды 2018, 2019 и 2020 гг. На территории опытной станции использовались два сопоставимых по рельефу и свойствам почв поля (поле № 1 и поле № 2), на которых в разные временные периоды был внесен биоуголь. На полях выделили по 9 участков площадью 21,6 м² (1,8 × 12 м), которые включали следующие варианты опыта (рис. 1): Контроль [Control] – участок без внесения биоугля и удобрений, Б1кг [BC1kg] – участок с внесением 1 кг/м² биоугля, Б3кг [BC3kg] – участок с внесением 3 кг/м² биоугля, Мин [Min] – участок с внесением минеральных удобрений в дозе 300 кг/га N₅₀P₁₂₅K₁₂₅, МинБ1кг [MinBC1kg] – участок с внесением минеральных удобрений совместно с 1 кг/м² биоугля, МинБ3кг [MinBC3kg] – участок с внесением минеральных удобрений совместно с 3 кг/м² биоугля, Орг [Org] – участок с внесением органического удобрения «Гигантин» в дозе 10 т/га, ОргБ1кг [OrgBC1kg] – участок с внесением органического удобрения совместно с 1 кг/м² биоугля, ОргБ3кг [OrgBC3kg] – участок с внесением органического удобрения совместно с 3 кг/м² биоугля.

В исследовании применялся биоуголь, произведенный из древесных остатков березы *Betula alba* методом медленного пиролиза в температурном диапазоне от 360 до 380°C. Свойства биоугля определялись до его применения в вегетационном опыте согласно международному стандарту IBI (International Biochar Initiative) [17]. Используемый биоуголь является экологически безопасным, так как не содержит в своем составе предельно допустимых концентраций опасных химических элементов, имеет высокопрочную (Н/С = 0,052 и О/С = 0,145) и высокопористую структуру (пло-

щадь поверхности пор 73,25 м²/г). Содержание углерода в исследуемом биоугле составляет 78,13%, рН_{Н2О} составляет 8,09 ± 0,07, водопоглощающая способность в оригинальной фракции составляет 110% ± 6,56% [18].

	Орг [Org]	ОргБ1кг [OrgBC1kg]	ОргБ3кг [OrgBC3kg]
	Мин [Min]	МинБ1кг [MinBC1kg]	МинБ3кг [MinBC3kg]
1,8 м	Контроль [Control]	Б1кг [BC1kg]	Б3кг [BC3kg]
12 м			

Рис. 1. Схема вегетационного опыта
[Fig. 1. Scheme of vegetation experience]

На поле № 1 биоуголь вносился 15 июня 2018 г. в дозах, соответствующих схеме опыта (1 и 3 кг/м²). Так, в 2019 г. рассматривалось влияние биоугля на урожайность во второй вегетационный период после внесения. На поле № 2 биоуголь вносился 19 июня 2020 г. в дозах, соответствующих схеме опыта (1 и 3 кг/м²).

Одними из основных сельскохозяйственных культур, выращиваемых на территории Приморского края, являются соя, свекла и капуста, влияние на урожайность которых представлено в данном исследовании. На территории Приморской овощной опытной станции – филиала Федерального государственного научного учреждения «Федеральный научный центр овощеводства», данные культуры включены в овощно-картофельный севооборот: капуста белокочанная, овес и соя на сидерат, картофель, столовая свекла, морковь, что обуславливает выбор данных культур.

В течение вегетационного периода 2018 г. на поле № 1 выращивалась капуста белокочанная сорта «Прибрежная». Высадка культуры осуществлялась 15 июня 2018 г. Сбор урожая производился вручную 2–3 ноября 2018 г. путем взвешивания каждого растения с разделением на корень, покровные листья и вилок. В течение вегетационного периода 2019 г. на поле № 1 выращивалась соя. Высадка соевых бобов производилась 28 июня 2019 г. Уборка сои проводилась с 10 по 12 октября 2019 г. После оценки урожайности соя использовалась в качестве сидерата для обогащения почвы азотом. В течение вегетационного периода 2020 г. на поле № 2 выращивалась свекла сорта «Бордо», высадка культуры осуществлялась 10 июля. Сбор урожая производился в третьей декаде октября 2020 г. Почва на исследуемых участках классифицируется как агропеломусовый подбел по классификации почв России [19] (Luvic Anthrosols по международной классификации FAO). Гранулометрический состав пахотного горизонта почвы (0–20 см) до использования в вегетационном опыте классифицировался как суглинок средний, рН_{Н2О} – 6,8, рН_{КCl} – 5,45 [18].

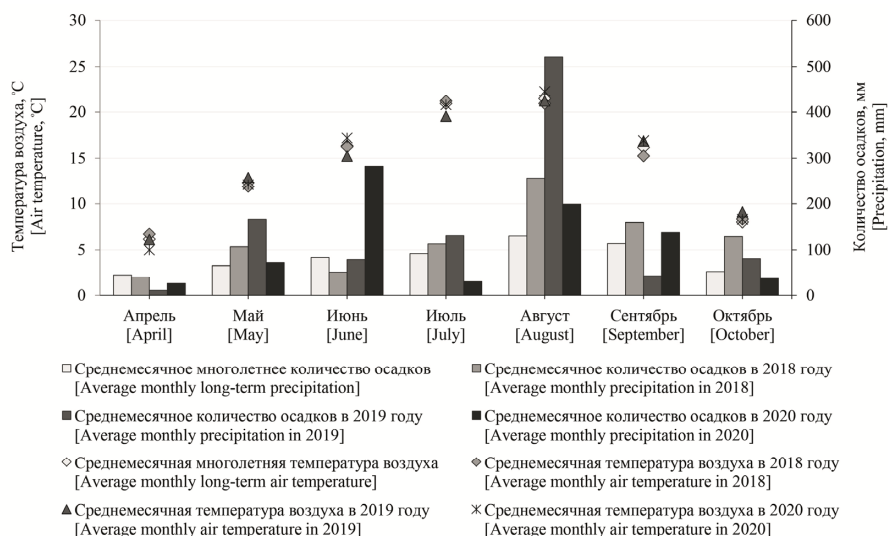


Рис. 2. Температура воздуха и количество осадков в течение вегетационных периодов 2018–2020 годов на территории опытной станции (по данным м/с «Садгород», аэропорта «Владивосток» им. В.К. Арсеньева, <http://rp5.ru>, дата обращения: 02.07.2022)
[Fig. 2. Air temperature and precipitation during the growing season of 2018 - 2020 on the territory of the experimental station of Primorsky Krai (according to the m/s "Sadgorod", Vladivostok airport named after V.K. Arsenyev, <http://rp5.ru>, access date: 02.07.2022)]

Климат территории проведения полевого опыта характеризуется как умеренный муссонный с чертами континентального. По количеству выпавших осадков рассматриваемые вегетационные периоды 2018–2020 гг. характеризуются как нетипично влажные (см. рис. 2). Общее количество осадков за период с апреля по октябрь 2018 г. составило 856,6 мм, что выше общего среднемесячного многолетнего значения за аналогичный период на 272,6 мм. Общее количество осадков за период с апреля по октябрь 2019 г. составило 1 032 мм, что выше общего среднемесячного многолетнего значения за аналогичный период на 448 мм. Общее количество осадков за период с апреля по октябрь 2020 г. составило 786 мм, что выше общего среднемесячного многолетнего значения за аналогичный период на 202 мм. Наибольшее количество осадков за вегетационные периоды 2018 и 2019 гг. выпадало в августе, где превышение среднемесячного многолетнего значения составило 126,6 и 391 мм, соответственно. За вегетационный период 2020 г. наибольшее количество осадков выпало в июне – 283 мм. Среднемесячные значения температуры воздуха за вегетационные периоды 2018–2020 гг. несущественно отличались от среднемесячных многолетних значений.

Данные по урожайности представлены как среднее арифметическое с доверительным интервалом в виде стандартной ошибки. Для сравнения анализируемых параметров использовался однофакторный дисперсионный анализ ANOVA. Значимость между вариантами опыта ($P < 0,05$) оценена попарно с использованием критерия Стьюдента–Ньюмана–Кеулса.

Результаты исследования и обсуждение

Проведенная оценка влияния биоугля на урожайность сельскохозяйственных культур в данном исследовании показала разницу результатов в зависимости от выращиваемой культуры и варианта опыта.

Положительный эффект от внесения биоугля на поле № 1 в 2018 г. в первый вегетационный период действия биоугля, с 0-й по 4-й месяцы его нахождения в почве, получен при выращивании капусты белокочанной сорта «Прибрежная». Биомасса капусты оценивалась с учетом суммы биомассы корней, листьев и плодовой части капусты (табл. 1). Сравнение участков Контроль, Б1кг и Б3кг показало, что внесение биоугля достоверно увеличивает урожайность капусты ($P = 0,001$). Контрольный участок имел наименьшее значение биомассы капусты (10,84 т/га). На участке Б1кг биомасса увеличилась на 111% по сравнению с контролем. Прирост биомассы на участке Б3кг составил 205% по сравнению с контролем.

При сравнении участков Мин, МинБ1кг и МинБ3кг, а также Орг, ОргБ1кг и ОргБ3кг наблюдалась аналогичная достоверная ($P = 1,9 \times 10^{-7}$ и $9,6 \times 10^{-10}$ соответственно) тенденция увеличения биомассы капусты от участка без биоугля к участку с внесением 3 кг/м^2 биоугля.

Наибольший прирост биомассы капусты зафиксирован на участке МинБ3кг – 415% по сравнению с контролем и 53% по сравнению с участком Мин.

На участке ОргБ3кг общая биомасса капусты составила 53,88 т/га, что на 3,6% меньше, чем на участке МинБ3кг. По сравнению с контролем прирост на этом участке составил 397%, а по сравнению с участком Орг – 34%.

Оценка соотношения корневой и надземной биомассы капусты оценивалась при расчете процентного соотношения листьев, корней и плодовой части капусты (вилка) к средней биомассе одного растения на исследуемом участке. Согласно данным табл. 1 внесение биоугля привело к увеличению биомассы вилка капусты на всех участках с внесением биоугля по сравнению с биомассой капусты на контрольном участке. На контрольном участке процентное соотношение вилка : листья : корень составило 35 : 42 : 22. Так, на контрольном участке процент биомассы вилка капусты показал наименьшее значение, а процент биомассы листьев – наибольшее по сравнению со всеми вариантами опыта. Внесение биоугля в дозе 1 кг/м^2 привело к увеличению процента биомассы вилка так, что соотношение вилка : листья : корень составило 51 : 29 : 19. Внесение биоугля в дозе 3 кг/м^2 также увеличило биомассу вилка на 54 % (соотношение 54 : 27 : 18).

На участках Мин и Орг соотношение вилка : листья : корень составило 56 : 27 : 17 для обоих вариантов. Такое соотношение по проценту биомассы вилка является лучшим по сравнению с участками Б1кг и Б3кг, что также зависит от количества доступных питательных элементов. Совместное применение удобрений с биоуглем не показало существенного прироста биомассы вилка по сравнению с участками Мин и Орг, хотя общая биомасса капусты показала лучший результат на участках с совместным применением биоугля и удобрений.

Таблица 1 [Table 1]

Изменение биомассы белокочанной капусты сорта «Прибрежная» при применении биоугля, минеральных и органических удобрений и их смеси с биоуглем за вегетационный период 2018 г. на агрометеомусовых подбелах
[Changes in the biomass of cabbage of the "Coastal" variety when using biochar, mineral and organic fertilizers and their mixtures with biochar during the growing season of 2018 on Luvic Anthrosols]

Вариант опыта [Plots]	Б. кап., кг/м ² Б. кап., т/га *	Ср. б. раст., кг **	Ср. б. вилка, кг % от ср. б. раст. ***	Ср. б. покр. лист., кг % от ср. б. раст. ****	Ср. б. корня, кг % от ср. б. раст. *****
Контроль [Control]	<u>1,08 ± 0,05</u> 10,84 ± 0,48	0,52 ± 0,05	<u>0,18 ± 0,03</u> 35	<u>0,22 ± 0,01</u> 42	<u>0,12 ± 0,01</u> 22
Мин [Min]	<u>3,65 ± 0,12</u> 36,54 ± 1,22	1,49 ± 0,12	<u>0,83 ± 0,09</u> 56	<u>0,41 ± 0,03</u> 27	<u>0,25 ± 0,01</u> 17
Орг [Org]	<u>4,01 ± 0,13</u> 40,13 ± 1,31	1,57 ± 0,13	<u>0,88 ± 0,10</u> 56	<u>0,43 ± 0,03</u> 27	<u>0,26 ± 0,02</u> 17
Б1кг [BC1kg]	<u>2,29 ± 0,09</u> 22,91 ± 0,85	1,10 ± 0,09	<u>0,57 ± 0,06</u> 51	<u>0,32 ± 0,02</u> 29	<u>0,21 ± 0,01</u> 19
МинБ1кг [MinBC1kg]	<u>4,04 ± 0,12</u> 40,41 ± 1,16	1,62 ± 0,12	<u>0,94 ± 0,09</u> 58	<u>0,40 ± 0,03</u> 25	<u>0,28 ± 0,01</u> 17
ОргБ1кг [OrgBC1kg]	<u>4,90 ± 0,11</u> 49,02 ± 1,11	1,79 ± 0,11	<u>1,02 ± 0,09</u> 57	<u>0,50 ± 0,03</u> 28	<u>0,27 ± 0,01</u> 15
Б3кг [BC3kg]	<u>3,31 ± 0,13</u> 33,05 ± 1,34	1,49 ± 0,13	<u>0,81 ± 0,09</u> 54	<u>0,40 ± 0,04</u> 27	<u>0,26 ± 0,02</u> 18
МинБ3кг [MinBC3kg]	<u>5,58 ± 0,14</u> 55,83 ± 1,37	2,28 ± 0,14	<u>1,35 ± 0,10</u> 59	<u>0,59 ± 0,04</u> 26	<u>0,34 ± 0,01</u> 15
ОргБ3кг [OrgBC3kg]	<u>5,39 ± 0,13</u> 53,88 ± 1,28	2,00 ± 0,13	<u>1,13 ± 0,10</u> 56	<u>0,56 ± 0,04</u> 28	<u>0,31 ± 0,02</u> 16

* Над чертой – биомасса капусты в кг/м²; под чертой – биомасса капусты в т/га [Above the line – cabbage biomass in kg/m²; below the line – cabbage biomass in t/ha].

** Средняя биомасса одного растения на участке в кг [Average biomass of one plant per plot in kg].

*** Над чертой – средняя биомасса вилка капусты на участке в кг; под чертой – процентное выражение средней биомассы вилка капусты от средней биомассы одного растения [Above the line is the average biomass of the cabbage head on the plot in kg; below the line is the percentage expression of the average biomass of the cabbage head from the average biomass of one plant].

**** Над чертой – средняя биомасса покровных листьев капусты на участке в кг; под чертой – процентное выражение средней биомассы покровных листьев капусты от средней биомассы одного растения [Above the line is the average biomass of cabbage cover leaves on the plot in kg; below the line is the percentage expression of the average biomass of cabbage cover leaves from the average biomass of one plant].

***** Над чертой – средняя биомасса корня капусты на участке в кг; под чертой – процентное выражение средней биомассы корня капусты от средней биомассы одного растения [Above the line is the average biomass of the cabbage root on the plot in kg; below the line is the percentage expression of the average biomass of the cabbage root from the average biomass of one plant]
± – стандартная ошибка значения [standard error].

Во второй вегетационный период (2019 г.), с 11 по 16 месяцы его нахождения в почве, на поле № 1 оценивалось действие биоугля на биомассу сои. Стоит отметить, что в вегетационный период 2019 г. оценивалось последствие биоугля, так как внесение биоугля на поле № 1 производи-

лось только в 2018 г. Биомасса сои оценивалась с учетом биомассы кустов с квадратного метра, биомассы куста (с корнями), биомассы соевых бобов, количества растений с квадратного метра и высоты растений (табл. 2).

Т а б л и ц а 2 [Table 2]

Изменение биомассы сои при применении биоугля, минеральных и органических удобрений и их смеси с биоуглем за вегетационный период 2019 г. на агротемногумусовых подбелах
[Changes in soybean biomass when using biochar, mineral and organic fertilizers and their mixtures with biochar during the growing season of 2019 on Luvic Anthrosols]

Вариант опыта [Plots]	Б. соев. куст., кг/м ² Б. соев. куст., т/га *	Среднее количество растений, шт./м ² **	Биомасса одного растения, кг ***	Среднее количество бобов с куста, шт. ****	Средняя высота растения, см *****
Контроль [Control]	<u>2,44 ± 0,04</u> 24,40 ± 0,40	148,14 ± 2,57	0,016	6,10 ± 0,75	73,00 ± 1,55
Мин [Min]	<u>1,87 ± 0,02</u> 18,70 ± 0,20	80,87 ± 0,83	0,023	8,20 ± 0,71	73,00 ± 2,10
Орг [Org]	<u>2,36 ± 0,02</u> 23,60 ± 0,20	103,95 ± 0,86	0,023	6,80 ± 0,36	60,20 ± 1,74
Б1кг [BC1kg]	<u>2,10 ± 0,03</u> 21,00 ± 0,30	206,93 ± 3,19	0,010	3,40 ± 0,56	90,00 ± 1,44
МинБ1кг [MinBC1kg]	<u>2,10 ± 0,02</u> 21,00 ± 0,20	144,46 ± 1,62	0,014	3,50 ± 0,65	78,00 ± 1,21
ОргБ1кг [OrgBC1kg]	<u>2,36 ± 0,02</u> 23,6 ± 0,20	150,82 ± 1,26	0,015	2,70 ± 0,58	85,00 ± 1,22
Б3кг [BC3kg]	<u>2,33 ± 0,02</u> 23,30 ± 0,20	154,71 ± 1,04	0,015	4,10 ± 0,59	80,00 ± 1,18
МинБ3кг [MinBC3kg]	<u>2,26 ± 0,01</u> 22,60 ± 0,10	137,02 ± 0,75	0,016	5,20 ± 1,42	90,00 ± 1,09
ОргБ3кг [OrgBC3kg]	<u>1,96 ± 0,02</u> 19,6 ± 0,20	77,92 ± 0,66	0,025	6,4 ± 0,79	85,00 ± 0,99

* Над чертой – биомасса соевых кустов в кг/м²; под чертой – биомасса соевых кустов в т/га [Above the line – biomass of soybean bushes in kg/m²; below the line – biomass of soybean bushes in t/ha].

** [Average number of plants, pcs/m²].

*** [Biomass of one plant, kg].

**** [Average number of beans per bush, pcs].

***** [Average plant height, cm].

± – стандартная ошибка значения [standard error].

Согласно данным табл. 2, не выявлено влияния биоугля на биомассу сои при сравнении участков Контроль, Б1кг и Б3кг ($P = 0,99$). Не выявлено влияния биоугля совместно с минеральными и органическими удобрениями на биомассу при сравнении вариантов опыта Мин, МинБ1кг и МинБ3кг ($P = 0,98$) и Орг, ОргБ1кг и ОргБ3кг ($P = 0,96$).

Сравнение результатов биомассы одного растения сои, среднего количества бобов в кусте и средней высоты куста показало, что биоуголь способствует уменьшению количества бобов сои в кусте и увеличению зеленой

биомассы сои. Достоверность заключения прослеживается при сравнении вариантов опыта Контроль, Б1кг и Б3кг ($P = 1,7 \times 10^{-6}$), Мин, МинБ1кг и МинБ3кг ($P = 2,4 \times 10^{-6}$) и Орг, ОргБ1кг и ОргБ3кг ($P = 4,9 \times 10^{-5}$). Увеличение зеленой биомассы сои и уменьшение количества бобов в кусте являются отрицательными факторами при выращивании сои на бобы.

На поле № 2 в вегетационный период 2020 г., с 1-го по 4-й месяц нахождения биоугля в почве, проводилась оценка биомассы свеклы сорта «Бордо».

Результаты измерения биомассы свеклы показали увеличение ее биомассы при применении биоугля, что предполагалось на основании результатов увеличения биомассы капусты в аналогичный период применения биоугля. Тем не менее результат увеличения биомассы свеклы не показал эффекта от внесения биоугля, который получен при исследовании влияния биоугля на биомассу капусты. Также не отмечено существенного различия в биомассе свеклы между участками с разными дозами биоугля. На участках Б1кг и Б3кг отмечено увеличение биомассы свеклы на 86 и 31% соответственно по сравнению с контролем. На участках МинБ1кг и МинБ3кг отмечено увеличение биомассы свеклы на 115 и 109% соответственно по сравнению с участком Мин. На участках ОргБ1кг и ОргБ3кг отмечено увеличение биомассы свеклы на 168 и 153% соответственно по сравнению с участком Орг.

Расчет процентного отношения биомассы корнеплода свеклы от общей биомассы свеклы показал уменьшение биомассы корнеплода при применении биоугля. В вариантах опыта Контроль, Б1кг и Б3кг процентное отношение биомассы корнеплода к общей биомассе свеклы составило 59, 57 и 56% соответственно ($P = 0,005$). В вариантах опыта Мин, МинБ1кг и МинБ3кг процентное отношение биомассы корнеплода к общей биомассе свеклы составило 60, 58 и 56% соответственно ($P = 0,01$). На участках Орг, ОргБ1кг и ОргБ3кг отмечена тенденция увеличения процентного отношения биомассы корнеплода к общей биомассе свеклы (56, 64 и 62% соответственно).

Аналогично уменьшению (на участках Контроль, Б1кг и Б3кг и Мин, МинБ1кг и МинБ3кг) или увеличению (на участках Орг, ОргБ1кг и ОргБ3кг) процентного отношения биомассы корнеплода к общей биомассе свеклы увеличивалось или уменьшалось процентное отношение биомассы зеленой части к общей биомассе свеклы. Уменьшение биомассы корнеплода и увеличение биомассы зеленой части свеклы при применении биоугля может привести к снижению урожайности товарной биомассы.

В результате двухлетнего эксперимента мы получили ожидаемый прирост урожайности культур. Максимальный прирост урожайности получен при сочетании биоугля с минеральными и органическими удобрениями. Используемые в опыте удобрения содержат необходимые концентрации доступных форм азота, фосфора и калия, что и привело к росту урожайности в вариантах опыта с сочетанием биоугля и удобрений. Несмотря на то что внесение только биоугля показало существенно меньший уровень уве-

личения урожайности, прирост был достаточно высокий по сравнению с контролем. Меньший прирост урожайности при внесении только биоугля связан с тем, что биоуголь содержит в своем составе низкий уровень доступных для растений элементов питания. Согласно проведенным нами ранее исследованиям, используемый в опыте биоуголь содержит в своем составе 0,84 мг/кг сухой массы азота, 0,44 мг/кг сухой массы фосфора и 4,15 мг/кг сухой массы калия [18]. В связи с этим сразу после внесения биоугля не является источником элементов питания для растений и без дополнительного внесения питательных элементов не приводит к увеличению доступных элементов питания в почве (табл. 3).

Т а б л и ц а 3 [Table 3]

Изменение биомассы свеклы при применении биоугля, минеральных и органических удобрений и их смеси с биоуглем за вегетационный период 2020 г. на агрогемномумусовых подбелах

[Changes in beet biomass with the use of biochar, mineral and organic fertilizers and their mixtures with biochar during the growing season of 2020 on Luvic Antrosols]

Вариант опыта [Plots]	Б. свеклы, кг/м ² Б. свеклы, т/га *	Биомасса ботвы, кг/м ² **	Биомасса кор- неплода, кг/м ² ***	Среднее количество растений, шт./м ² ****
Контроль [Control]	<u>0,35 ± 0,02</u> 3,50 ± 0,20	0,14 ± 0,01	0,21 ± 0,01	4,68 ± 0,22
Мин [Min]	<u>0,34 ± 0,01</u> 3,40 ± 0,10	0,14 ± 0,01	0,20 ± 0,01	6,02 ± 0,21
Орг [Org]	<u>0,47 ± 0,05</u> 46,7 ± 0,54	0,20 ± 0,03	0,26 ± 0,03	7,18 ± 0,80
Б1кг [BC1kg]	<u>0,65 ± 0,01</u> 6,52 ± 0,09	0,28 ± 0,01	0,37 ± 0,01	7,55 ± 0,16
МинБ1кг [MinBC1kg]	<u>0,73 ± 0,02</u> 7,32 ± 0,24	0,31 ± 0,02	0,42 ± 0,01	7,82 ± 0,48
ОргБ1кг [OrgBC1kg]	<u>0,91 ± 0,07</u> 9,08 ± 0,67	0,33 ± 0,03	0,58 ± 0,04	8,89 ± 0,55
Б3кг [BC3kg]	<u>0,46 ± 0,04</u> 4,61 ± 0,44	0,21 ± 0,02	0,26 ± 0,02	6,71 ± 0,48
МинБ3кг [MinBC3kg]	<u>0,71 ± 0,05</u> 7,13 ± 0,46	0,32 ± 0,02	0,40 ± 0,03	7,96 ± 0,29
ОргБ3кг [OrgBC3kg]	<u>0,86 ± 0,06</u> 8,59 ± 0,65	0,33 ± 0,03	0,53 ± 0,04	9,03 ± 0,49

* Над чертой – биомасса свеклы в кг/м²; под чертой – биомасса свеклы в т/га [Above the line – beet biomass in kg/m²; below the line – beet biomass in t/ha].

** [Biomass of beet tops in kg/m²].

*** [Beet root biomass in kg/m²].

**** [Average number of plants, pcs/m²].

± – стандартная ошибка значения [standard error].

Важным свойством биоугля является его высокопористая и высокоуглеродистая структура [20]. Данная структура обуславливает несколько факторов, благодаря которым биоуголь способен влиять на урожайность растений и главным образом ее увеличивать. Во-первых, из-за большого коли-

чество связей углеродных остатков и большой площади поверхности порового пространства биоуголь способен поглощать, связывать и сорбировать большое количество соединений, находящихся в почве, в том числе и элементов питания растений в твердой, газообразной или растворенной в почвенном растворе форме (т.е. биоуголь поглощает почвенную влагу). Находящиеся на поверхности биоугля элементы питания являются легкодоступными для растений, что создает более благоприятные для их питания условия. Во-вторых, элементы питания, находящиеся на поверхности биоугля, являются доступными для микроорганизмов. Как отмечается, поровое пространство биоугля – идеальная среда для жизнедеятельности микроорганизмов [21, 22]. Поэтому при внесении биоугля может увеличиваться почвенная микробиологическая активность, как следствие – скорость преобразования органических остатков и урожайность культур. Также отмечено, что биоуголь способен секвестрировать (т.е. связывать и сохранять в почве) углерод [23, 24], что подтверждает измеренная эмиссия CO_2 на участках данного исследования [25], а также другие исследователи в ходе проведения аналогичных полевых опытов [23, 26, 27].

Для овощных культур, выращиваемых на почвах тяжелого механического состава с избыточным увлажнением, достаточно важно формирование благоприятного водно-воздушного режима, благодаря которому создаются оптимальные условия для усвоения минеральных форм питательных элементов и работы почвенных микробоценозов. Как показали наши многолетние исследования, в первый год после внесения биоугля он является хорошим мелиорантом, но из всех агрохимических свойств он достоверно повлиял на pH почвенного раствора, смещая значения в сторону нейтральной реакции среды [28]. При этом pH самого биоугля снизился на 1,3 единицы (с $8,09 \pm 0,06$ до $6,73 \pm 0,04$) на поле без дренажной системы, следовательно, не мог привести к существенному смещению pH почвенного раствора в сторону нейтральной реакции среды на второй год действия. Такие культуры, как капуста и свекла, достаточно чувствительны к значениям pH почвенного раствора, поэтому смещение в сторону нейтральной реакции среды могло стать одной из причин, по которым капуста и свекла показывают прирост урожайности в первый год после внесения.

После первого вегетационного периода на участках с внесением только биоугля отмечалось улучшение физических свойств почвы, в частности снижение значений плотности твердой фазы почвы, увеличение порозности и диапазона почвенной влаги. При неблагоприятных климатических условиях, приводящих к обводнению почв тяжелого гранулометрического состава, овощные культуры не дают стабильного урожая. Влияние на водно-воздушный режим в условиях избыточного или недостаточного увлажнения на исследуемых участках нивелируется дозами биоугля около 30 т/га (3 кг/м^2), что также могло стать причиной прироста урожая на участках с отсутствием дренажной системы.

На второй год после внесения снижается влияние биоугля на свойства почв. Уменьшается его эффект на сдвиг pH в сторону нейтральной реакции

среды, что может снижать эффективность усвоения минерального азота, особенно на темногумусовых подбелах, которые обогащены аморфными формами железа [29]. В биоугле после 16 месяцев нахождения в почве наблюдается небольшое увеличение значений водоудерживающей способности по сравнению со значениями после 4 месяцев нахождения в почве, а также, согласно данным электронной микроскопии, незначительно разрушается структура отдельных элементов биоугля и на его поверхности заметны частицы биологической и небиологической природы [18]. Все эти изменения в какой-то степени могут влиять на процессы, связанные с ростом и развитием растений, в частности сои.

Соя является культурой достаточно требовательной к уровню влажности почвы. Количество осадков в вегетационный период 2019 г., как показано на рис. 2, существенно превышало общее за вегетационный период среднеемесячное многолетнее значение. Особенно высокое количество осадков отмечалось в августе 2019 г., в период активного роста сои, что могло стать причиной отсутствия стабильного прироста ее биомассы.

Также стоит отметить, что по своим агрохимическим свойствам темногумусовые подбелы в ненарушенном состоянии обладают неблагоприятными условиями для выращивания многих культур [30]. Многолетние наблюдения на площадке стационара Приморской овощной опытной станции показали, что стабильно высокие урожаи можно получать только после внесения достаточных доз удобрений (органических или минеральных) и правильной планировки и обработки подбелов темногумусовых.

Выводы

1. Степень влияния биоугля на урожайность сельскохозяйственных культур носит неоднозначный характер. Увеличение урожайности культур наблюдалось при действии биоугля с 0-го по 4-й месяц после внесения в почву. При действии биоугля на 11–16-й месяцы не наблюдалось достоверного увеличения урожайности. Вероятно, что при замене сои на другую культуру в период действия биоугля с 11-го по 16-й месяц возможно получить другие результаты.

2. При рассмотрении влияния биоугля на урожайность капусты белокочанной сорта «Прибрежная», сои и столовой свеклы сорта «Бордо» выявлено, что биоуголь оказывает большее влияние на биомассу зеленой части растения (надземной), чем корневой.

3. Наилучшие результаты получены при рассмотрении влияния биоугля на урожайность капусты белокочанной, что связано с формированием основной части растения из зеленой биомассы. На участке с внесением 1 кг/м^2 биоугля наблюдался прирост общей биомассы капусты в два раза по сравнению с контролем. На участке с внесением 3 кг/м^2 биоугля наблюдался прирост общей биомассы капусты в три раза по сравнению с контролем.

4. Влияние биоугля на урожайность свеклы оказало положительный, но менее выраженный результат по сравнению с влиянием биоугля на уро-

жайность капусты. На участках без внесения органических и минеральных удобрений наибольший прирост биомассы свеклы был получен при внесении 1 кг/м^2 биоугля (86%) по сравнению с контролем. Влияние внесения 3 кг/м^2 биоугля не показало большего результата на урожайность свеклы по сравнению с влиянием 1 кг/м^2 биоугля. Внесение биоугля уменьшило процент биомассы корнеплода и увеличило процент биомассы зеленой части по отношению к общей биомассе свеклы в вариантах опыта с внесением биоугля и вариантах с минеральными удобрениями, но не в вариантах с органическими удобрениями.

5. Внесение биоугля не оказало достоверного положительного эффекта на урожайность сои. Выявлено, что биоуголь увеличил биомассу зеленой (надземной) части сои и уменьшил количество бобов.

Список источников

1. Shackley S., Ibarrola Esteinou R., Hopkins D., Hammond J. Biochar Quality Mandate (BQM) version 1.0. British Biochar Foundation. 2014. 58 p.
2. Григорьян Б.Р., Грачев А.Н., Кулагина В.И., Сунгатулина Л.М., Кольцова Т.Г., Рязанов С.С. Влияние биоугля на рост растений, микробиологические и физико-химические показатели малогумусированной почвы в условиях вегетационного опыта // Вестник Казанского технологического университета. 2016. № 11. С. 185–189.
3. Войникова Е.В., Попеня М.В. Влияние биоугля на формы нахождения урана, определяющие его биологическую доступность в сельскохозяйственных почвах // Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт физической химии и электрохимии им. А.Н. Фрумкина Российской академии наук. 2016. С. 142–143.
4. Кулагина В.И., Грачев А.Н., Шагидуллин Р.Р., Рязанов С.С., Сунгатулина Л.М., Забелкин С.А., Кольцова Т.Г. Влияние биоугля на структуру почвы и содержание форм калия // Аграрный научный журнал. 2019. № 1. С. 16–20. doi: 10.28983/asj.v0i1.460
5. Hawthorne L., Johnson M.S., Jassal R.S., Black T.A., Grant N.J., Smukler S.M. Application of biochar and nitrogen influences fluxes of CO_2 , CH_4 and N_2O in a forest soil // J. Environ. Manage. 2017. № 192. PP. 203–214. doi: 10.1016/j.jenvman.2016.12.066
6. Czekala W., Malinska K., Caceres R., Janczak D., Dach J., Lewici A. Co-composting of poultry manure mixtures amended with biochar – The effect of biochar on temperature and C-CO_2 emission // Bioresour. Technol. 2016. № 200. PP. 921–927. doi: 10.1016/j.biortech.2015.11.019
7. Yang X., Meng J., Lan Y., Chen W., Yang T., Yuan J., Liu S., Han J. Effects of maize stover and its biochar on soil CO_2 emissions and labile organic carbon fractions in Northeast China // Environ. Sci. Pollut. Res. 2017. № 240. PP. 24–31. doi: 10.1016/j.agee.2017.02.001
8. Мухина И.М., Дурова А.С. Влияние биоугля на биологические свойства дерново-подзолистой супесчаной почвы и эффективность использования растениями питательных веществ // Агрофизика. 2017. № 1. С. 26–35.
9. Farhangi-Abri S., Torabian S., Qin R., Noulas C., Lu Y., Gao S. Biochar effects on yield of cereal and legume crops using meta-analysis // Science of the Total Environment. 2021. № 775. doi: 10.1016/J.SCITOTENV.2021.145869
10. Nguyen B.T., Le L.B., Pham L.P., Nguyen H.T., Tran T.D., Thai N.V. The effects of biochar on the biomass yield of elephant grass (*Pennisetum Purpureum Schumacher*) and properties of acidic soils // Industrial Crops and Product. 2021. № 161. PP. 1–11. doi: 10.1016/j.indcrop.2020.113224

11. Мухина И.М., Рижия Е.Я., Бучкина Н.П., Балашов Е.В. Влияние биоугля на урожайность пропашных и злаковых культур в условиях Северо-Западного региона РФ // Почвы России: вчера, сегодня, завтра : сб. ст. по материалам Всерос. с междунар. участием науч. конф., посвящ. Году экологии и 90-летию со дня рождения профессора В.В. Тюлина. Вятский государственный университет. 2017. С. 94–100.
12. Lentz R.D., Ippolito J.A. Biochar and Manure Affect Calcareous Soil and Corn Silage Nutrient Concentrations and Uptake // J. Environ. Qual. 2012. № 41. PP. 1033–1043. doi: 10.2134/jeq2011.0126
13. Biederman L.A., Harpole W.S. Biochar and its effects on plant productivity and nutrient cycling: a meta-analysis // GCB Bioenerg. 2013. Vol. 5. PP. 202–214. doi: 10.1111/gcbb.12037
14. Wang J., Xiong Z., Kuzyakov Y. Biochar stability in soil: meta-analysis of decomposition and priming effects // GCB Bioenergy. 2015. Vol. 8. PP. 512–526. doi: 10.1111/gcbb.12266
15. Nguyen T.T.N., Xu C., Tahmasbian I., Che R., Xu Z., Zhou X., Wallace H.M., Bai S.H. Effects of biochar on soil available inorganic nitrogen: A review and meta-analysis // Geoderma. 2017. Vol. 288. PP. 79–96. doi: 10.1016/j.geoderma.2016.11.004
16. Razzaghi F., Obour P.B., Arthur E. Does biochar improve soil water retention? A systematic review and meta-analysis // Geoderma. 2020. Vol. 361. P. 114055. doi: 10.1016/j.geoderma.2019.114055
17. International Biochar Initiative / IBI. 2018. URL: <https://biochar-international.org/>
18. Bovsun M.A., Nesterova O.V., Semal V.A., Khokhlova A.I., Sakara N.A. Changes in the composition and properties of biochar after one-year application // E3S Web of Conferences. 2020. № 217. 10009. doi: 10.1051/e3sconf/202021710009
19. Шишов Л.Л., Тонконогов В.Д., Лебедева И.И., Герасимова М.И. Классификация и диагностика почв России. Смоленск : Ойкумена, 2004. 342 с.
20. Spokas K.A. Review of the stability of biochar in soils: predictability of O:C molar ratios // Carbon Manage. 2010. Vol. 1. PP. 289–303.
21. Мухина И.М. Влияние карбонизированной биомассы на параметры плодородия дерново-подзолистых почв и эмиссию парниковых газов. СПб., 2017. 187 с.
22. Орлова Н.Е. Лабутова Н.М., Орлова Е.Е., Банкина Т.А. Биохимические и микробиологические аспекты применения биоугля в качестве мелиоранта почв // Сборник научных трудов, посвященный 95-летию Кубанского ГАУ. Краснодар, 2017. С. 323–325.
23. Mukherjee A., Lai R., Zimmerman A.R. Effects of biochar and other amendments on the physical properties and greenhouse gas emissions of an artificially degraded soil // Science of Total Environment. 2014. № 487. PP. 26–36. doi: 10.1016/j.scitotenv.2014.03.141
24. Wu Z., Zhang X., Dong Y., Li B., Xiong Z. Biochar amendment reduced greenhouse gas intensities in the rice-wheat rotation system: six-year field observation and meta-analysis // Agricultural and Forest Meteorology. 2019. № 278. PP. 107625. doi: 10.1016/j.agrformet.2019.107625
25. Bovsun M.A., Castaldi S., Nesterova O.V., Semal V.A., Sakara N.A., Brikmans A.V., Khokhlova A.I., Karpenko T.Y. Effect of Biochar on Soil CO₂ Fluxes from Agricultural Field Experiments in Russian Far East // Agronomy. 2021. Vol. 11. 1559. doi: 10.3390/agronomy11081559
26. Wang C., Shen J., Liu J., Qin H., Yuan Q., Fan F., Hu Y., Wang J., Wei W., Li Y., Wu J. Microbial mechanisms in the reduction of CH₄ emission from double rice cropping system amended by biochar: A four-year study // Soil Biology and Biochemistry. 2019. № 135. PP. 251–263. doi: 10.1016/j.soilbio.2019.05.012
27. Wu D., Senbayram M., Zang H., Ugurlar F., Aydemir S., Bruggemann N., Kuzyakov Y., Bol R., Blagodatskaya E. Effect of biochar origin and soil pH on greenhouse gas emissions from sandy and clay soils // Applied Soil Ecology. 2018. № 129. PP. 121–127. doi: 10.1016/j.apsoil.2018.05.009

28. Нестерова О.В., Семаль В.А., Бовсун М.А., Васенев И.И., Брикманс А.В., Карпенко Т.Ю., Сакара Н.А. Изменение свойств агропочв юга Дальнего Востока России при внесении биочара // *Агрохимический вестник*. 2021. № 5. С 18–23.
29. Иванов Г.И. Почвы Приморского края. Владивосток : Дальневосточ. кн. изд-во, 1964. 107 с.
30. Сакара Н.А., Леунов В.И., Сухомиров Г.И., Тарасова Т.С., Ознобихин В.И. Развитие овощеводства дальнего востока России в историческом и научно-производственном аспектах // *Аграрный вестник Приморья*. 2021. С. 18–29.

References

1. Shackley S, Ibarrola Esteinou R, Hopkins D, Hammond J. Biochar Quality Mandate (BQM) version 1.0. British Biochar Foundation. 2014. 58 p.
2. Grigoryan BR, Grachev AN, Kulagina VI, Sungatullina LM, Koltsova TG, Ryazanov SS. Vliyaniye biouglya na rost rasteniy. mikrobiologicheskkiye i fiziko-khimicheskkiye pokazateli malo gumusirovannoy pochvy v usloviyakh vegetatsionnogo opyta [The effect of biochar on plant growth, microbiological and physico-chemical parameters of low humus soil in the conditions of vegetation experience]. *Bulletin of Kazan Technological University*. 2016;11:185-189. In Russian
3. Voynikova EV, Popenya MV. Vliyaniye biouglya na formy nakhozhdeniya urana opredelyayushchiye ego biologicheskuyu dostupnost v selskokhozyaystvennykh pochvakh [The influence of biochar on the forms of finding uranium that determine its biological availability in agricultural soils]. *Federal State Budgetary Institution of Science Institute of Physical Chemistry and Electrochemistry named after A.N. Frumkin of the Russian Academy of Sciences*. 2016:142-143. In Russian
4. Kulagina VI, Grachev AN, Shagidullin RR, Ryazanov SS, Sungatulina LM, Zabelkin SA, Koltsova TG. Influence of biochar on the soil structure and the content of potassium forms. *Agrarian Scientific Journal*. 2019;1:16-20. doi: 10.28983/asj.v0i1.460 In Russian, English summary
5. Hawthorne L, Johnson MS, Jassal RS, Black TA, Grant NJ and Smukler SM. Application of biochar and nitrogen influences fluxes of CO₂, CH₄ and N₂O in a forest soil. *J. Environ. Manage*. 2017;192:203-214. doi: 10.1016/j.jenvman.2016.12.066
6. Czekala W, Malinska K, Caceres R, Janczak D, Dach J and Lewici A. Co-composting of poultry manure mixtures amended with biochar – The effect of biochar on temperature and C-CO₂ emission. *Bioresour. Technol*. 2016;200:921-927. doi: 10.1016/j.biortech.2015.11.019
7. Yang X, Meng J, Lan Y, Chen W, Yang T, Yuan J, Liu S and Han J. Effects of maize stover and its biochar on soil CO₂ emissions and labile organic carbon fractions in Northeast China. *Environ. Sci. Pollut. Res*. 2017;240:24-31. doi: 10.1016/j.agee.2017.02.001
8. Mukhina IM, Durova AS. Vliyaniye biouglya na biologicheskkiye svoystva dernovo-podzolistoy supeschanoy pochvy i effektivnost ispolzovaniya rasteniyami pitatelnykh veshchestv [The influence of biochar on the biological properties of sod-podzolic sandy loam soil and the efficiency of the use of nutrients by plants]. *Agrophysics*. 2017;1:26-35. In Russian
9. Farhangi-Abriz S, Torabian S, Qin R, Noulas C, Lu Y, Gao S. Biochar effects on yield of cereal and legume crops using meta-analysis. *Science of the Total Environment*. 2021;775:145689. doi: 10.1016/J.SCI.TOTENV.2021.145689
10. Nguyen BT, Le LB, Pham LP, Nguyen HT, Tran TD, Thai NV. The effects of biochar on the biomass yield of elephant grass (*Pennisetum Purpureum* Schumacher) and properties of acidic soils. *Industrial Crops and Product*. 2021;161:1-11. doi: 10.1016/j.indcrop.2020.113224
11. Mukhina IM, Rizhiya EYa, Buchkina NP, Balashov EV. Vliyaniye biouglya na urozhaynost propashnykh i zlakovykh kultur v usloviyakh Severo-Zapadnogo regiona RF [The influence of biochar on the yield of row crops and cereals in the conditions of the North-Western region of the Russian Federation. Soils of Russia: yesterday, today, tomorrow]. In: *Pochvy Rossii: vchera, segodnya, zavtra: Sbornik statey po materialam*

- Vserossiyskoy s mezhdunarodnym uchastiyem nauchnoy konferentsii. posvyashchennoy Godu ekologii i 90-letiyu so dnya rozhdeniya professora V.V. Tyulina. [In: A collection of articles based on the materials of the All-Russian scientific conference with international participation dedicated to the Year of Ecology and the 90th anniversary of the birth of Professor V.V. Tyulin. (Vyatskiy gosudarstvennyy universitet. 2017)] Vyatka State University, 2017. PP. 94-100. In Russian
12. Lentz RD and Ippolito JA. Biochar and Manure Affect Calcareous Soil and Corn Silage Nutrient Concentrations and Uptake. *J. Environ. Qual.* 2012;41:1033-1043. doi: 10.2134/jeq2011.0126
 13. Biederman LA, Harpole WS. Biochar and its effects on plant productivity and nutrient cycling: a meta-analysis. *GCB Bioenerg.* 2013;5:202-214. doi: 10.1111/gcbb.12037
 14. Wang J, Xiong Z, Kuzyakov Y. Biochar stability in soil: meta-analysis of decomposition and priming effects. *GCB Bioenergy.* 2015;8:512-526. doi: 10.1111/gcbb.12266
 15. Nguyen TTN, Xu C, Tahmasbian I, Che R, Xu Z, Zhou X, Wallace HM, Bai SH. Effects of biochar on soil available inorganic nitrogen: A review and meta-analysis. *Geoderma.* 2017;288:79-96. doi: 10.1016/j.geoderma.2016.11.004
 16. Razzaghi F, Obour PB, Arthur E. Does biochar improve soil water retention? A systematic review and meta-analysis. *Geoderma.* 2020;361:114055. doi: 10.1016/j.geoderma.2019.114055
 17. International Biochar Initiative. IBI. 2018. p. Available at: <https://biochar-international.org/> (accessed 22.07.2022).
 18. Bovsun MA, Nesterova OV, Semal VA, Khokhlova AI, Sakara NA. Changes in the composition and properties of biochar after one-year application. *E3S Web of Conferences.* 2020;217:10009. doi: 10.1051/e3sconf/202021710009
 19. Shishov LL, Tonkonogov VD, Lebedeva II, Gerasimova MI. Klassifikatsiya i diagnostika pochv Rossii [Classification and diagnostics of soils of Russia]. Smolensk: Oikumena; 2004. 342 p. In Russian
 20. Spokas KA. Review of the stability of biochar in soils: predictability of O:C molar ratios. *Carbon Manage.* 2010;1:289-303.
 21. Mukhina IM. Vliyaniye karbonizirovannoy biomassy na parametry plodorodiya dernovo-podzolistykh pochv i emissiyu parnikovyykh gazov [Influence of carbonized biomass on the fertility parameters of sod-podzolic soils and greenhouse gas emissions]. St. Petersburg; 2017. 187 p. In Russian
 22. Orlova NE, Labutova NM, Orlova EE, Bankina TA. Biokhimicheskiye i mikrobiologicheskiye aspekty primeneniya biouglya v kachestve melioranta pochv [Biochemical and microbiological aspects of the use of biochar as a soil meliorant]. Collection of scientific papers dedicated to the 95th anniversary of the Kuban State Agrarian University. 2017. PP. 323-325. In Russian
 23. Mukherjee A, Lai R, Zimmerman AR. Effects of biochar and other amendments on the physical properties and greenhouse gas emissions of an artificially degraded soil. *Science of Total Environment.* 2014;487:26-36. doi: 10.1016/j.scitotenv.2014.03.141
 24. Wu Z, Zhang X, Dong Y, Li B, Xiong Z. Biochar amendment reduced greenhouse gas intensities in the rice-wheat rotation system: six-year field observation and meta-analysis. *Agricultural and Forest Meteorology.* 2019;278:107625. doi: 10.1016/j.agrformet.2019.107625
 25. Bovsun MA, Castaldi S, Nesterova OV, Semal VA, Sakara NA, Brikmans AV, Khokhlova AI, Karpenko TY. Effect of Biochar on Soil CO₂ Fluxes from Agricultural Field Experiments in Russian Far East. *Agronomy.* 2021;11:1559. doi: 10.3390/agronomy11081559
 26. Wang C, Shen J, Liu J, Qin H, Yuan Q, Fan F, Hu Y, Wang J, Wei W, Li Y, Wu J. Microbial mechanisms in the reduction of CH₄ emission from double rice cropping system amended by biochar: A four-year study. *Soil Biology and Biochemistry.* 2019;135:251-263. doi: 10.1016/j.soilbio.2019.05.012
 27. Wu D, Senbayram M, Zang H, Ugurlar F, Aydemir S, Bruggemann N, Kuzyakov Y, Bol R, Blagodatskaya E. Effect of biochar origin and soil pH on greenhouse gas emissions

- from sandy and clay soils. *Applied Soil Ecology*. 2018;129:121-127. doi: 10.1016/j.apsoil.2018.05.009
28. Nesterova O.V., Semal V.A., Bovsun M.A., Vasenev I.I., Brikmans A.V., Karpenko T.Y., Sakara N.A. Changes in the properties of agricultural soils in the South of the Russian Far East during the introduction of biochar. *Agrochemical Bulletin*. 2021;5:18-23.
29. Ivanov G.I. Soils of Primorsky Krai. Vladivostok : Far Eastern Book Publishing House, 1964. 107 p.
30. Sakara N.A., Leunov V.I., Sukhomirov G.I., Tarasova T.S., Oznobikhin V.I., Development of vegetable growing in the Russian Far East in historical, scientific and production aspects. *Agrarian Bulletin of Primorye*. 2021:18-29.

Информация об авторах:

Бовсун Мария Александровна – аспирант кафедры почвоведения, Дальневосточный федеральный университет (Владивосток, Россия).

E-mail: bovsun.mal@dvfu.ru

Нестерова Ольга Владимировна – канд. биол. наук, доцент кафедры почвоведения, Дальневосточный федеральный университет (Владивосток, Россия).

E-mail: nesterova.ov@dvfu.ru

Семаль Викторья Андреевна – канд. биол. наук, доцент кафедры почвоведения, Дальневосточный федеральный университет (Владивосток, Россия); с.н.с. сектора почвоведения и экологии почв, ФНЦ Биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН (Владивосток, Россия).

E-mail: semal.va@dvfu.ru

Сакара Николай Андреевич – канд. с-х. наук, директор по науке Приморской овощной опытной станции – филиала федерального государственного научного учреждения «Федеральный научный центр овощеводства» (Артем, Россия).

E-mail: nsakara@inbox.ru

Брикманс Анастасия Владимировна – канд. биол. наук, доцент кафедры почвоведения, Дальневосточный федеральный университет (Владивосток, Россия).

E-mail: brikmans.av@dvfu.ru

Карпенко Татьяна Юрьевна – ассистент кафедры почвоведения, Дальневосточный федеральный университет (Владивосток, Россия).

E-mail: karpenko.tiu@dvfu.ru

Тарасова Татьяна Сергеевна – н. с. Приморской овощной опытной станции – филиала федерального государственного научного учреждения «Федеральный научный центр овощеводства» (Владивосток, Россия).

E-mail: nsakara@inbox.ru

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Information about the authors:

Maria A. Bovsun, post-graduate student of the Department of Soil Science of the Far Eastern Federal University (Vladivostok, Russian Federation).

E-mail: bovsun.mal@dvfu.ru

Olga V. Nesterova, PhD, Associate Professor of the Department of Soil Science of the Far Eastern Federal University (Vladivostok, Russian Federation).

E-mail: nesterova.ov@dvfu.ru

Viktoriia A. Semal, PhD, Associate Professor of the Department of Soil Science of the Far Eastern Federal University Senior Researcher of the Sector of Soil Science and Soil Ecology of the Federal Research Center for the Biodiversity of Terrestrial Biota of East Asia, FEB RAS (Vladivostok, Russian Federation).

E-mail: semal.va@dvfu.ru

Nikolay A. Sakara, PhD, Director for Science of the Primorsky Vegetable Experimental Station - branch of the Federal State Scientific Institution "Federal Scientific Center of Vegetable Growing" (Artem, Russian Federation).

E-mail: nsakara@inbox.ru

Anastasia V. Brikmans, PhD, Associate Professor of the Department of Soil Science of the Far Eastern Federal University (Vladivostok, Russian Federation).

E-mail: brikmans.av@dvfu.ru

Tatiana Yu. Karpenko, Assistant of the Department of Soil Science of the Far Eastern Federal University (Vladivostok, Russian Federation).

E-mail: karpenko.tiu@dvfu.ru

Tatiana S. Tarasova, researcher at the Primorsky Vegetable Experimental Station, a branch of the Federal State Scientific Institution "Federal Scientific Center for Vegetable Growing" (Artem, Russian Federation).

E-mail: nsakara@inbox.ru

The Authors declare no conflict of interest.

*Статья поступила в редакцию 04.08.2022;
одобрена после рецензирования 01.04.2023; принята к публикации 02.08.2023.*

*The article was submitted 04.08.2022;
approved after reviewing 01.04.2023; accepted for publication 02.08.2023.*

Научная статья
УДК 631.84:631.46
doi: 10.17223/19988591/61/2

Воздействие совместного внесения биоугля и минеральных азотных удобрений на растения овса посевного и биологические свойства почв

Валентина Ивановна Кулагина¹, Андрей Николаевич Грачев²,
Рифгат Роальдович Шагидуллин³, Люция Мансуровна Сунгатуллина⁴,
Станислав Сергеевич Рязанов⁵, Сергей Андреевич Забелкин⁶

^{1, 3, 4, 5} Институт проблем экологии и недропользования АН РТ, Казань, Россия

^{2, 6} Казанский национальный исследовательский технологический университет,
Казань, Россия

¹ viksoil@mail.ru

² energolesprom@gmail.com

³ shagidullin_@mail.ru

⁴ sunlyc@yandex.ru

⁵ RStanislav.soil@yandex.ru

⁶ szabelkin@gmail.com

Аннотация. Рассмотрено воздействие внесения биоугля в сочетании с минеральными азотными удобрениями и без них в бедную песчаную почву на развитие растений овса посевного (*Avéna satíva* L.), микробиологические, биохимические и физико-химические свойства почв. Биоуголь был получен из иловых осадков сточных вод г. Чебоксары при температуре $500 \pm 20^\circ\text{C}$. Исследования проводились в рамках вегетационного опыта. Показано, что максимальное число живых растений на 42-й день опыта наблюдается при внесении биоугля в количестве 10% от веса почвы без дополнительного внесения удобрений. Средняя высота и биомасса растений на 42-й день опыта на всех вариантах не имела статистически значимых отличий от контроля. Совместное внесение биоугля и минеральных азотных удобрений привело к увеличению содержания в почве щелочногидролизуемого азота и к всплеску микробиологической активности. Однако корреляционная зависимость между числом выживших растений и общей численностью микроорганизмов оказалась отрицательной. Зависимость между числом выживших растений и ферментативной активностью почвы не обнаружена.

Ключевые слова: биоуголь; осадки сточных вод; азотные удобрения; овес посевной; биологическая активность почв; ферментативная активность.

Для цитирования: Кулагина В.И., Грачев А.Н., Шагидуллин Р.Р., Сунгатуллина Л.М., Рязанов С.С., Забелкин С.А. Воздействие совместного внесения биоугля и минеральных азотных удобрений на растения овса посевного и биологические свойства почв // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2023. № 61. С. 27–44. doi: 10.17223/19988591/61/2

The Impact of the Joint Application of Biochar and Mineral Nitrogen Fertilizers on Oat Plants and the Biological Properties of Soils

Valentina I. Kulagina¹, Andrey N. Grachev², Rifgat R. Shagidullin³,
Lutsia M. Sungatullina⁴, Stanislav S. Ryazanov⁵, Sergey A. Zabelkin⁶

^{1, 3, 4, 5} Research Institute for Problems of Ecology and Mineral Wealth Use of Tatarstan Academy of Sciences, Kazan, Republic of Tatarstan, Kazan, Russian Federation

^{2, 6} Kazan National Research Technological University, Kazan, Russian Federation

¹ viksoil@mail.ru

² energoesprom@gmail.com

³ shagidullin_@mail.ru

⁴ sunlyc@yandex.ru

⁵ RStanislav.soil@yandex.ru

⁶ szabelkin@gmail.com

Summary. Sewage sludge is hard to dispose waste, not only due to its large volumes. It contains heavy metals, pathogenic microorganisms, and helminth eggs. For this reason, although it contains substances valuable for plant nutrition, sewage sludge cannot be inserted into the soil without prior treatment. Before being inserted into the soil, the sewage sludge must undergo appropriate treatment to comply with environmental and sanitary requirements. Pyrolysis is one of the most promising methods for processing sewage sludge, although this method is one of the least used at present. Biochar is the solid product of sewage sludge pyrolysis. It usually contains high amounts of phosphorus and potassium and some amount of available nitrogen. The data about the impact of biochar application on plant productivity and activity of soil microbiota are contradictory. The effect of combined use of biochar and mineral nitrogen fertilizers has not been studied enough. The study was aimed to investigate the effect of application of various amounts of sewage sludge biochar in combination with mineral fertilizers to poor sandy soils on the productivity of oat plants (*Аvéна satíva* L.) and the microbiological and biochemical properties of the soil.

The laboratory vegetative experiment was carried out for 42 days. Soil and biochar mixture (400 g) was placed in vegetation vessels. The soil was soddy-podzolic sandy (according to the USSR classification) or Glossic Retisols (Arenic) (according to WRB (2014)). Biochar from sewage sludge was obtained at a temperature of +500±20°C. The proportions of the applied biochar was 2%, 5% and 10% by weight. Mineral nitrogen fertilizers were applied at rates of 0.1 g, 0.2 g, and 0.3 g of active ingredient per 1 kg of soil. A common oat (*Аvéна satíva* L.) were sown in the amount of 12 seeds per vegetation vessel. After seed germination, the plants were thinned out, leaving 8 plants in each vessel. On the 14th day, half of the plants (4 units) in each pot were cut off, and the average height and dry biomass were measured. The experiment with the remaining 4 units lasted up to 42 days. The experiment was carried out in four replications. The soil without biochar and without mineral fertilizers was used as a control. The number of trophic groups of microorganisms was determined by sowing dilutions of soil suspensions on solid media. In addition, urease, catalase and invertase activities were identified.

The results showed that the combined application of biochar and fertilizers to poor sandy soil affected the number of surviving oat (*Аvéна satíva* L.) plants by day 42 of the experiment (See Table 2). The best result – all plants survived – was obtained when applying 10% of biochar without additional mineral fertilizers. At biochar pro-

portion of 10%, additional nitrogen fertilizers turned out to be inexpedient and led to a decrease in the survival rate of plants. The proportions of 2% and 5% of biochar without fertilizers has led to an increase of the number of surviving plants compared to the control (clear soil). Additional application of mineral nitrogen fertilizers increased the number of surviving plants at proportions of 0.1 g/kg and 0.2 g/kg in combination with 2% of biochar and at a proportion of 0.1 g/kg in combination with 5% of biochar. The average height and biomass of plants on day 42 of the experiment in all variants did not have statistically significant differences from the control (See Table 3).

The joint and separate applications of fertilizers and biochar to poor sandy soil in most cases have led to an increase in the content of alkaline hydrolysable nitrogen compared to the control (See Fig. 1). However, the correlation between the number of surviving plants and the content of alkaline hydrolysable nitrogen turned out to be weak and negative, $r = -0.36$.

The application of biochar led to a statistically significant alkalization of the reaction of water extract, but at the same time the reaction remained in the gradations of neutral and slightly alkaline (See Fig. 2). With the joint application, the alkalinizing effect of biochar decreased with an increase in the proportion of nitrogen fertilizers. No relationship between the number of surviving plants and the reaction of the water suspension was found; the correlation coefficient was $r = -0.004$.

The conducted study allowed establishing that on day 42 of the experiment, the total microbial number (TMC) increased with an increase of the biochar proportions. The soil biological activity was highest at maximal proportions of biochar and nitrogen fertilizers, although two-way analysis of variance showed that only the concentration of biochar had a significant effect on the total number of microorganisms (See Table 5). The lowest number of surviving plants was observed in the variants with the highest microbiological activity. The correlation between the number of surviving plants and TMC turned out to be medium and negative ($r = -0.53$).

The relationship between the number of other trophic groups of microorganisms and the survival rate of plants and between the activity of enzymes and the survival rate of plants was not found.

Two-way analysis of variance showed that the proportions of nitrogen fertilizers and biochar, and also their interaction, had a statistically significant effect on the number of living plants on day 42 of the experiment, the final content of alkaline hydrolysable nitrogen in the soil, soil acidity, the content of amylolytic microorganisms and micromycetes, and all parameters of enzymatic activity (See Table 5). The content of actinomycetes was significantly affected primarily by the concentration of biochar; the effect of nitrogen fertilizers was only observed when combined with biochar.

The paper contains 2 figures, 5 Tables and 18 references.

Keywords: biochar, sewage sludge, nitrogen fertilizers, oats, soil biological activity, enzymatic activity

For citation: Kulagina VI, Grachev AN, Shagidullin RR, Sungatullina LM, Ryazanov SS, Zabelkin SA. The Impact of the Joint Application of Biochar and Mineral Nitrogen Fertilizers on Oat Plants and the Biological Properties of Soils. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya* = *Tomsk State University Journal of Biology*. 2023;61:27-44. doi: 10.17223/19988591/61/2

Введение

Осадки сточных вод (ОСВ) относятся к трудоемким для утилизации отходам не только благодаря большим объемам – ОСВ содержат тяжелые металлы, патогенные микроорганизмы, яйца гельминтов. По этой причине ОСВ нельзя просто внести в почву, хотя они содержат вещества, ценные

для питания растений. Перед внесением в почву осадки должны пройти соответствующую обработку для соблюдения экологических и санитарных требований.

Пиролиз – один из самых перспективных, хотя и наименее используемых в настоящее время методов переработки осадков сточных вод [1–3]. Твердым продуктом пиролиза является биоуголь, или, по-другому, пироуглерод [1, 3]. Однако внесение биоугля в почву целесообразно лишь в том случае, когда оно не ухудшает, а улучшает свойства почв, способствует повышению продуктивности растений, биологической активности почвы и др. Биоуголь имеет ряд преимуществ перед ОСВ. При пиролизе илов сточных вод происходит их термическая стерилизация, в результате биоуголь избавлен от патогенов и веществ, обладающих сильным неприятным запахом [3]. Биоуголь имеет пористую структуру и огромную площадь поверхности микропор, пригодную для поселения почвенных микроорганизмов [4]. В большинстве случаев биоуголь имеет нейтральную или щелочную реакцию среды, что способствует улучшению свойств кислых почв [5, 6]. По некоторым данным, биоуголь способствует более быстрому разложению гербицидов в почве [7].

К недостаткам биоугля можно отнести более высокую по сравнению с ОСВ концентрацию тяжелых металлов (ТМ), которая увеличивается благодаря уменьшению объема исходного продукта при пиролизе. Впрочем, большинство исследователей отмечают, что ТМ в биоугле переходят в менее растворимую и менее доступную для растений форму [8–10]. Проведенные нами ранее исследования показали, что содержание Cr, Cu, Fe, Ni и Zn в растениях овса и горчицы, выращенных на почвах с добавлением 2–10% биоугля, полученного при $500 \pm 20^\circ\text{C}$ из илов сточных вод, не отличалось от содержания данных металлов на контроле [11].

Биоуголь обычно содержит достаточное количество соединений фосфора и калия, необходимых для питания растений, но соединения азота теряются при термической обработке, поэтому для повышения продуктивности растений исследователи рассматривают варианты внесения биоугля с минеральными азотными удобрениями или с органическими удобрениями [5, 12, 13].

Данные о влиянии внесения биоугля из илов сточных вод на продуктивность растений противоречивы. Одни исследователи утверждают, что внесение биоугля из илов сточных вод увеличивает высоту и биомассу растений [7–9], другие отмечают снижение урожайности при дозах внесения биоугля 20 т/га [14], третьи указывают, что воздействие на урожайность сильно зависит от свойств биоугля и почвы [5, 6]. Подобные расхождения делают еще более актуальным подбор правильных доз и условий внесения биоугля в почвы.

Цель работы – исследование влияния внесения различных количеств биоугля из илов сточных вод в комплексе с минеральными удобрениями в бедные песчаные дерново-подзолистые почвы на продуктивность растений овса и микробиологические и биохимические свойства почвы.

Материалы и методики исследования

Для проведения вегетационного опыта была выбрана песчаная почва из Лаишевского района Республики Татарстан, близ с. Тарлаши. Согласно «Классификации и диагностике почв СССР» 1977 г., почва отнесена к дерново-подзолистым [15], согласно WRB (2014) – Glossic Retisols (Arenic) [16]. Почва отличалась очень низким плодородием, из-за чего несколько лет находилась в залежи. Образцы для проведения вегетационного опыта были отобраны из бывшего пахотного горизонта на глубину 18 см. Реакция среды водной вытяжки нейтральная по группировке Е.В. Аринушкиной – pH равен 6,6. Содержание гумуса очень низкое – 0,6%, содержание щелочно-гидролизующего азота, по А.Х Корнфилду, согласно агрохимической группировке почв, очень низкое – 24,5 мг/кг. Содержание подвижных фосфора и калия, определенных методом Чирикова (ГОСТ 26204-91), среднее – 82,0 и 112 мг/кг соответственно. Гранулометрический состав почвы представлен в табл. 1. Предполагалось, что именно на таких почвах эффект от внесения биоугля проявится лучше всего.

Т а б л и ц а 1 [Table 1]

Гранулометрический состав дерново-подзолистой почвы [Particle size distribution of Glossic Retisols (Arenic)]

Содержание фракций, % [Fraction content, %]					
1–0,25 мм	0,25–0,05 мм	0,05–0,01 мм	0,01–0,005 мм	0,005–0,001 мм	< 0,001 мм
0,00	74,41	16,20	2,46	4,27	2,66

Биоуголь был получен при температуре $500 \pm 20^\circ\text{C}$ из иловых осадков сточных вод г. Чебоксары, высушенных до влажности 15% и гранулированных. Для получения угля использовалась установка быстрого пиролиза FPP02, которая является запатентованной разработкой компании ООО «Энерголеспром», г. Казань.

Содержание общего нелетучего углерода в биоугле 68,7%, зольность 19,3%. Реакция среды водной вытяжки щелочная ($\text{pH}_{\text{водный}} = 7,9$). Содержание щелочногидролизующего азота 105 мг/кг, подвижных калия и фосфора – 800 и 3 350 мг/кг соответственно.

Почва, предназначенная для опыта, предварительно высушивалась, растиралась и просеивалась сквозь сито с диаметром отверстий 2 мм. В вегетационные сосуды помещалось по 400 г почвы или смеси почвы с биоуглем. Количество вносимого биоугля составляло 2, 5 и 10% от веса почвы. Минеральные азотные удобрения добавлялись из расчета 0,1, 0,2 и 0,3 г действующего вещества на 1 кг почвы. Опыт проведен в четырехкратной повторности. В качестве контроля использовалась почва без угля и без минеральных удобрений.

Растения выращивались и анализировались согласно ГОСТ Р ИСО 22030-2009. В ходе эксперимента в сосудах поддерживалась оптимальная влажность. В каждый сосуд высевалось по 12 семян овса посевного (*Avéna*

sativa L.). После прорастания семян прореживали растения, оставив по 8 штук. На 14-й день половина растений (4 штуки) в каждом вегетационном сосуде срезалась, определялась средняя высота и сухая биомасса.

Опыт с оставшимися 4 растениями продолжался до 42-го дня. После чего растения срезались, измерялись и высушивались для определения сухой биомассы, учитывалось количество живых растений. Из вегетационных сосудов отбирались пробы для определения микробиологических, биохимических и агрохимических параметров.

Численность трофических групп микроорганизмов определялась посевом разведений почвенных взвесей на твердые среды.

Уреазная активность почв определялась методом А.Ш. Галстяна с окончанием, предложенным Ф.Х. Хазиевым, основанным на колориметрическом определении аммиака реактивом Нesslera [17]. Инвертазная активность определялась методом Т.А. Щербаковой с 3,5-динитросалициловой кислотой. Каталазная активность почв определялась методом Джонсона и Темпле в мл 0,1 н KMnO_4 /г сухой почвы за 20 мин [17].

Щелочногидролизуемый азот в почве определялся по Корнфилду. Реакция среды водной вытяжки определялась по ГОСТ 26423-85.

Влияние доз биоугля и азотных удобрений на изученные параметры растений и почвы оценено при помощи двухфакторного дисперсионного анализа (ANOVA) с I последовательным типом расчета суммы квадратов, показывающим в первую очередь значимость взаимодействия независимых факторов на переменную. Зависимость между переменными оценена при помощи параметрического коэффициента корреляции по Пирсону.

Результаты исследования и обсуждение

Наиболее наглядным результатом внесения биоугля в бедную песчаную почву следует признать число выживших растений овса посевного (*Avéna sativa* L.) к 42-му дню опыта. На 14-й день опыта все растения были живы на всех вариантах. Однако к 42-му дню только на варианте с 10% биоугля без добавления минеральных удобрений выжили все 16 растений из 4 повторностей (табл. 2). Контрольная песчаная дерново-подзолистая почва обладала крайне неблагоприятными свойствами, и на контроле к 42-му дню выжило в сумме только 5 растений. В вариантах без удобрений выживаемость растений возрастала в ряду: контроль (почва) < почва с 2% биоугля < почва с 5% биоугля < почва с 10% биоугля (табл. 2).

Таким образом, внесение биоугля из илов сточных вод в бедную песчаную почву оказало благоприятное воздействие на растения. Это согласуется с данными китайских исследователей, вносивших биоуголь из илов сточных вод в истощенную песчаную почву в соотношении 3:1 [8]. Для почв с более тяжелым гранулометрическим составом оптимальными оказываются меньшие концентрации биоугля, обычно 2–5% от веса почвы [6].

Т а б л и ц а 2 [Table 2]

Число живых растений, высота и биомасса растений овса посевного
(*Аvéна satíva* L.) (среднее $\pm$ стандартное отклонение)
[Number of survived plants, plant height and plant biomass of oat (*Аvéна satíva* L.)
(mean $\pm$ standard deviation)]

№ варианта [Variant number]	Вариант опыта [Experiment variant]	Число живых растений на 42-й день опыта, шт. [The number of survived plants on the 42nd day of the experiment, units]	Высота растений, см [Plant height, cm]		Сухая биомасса в пересчете на одно растение, г [Dry biomass in terms of one plant unit, g]	
			14 день [day 14]	42 день [day 42]	14 день [day 14]	42 день [day 42]
1	Контроль (почва) [Control (soil)]	5	14,7 $\pm$ 1,1	24,3 $\pm$ 6,0	0,009 $\pm$ 0,001	0,021 $\pm$ 0,013
2	0,1 г N/кг почвы [0.1 g N/kg soil]	10	14,8 $\pm$ 1,8	22,2 $\pm$ 4,5	0,009 $\pm$ 0,002	0,023 $\pm$ 0,008
3	0,2 г N / кг почвы [0.2 g N/kg soil]	11	14,9 $\pm$ 0,3	21,5 $\pm$ 3,9	0,005 $\pm$ 0,002	0,024 $\pm$ 0,002
4	0,3 г N / кг почвы [0.3 g N/kg soil]	9	14,2 $\pm$ 0,4	24,2 $\pm$ 3,6	0,008 $\pm$ 0,001	0,025 $\pm$ 0,001
5	2% биоугля [2% biochar]	11	14,9 $\pm$ 1,8	23,2 $\pm$ 5,0	0,011 $\pm$ 0,001	0,022 $\pm$ 0,003
6	2% биоугля + 0,1 г N [2% biochar + 0.1 g N]	12	14,9 $\pm$ 0,7	23,0 $\pm$ 3,1	0,011 $\pm$ 0,002	0,023 $\pm$ 0,004
7	2% биоугля + 0,2 г N [2% biochar + 0.2 g N]	13	14,3 $\pm$ 1,2	23,2 $\pm$ 3,9	0,010 $\pm$ 0,001	0,020 $\pm$ 0,001
8	2% биоугля + 0,3 г N [2% biochar + 0.3 g N]	9	14,0 $\pm$ 1,2	21,6 $\pm$ 4,3	0,010 $\pm$ 0,001	0,020 $\pm$ 0,006
9	5% биоугля [5% biochar]	13	15,5 $\pm$ 1,1	22,4 $\pm$ 4,4	0,012 $\pm$ 0,001*	0,020 $\pm$ 0,003
10	5% биоугля + 0,1 г N [5% biochar + 0.1 g N]	14	14,6 $\pm$ 1,4	20,9 $\pm$ 4,5	0,011 $\pm$ 0,003	0,020 $\pm$ 0,005
11	5% биоугля + 0,2 г N [5% biochar + 0.2 g N]	10	14,3 $\pm$ 1,1	20,6 $\pm$ 2,7	0,011 $\pm$ 0,001*	0,019 $\pm$ 0,001
12	5% биоугля + 0,3 г N [5% biochar + 0.3 g N]	3	14,0 $\pm$ 1,0	22,7 $\pm$ 4,0	0,012 $\pm$ 0,001*	0,021 $\pm$ 0,009
13	10% биоугля [10% biochar]	16	13,2 $\pm$ 1,2	17,8 $\pm$ 4,6	0,007 $\pm$ 0,001*	0,014 $\pm$ 0,002
14	10% биоугля + 0,1 г N [10% biochar + 0.1 g N]	9	12,5 $\pm$ 0,9*	19,9 $\pm$ 3,7	0,009 $\pm$ 0,001	0,017 $\pm$ 0,006
15	10% биоугля + 0,2 г N [10% biochar + 0.2 g N]	3	10,9 $\pm$ 1,0*	21,9 $\pm$ 2,4	0,007 $\pm$ 0,001*	0,023 $\pm$ 0,002
16	10% биоугля + 0,3 г N [10% biochar + 0.3 g N]	1	10,1 $\pm$ 0,8*	14,5 $\pm$ 0,0	0,007 $\pm$ 0,001	0,028 $\pm$ 0,000

* Статистически значимая разница с контролем (тест Стьюдента) [Statistically significant difference with the control (Student's test)].

Внесение азотных удобрений без биоугля повышало выживаемость растений, но не больше, чем внесение 2% биоугля от веса почвы без удобрений. При совместном внесении чем больше была доза биоугля, тем при меньшем количестве минеральных удобрений наблюдалась лучшая выживаемость растений. При 10% биоугля последовательное увеличение дозы

азотных удобрений приводило к последовательному ухудшению выживаемости растений (см. табл. 2).

Результаты по средней высоте и биомассе растений оказались не столь показательными.

Установлено, что на 14-й день опыта высота растений статистически значимо отставала от контроля только на вариантах, где кроме биоугля в количестве 10% от веса почвы были внесены азотные удобрения (тест Стьюдента, $p < 0,05$). Это показывает, что внесение минеральных азотных удобрений при дозе биоугля 10% является излишним. На 42-й день высота растений овса посевного (*Аvéна satíva* L.) на всех вариантах опыта выровнялась и статистически значимо не отличалась от контроля.

Сухая биомасса растений овса посевного (*Аvéна satíva* L.) в пересчете на одно растение на 14-й день опыта на вариантах с 5 и 10% биоугля имела статистически значимые отличия от контроля (тест Стьюдента, $p < 0,05$). Однако на 42-й день опыта статистическая обработка результатов показала, что отдельное и совместное внесение в почву биоугля и удобрений не привело к достоверному изменению сухой биомассы овса посевного по сравнению с контролем (тест Стьюдента, $p < 0,05$).

Предполагалось, что выживаемость растений, их высота и биомасса зависят от изменения почвенных условий. Проведенные исследования позволили установить, что к 42-му дню опыта содержание щелочногидролизующего азота в почве почти на всех вариантах опыта было статистически значимо выше, чем на контроле, в некоторых случаях почти в три раза. Содержание щелочногидролизующего азота в почве возрастало и при увеличении дозы минеральных удобрений, и при увеличении концентрации биоугля (рис. 1).

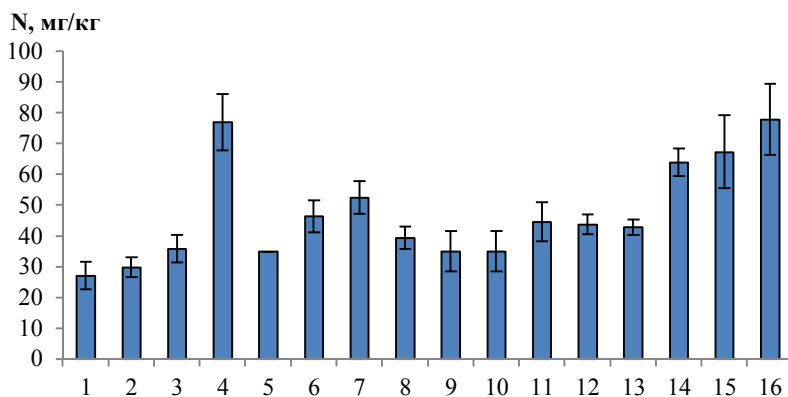


Рис. 1. Содержание щелочногидролизующего азота в почве на 42-й день опыта (среднее и стандартное отклонение). По оси ординат – содержание щелочногидролизующего азота (мг/кг), по оси абсцисс – номера вариантов опыта из табл. 2

[Fig. 1. The content of alkaline hydrolysable nitrogen in the soil by the 42nd day of the experiment (mean and standard deviation). The ordinate axis shows the content of alkaline hydrolysable nitrogen (mg/kg), the abscissa axis shows the numbers of the experiment variants from Table 2]

Ожидалось, что увеличение содержания в почве доступного для растений азота должно привести к улучшению роста растений. Однако корреляционная зависимость между числом выживших растений и содержанием щелочногидролизуемого азота оказалась слабой и обратной ($r = -0,36$, $p = 0,165$), правильнее, пожалуй, говорить об ее отсутствии.

Внесение минеральных азотных удобрений в дозах действующего вещества от 0,1 до 0,3 г/кг почвы привело к статистически значимому подкислению актуальной реакции среды дерново-подзолистой почвы до слабокислой и кислой (рис. 2).

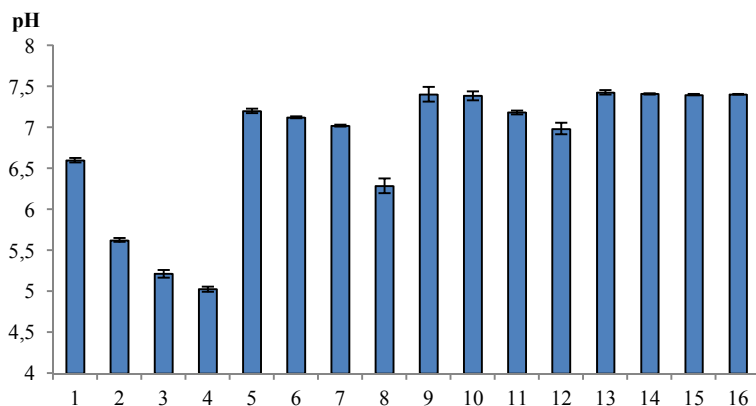


Рис. 2. Реакция среды водной вытяжки из почвы на 42-й день опыта (среднее и стандартные отклонения). По оси ординат – pH водной вытяжки, по оси абсцисс – номера вариантов опыта из табл. 2

[Fig. 2. There reaction of the water extract from the soil on the 42nd day of the experiment (mean and standard deviations). The ordinate shows the pH of the water extract, the abscissa shows the numbers of the experiment options from Table 2]

Внесение биоугля, наоборот, привело к статистически значимому подщелачиванию реакции среды водной вытяжки, но при этом она оставалась в градациях нейтральной и слабощелочной (рис. 2). При совместном внесении подщелачивающий эффект биоугля уменьшался с увеличением дозы азотных удобрений.

Зависимости между числом выживших растений и реакцией среды обнаружено не было: $r = -0,004$, $p = 0,987$.

Проведенные исследования позволили установить, что на 42-й день опыта общее микробное число (ОМЧ), по которому обычно судят о микробиологической активности почвы, возрастало с повышением концентрации вносимого биоугля, даже если биоуголь вносился без азотных удобрений. Полученный результат согласуется с данными Е.Я. Рижей с соавт. о том, что внесение биоугля в почву способствует усилению микробиологической деятельности [12]. При внесении 5% биоугля ОМЧ увеличивалось в два раза по сравнению с контролем, 10% – в 4,5 раза (табл. 3).

Внесение минеральных азотных удобрений без биоугля не привело к статистически значимому изменению численности микроорганизмов (табл. 3). Возможно, это связано с тем, что аммонификаторы используют в основном азот органических соединений. На всех вариантах опыта, кроме вариантов с минеральными удобрениями без биоугля, численность микроорганизмов статистически значимо выше, чем на контроле.

Т а б л и ц а 3 [Table3]

**Численность трофических групп микроорганизмов на 42-й день опыта
(среднее $\pm$ стандартное отклонение)**

[The number of trophic groups of microorganisms on the 42nd day of the experiment (mean $\pm$ standard deviation)]

Вариант опыта [Experiment variant]	Общее микробное число, 10 ⁶ КОЕ/г [Total microbial number, 10 ⁶ CFU/g]	Амилолитики, 10 ⁵ КОЕ/г [Amylolitics, 10 ⁵ CFU/g]	Актиномицеты, 10 ⁵ КОЕ/г [Actinomycetes, 10 ⁵ CFU/g]	Микромицеты, 10 ³ КОЕ/г [Micromycetes, 10 ³ CFU/g]
Контроль (почва) [Control (soil)]	30,2 $\pm$ 6,4	152,6 $\pm$ 24,9	37,2 $\pm$ 1,7	26,4 $\pm$ 1,7
0,1 г N/kg почвы [0.1 g N/kg soil]	109,7 $\pm$ 41,5	146,8 $\pm$ 19,8	38,6 $\pm$ 3,4	91,0 $\pm$ 5,0*
0,2 г N / кг почвы [0.2 g N/kg soil]	14,6 $\pm$ 3,2	29,1 $\pm$ 4,0	8,6 $\pm$ 1,0*	37,0 $\pm$ 4,4
0,3 г N / кг почвы [0.3 g N/kg soil]	28,0 $\pm$ 7,8	40,8 $\pm$ 5,9*	11,6 $\pm$ 0,9*	36,7 $\pm$ 3,7*
2% биоугля [2% biochar]	50,7 $\pm$ 2,8*	162,0 $\pm$ 6,9	29,8 $\pm$ 2,6*	42,1 $\pm$ 2,4*
2% биоугля + 0,1 г N [2% biochar + 0.1 g N]	98,4 $\pm$ 9,1*	276,1 $\pm$ 24,4*	54,7 $\pm$ 4,7*	36,7 $\pm$ 3,6
2% биоугля + 0,2 г N [2% biochar + 0.2 g N]	88,0 $\pm$ 13,2*	174,1 $\pm$ 31,8	30,0 $\pm$ 5,0	53,7 $\pm$ 3,8*
2% биоугля + 0,3 г N [2% biochar + 0.3 g N]	120,2 $\pm$ 12,7*	289,3 $\pm$ 23,4*	40,2 $\pm$ 4,1	73,7 $\pm$ 12,4*
5% биоугля [5% biochar]	40,4 $\pm$ 2,6*	192,6 $\pm$ 10,2	79,2 $\pm$ 11,0*	38,8 $\pm$ 2,6*
5% биоугля + 0,1 г N [5% biochar + 0.1 g N]	115,3 $\pm$ 27,5*	290,3 $\pm$ 25,9*	57,3 $\pm$ 3,4*	39,9 $\pm$ 2,1*
5% биоугля + 0,2 г N [5% biochar + 0.2 g N]	136,2 $\pm$ 24,1*	328,0 $\pm$ 44,2*	81,3 $\pm$ 8,0*	68,5 $\pm$ 2,6*
5% биоугля + 0,3 г N [5% biochar + 0.3 g N]	96,4 $\pm$ 4,4*	341,2 $\pm$ 47,1*	51,9 $\pm$ 8,0	32,4 $\pm$ 4,4
10% биоугля [10% biochar]	139,9 $\pm$ 19,6*	220,7 $\pm$ 58,0	105,2 $\pm$ 17,6*	258,3 $\pm$ 9,0*
10% биоугля + 0,1 г N [10% biochar + 0.1 g N]	299,7 $\pm$ 79,1*	328,8 $\pm$ 26,0*	112,9 $\pm$ 1,7*	44,7 $\pm$ 4,4*
10% биоугля + 0,2 г N [10% biochar + 0.2 g N]	327,8 $\pm$ 56,3*	166,1 $\pm$ 18,5	63,7 $\pm$ 18,4	137,4 $\pm$ 14,4*
10% биоугля + 0,3 г N [10% biochar + 0.3 g N]	441,5 $\pm$ 126,5*	300,8 $\pm$ 21,9*	158,2 $\pm$ 26,5*	61,1 $\pm$ 5,3*

* Статистически значимая разница с контролем (тест Стьюдента) [Statistically significant difference with the control (Student's test)].

Совместное внесение биоугля и азотных удобрений приводило к более значительной стимуляции численности ОМЧ. Максимальная отмечена для самой большой концентрации биоугля и самой высокой дозы минеральных удобрений (10% биоугля и 0,3% N на 1 кг почвы). По-видимому, это связано как с большой удельной поверхностью биоугля, являющейся местом поселения микроорганизмов, так и с дополнительным поступлением с биоуглем азотсодержащих органических соединений. Коэффициент корреляции между численностью аммонифицирующих микроорганизмов и содержанием щелочногидролизуемого азота составил $r = 0,65$ ($p = 0,006$), что свидетельствует о прямой связи средней силы между признаками.

Однако высокая общая численность микроорганизмов – не всегда показатель плодородия почв. Наоборот, изменение микробиологических показателей более, чем на 50% от контроля, часто служит показателем неблагополучия или временной нестабильности почвенной экосистемы [18]. В нашем случае на вариантах с самой высокой микробиологической активностью наблюдалось наименьшее количество выживших растений. Корреляционная зависимость между числом выживших растений и ОМЧ оказалась средней и обратной ($r = -0,53$, $p = 0,033$).

Численность амилотических микроорганизмов, ассимилирующих минеральные формы азота, при внесении в почву биоугля без удобрений статистически значимо от контроля не отличалась (тест Стьюдента, $p < 0,05$), что подтверждает недостаток минерального азота в биоугле. При внесении в почву минеральных азотных удобрений в количестве 0,2–0,3 г/кг численность амилотиков уменьшилась в 3,5–4,5 раза (см. табл. 3). По-видимому, даже для таких микроорганизмов доза минерального азота оказалась чрезмерной. Совместное внесение биоугля и азотных удобрений способствовало увеличению численности амилотических микроорганизмов по сравнению с контролем.

Актиномицеты – одна из групп микроорганизмов, относящихся к амилотическим, но часто изучаемых отдельно. Изменения их численности под воздействием внесения биоугля и минеральных удобрений в почву в целом совпадали с закономерностями, отмеченными для амилотиков (табл. 3). Коэффициент корреляции между численностью актиномицетов и содержанием щелочногидролизуемого азота равен 0,53 ($p = 0,033$), т.е. зависимость между признаками средняя.

Численность микроскопических грибов (микромикетов), способных разлагать трудноразлагаемые органические вещества почв, была выше, чем на контроле, на всех вариантах опыта, в том числе с внесением минеральных удобрений (табл. 2). По-видимому, это объясняется тем, что к 42-му дню опыта в вегетационных сосудах имелось достаточное количество корневой и микробной биомассы, пригодной для разложения, а также органических соединений, поступивших вместе с углем. Самая высокая численность микромикетов отмечалась при внесении в почву 10% биоугля без минеральных удобрений. Полученные данные согласуются с данными Е.Я. Рижей с соавт., которые отмечали, что биоуголь стимулирует развитие почвенных плесневых грибов [12].

Корреляционной зависимости между численностью амилаolitikов, актиномицетов, микромицетов и числом выживших растений обнаружено не было.

Коэффициент минерализации/иммобилизации, по Е.Н. Мишустину, во всех случаях оказался меньше единицы, что свидетельствует о преобладании процессов минерализации в почвах вегетационного опыта. Коэффициент корреляции между содержанием щелочногидролизующего азота и коэффициентом минерализации оказался равен $-0,59$ ($p = 0,014$), что свидетельствовало о средней обратной зависимости между признаками. Чем больше в почве щелочногидролизующего азота, тем сильнее проявляются процессы минерализации.

Таким образом, внесение биоугля и особенно биоугля с минеральными азотными удобрениями привело к всплеску численности почвенных микроорганизмов и усилению процессов минерализации азота. Полученные результаты свидетельствуют о том, что к 42-му дню опыта микробное сообщество почвы еще не вернулось в равновесное состояние. Для выявления отдаленных последствий требуются более длительные исследования.

Проведенные исследования позволили установить, что активность ферментов уреазы и каталазы имела сильную прямую взаимосвязь с количеством внесенного биоугля – коэффициент корреляции соответственно $0,84$ ($p < 0,001$) и $0,95$ ($p < 0,001$). В то же время внесение в почву только минеральных удобрений привело к уменьшению активности ферментов (табл. 4).

Т а б л и ц а 4 [Table 4]

**Ферментативная активность почв на 42-й день опыта
(среднее $\pm$ стандартное отклонение)**

[Enzymatic activity of soils on the 42nd day of the experiment (mean $\pm$ standard deviation)]

Вариант опыта [Experiment variant]	Уреазы N, мкг/г в час [Urease N, mcg/g per hour]	Каталаза, мл O ₂ /г почвы в минуту [Catalase, ml O ₂ /g soil per minute]	Инвертаза, мг глюкозы/г почвы за 4 ч [Invertase, mg glucose/g soil for 4 hours]
Контроль (почва) [Control (soil)]	12,4 $\pm$ 1,2	0,448 $\pm$ 0,019	0,30 $\pm$ 0,003
0,1 г N/кг почвы [0.1 g N/kg soil]	6,9 $\pm$ 0,5*	0,364 $\pm$ 0,019*	0,13 $\pm$ 0,001*
0,2 г N/кг почвы [0.2 g N/kg soil]	6,9 $\pm$ 0,5*	0,168 $\pm$ 0,011*	0,21 $\pm$ 0,001*
0,3 г N/кг почвы [0.3 g N/kg soil]	11,9 $\pm$ 1,4	0,280 $\pm$ 0,024*	0,25 $\pm$ 0,007*
2% биоугля [2% biochar]	19,9 $\pm$ 1,3*	0,504 $\pm$ 0,019	0,22 $\pm$ 0,014*
2% биоугля + 0,1 г N [2% biochar + 0.1 g N]	11,9 $\pm$ 1,4*	0,476 $\pm$ 0,001	0,24 $\pm$ 0,021
2% биоугля + 0,2 г N [2% biochar + 0.2 g N]	22,5 $\pm$ 1,0*	0,476 $\pm$ 0,001	0,21 $\pm$ 0,004*
2% биоугля + 0,3 г N [2% biochar + 0.3 g N]	16,6 $\pm$ 2,2	0,420 $\pm$ 0,039	0,22 $\pm$ 0,014*
5% биоугля [5% biochar]	25,6 $\pm$ 2,8*	0,630 $\pm$ 0,009*	0,19 $\pm$ 0,003*

Вариант опыта [Experiment variant]	Уреаза N, мкг/г в час [Urease N, mcg/g per hour]	Каталаза, мл O ₂ /г почвы в минуту [Catalase, ml O ₂ /g soil per minute]	Инвертаза, мг глюкозы/г почвы за 4 ч [Invertase, mg glucose/g soil for 4 hours]
5% биоугля + 0,1 г N [5% biochar + 0.1 g N]	22,0±0,9*	0,616±0,039*	0,13±0,007*
5% биоугля + 0,2 г N [5% biochar + 0.2 g N]	24,0±0,7*	0,644±0,019*	0,21±0,001*
5% биоугля + 0,3 г N [5% biochar + 0.3 g N]	29,4±1,8*	0,588±0,019*	0,10±0,001*
10% биоугля [10% biochar]	32,1±1,9*	0,784±0,039*	0,13±0,003*
10% биоугля + 0,1 г N [10% biochar + 0.1 g N]	64,2±4,6*	0,896±0,039*	0,14±0,024*
10% биоугля + 0,2 г N [10% biochar + 0.2 g N]	30,7±2,3*	0,840±0,010*	0,17±0,003*
10% биоугля + 0,3 г N [10% biochar + 0.3 g N]	35,4±4,2*	0,952±0,039*	0,16±0,011*

* Статистически значимая разница с контролем (тест Стьюдента) [Statistically significant difference with the control (Student's test)].

Активность каталазы не претерпела статистически значимых изменений по сравнению с контролем только при внесении минимальной дозы биоугля – 2%, независимо от того, вносились вместе с ним удобрения или нет.

Активность уреазы возрастала статистически значимо по сравнению с контролем при внесении 2, 5 и 10% биоугля, а при внесении только минеральных удобрений – уменьшалась. Максимальная активность инвертазы наблюдалась на контроле, а при внесении биоугля уменьшалась. Взаимосвязь активности фермента инвертазы с количеством внесенного биоугля оказалась отрицательной ($r = -0,61$, $p = 0,013$).

Данные ферментативной активности почв, отклоняющиеся более чем на 25%, от контроля свидетельствовали об изменении состояния почвенной экосистемы при внесении биоугля [16].

Корреляционной зависимости между активностью ферментов и числом выживших растений овса посевного обнаружено не было.

Двухфакторный дисперсионный анализ показал, что дозы азотных удобрений и биоугля, а также их взаимодействие статистически значимо влияли на число живых растений на 42-й день эксперимента, итоговое содержание щелочногидролизуемого азота в почве, кислотность почвы, содержание амилолитических микроорганизмов и микромицетов, а также на все параметры ферментативной активности почв (табл. 5). На общее микробное число значимое влияние оказывала только концентрация вносимого биоугля. На содержание актиномицетов значимое влияние оказывала в первую очередь концентрация биоугля; азотные удобрения – только при совместном внесении с биоуглем.

Т а б л и ц а 5 [Table 5]

Результаты двухфакторного дисперсионного анализа
[Results of the two-way analysis of variance]

Показатель	Фактор [Factor]			
	N	Биоуголь [Biochar]	N : Биоуголь [N : Biochar]	Остатки [Residuals]
Df	3	3	9	48
Число живых растений [Number of living plants]	7,3**	2,9**	4,2**	0,6
Щелочногидролизуемый азот [Alkaline Hydrolysable Nitrogen]	958**	2588**	561**	26,2
pH водной вытяжки [pH of water extract]	1,53**	10,54**	0,44**	0,00
Общее микробное число [Total microbial count]	–	156480**	–	11952
Амилолитики [Amylolitics]	22 390**	88 046**	11 444*	4857
Актиномицеты [Actinomycetes]	1 085	17 224**	1 760*	0,3
Микромицеты [Micromycetes]	4 391**	18 013**	9 402**	229
Уреаза [Urease]	121**	2728**	332**	32
Каталаза [Catalase]	0,009**	0,666**	0,018**	0,001
Инвертаза [Invertase]	0,009*	0,666**	0,018**	0,001

* и ** значимо при $p < 0,05$ и $p < 0,01$ соответственно [* and ** significant at $p < 0,05$ and $p < 0,01$, respectively].

Заключение

Внесение в бедную песчаную дерново-подзолистую почву биоугля из илов сточных вод, как самостоятельно, так и совместно с минеральными азотными удобрениями, привело к увеличению числа выживших растений овса посевного к 42-му дню опыта по сравнению с контролем. Наилучший результат получен при дозе биоугля 10% от веса почвы без добавления минеральных удобрений.

Средняя высота и биомасса растений на всех вариантах к 42-му дню опыта статистически значимо не отличалась от контроля.

Внесение биоугля и минеральных азотных удобрений в исследованных дозах привело к увеличению содержания щелочногидролизуемого азота в почве.

При совместном внесении подщелачивающий эффект биоугля уменьшался с увеличением дозы азотных удобрений.

Биологическая активность почвы наиболее высока при совместном внесении максимальных доз биоугля и азотных удобрений, хотя двухфакторный дисперсионный анализ показал, что значимое влияние на общую численность микроорганизмов оказывала только концентрация вносимого биоугля.

Совместное и раздельное внесение биоугля и минеральных удобрений, согласно результатам двухфакторного дисперсионного анализа, оказало значимое воздействие на число выживших растений, численность амилолитических микроорганизмов и микромицетов, активность ферментов инвертазы, каталазы и уреазы в почве.

Между общей численностью микроорганизмов и числом выживших растений овса посевного в почве обнаружена обратная корреляционная зависимость средней силы. Взаимосвязь между числом выживших растений и численностью других трофических групп микроорганизмов, а также активностью ферментов, не обнаружена.

Список источников

1. Дьяков М.С., Вайсман Я.И. Оценка перспективных и конкурентоспособных направлений переработки осадков коммунальных сточных вод // *Экология и промышленность России*. 2017. Т. 21, № 7. С. 36–41. doi: 10.18412/1816-0395-2017-7-36-41
2. Сердюк Ю.О., Цыбина А.В. Анализ общемировых тенденций развития технологий утилизации осадков сточных вод // *Химия. Экология. Урбанистика : материалы конф.* Пермь : Изд-во Перм. нац. исслед. политехн. ун-та, 2017. С. 117–121.
3. Ручкинова О.И., Зверева А.Н. Методы утилизации осадков городских очистных сооружений // *Современные технологии в строительстве. Теория и практика*. 2020. Т. 1. С. 192–196.
4. Hunt J., Du Ponte M., Sato D., Kawabata A. The Basics of Biochar: A Natural Soil Amendment // *Soiland Crop Management*. 2010. SCM-30. PP. 1–2.
5. Дубровина И.А., Юркевич М.Г., Сидорова В.А. Влияние биоугля и удобрений на развитие растений ячменя и агрохимические показатели дерново-подзолистых почв в вегетационном опыте // *Труды Карельского научного центра РАН*. 2020. № 3. С. 31–44. doi: 10.17076/eb1087
6. Соколик Г.А., Овсянникова С.В., Иванова Т.Г., Попеня М.В., Войникова Е.В. Характеристики дерново-подзолистых почв после внесения биоугля // *Весті Нацыянальнай акадэміі навук Беларусі. Серыя хімічных навук*. 2015. № 2. С. 87–94.
7. Брындина Л.В., Бакланова О.В. Восстановление почвы после гербицидного загрязнения с помощью биочара из осадков сточных вод и опилок // *Экология и промышленность России*. 2021. Т. 25, № 6. С. 32–37. doi: 10.18412/1816-0395-2021-6-32-37
8. Liu T., Liu B., Zhang W. Nutrients and Heavy Metals in Biochar Produced by Sewage Sludge Pyrolysis: Its Application in Soil Amendment // *Polish Journal of Environmental Studies*. 2014. Vol. 23, № 1. PP. 271–275.
9. Song D., Xue X.Y., Chen D.Z., He P.J., Dai X.H. Application of biochar from sewage sludge to plant cultivation: Influence of pyrolysis temperature and biochar-to-soil ratio on yield and heavy metal accumulation // *Chemosphere*. 2014. Vol. 109. P. 213–220. doi: 10.1016/j.chemosphere.2014.01.070
10. Waqas M., Khan S., Qing H., Brian R., Cai C. The effects of sewage sludge and sewage sludge biochar on PAH and potentially toxic element bioaccumulation in *Cucumis sativa* L. // *Chemosphere*. 2013. Vol. 105. doi: 10.1016/j.chemosphere.2013.11.064
11. Рязанов С.С., Грачев А.Н., Кулагина В.И., Хайруллина А.М. Содержание тяжелых металлов в растениях при внесении различных видов биоуглей в серую лесную почву // *Российский журнал прикладной экологии*. 2020. № 3 (23). С. 29–34. doi: 10.24411/2411-7374-2020-10023
12. Рижия Е.Я., Бучкина Н.П., Мухина И.М., Белинец А.С. Балашов Е.В. Влияние биоугля на свойства образцов дерново-подзолистой супесчаной почвы с разной степенью окультуренности (лабораторный эксперимент) // *Почвоведение*. 2015. № 2. С. 211–220. doi: 10.7868/S0032180X14120089
13. Schulz H., Glaser B. Effects of biochar compared to organic and inorganic fertilizers on soil quality and plant growth in a greenhouse experiment // *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*. 2012. Vol. 175. PP. 410–422.
14. Ábrego J., Atienza-Martínez M., Gimeno J.R., Aibar J., Quílez D., Gea G. Phytotoxicity of sewage sludge biochars prepared at different pyrolysis condition // *23rd European Biomass Conference and Exhibition*. Vienna, Austria, 2015.

15. Классификация и диагностика почв СССР. М : Колос, 1977. 221 с.
16. IUSS Working Group WRB. World Reference Base of Soil Resources 2014, update 2015. International Soil Classification System for Naming Soils and Creating Legends for Soil Maps. World Soil Resources Reports No. 106. Rome : FAO, 2015. 192 p.
17. Хазиев Ф.Х. Методы почвенной энзимологии. М. : Наука, 2005. 252 с.
18. Глинушкин А.П., Соколов М.С., Торопова Е.Ю. Фитосанитарные и гигиенические требования к здоровой почве. М. : Агрорус, 2016. 288 с.

References

1. D'jakov MS, Vajsman JaI. Evaluation of Promising and Competitive Areas of Municipal Waste Water Recycling. *Jekologija i promyshlennost' Rossii - Ecology and Industry of Russia*. 2017; 21(7):36-41. In Russian. doi.org/10.18412/1816-0395-2017-7-36-41
2. Serdjuk JuO, Cybina AV. Analiz obshhemirovyh tendencij razvitiya tehnologij utilizacii osadkov stochnyh vod [Analysis of global trends in the development of wastewater sludge disposal technologies]. *Himija. Jekologija. Urbanistika*. Perm: Perm national research polytechnic university Publ.; 2017:117-121. In Russian.
3. Ruchkinova OI, Zvereva AN. Metody utilizatsii osadkov gorodskikh ochistnykh sooruzheniy [Methods of utilization of sludge from urban wastewater treatment plants]. *Sovremennye tekhnologii v stroitel'stve. Teoriya i praktika -Modern technologies in construction. Theory and practice*. 2020; 1:192-196. In Russian.
4. Hunt J, Du Ponte M, Sato D, Kawabata A. The Basics of Biochar: A Natural Soil Amendment. *Soiland Crop Management*. 2010. SCM-30:1-2.
5. Dubrovina IA, Yurkevich MG, Sidorova VA. Effect of biochar and fertilizers on the development of barley plants and agrochemical indices of soddy-podzolic soils in a pot experiment. *Trudy Karelskogo nauchnogo tsentra RAN - Transactions of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences*. 2020; 3: 31-44. In Russian. doi: 10.17076/eb1087
6. Sokolik GA, Ovsyannikova SV, Ivanova TG, Popenya MV, Voynikova EV. Characteristics of sod podzol soils after biochar application. *Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Chemical series*. 2015; 2:87-94. In Russian.
7. Bryndina LV, Baklanova OV. Restoration of Soil from Herbicide Pollution using Biochar from Sewage Sludge and Sawdust. *Jekologija i promyshlennost' Rossii - Ecology and Industry of Russia*. 2021; 25(6):32-37. In Russian. doi: 10.18412/1816-0395-2021-6-32-37
8. Liu T, Liu B, Zhang W. Nutrients and Heavy Metals in Biochar Produced by Sewage Sludge Pyrolysis: Its Application in Soil Amendment. *Polish Journal of Environmental Studies*. 2014; 23(1):271-275.
9. Song D, Xue XY, Chen DZ, He PJ, Dai XH. Application of biochar from sewage sludge to plant cultivation: Influence of pyrolysis temperature and biochar-to-soil ratio on yield and heavy metal accumulation. *Chemosphere*. 2014; 109: 213-220. doi: 10.1016/j.chemosphere.2014.01.070
10. Waqas M, Khan S, Qing H, Brian R, Cai C. The effects of sewage sludge and sewage sludge biochar on PAH and potentially toxic element bioaccumulation in *Cucumis sativa* L. *Chemosphere*. 2013; 105. doi: 10.1016/j.chemosphere.2013.11.064
11. Ryazanov SS, Grachev AN, Kulagina VI, Khayrullina AM. Heavy metals content in plants after an application of different tyhes of biochar into the grey forest soil. *Russian Journal of Applied Ecology*. 2020; 3(23): 29-34. In Russian. doi: 10.24411/2411-7374-2020-10023
12. Rizhiya EY, Buchkina NP, Mukhina IM, Belinets AS, Balashov EV. Effect of biochar on the properties of loamy sand spodosol soil samples with different fertility levels: a laboratory experiment. *Eurasian Soil Science*. 2015;48(2):192-200. doi: 10.1134/s1064229314120084.

13. Schulz H, Glaser B. Effects of biochar compared to organic and inorganic fertilizers on soil quality and plant growth in a greenhouse experiment. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*. 2012;175: 410–422.
14. Ábrego J, Atienza-Martínez M, Gimeno JR, Aibar J, Quílez D, Gea G. Phytotoxicity of sewage sludge biochars prepared at different pyrolysis condition. *23rd European Biomass Conference and Exhibition*. Vienna, Austria, 2015. [Electronic resource]. Available at: https://www.researchgate.net/publication/278031095_Phytotoxicity_of_sewage_sludge_biochars_prepared_at_different_pyrolysis_conditions (accessed 20.01.2022).
15. Klassifikacija i diagnostika pochv SSSR [Classification and diagnostics of soils of the USSR]. Moscow: Kolos, 1977. 221 p. In Russian.
16. IUSS Working Group WRB. World Reference Base of Soil Resources 2014, update 2015. International Soil Classification System for Naming Soils and Creating Legends for Soil Maps. World Soil Resources Reports No. 106. Rome: FAO, 2015. 192 p.
17. Haziev FH. Metody pochvennoj jenzimologii [Methods of soil enzymology]. Moscow: Nauka, 2005. 252 p. In Russian.
18. Glinushkin AP, Sokolov MS, Toropova EJu. Fitosanitarnye i gigienicheskie trebovaniya k zdorovoj pochve [Phytosanitary and hygienic requirements for healthy soil]. Moscow: Agorus, 2016. 288 p. In Russian.

Информация об авторах:

Кулагина Валентина Ивановна – канд. биол. наук, в.н.с. лаборатории экологии почв, Институт проблем экологии и недропользования АН РТ (Казань, Россия).

E-mail: viksoil@mail.ru

Грачев Андрей Николаевич – д-р техн. наук, профессор кафедры химической технологии древесины, Казанский национальный исследовательский технологический университет (Казань, Россия).

E-mail: energolesprom@gmail.com

Шагидуллин Рифгат Роальдович – член-корреспондент АН РТ, д-р хим. наук, директор Института проблем экологии и недропользования АН РТ (Казань, Россия).

E-mail: shagidullin_r@mail.ru

Сунгатуллина Люция Мансуровна – с.н.с. лаборатории экологии почв, Институт проблем экологии и недропользования АН РТ (Казань, Россия).

E-mail: sunlyc@yandex.ru

Рязанов Станислав Сергеевич – канд. биол. наук, с.н.с. лаборатории экологии почв, Институт проблем экологии и недропользования АН РТ (Казань, Россия).

E-mail: RStanislav.soil@yandex.ru

Забелкин Сергей Андреевич – канд. техн. наук, доцент кафедры химической технологии древесины, Казанский национальный исследовательский технологический университет (Казань, Россия).

E-mail: szabelkin@gmail.com

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Information about the authors:

Valentina I. Kulagina, Cand. Sci. (Biol.), Leading Researcher, Laboratory of Soil Ecology, Research Institute for Problems of Ecology and Mineral Wealth Use of Tatarstan Academy of Sciences (Kazan, Russian Federation).

E-mail: viksoil@mail.ru

Andrey N. Grachev, Dr. Sci. (Technology), Professor, Department of Chemical Technology of Wood, Kazan National Research Technological University (Kazan, Russian Federation).

E-mail: energolesprom@gmail.com

Rifgat R. Shagidullin, Dr. Sci. (Chemistry), Corresponding Member, Tatarstan Academy of Sciences, Director, Research Institute for Problems of Ecology and Mineral Wealth Use of Tatarstan Academy of Sciences (Kazan, Russian Federation).

E-mail: shagidullin_@mail.ru

Lutsia M. Sungatullina, Senior Researcher, Laboratory of Soil Ecology, Research Institute for Problems of Ecology and Mineral Wealth Use of Tatarstan Academy of Sciences (Kazan, Russian Federation).

E-mail: sunlyc@yandex.ru

Stanislav S. Ryazanov, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Laboratory of Soil Ecology, Research Institute for Problems of Ecology and Mineral Wealth Use of Tatarstan Academy of Science (Kazan, Russian Federation).

E-mail: RStanislav.soil@yandex.ru

Sergey A. Zabelkin, Cand. Sci. (Technology), Associate Professor, Department of Chemical Technology of Wood, Kazan National Research Technological University (Kazan, Russian Federation).

E-mail: szabelkin@gmail.com

The Authors declare no conflict of interest.

*Статья поступила в редакцию 28.07.2022;
одобрена после рецензирования 31.01.2023; принята к публикации 02.08.2023.*

*The article was submitted 28.07.2022;
approved after reviewing 31.01.2023; accepted for publication 02.08.2023.*

БОТАНИКА

Научная статья

УДК 581.9:[581.526.426.2+581.526.3](470)

doi: 10.17223/19988591/61/3

Ценоотические позиции гипоарктических видов растений в сообществах таежной зоны Европейской России

Илья Борисович Кучеров¹, Андрей Анатольевич Зверев^{2,3},
Светлана Валентиновна Чиненко⁴

^{1,4} Ботанический институт им. В.Л. Комарова Российской академии наук,
Санкт-Петербург, Россия

² Национальный исследовательский Томский государственный университет,
Томск, Россия

³ Центральный сибирский ботанический сад Сибирского отделения
Российской академии наук, Новосибирск, Россия

¹ <https://orcid.org/0000-0002-4827-4575>, atragene@mail.ru, IKuchеров@binran.ru

^{2,3} <https://orcid.org/0000-0002-4827-4575>, ibiss@rambler.ru

⁴ <https://orcid.org/0000-0002-5724-651>, chinenko@binran.ru

Аннотация. Анализируются ценоотические позиции 14 гипоарктических видов сосудистых растений в различных подзонах таежной зоны в сравнении с подзоной южных тундр. В основу анализа положена выборка из 4995 геоботанических описаний, выполненных в Европейской России в 1996–2018 гг. Олиготрофные гипоарктические виды представлены двумя основными флорозементами – тундрово-болотным и пустошно-боровым. Виды тундрово-болотного элемента (*Betula nana*, *Rubus chamaemorus*, *Eriophorum vaginatum*) в таежной зоне тяготеют к грядам верховых болот, заболоченным ельникам и соснякам сфагновым. Данный элемент – один из наиболее древних в своей фракции, поскольку его представители достигают южной тайги. Для них характерны протяженные ареалы, ангаридское происхождение, обычно также нейтральность в отношении фактора континентальности; исключение – субокеаническая *Rubus chamaemorus*. Океанические виды пустошно-борового элемента (*Empetrum hermaphroditum*) сформировались в позднелетичное время на приморских пустошах атлантического сектора Гипоарктики и затем расселились в пригляциальные и горные тундры, а из них в голоцене – в северотаежные леса зеленомошных типов. Мезотрофные и мезозвтрофные гипоарктические виды (*Viola biflora*, *Saussurea alpina*), как океанические, так и континентальные, формируют ивняково-таежный элемент, приуроченный к луговинным тундрам и травяным ивнякам из *Salix lanata*. В крайнесеверной тайге виды переходят под полог березовых криволесий и (далее к югу) высокотравных и травяно-сфагновых ельников. Последние соответствуют ценоотической нише рассматриваемых видов в южной полосе северной тайги, но в средней и южной тайге рефугиумами видов становятся ключевые болота. В целом для севера Европейской России среди гипоарктических видов преобладают океанические. Нейтральные виды обильны, но не столь разнообразны, а континентальные (*Eriophorum russeolum*, *Saxifraga aestivalis*) появляются лишь ближе к Уралу.

Ключевые слова: верховые болота, гипоарктический флороземента, Европейская Россия, еловые леса, история флоры и растительности, сосновые леса, таежная зона, южные тундры

Источник финансирования: работа И.Б. Кучерова и С.В. Чиненко выполнена в рамках государственного задания БИН РАН по теме 121032500047-1, А.А. Зверева – государственного задания ЦСБС СО РАН АААА-А21-121011290026-9.

Благодарности: авторы признательны канд. биол. наук С.Ю. Попову (МГУ им. М.В. Ломоносова) за предоставление неопубликованных описаний, д-ру биол. наук В.Ю. Нешатаевой, д-ру биол. наук С.С. Холоду, д-ру биол. наук О.Г. Барановой (БИН РАН) и канд. биол. наук В.М. Бубыревой (СПбГУ) за ценные консультации.

Для цитирования: Кучеров И.Б., Зверев А.А., Чиненко С.В. Ценоотические позиции гипоарктических видов растений в сообществах таежной зоны Европейской России // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2023. № 61. С. 45–87. doi: 10.17223/19988591/61/3

Original article

doi: 10.17223/19988591/61/3

Phytocoenotical positions of hypoarctic plant species in boreal-forest zone communities of European Russia

Ilya B. Kucherov¹, Andrei A. Zverev^{2,3}, Svetlana V. Chinenko⁴

^{1,4} V.L. Komarov Botanical Institute of Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russian Federation

² Tomsk National Research State University, Tomsk, Russian Federation

³ Central Siberian Botanical Garden of Siberian Branch of Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russian Federation

¹ <https://orcid.org/0000-0002-4827-4575>, atragene@mail.ru, IKucherov@binran.ru

^{2,3} <https://orcid.org/0000-0002-4827-4575>, ibiss@rambler.ru

⁴ <https://orcid.org/0000-0002-5724-651>, chinenko@binran.ru

Summary. The aim of this study is that of revealing changes in phytocoenotical positions of hypoarctic, hypoarctic-montane, and arctic-boreal vascular plant species in different subzones of the boreal-forest zone in comparison with those in southern hypoarctic tundras where such species prevail. For this purpose, we use 14 model species registered in the set of 4995 relevés made in European Russia in 1996–2018 (See Fig. 1). The set was classified following the dominant-determinant approach to vegetation. We distinguish 16 vegetation units for the southern hypoarctic tundra subzone (See Table 1) and the same number of units for the boreal-forest zone with several subzones and belts (See Table 2), 5 crowberry heath, peatmoss bog, and matgrass meadow units similar in both cases. Changes in species positions are traced following these units combined in rows for analogous habitats in different subzones.

Many species of the hypoarctic fraction of a flora occur in mires (which is well-known) but also successfully penetrate under the coniferous forest canopy in the northern-boreal subzone. But middle- and southern-boreal forest communities serve as refugia for these species no more. The latter survived only in bogs and fens, some of them (*Nardus stricta*, *Bistorta vivipara*) also in secondary matgrass meadows.

Most of the hypoarctic species (in the broad sense of the term) are oceanic in the study area. Such are *Nardus stricta*, *Rubus chamaemorus*, *Empetrum hermaphroditum*, *Chamaepericlymenum suecicum*, *Saussurea alpina*, etc. This fact is proved by the statistically testified values of Spearman rank correlation r_s between species cover (%) and Conrad continentality index (See Table 3). Prevalence of the oceanic species

correspond to both the zonal characters of the Hypoarctic climate as a whole (cold but damp) and the meridional characters of its European sector. Plants neutral in respect to continentality (*Eriophorum vaginatum*, *Betula nana* in bogs, etc.) often dominate but are never represented by so many species. The continental plants (*E. russeolum*, *Saxifraga aestivalis*) occur more close to the Urals in the boreal-forest zone (See Table 3).

Oceanic hypoarctic species are most typical for oligotrophic communities on acidic soil, including those with developed peat or raw humus deposits. But they also occur in communities on rich soil or carbonate rock, although never so abundant.

Oligotrophic hypoarctic species are represented by the three major floristic elements, namely the tundra-bog, the hollow, and the heath-redwood ones. The tundra-bog plants (*Betula nana*, *Rubus chamaemorus*, *Eriophorum vaginatum*, etc.; the "cortege" of *Betula nana*) occur on peatmoss bog ridges and in bogged Siberian spruce- and Scots pine-peatmoss forests. This element is seemingly one of the most ancient among the hypoarctic plants in the boreal-forest zone, as its representatives reach the southern-boreal bogs in their distribution. Vast ranges, Angara-land origins, usually also the neutral response to continentality changes are typical for such plants, to the exception of the suboceanic *Rubus chamaemorus*.

The hollow element (*Eriophorum angustifolium*, *E. russeolum*, *Trichophorum cespitosum*, *Carex rotundata*) is close to the tundra-bog one in species distribution and age of formation. But hygrophites prevail among its species.

Oceanic species of the heath-redwood element (*Empetrum hermaphroditum*, *Chamaepericlymenum suecicum*, etc.; the "cortege" of *Empetrum hermaphroditum*) probably originated in maritime heaths of the Subarctic oceanic sectors in the Late Tertiary. They migrated to periglacial and mountain tundras in the Pleistocene and then to the northern-boreal coniferous forests of feathermoss types in the Holocene. *Empetrum hermaphroditum* becomes sub-dominant in the dwarfshrub layer of both pine and spruce northern-boreal forests. *Chamaepericlymenum suecicum* occurs in feathermoss-spruce forests of the northernmost-boreal belt but only in peatmoss-spruce ones in the southern belt of the subzone. In the middle-boreal subzone, the first species becomes rare and restricted to treeless rocky or maritime habitats, and the second one is known from its relict Little Ice Age findings.

Species of the heath-redwood element are also closely associated with the supralittoral hypoarctic ones (the "cortege" of *Leymus arenarius*) in their present-day distribution in maritime habitats.

Mesotrophic and mesoeutrophic hypoarctic species, both the oceanic and the continental ones, form the poorly known willow-taiga element. These are *Viola biflora*, *Saussurea alpina*, also *Alchemilla glomerulans* s.l. and *Epilobium hornemannii* in Fennoscandia, and *Saxifraga aestivalis* in the Cis-Urals and Urals. Such species occur in subnival meadow tundras and willow-herb thickets dominated by *Salix lanata* in the tundra zone. But they turn on to growing under the canopy of elfin mountain birch woodlands and, more southwards, riverine tall-herb and herb-peatmoss spruce forests in the northernmost-boreal belt. These types of spruce forests also represent the coenotic niche of these plants in the southern belt of the northern-boreal subzone. But spring fens become their only refugia in the middle- and southern-boreal subzones where spruce forests are mainly lacking the hypoarctic elements (See Tables 1, 2).

The hypoarctic species subdivision into ecological-phytocoenotical elements and sub-elements in the boreal-forest zone is dictated by history of genesis and migration of these species to no less extent than by their ecology.

The article contains 1 Figure, 3 Tables and 69 References.

Keywords: boreal-forest zone, European Russia, history of flora and vegetation, hypoarctic floristical element, peatmoss bogs; pine forests, southern hypoarctic tundras, spruce forests

Fundings: The work of I.B. Kuchеров and S.V. Chinenko has been carried out in accordance with the official planning task of the Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences (RAS), project No 121032500047-1, and that of A.A. Zverev in accordance with the official planning task of the Central Siberian Botanical Garden of the RAS Siberian Branch, project No AAAA-A21-121011290026-9.

Acknowledgements. The authors are grateful to Dr. S.Yu. Popov (M.V. Lomonosov Moscow State University) for the provision of his unpublished relevés, and to Dr. V.Yu. Neshataeva, Dr. S.S. Kholod, Dr. O.G. Baranova (Komarov Botanical Institute RAS) and Dr. V.M. Bubyreva (St.Petersburg State University) for their most valuable comments.

For citation: Kuchеров IB, Zverev AA, Chinenko SV. Phytocoenotical positions of hypoarctic plant species in boreal-forest zone communities of European Russia. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya* = Tomsk State University Journal of Biology. 2023;61:45-87. doi: 10.17223/19988591/61/3

Введение

Предлагаемая статья продолжает серию публикаций, посвященных географической изменчивости ценотических позиций растений [1, 2]. Она посвящена гипоарктическим (в широком смысле) видам и их участию в сообществах таежной зоны Европейской России. В пределах последней данные виды, как правило, предстают реликтами ледниковой эпохи и/или холодных климатических интервалов голоцена, вплоть до «малой ледниковой эпохи» XIV–XIX вв. н. э. Исключением является полоса крайнесеверной тайги – особый широтный выдел [3], входящий в состав Гипоарктического ботанико-географического пояса [4] и, возможно, заслуживающий ранга отдельной подзоны [5]. В сообществах этой полосы гипоарктические виды служат одним из основных их компонентов, равно как и в южных тундрах. Целью работы является описание ценотических позиций этих видов в различных широтных выделениях, оценка зависимостей данных позиций от факторов макроклимата и анализ группирования видов в эколого-ценотические и исторические свиты.

В работе помимо собственно гипоарктических рассматриваются хорологически близкие к ним виды с гипоарктомонтанными и арктобореальными ареалами. Гипоарктический, гипоарктомонтанный и арктобореальный геоэлементы в совокупности образуют гипоарктическую фракцию флоры. Для собственно гипоарктических видов характерен «центр тяжести» их ареалов (ценоареал, т.е. та часть ареала, где условия произрастания вида близки к оптимальным, а ценотические позиции наиболее сильны [1]) в пределах Гипоарктического пояса [6], охватывающего типичные и южные тундры, предтундровые редколесья и крайнесеверную тайгу. Гипоарктомонтанные виды обычны в сообществах Гипоарктического пояса и субальпийского/подгольцового и нижней части альпийского/гольцового высотных поясов горных систем, лежащих к югу от последнего. Виды арктобореального элемента в равной степени представлены как в тундровой зоне (как минимум вплоть до Высокой Арктики), так и в зоне тайги [4, 7, 8]. Статус арктоборе-

альных видов при проведении анализа не вполне однозначен. Разные исследователи относили их к бореальной фракции флоры [4, 7], синонимизировали с гипоарктическими [9] либо, напротив, выделяли в отдельную фракцию [10]. Здесь, однако, мы предпочитаем рассматривать такие виды вместе с гипоарктическими, но в качестве независимого элемента.

От гипоарктических видов следует отличать гипоарктобореальные, относящиеся к бореальной фракции флоры. Ценоареал этих видов приходится на крайнесеверную тайгу («полосу редкостойных лесов» М.Л. Раменской) и южную полосу северотаежной подзоны («полосу осветленных лесов») [11], лежащую к югу от границ Гипоарктики. К ним относятся *Ledum palustre* L. s.str., *Vaccinium uliginosum* L. s.str., *Salix phylicifolia* L., *Carex globularis* L., *Rubus arcticus* L. и другие характерные северотаежные доминанты. Рассмотреть их ценотические позиции уместнее в иной статье при обсуждении северных границ ареалов бореальных видов.

Материалы и методика исследования

В качестве модельных избраны 6 гипоарктических (*Calamagrostis lapponica* (Wahlenb.) C.Hartm., *Eriophorum russeolum* Fries, *Betula nana* L., *Rubus chamaemorus* L., *Chamaepericlymenum suecicum* (L.) Aschers. et Graebn., *Petasites frigidus* (L.) Fries), 5 гипоарктомонтанных (*Nardus stricta* L., *Trichophorum cespitosum* (L.) C.Hartm., *Saxifraga aestivalis* Fisch. et Mey., *Empetrum hermaphroditum* (Lange) Hagerup, *Viola biflora* L.) и 3 арктобореальных (*Eriophorum angustifolium* (L.) Honck., *E. vaginatum* L., *Saussurea alpina* (L.) DC.) вида. Ареалы этих растений заходят далеко вглубь зоны тайги к югу от границы Гипоарктического пояса, что может наблюдаться по всей Европейской России или только в Предуралье (*Eriophorum russeolum*), включая и Урал (*Viola biflora*, *Saxifraga aestivalis*). Следует отметить, что в «Арктической флоре СССР» [12] *Empetrum hermaphroditum* отнесена к арктоальпийским видам, исходя из общего простирания ее широтного ареала и сродства с кустарничково-лишайниковыми тундрами, включая дриадовые из *Dryas octopetala* L. или *D. punctata* (Juz.) Jurtz. Но в позднем плейстоцене и голоцене Северо-Запада России этот вид участвовал в миграционных потоках с преобладанием именно гипоарктических видов и входит в состав тех же сообществ, что и последние [9, 13]. В соответствии с этим мы рассматриваем *Empetrum hermaphroditum* как гипоарктомонтанный вид. Напротив, *Arctous alpina* (L.) Niedenzu, скорее гипоарктический по общему простиранию ареала [4, 12], в позднем плейстоцене Северной Европы расселялся вместе с *Dryas octopetala* s.l. и другими представителями «дриадовой флоры» [9, 14, 15], участвует в сложении совместных с ними реликтовых сообществ, а потому рассматривается как арктоальпийский.

Кроме 14 модельных в статье обсуждаются и другие гипоарктические виды с не столь широкими ареалами. Как правило, они не пересекают южную границу крайнесеверной тайги (*Carex rotundata* Wahlenb., *Salix lanata* L., *Betula czerepanovii* Orlova, *Alchemilla glomerulans* Buser s.l.,

Pedicularis lapponica L. и др.) или приурочены к особым топоэдафическим условиям к югу от нее (*Salix arbuscula* L., *Saxifraga hirculus* L.). Но в пределах Гипоарктического пояса они сопряжены с модельными видами в своем распространении и ценотической приуроченности, часто являются доминантами, а потому их ценотические позиции тоже нужно учитывать.

При анализе использованы 4 995 описаний растительности, выполненных при обследовании малонарушенных, в основном заповедных территорий Европейской России в 1996–2018 гг. (рис. 1; табл. 1, 2) и хранящихся в базе данных интегрированной ботанической информационной системы IBIS 7.2 [16]. Из них 295 сделаны С.В. Чиненко близ п. Дальние Зеленцы, 3 488 – И.Б. Кучеровым на всех остальных территориях, кроме Малоземельской и Тиманской тундр [17] и района стационара «Сивая Маска» [18, 19]. Описания И.Б. Кучерова производились лично либо вместе с товарищами по экспедициям: С.А. Кутенковым (ИБ КарНЦ РАН), А.В. Разумовской (ИП-ПЭС КНЦ РАН), В.В. Чепиной (ИГУ). Все описания выполнены в процентной шкале проективных покрытий (ПП) по ярусам в границах однородных участков. Описания тундровой растительности производились на площади не менее 25 м², лесной – 400 м² при древостое глазомерно не моложе VI класса возраста. Методика подробно изложена ранее [3]. Еще 472 описания из Пинежского заповедника предоставлены авторам С.Ю. Поповым (МГУ им. М.В. Ломоносова). 738 описаний взяты из литературы [17–25]. Описания, сделанные в шкалах рангов Ж. Браун-Бланке и О. Друде, приведены к шкале ПП [3].

При группировании описаний по ценофлорам в объеме формаций и групп ассоциаций использована доминантно-детерминантная классификация растительности, восходящая к работам В.Н. Сукачева [26] и Б.Н. Городкова [27] с уточнениями [3, 17, 19]. Выделены следующие укрупненные типы сообществ:

I – тундры: I.1–I.2 – ерничково-вороничные (с господством *Empetrum hermaphroditum* и гемипростратной *Betula nana*): I.1 – лишайниковые, I.2 – зеленомошные; I.3–I.5 – ерниковые (с ярусом ортотропной *B. nana*): I.3–I.4 – чернично-вороничные (с согосподством *Empetrum hermaphroditum* и *Vaccinium myrtillus* L.): I.3 – лишайниково-зеленомошные, I.4 – зеленомошные; I.5 – кустарничковые сфагново-зеленомошные и сфагновые.

II – пустоши: приморские вороничники и деренники (с *Chamaepericlymenum suecicum*), лапландские приозерные голубичники из *Vaccinium uliginosum*, средне- и южнотаежные верещатники из *Calluna vulgaris* (L.) Hull., боровые пустоши с *Festuca ovina* L. и/или *Pilosella officinarum* F.Schultz & Sch.Bip. по ковру *Cladonia* spp. и других видов лишайников и зеленых мхов.

III – березовые (из *Betula czerepanovii*) криволесья и (на Баренцевоморском побережье) стланики: III.1 – вороничные лишайниковые и зеленомошные, III.2 – чернично-деренные, III.3 – травяные (гераниевые с *Geranium sylvaticum* L., крупнопapотниковые с *Athyrium distentifolium* Tausch ex Opiz).

IV – кустарничковые ивняки: IV.1 – из *Salix glauca* L. (в тундровой зоне) и/или *S. phylicifolia* зеленомошные и сфагновые, IV.2 – пойменные из

S. lanata травяные (в тундровой зоне), IV.3 – пойменные из *S. dasyclados* Wimm. и *S. viminalis* L. (в таежной зоне).

V – еловые (из *Picea abies* (L.) Karst. s.l.) редколесья и редины: V.1 – зеленомошные, V.2 – травяные.

VI – растительность болот: VI.1 – торфяных бугров, гряд и кочек, VI.2 – сфагновых ковров и мочажин, VI.3 – ключевых болот и центральных водотоков аапа-болот.

VII – белоусовые (с господством *Nardus stricta*) луга и горные луговинные тундры.

VIII – разреженная растительность безлесных скал и осыпей (всех типов).

IX – ельники: IX.1 – черничные и воронично-черничные зеленомошные, IX.2 – высокотравные (аконитовые с *Aconitum septentrionale* Koelle, таволговые с *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., гераниевые), IX.3 – мезоэвтрофные сфагновые (со *Sphagnum warnstorffii* Russ.), IX.4 – мезотрофные (со *S. girgensohnii* Russ.) и олиготрофные (со *S. angustifolium* (C.Jens. ex Russ.) C.Jens.) сфагновые.

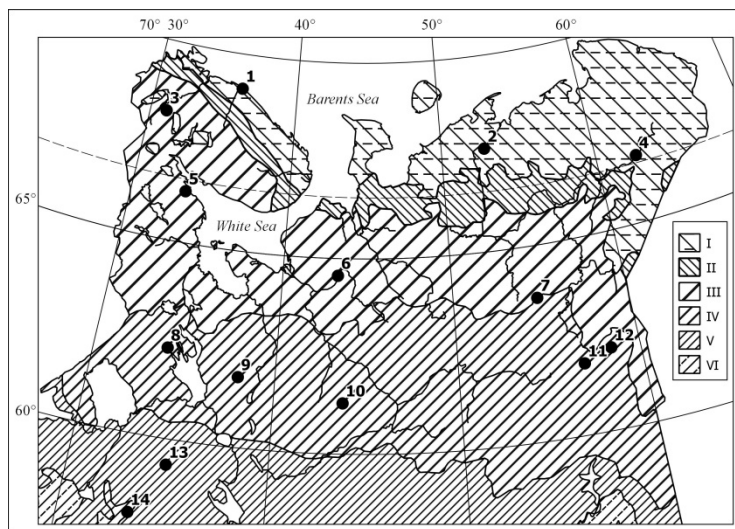


Рис. 1. Местоположение обследованных территорий. Заповедники: 3 – «Лопландский», 6 – «Пинежский» (вместе с верховьями р. Кулой), 8 – «Кивач», 11, 12 – «Печоро-Ильчский», лесничества: 11 – Якшинское, 12 – Верхнепечорское. Национальные парки: 9 – «Кенозерский», 14 – «Валдайский». 1 – окрестности п. Дальние Зеленцы, 2 – Малоземельская и Тиманская тундры, 4 – окрестности стационара «Сивая Маска», 5 – южный берег губы Чупа, 7 – окрестности п. Нижний Одес, 10 – среднее течение р. Устья, 13 – окрестности п. Сомино. Зоны и подзоны [28]: I – тундры, II – предтундровые редколесья, III–VI – тайга: III – северная, IV – средняя, V – южная, VI – подтайга [Fig. 1. Location of the study areas. Biosphere and strict nature reserves: 3 – Lapland, 6 – Pinega (together with the Kuloi R. upper reaches), 8 – Kivach, 11, 12 – Pechora-Ilych: 11 – Yaksha Forestry, 12 – Upper-Pechora Forestry. National Parks: 9 – Kenozero, 14 – Valday. 1 – Dalniye Zelentsy Stlmnt vicinities; 2 – Malozemelskaya and Timanskaya Tundras; 4 – Sivaya Maska Permanent Study Area; 5 – Chupa Bay southern shore; 7 – Nizhniy Odes Stlmnt vicinities, 10 – Ustya R. middle reaches, 13 – Somino Stlmnt vicinities. Zones and subzones [28]: I – tundras; II – open subarctic woodlands; III–VI – boreal forest: III – northern-boreal, IV – middle-boreal, V – southern-boreal, and VI – hemiboreal subzones]

Т а б л и ц а 1 [Table 1]
Постоянство и проективное покрытие гиппоарктических видов растений в сообществах тундровой зоны Европейской России
 [Constancy and cover of hypoarctic vascular plant species in different types of tundra zone communities in European Russia]

Вид [Species]	Тип сообществ [Community type]															
	I.1	I.2	I.3	I.4	I.5	II	III.1	III.2	III.3	IV.1	IV.2	V.1	V.2	V1.1	V1.2	VII
1. Окрестности п. Дальние Зеленцы, подзона южных гиппоарктических тундр [Dalmiye Zelentsy Stlmtt vicinities, southern hypoarctic tundra subzone] 69°N, 36°E; GDD = 70; K = 12,9																
<i>Calamagrostis lapponica</i>	4 ⁺	—	20 ⁺	10 ⁺	—	4 ⁺	—	11 ⁺	—	10 ⁺	40 ¹	—	—	6 ⁺	—	—
<i>Nardus stricta</i>	—	—	—	15 ⁺	—	5 ⁺	—	11 ⁺	—	20 ¹	—	—	—	11 ⁺	8 ⁺	3 ⁵⁰
<i>Trichophorum cespitosum</i>	2 ⁺	—	—	2 ⁺	8 ¹	—	—	—	—	—	—	—	—	—	31 ⁵	2 ⁺
<i>Eriophorum angustifolium</i>	2 ⁺	—	—	6 ⁺	33 ⁺	—	—	—	—	20 ⁺	—	—	—	24 ⁺	54 ⁴	2 ⁺
<i>E. vaginatum</i>	—	—	—	2 ⁺	50 ³	—	—	—	—	—	—	—	—	53 ²	23 ³	2 ⁴
<i>Betula nana</i> (ярус c) [layer c]	91 ¹⁰	78 ¹⁹	—	13 ¹	25 ¹	34 ⁴	—	—	—	—	—	—	—	29 ²	35 ⁺	—
<i>B. nana</i> (ярус b) [layer b]	2 ⁺	—	100 ²⁴	54 ⁷	67 ⁶	10 ¹	20 ¹	33 ⁺	27 ⁺	90 ⁴	60 ¹	—	—	71 ³	42 ²	3 ⁴
<i>Rubus chamaemorus</i>	9 ⁺	11 ⁺	—	40 ⁵	91 ¹⁴	23 ¹	40 ⁺	33 ⁺	18 ⁺	70 ³	20 ⁺	—	—	88 ¹⁵	50 ¹	2 ¹
<i>Empetrum hermaphroditum</i>	100 ³⁴	89 ⁵²	100 ³⁵	88 ²³	100 ⁴³	92 ⁵¹	100 ³⁷	89 ¹¹	64 ⁶	80 ⁶	60 ²	—	—	100 ⁴²	65 ²	3 ⁴
<i>Viola biflora</i>	4 ⁺	—	—	15 ⁺	—	6 ⁺	—	11 ⁺	82 ⁶	10 ⁺	80 ⁶	—	—	6 ⁺	4 ⁺	—
<i>Chamaepericlymenum suecicum</i>	9 ⁺	100 ²⁵	—	69 ²³	75 ¹¹	56 ¹⁸	40 ⁺	100 ³⁰	100 ¹³	80 ¹⁷	60 ¹¹	—	—	65 ¹⁰	27 ¹	2 ¹
<i>Saussurea alpina</i>	—	—	—	4 ⁺	8 ⁺	3 ⁺	—	22 ⁺	45 ³	20 ⁺	60 ⁺	—	—	6 ⁺	4 ⁺	2 ²
n (Σ = 295)	53	9	5	52	12	78	5	9	11	10	5	0	0	17	26	3
2. Малоземельская и Тиманская тундры, подзона южных гиппоарктических тундр [Malozemel'skaya and Timanskaya Tundras, southern hypoarctic tundra subzone] 68°N, 52–55°E; GDD = 262; K = 37,7																
<i>Calamagrostis lapponica</i>	—	—	—	—	13 ⁺	—	—	—	—	18 ⁺	—	—	—	—	—	—
<i>Eriophorum angustifolium</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	60 ²	—
<i>E. russeolum</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	10 ⁺	—
<i>E. vaginatum</i>	4 ⁺	31 ⁺	17 ⁺	3 ⁺	73 ¹	—	—	—	—	—	—	—	—	88 ²	10 ⁺	—
<i>Betula nana</i> (ярус c) [layer c]	73 ³	62 ¹	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>B. nana</i> (ярус b) [layer b]	—	—	100 ⁴⁸	3 ⁵⁵	100 ⁶⁶	—	38 ¹	2 ³	40 ²	47 ¹	8 ⁺	75 ⁵	30 ⁺	6 ⁺	10 ⁺	—
<i>Rubus chamaemorus</i>	—	31 ⁺	17 ⁺	3 ⁺	87 ¹¹	—	—	—	—	29 ⁺	4 ⁺	—	—	100 ²⁶	20 ⁺	—
<i>Empetrum hermaphroditum</i>	100 ⁴⁸	100 ⁴⁰	100 ⁹	3 ⁶	47 ²	—	77 ²	2 ¹	40 ⁺	—	—	88 ⁵	30 ⁺	100 ¹⁸	—	—

Вид [Species]	Тип сообществ [Community type]															
	I.1	I.2	I.3	I.4	I.5	II	III.1	III.2	III.3	IV.1	IV.2	V.1	V.2	VI.1	VI.2	VII
<i>Viola biflora</i>	–	6 ⁺	–	1 ⁺	–	–	–	–	–	29 ¹	36 ⁺	–	30 ¹	–	20 ⁺	–
<i>Chamaepericlymenum suecicum</i>	–	6 ⁺	–	1 ⁺	–	–	31 ⁺	2 ⁴	20 ⁺	–	–	13 ⁺	20 ⁺	–	–	–
<i>Petasites frigidus</i>	23 ⁺	25 ⁺	–	3 ¹	47 ⁺	–	–	–	–	17 ⁺	8 ⁺	–	–	–	40 ¹	–
<i>Saussurea alpina</i>	9 ⁺	6 ⁺	25 ⁺	1 ⁺	–	–	–	–	60 ⁺	12 ⁺	48 ¹	–	60 ⁺	–	20 ⁺	–
<i>n</i> (Σ = 174)	22	16	12	3	15	0	13	2	5	17	25	8	10	16	10	0
3. Заповедник «Лопландский», горно-тундровый пояс [Lapland Biosphere Reserve, mountain tundra belt] 68°N, 31°E; <i>GDD</i> = 208; <i>K</i> = 32,2																
<i>Calamagrostis lapponica</i>	48 ⁺	40 ⁺	2 ⁺	19 ⁺	–	–	15 ⁺	–	–	–	–	33 ⁺	–	–	–	–
<i>Nardus stricta</i>	–	–	–	–	71 ¹⁴	–	–	–	–	–	–	–	–	1 ²	14 ⁺	35
<i>Trichophorum cespitosum</i>	2 ⁺	–	–	6 ⁺	–	–	–	–	–	–	–	–	–	2 ⁺	57 ⁶	30
<i>Eriophorum angustifolium</i>	–	–	–	–	14 ⁺	–	–	–	–	–	–	–	–	1 ⁺	86 ¹⁶	–
<i>E. vaginatum</i>	–	–	–	–	14 ⁺	–	–	–	–	–	–	–	–	3 ²³	29 ⁺	1
<i>Betula nana</i> (ярус c) [layer c]	96 ⁹	100 ¹⁷	3 ²⁰	37 ⁶	–	–	23 ⁴	–	–	–	–	44 ¹	–	3 ²	29 ⁺	–
<i>B. nana</i> (ярус b) [layer b]	9 ⁺	10 ⁺	3 ⁷	93 ³⁶	86 ¹⁸	–	100 ²²	3 ⁸	3	–	15	89 ⁴¹	–	–	14 ⁺	3
<i>Rubus chamaemorus</i>	4 ⁺	30 ⁺	1 ¹	31 ⁺	57 ⁺	–	8 ⁺	–	–	–	–	11 ¹	–	3 ¹⁴	29 ⁺	1
<i>Empetrum hermaphroditum</i>	100 ¹⁴	100 ²⁷	3 ²⁵	100 ¹⁷	86 ⁵	–	100 ¹⁷	3 ¹³	3	–	+	100 ²¹	–	3 ¹²	57 ⁺	1
<i>Chamaepericlymenum suecicum</i>	9 ⁺	–	1 ²	75 ⁶	100 ⁶	–	62 ²	3 ¹⁹	0,5	–	–	67 ⁴	–	1 ⁺	14 ⁺	–
<i>Saussurea alpina</i>	–	–	–	6 ⁺	57 ²	–	–	–	–	–	+	11 ⁺	–	–	–	–
<i>n</i> (Σ = 120)	46	10	3	16	7	0	13	3	1	0	1	9	0	3	7	1
4. Окрестности стационара «Сивая Маска», южные гипоарктические тундры, лесотундра и болота [Sivaya Maska Permanent Study Area, southern hypoarctic tundra, forest-tundra, and mires] 67°N, 63°E; <i>GDD</i> = 245; <i>K</i> = 45,9																
<i>Calamagrostis lapponica</i>	100 ³	78 ¹	27 ⁺	50 ¹	15 ⁺	–	20 ⁺	–	–	–	–	15 ⁺	–	–	–	–
<i>Eriophorum angustifolium</i>	–	–	–	–	1 ⁺	–	–	–	–	–	–	–	–	7 ⁺	22 ¹	–
<i>E. russeolum</i>	–	–	10 ⁺	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	5 ⁺	49 ⁵	–
<i>E. vaginatum</i>	10 ⁺	22 ⁺	51 ⁺	3 ⁺	46 ¹	–	–	–	–	–	–	35 ⁺	–	51 ³	31 ²	–
<i>Betula nana</i> (ярус c) [layer b]	100 ¹¹	100 ¹⁴	100 ¹⁵	100 ³³	100 ³⁷	–	100 ¹⁴	–	–	55 ³	68 ⁶	100 ²²	100 ¹⁹	100 ¹⁷	51 ⁵	–
<i>Rubus chamaemorus</i>	40 ⁺	89 ²	100 ⁶	78 ¹	88 ⁴	–	20 ⁺	–	–	10 ⁺	25 ⁺	65 ²	50 ⁺	93 ¹⁶	37 ³	–
<i>Empetrum hermaphroditum</i>	100 ¹³	100 ⁹	78 ³	90 ⁵	80 ³	–	100 ⁶	–	–	–	–	100 ⁷	100 ⁴	54 ⁵	4 ⁺	–
<i>Petasites frigidus</i>	–	–	–	5 ⁺	2 ⁺	–	–	–	–	5 ⁺	6 ⁺	–	12 ⁺	–	–	–
<i>n</i> (Σ = 360)	10	9	10	40	130	0	5	0	0	20	16	20	8	41	51	0

Примечания. Типы сообществ: I – тундры: I.1–I.2 – ерничково-вороничные; I.1 – лишайниковые, I.2 – зеленомошные; I.3–I.5 – ерниковые; I.3–I.4 – чернично-вороничные; I.3 – лишайниковые, I.4 – зеленомошные; I.5 – сфагново-зеленомошные и сфагновые. II – приморские вороничники и дернинники. III – березовые кривокопья и стланики: III.1 – вороничные, III.2 – чернично-деренные, III.3 – травяные. IV – ивняки: IV.1 – из *Salix glauca* и/или *S. phylicifolia* зеленомошные и сфагновые, IV.2 – из *S. lanata* травяные. V – еловые редины: V.1 – зеленомошные, V.2 – травяные. VI – тундровые болота: VI.1 – бугры и грады, VI.2 – ковры и мочажины. VII – белосушные луга и луговинные тундры. Для видов приводятся постоянство (%) и (в надстрочном регистре) среднее проективное покрытие (ПП) (%). При числе описаний менее 5 постоянно выражено как число регистраций; для единственного описания даются только покрытия. Значения постоянства и ПП доминантов и субдоминантов выделены полужирным шрифтом. ПП менее 0,5% отмечены знаком «+». Прочерк «-» означает отсутствие вида; n – число описаний. Ярусy: b – кустарниковый, c – травяно-кустарничковый. *GDD* – сумма градусо-дней выше 10°C; *K* – коэффициент континентальности Конрада.

[Notes. Community types: I – tundras: I.1–I.2 – creeping dwarf-birch-crowberry: I.1 – lichen, I.2 – feathermoss; I.3–I.5 – bilberry-crowberry: I.3 – lichen, I.4 – feathermoss; I.5 – peatmoss-feathermoss and peatmoss. II – maritime crowberry or cornel heath. III – mountain-birch elfin woodlands and carpets: III.1 – crowberry, III.2 – bilberry-cornel, III.3 – grass-herb. IV – willow thickets: IV.1 – feathermoss and peatmoss with *Salix glauca* and/or *S. phylicifolia*, IV.2 – grass-herb with *S. lanata*. V – open Siberian spruce woodlands: V.1 – feathermoss, V.2 – grass-herb. VI – tundra bogs: VI.1 – peat mounds and hollows. VII – matgrass meadows and meadow tundras. Constancy (%) and average cover (%) in superscripts) are given for species. Constancy values are represented as unit registration numbers for community types with less than 5 relevés, and only cover values are listed for a single relevé. Cover and constancy values are shown in bold for dominants and subdominants. Average species cover less than 0,5% is given as “+”; missed species are marked with “-”; n is number of relevés. Layers: b – shrub, c – herb-dwarfshrub. *GDD*>10 is a sum of growing degree-days above 10°C, and *K* is Conrad continentality index].

Т а б л и ц а 2 [Table 2]
Постоянство и проективное покрытие гипоарктических видов растений в сообществах таежной зоны Европейской России
[Constancy and cover of hypoarctic vascular plant species in different types of boreal-forest zone communities in European Russia]

Вид [Species]	Тип сообществ [Community type]															
	II	IV.1	IV.3	VI.1	VI.2	VI.3	VII	VIII	IX.1	IX.2	IX.3	IX.4	X.1	X.2	X.3	XI
3. Заповедник «Лапландский», крайнесеверная тайга горно-лесного пояса [Lapland Biosphere Reserve, northernmost-boreal forest of montane forest belt] 68°N, 31°E; <i>GDD</i> = 208; <i>K</i> = 32,2																
<i>Calamagrostis lapponica</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	4 ⁺	4 ⁺	8 ⁺	–	–	–	–
<i>Nardus stricta</i>	33 ²	3 ⁺	–	–	–	–	3⁹	–	–	–	7 ⁺	–	–	–	–	–
<i>Trichophorum cespitosum</i>	–	–	–	64 ⁶	51 ⁵	4 ⁺	1 ⁷	–	–	–	4 ⁺	3 ⁺	–	–	19 ⁴	–
<i>Eriophorum angustifolium</i>	–	13 ⁺	–	55 ³	64 ⁵	54 ²	–	–	–	–	4 ⁺	5 ⁺	–	–	16 ⁺	–
<i>E. vaginatum</i>	–	8 ¹	–	84 ⁶	26 ⁺	31 ³	–	–	2 ⁺	–	9 ⁺	35 ¹	–	–	78 ⁴	–
<i>Betula nana</i> (ярус c) [layer c]	–	–	–	24 ²	4 ⁺	27 ¹	–	–	–	–	–	3 ⁺	–	8 ⁺	3 ⁺	–

Вид [Species]	Тип сообществ [Community type]															
	II	IV.1	IV.3	VI.1	VI.2	VI.3	VII	VIII	IX.1	IX.2	IX.3	IX.4	X.1	X.2	X.3	XI
<i>B. nana</i> (ярус b) [layer b]	16 ⁺	29 ³	—	80 ⁸	21 ¹	62 ¹²	1 ⁷	—	11 ¹	—	13 ²	45 ¹²	5 ⁺	23 ⁺	78 ⁹	—
<i>Rubus chamaemorus</i>	—	21 ⁺	—	75 ⁵	11 ⁺	31 ⁺	—	—	2 ⁺	—	33 ¹	93 ⁹	—	15 ⁺	68 ⁸	—
<i>Empetrum hermaphroditum</i>	83 ⁸	18 ⁺	—	82 ⁶	9 ⁺	27 ¹	3 ⁺	—	98 ¹⁵	50 ¹	89 ⁴	93 ⁹	100 ¹⁵	100 ¹²	97 ¹¹	—
<i>Chamaepericlymenum suecicum</i>	33 ³	21 ⁺	—	2 ⁺	2 ⁺	8 ⁺	1 ¹	—	45 ⁵	96 ⁶	76 ⁴	58 ²	—	—	—	—
<i>Saussurea alpina</i>	67 ²	21 ⁺	—	16 ⁺	—	8 ⁺	3 ⁷	—	—	8 ⁺	47 ¹	—	2 ⁺	—	8 ⁺	—
<i>n</i> (Σ = 439)	12	38	0	51	53	26	3	0	55	24	45	40	42	13	37	0
4. Окрестности стационара «Сивая Маска», крайнесеверная тайга [Sivaya Maska Permanent Study Area, northernmost-boreal forest belt] 67°N, 63°E; <i>GDD</i> = 245; <i>K</i> = 45,9																
<i>Calamagrostis lapponica</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	33 ⁺	—	—	—	—	—	—	—
<i>Eriophorum vaginatum</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Betula nana</i> (ярус b) [layer b]	—	—	—	—	—	—	—	—	67 ⁷	—	—	19	95 ¹¹	—	—	—
<i>Rubus chamaemorus</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.5	95 ⁸	—	—	—	—
<i>Empetrum hermaphroditum</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	100 ⁶	—	—	6	90 ⁵	—	—	—
<i>Chamaepericlymenum suecicum</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>n</i> (Σ = 31)	0	0	0	0	0	0	0	0	9	0	1	21	0	0	0	0
5. Южный берег губы Чула, «типичная» северная тайга [Chupa Bay S shore, “typical” northern-boreal belt] 66°N, 33°E; <i>GDD</i> = 281; <i>K</i> = 34,4																
<i>Calamagrostis lapponica</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Nardus stricta</i>	14 ⁴	—	—	—	—	—	100 ¹⁸	—	—	—	—	—	—	2 ⁺	—	—
<i>Trichophorum cespitosum</i>	4 ⁺	—	—	10 ¹	24 ³	10 ¹	—	8 ¹	—	—	—	—	—	—	4 ¹	—
<i>Eriophorum angustifolium</i>	—	—	—	16 ⁺	26 ¹	45 ¹	—	6 ⁺	—	—	—	1 ⁺	—	—	4 ⁺	—
<i>E. vaginatum</i>	14 ⁺	—	—	37 ²	55 ⁵	4 ⁺	—	3 ⁺	2 ⁺	—	—	13 ⁺	—	—	51 ³	—
<i>Betula nana</i> (ярус b) [layer b]	—	13 ⁺	—	76 ¹⁰	32 ¹	33 ³	—	3 ⁺	—	—	6 ¹	13 ¹	2 ⁺	—	72 ⁹	—
<i>Rubus chamaemorus</i>	32 ¹	19 ¹	—	55 ⁴	29 ²	7 ⁺	—	8 ⁺	7 ⁺	—	78 ⁷	80 ¹²	2 ⁺	—	86 ¹⁰	—
<i>Empetrum hermaphroditum</i>	89 ¹⁸	19 ¹	—	47 ⁴	18 ¹	16 ⁺	67 ¹	58 ⁵	72 ¹²	—	28 ¹	47 ⁵	82 ²¹	88 ¹³	65 ⁷	—
<i>Chamaepericlymenum suecicum</i>	50 ⁸	69 ⁶	—	6 ⁺	—	4 ⁺	33 ¹	14 ⁺	16 ¹	25 ²	72 ²	46 ²	11 ¹	7 ⁺	9 ⁺	—
<i>Petasites frigidus</i>	—	—	—	2 ⁺	—	4 ⁺	—	—	—	—	17 ⁺	—	—	—	—	—
<i>Saussurea alpina</i>	—	—	—	—	—	2 ⁺	—	—	—	—	6 ⁺	—	—	—	—	—
<i>n</i> (Σ = 574)	28	16	0	49	38	55	6	36	57	8	18	76	56	56	75	0

Вид [Species]	Тип сообществ [Community type]										
	II	IV.1	IV.3	VI.1	VI.2	VI.3	VII	VIII	IX.1	IX.2	IX.3
6. Пинежский заповедник и верховья р. Кулой, «типичная» северная тайга [Pinega Strict Nature Reserve and Kuloi R. upper reaches, "typical" northern-boreal belt] 64°N, 43°E; $GDD = 451$; $K = 38,4$											
<i>Calamagrostis lapponica</i>	–	–	–	–	18 ⁺	–	–	–	–	–	1 ⁺
<i>Eriophorum angustifolium</i>	–	–	–	–	52 ⁹	7 ⁺	–	–	–	–	–
<i>E. vaginatum</i>	–	–	–	–	77 ¹⁸	40 ⁴	–	–	–	4 ⁺	–
<i>Betula nana</i> (ярус b) [layer b]	–	–	–	–	60 ⁴	14 ¹	–	–	–	–	64 ⁹
<i>Rubus chamaemorus</i>	–	–	–	–	55 ⁵	11 ⁺	–	2 ⁺	–	–	64 ¹¹
<i>Empetrum hermaphroditum</i>	17 ⁺	–	–	–	–	43 ³	–	57 ⁴	–	50 ²	61 ⁴
<i>Chamaepericlymenum suecicum</i>	–	–	–	–	–	–	–	11 ⁺	–	4 ⁺	–
<i>Petasites frigidus</i>	–	–	–	–	–	7 ⁺	–	–	–	8 ⁺	B. 1
<i>Saussurea alpina</i>	–	–	–	–	–	29 ¹	–	–	–	1 ⁺	68 ⁶
$n (\Sigma = 685)$	6	10	32	60	92	28	0	9	61	68	28
7. Окрестности п. Нижний Одес, «типичная» северная тайга [Nizhniy Odes Stlmtt vicinities, "typical" northern-boreal belt] 64°N, 55°E; $GDD = 410$; $K = 44,1$											
<i>Calamagrostis lapponica</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Eriophorum russeolum</i>	–	–	–	–	62 ⁴	–	–	3 ⁺	–	–	3 ⁺
<i>E. vaginatum</i>	–	–	–	–	86 ⁴	29 ³	–	–	–	–	4 ⁺
<i>Betula nana</i> (ярус b) [layer b]	–	–	–	–	86 ⁵	13 ⁺	–	–	–	–	75 ⁶
<i>Rubus chamaemorus</i>	–	–	–	–	71 ²⁶	–	–	8 ⁺	–	–	52 ⁵
<i>Empetrum hermaphroditum</i>	–	–	–	–	57 ⁵	–	–	44 ²	–	65 ¹	58 ⁵
<i>Viola biflora</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	12 ⁺	75 ⁶
<i>Petasites frigidus</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1 ⁺	–
$n (\Sigma = 274)$	3	0	0	7	24	0	0	0	36	6	8
8. Заповедник «Живач», средняя тайга [Kivach Strict Nature Reserve, middle-boreal subzone] 62°N, 33°E; $GDD = 484$; $K = 35,6$											
<i>Nardus stricta</i>	–	–	–	–	–	–	82 ¹¹	–	–	–	–
<i>Trichophorum cespitosum</i>	–	–	–	–	3 ⁺	–	–	–	–	–	–
<i>Eriophorum angustifolium</i>	–	–	–	–	3 ⁺	–	–	9 ⁺	–	–	3 ⁺
<i>E. vaginatum</i>	–	–	–	–	94 ¹⁷	31 ¹	–	–	–	3 ⁺	58 ⁷
<i>Betula nana</i> (ярус b) [layer b]	–	–	–	–	45 ⁵	28 ²	–	–	–	–	18 ¹

Вид [Species]	Тип сообществ [Community type]															
	II	IV.1	IV.3	VI.1	VI.2	VI.3	VII	VIII	IX.1	IX.2	IX.3	IX.4	X.1	X.2	X.3	XI
<i>Eriophorum angustifolium</i>	–	–	–	3 ⁺	1 ⁺	–	–	–	–	–	–	–	–	–	4 ⁺	–
<i>E. russeolum</i>	–	–	–	–	21 ¹	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>E. vaginatum</i>	–	–	–	87 ⁶	47 ²	–	–	–	–	–	–	–	–	–	45 ¹	–
<i>Betula nana</i> (ярус b) [layer b]	–	–	–	81 ⁶	14 ⁺	–	–	–	–	–	–	–	–	–	11 ¹	–
<i>Saxifraga aestivalis</i>	–	–	–	–	–	2 ¹³	–	–	–	6 ⁺	–	–	–	–	–	–
<i>Rubus chamaemorus</i>	–	–	–	48 ⁴	2 ⁺	1 ⁺	–	–	17 ⁺	12 ⁺	44 ¹	56 ⁴	–	–	34 ³	–
<i>Empetrum hermaphroditum</i>	–	–	–	29 ¹	–	1 ⁺	+	–	–	–	–	–	64 ¹	24 ⁺	51 ²	–
<i>n</i> (Σ = 286)	3	1	23	31	58	3	1	0	18	17	16	18	25	25	47	0
12. Заповедник «Печоро-Илычский», Верхнепечорское лесничество, средняя тайга [Pechora-Ilych Biosphere Reserve, Upper-Pechora Forestry, middle-boreal subzone] 62°N, 58°E; <i>GDD</i> = 388; <i>K</i> = 45,6																
<i>Trichophorum cespitosum</i>	–	–	–	18 ¹	33 ⁵	–	–	–	–	–	–	–	–	–	2 ⁺	–
<i>Eriophorum angustifolium</i>	–	–	–	27 ¹	17 ⁺	51 ¹	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>E. vaginatum</i>	–	–	–	82 ¹	8 ⁺	18 ⁺	–	–	–	–	8 ⁺	14 ¹	–	–	4 ¹	–
<i>Betula nana</i> (ярус b) [layer b]	–	–	–	55 ²	25 ⁺	76 ¹²	–	–	–	–	–	–	–	–	4 ⁴	–
<i>Saxifraga aestivalis</i>	–	1 ⁺	–	–	–	3 ⁺	–	11 ⁺	–	33 ¹	–	–	–	–	–	–
<i>Rubus chamaemorus</i>	–	–	–	45 ⁺	8 ⁺	3 ⁺	–	–	–	–	58 ⁺	71 ²	–	–	4 ¹⁴	–
<i>Empetrum hermaphroditum</i>	–	–	–	9 ¹	–	3 ⁺	–	–	–	–	–	–	60 ³	78 ³	4 ⁸	19 ¹
<i>Viola biflora</i>	–	1 ⁺	–	–	–	–	–	11 ⁺	–	55 ²	25 ¹	–	–	–	–	–
<i>Chamaepericlymenum suecicum</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	2 ⁺	–	–	–	–	–	–
<i>Petasites frigidus</i>	–	–	–	–	–	6 ⁺	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>n</i> (Σ = 271)	2	2	16	11	12	33	0	58	8	42	12	21	10	9	4	31
13. Окрестности п. Сомино, южная тайга [Somino Shlmt vicinities, southern-boreal subzone] 59°N, 35°E; <i>GDD</i> = 658; <i>K</i> = 36,1																
<i>Nardus stricta</i>	17 ⁺	–	–	–	3 ⁺	–	–	–	–	–	–	–	–	3 ⁺	6 ¹	–
<i>Eriophorum angustifolium</i>	–	–	–	3 ⁺	25 ¹	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>E. vaginatum</i>	–	–	–	91 ¹⁵	48 ⁵	–	–	–	–	–	–	–	–	–	17 ¹	–
<i>Betula nana</i> (ярус b) [layer b]	–	–	–	6 ¹	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	6 ¹	–
<i>Rubus chamaemorus</i>	–	–	–	20 ¹	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>n</i> (Σ = 165)	18	1	4	21	20	24	0	0	12	3	5	3	9	27	18	0

X – сосняки (из *Pinus sylvestris* L.): X.1 – лишайниковые и лишайниково-зеленомошные на песках и силикатных скалах, X.2 – черничные, воронично-черничные и южнотажные брусничные (с *Vaccinium vitis-idaea* L.) зеленомошные, X.3 – мезотрофные и олиготрофные сфагновые.

XI – сосняки, ельники и лиственничники (из *Larix sibirica* Ledeb.) травяно-зеленомошные на обнажениях известняков, доломитов и гипсов.

Ельники широколиственные и сложные и таежные мелколиственные леса исключены из анализа, так как рассматриваемые виды для них нехарактерны.

Данные о постоянстве (%) и ПП (%) модельных видов, а также распределение описаний по типам сообществ и географическим пунктам тундровой зоны представлены в табл. 1, таежной – в табл. 2. Для выявления влияния зональности на ценотические позиции видов типы сообществ объединены в следующие широтные ряды:

1. Ряд на бедных песчаных и каменистых почвах: ерничково-кустарничковые лишайниковые тундры – сосняки воронично-лишайниковые в северной тайге и лишайниковые в средней и южной тайге.

2. Плакорный ряд: ерниковые зеленомошные тундры – ельники воронично-черничные в северной тайге – ельники черничные южнее.

3. Ряд на обогащенных почвах: ивняки из *Salix lanata* травяные – ельники высокотравные.

4. Ряд на заболоченных кислых почвах с маломощной торфяной залежью: ерниковые сфагновые тундры – мезотрофные и олиготрофные ельники сфагновые.

5. Ряд на торфяных грядках и буграх олиготрофных и мезотрофных болот.

6. Ряд на сфагновых коврах и в мочажинах (аналогично).

Для оценки значимости изменений для каждого из рядов с помощью программы Statsoft Statistica 7 рассчитаны ранговые корреляции Спирмена (r_s) [29] между средним ПП модельных видов и значениями метеопараметров, характеризующих теплообеспеченность и континентальность климата (см. табл. 1, 2). Теплообеспеченность оценивается по среднегодовой сумме градусо-дней выше 10°C (GDD , °C) (сумме превышений среднесуточных температур над пороговым значением в 10°C, т.е. наибольшему слагаемому суммы эффективных температур), по данным сети среднемноголетней (1983–2004) спутниковой метеосъемки [30]. Для оценки континентальности на основе данных из этой сети рассчитан коэффициент континентальности Конрада (K), учитывающий разность среднемноголетних температур самого теплого и самого холодного месяца и географическую широту [31]. Значения r_s приводятся в табл. 3. Коэффициент Спирмена избран для расчетов, поскольку выборки описаний неравновелики.

При выделении эколого-ценотических и исторических свит гипоарктических видов привлечены данные о растительности более обширных территорий, включая Центральную Европу, Поволжье и Урал, отчасти также Сибирь. Периодизация голоцена принята по Н.А. Хотинскому [14].

Результаты исследования и обсуждение

1. Ценоотические позиции гипоарктических видов в различных регионах и зонально-климатических выделах

1.1. В подзоне **южных тундр** Европейской России (табл. 1) ортотропная низкокустарниковая форма *Betula nana* доминирует как в ерниковых сфагновых тундрах заболоченных водоразделов, где обычны и обильны также *Eriophorum vaginatum* и *Rubus chamaemorus*, так и в зеленомошных тундрах в средней части склонов, где ее сопровождают *Empetrum hermaphroditum*, *Vaccinium myrtillus*, нередко также *Chamaepericlymenum suecicum* и *Phyllodoce caerulea* (L.) Babingt. На Кольском п-ове лишайниковые и зеленомошные ерниковые тундры более развиты на удалении от берега Баренцева моря [32]. На возвышенных элементах рельефа, а в горной тундре – выше по склону ерниковые тундры сменяются вороничными или (в Двино-Печорском регионе) воронично-голубичными с преобладанием *Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum* (Lange) Tolm. В обоих случаях доминанты сопровождаются гемипростратной формой *Betula nana*, а также *Vaccinium minus* (Lodd.) Worosch., *Arctous alpina* и *Loiseleuria procumbens* (L.) Desv. по ковру тундровых лишайников. В вороничных тундрах может быть обильна *Calamagrostis lapponica*, а в заболоченных ерниковых тундрах Припечорья и Предуралья – *Petasites frigidus*. В Большеземельской тундре и на Полярном Урале в редкоивняковых моховых (в том числе типичных) тундрах обычна *Saxifraga hirculus* [33, 34]. Ерниковым и кустарничковым тундрам в целом свойственно доминирование олиготрофных и олигомезотрофных гипоарктических видов. Кочкарные пушицевые тундры более характерны для Берингийской Арктики [8], но встречаются и в горах Фенноскандии, а также на севере Европейской России и Средней Сибири.

Betula nana, *Eriophorum vaginatum* и *Rubus chamaemorus* обычны и на буграх и грядах тундровых болот. Для болотных моховых ковров типична *Carex rotundata*. В Большеземельской тундре этот вид обильна и в обводненных мочажинах полигонально-валиковых и плоскобугристых болот [34]. Для мочажин характерны также *Trichophorum cespitosum*, *Eriophorum russeolum* и *E. angustifolium*. Последний вид осваивает и более дренированные экотопы, в частности, произрастая узкими полосами вдоль грунтовых дорог среди тундры [35].

В условиях повышенной нивальности при основании склонов в ядрах снежников формируются ивковые моховые тундры с *Salix herbacea* L. Ближе к периферии снежника развиты мелкотравные тундры с обильной *Rubus chamaemorus* и присутствием *Viola biflora*, *Saussurea alpina*, *Bistorta vivipara* (L.) S.F.Gray, *Bartsia alpina* L. и других мезотрофных и мезоэвтрофных видов гипоарктического мелкотравья, а также *Nardus stricta*. Впрочем, *Saussurea alpina* в малом обилии проникает и в другие типы тундр, а по приснежниковым экотопам доходит до Высокой Арктики [36]. По внешней границе снежники окаймляет полоса кустарниковых ивняков,

еще более характерных для долин рек и ручьев и для подгольцового пояса гор. В кустарничковых зеленомошных ивняках обычно доминирует *Salix glauca*, в травяных — *S. lanata*, в заболоченных — *S. phylicifolia* и *S. lapponum* L. Травяные ивняки отличаются разнообразием и обилием тех же видов гипоарктических мезоэвтрофных трав, что и в мелкотравных тундрах; присутствуют также *Alchemilla glomerulans* s.l. и *Epilobium hornemannii* Reichenb. Однако в ивняке может встретиться и *Calamagrostis lapponica*. Вокруг снежников развиваются также березовые стланики из *Betula czerepanovii* [4, 37], травяные или чернично-деренные в зависимости от богатства почвы.

Для побережий Баренцева и Белого морей характерна полоса приморских вороничников из *Empetrum hermaphroditum* и (местами, при повышенном накоплении снега) деренников из *Chamaepericlymenum suecicum*. Как и в тундрах, в вороничниках могут произрастать *Arctous alpina*, *Loiseleuria procumbens* и гемипростратная форма *Betula nana*, но также *Dianthus superbus* L., *Campanula rotundifolia* L. и иные бореальные виды. Лишайниково-моховой ярус часто не развит. В комплексе с вороничниками могут быть крупными пятнами представлены белоусники из *Nardus stricta*. На песке в полосе штормового заплеска обычны луговины из *Leymus arenarius* (L.) Hochst. с присутствием *Agrostis straminea* C.Hartm., *Carex paleacea* Wahlenb., *Lathyrus aleuticus* (Greene) Pobed., *Mertensia maritima* (L.) S.F.Gray и других супралиторальных гипоарктических видов.

1.2. В **крайнесеверной тайге** (см. табл. 2) начинается внедрение гипоарктических видов под полог леса. Синузии гипоарктических кустарничков развиты как севернее (выше), так и южнее (ниже) широтной (либо, соответственно, высотной) границы леса. Не раз отмечалось, что гипоарктические тундры по составу весьма напоминают нижние ярусы северотаежных редколесий [4, 37]. Согласно Н.А. Миняеву [38], формирование чернично-вороничной синузии в Хибинах произошло именно в подгольцовом поясе вблизи от верхней границы леса, в полосе контакта зеленомошных ельников, березовых криволесий из *Betula czerepanovii* и горных ерниковых и вороничных тундр. Успешной инкубации черничной и вороничной синузий способствовали неспецифичные однотипные (эрикоидные) микоризы у *Empetrum hermaphroditum* и *Vaccinium myrtillus*, благодаря которым сосуществование видов усиливает их конкурентоспособность [39]. Скорее всего, синузия распространилась на юг под пологом березовых редколесий в «березовое время» половецкого потепления первой половины пребореала 10 300–10 000 л. н. При очередном потеплении климата в бореальном периоде она могла быть унаследована ельниками зеленомошными [14, 32] — напрямую в ходе сукцессий либо, возможно, через промежуточную стадию еловой лесотундры. На Кольском п-ове *Empetrum hermaphroditum* обычна также в сосняках, где растет вместе с *Vaccinium vitis-idaea* L. и (в сосняках лишайниковых) *Arctous alpina*. Именно лишайниковые боры на песках и гранитах, а также верховые болота из всех типов сообществ таежной зоны ближе всего по своей экологии к зональным гипоарктическим тундрам [4].

Внутриландшафтное распределение березовых криволесий лимитировано высотой снежного покрова. На дренированных почвах формируются воронично-лишайниковые криволесья. В них *Empetrum hermaphroditum* произрастает лишь в проекции березовых крон (иногда вместе с малообильной *Vaccinium myrtillus*), но не на лишайниковом ковре между ними, где из кустарничков растет лишь *V. vitis-idaea*. Ранее это отмечал и Р. Нордхаген [40]. В криволесьях брусничного типа в полосе контакта последних с сосняками появляется и *Empetrum nigrum* L. Для зеленомошных криволесий, особенно вдоль моря в Фенноскандии, характерно обилие *Chamaepericlymenum suecicum*, нередко делящего господство с *Vaccinium myrtillus* [41]. Под пологом травяных криволесий вместе с *Viola biflora* и *Saussurea alpina* обычны *Alchemilla glomerulans*, *Epilobium hornemannii*, *Taraxacum croceum* Dahlst. Все эти виды могут также расти и в пойменных ивняках из *Salix lanata*, и в мезоэвтрофных ельниках травяно-сфагновых со *Sphagnum warnstorffii* Russ., развитых вдоль ручьев и близ верхней границы леса. Произрастанию мезоэвтрофных видов благоприятствуют отсутствие мерзлоты и аккумуляция элементов питания, выносимых с вышележащих элементов рельефа [4].

Carex rotundata обильна на коврах сфагновых болот в межгорных долинах Лапландии и на Беломорско-Кулойском плато. *Betula nana*, кроме произрастания на открытых болотах, формирует низкий подлесок в редкостойных ельниках сфагновых. Детерминантом мезотрофных ельников ерниковых сфагновых болот выступает *Chamaepericlymenum suecicum*, под пологом олиготрофных – обычны *Rubus chamaemorus* и *Eriophorum vaginatum*.

Помимо ерниковых сфагновых, по всей крайнесеверной тайге Коми от рек Пижмы и Цильмы до верховий р. Усы описаны ельники ерниковых сфагново-зеленомошные (*Piceeta nanobetulosa mixta*). На Средней Печоре они заходят и в следующий широтный выдел [5].

1.3. В южной полосе северной тайги (см. табл. 2) *Empetrum hermaphroditum* выступает доминантом 2-го порядка, сопутствуя *Vaccinium myrtillus* в ельниках воронично-черничных и *V. vitis-idaea* в сосняках и (реже) ельниках воронично-брусничных на легких почвах. При этом *Chamaepericlymenum suecicum* становится редок в лесах зеленомошной группы типов. Исключение – лишь березняки из *Betula pubescens* s.l. деренно-воронично-черничные по берегам озер и вдоль побережья Белого моря, где развиты также луговины *Leymus arenarius*, аналогичные баренцевоморским. В то же время возрастают постоянство и обилие *Chamaepericlymenum suecicum* в ельниках хвощовых сфагновых.

Интересно соотношение ценоспектров *Empetrum hermaphroditum*, присутствующей в Северной Фенноскандии как минимум с конца плейстоцена, и *E. nigrum*, распространившейся с юга в атлантическом периоде голоцена [13]. На кочках сфагновых болот встречаются оба вида, в сосняках лишайниковых – лишь *E. nigrum*, а на более богатых почвах (что свойственно арктоальпийским видам!) – *E. hermaphroditum* [11, 41]. Вдоль Карельского и Онежского берегов Белого моря *E. nigrum* встречается во всех

типах сообществ на морских террасах атлантического возраста, тогда как выше – лишь в болотных условиях, а в сухих сосняках произрастает всегда *E. hermaphroditum* [3].

Betula nana почти всюду исчезает из-под полога ельников, сохраняясь лишь в заболоченных сосняках и на верховых болотах. Однако *Eriophorum vaginatum* и *Rubus chamaemorus* произрастают и в ельниках сфагновых: первый вид – в малом обилии, тогда как второй становится одним из доминантов. Возможно, именно в еловых лесах северной тайги выражен фитоценотический оптимум морошки [42, 43], хотя, безусловно, она обильна и на болотах с мощной торфяной залежью. *Eriophorum vaginatum* господствует на сфагновых коврах болот и в подтопленных сосняках по их окраинам в северной и средней тайге. На низких коврах моховых (в Южном Прибеломорье) и олигомезотрофных травяно-сфагновых (на кряже Ветренный Пояс) болот *E. vaginatum* сочетается с *Trichophorum cespitosum* [32]. На сфагновых болотах верхние 5–10 см торфа хорошо прогреваются, и именно в них расположены корни эрикоидных кустарничков. Однако корни *Eriophorum vaginatum* и *Trichophorum caespitosum* уходят в более глубокие и холодные слои [42]. Следуя Б.А. Юрцеву [4], с учетом осцилляций южной границы тундровой зоны в плейстоцене и раннем голоцене пушицевые кочкарники верховых болот тайги вторичны по отношению к пушицевым тундрам, согласно же Б.Н. Городкову [44] и Р.В. Камелину [45] – наоборот. Помимо болот в разных регионах от Белого моря до гор Монголии *Eriophorum vaginatum* растет на сырых скалах, а в Атлантической Европе также на влажном песке приморских пустошей.

Trichophorum cespitosum местами обилен в западинах заболоченных сосняков Средней Карелии.

Как в северной, так и в средней тайге Карелии наблюдаются белоусовые луга с *Nardus stricta* и холодноводные ключевые болота с *Saxifraga hirculus* и *Eriophorum angustifolium*. Последний вид в меньшем обилии характерен и для мочажин мезотрофных осоково-сфагновых болот, однако на болотах Печоро-Ижемского водораздела его в значительной мере замещает *E. russeolum*.

На низкотравных луговинах по берегам северных рек бывает обильна *Euphrasia frigida* Pugsl. *Saussurea alpina* и *Viola biflora* сохраняются лишь под пологом мезоэвтрофных ельников травяно-сфагновых, отчасти также высокотравных без сфагнового покрова. В этих же лесах в западинах может встретиться и *Petasites frigidus*. Ни один из этих видов, однако, не проникает под полог бореальных пойменных ивняков из *Salix dasyclados* и *S. viminalis* и тем более в иво-ольшаники из *S. myrsinifolia* Salisb. и *Alnus incana* (L.) Moench. Не наблюдаются они и в высокоствольных березняках. Иначе говоря, по мере продвижения к югу ивняковая и криволесно-березняковая ниши мезоэвтрофных гипоарктических видов замещаются таковой в заболоченных ельниках. Исключение составляют леса на пинежских гипсах, почва в которых охлаждается под влиянием поноров и подземных вод. Здесь *Saussurea alpina* обычна и в незаболоченных ельниках и сосняках на карсте, где отме-

чены также *Arctous alpina*, *Pedicularis lapponica*, *Bartsia alpina* и другие гипоарктические и арктоальпийские виды.

Из сказанного следует, что многим гипоарктическим видам свойственна смена ценотической ниши при переходе из крайнесеверной в «типичную» северную тайгу. В этом выражается одна из многих специфичных черт крайнесеверной тайги как зонального выдела [3]. В отличие от гипоарктических, для гипоаркто-бореальных видов более характерно единообразие ценотической ниши в обеих полосах северотаежной подзоны.

На Северном Урале в бассейне р. Илыч для *Empetrum hermaphroditum* характерна высокая константность при малом обилии в криволесьях из *Betula czerepanovii* и горных зеленомошных лиственничниках из *Larix sibirica*. *Betula nana* тоже встречается в последних, но более обычна в сосняках сфагновых, где произрастает вместе с *Eriophorum vaginatum* и *Rubus chamaemorus*. В подгольцовом поясе на высоте 500–550 м над ур. м. обычны ивняки из *Salix glauca*, *S. lanata* и *S. lapponum*, заросли *Betula nana*, а по кромке каменистых россыпей – *Athyrium distentifolium*. На низкотравных лугах постоянна *Tanacetum bipinnatum* (L.) Sch.Bip., а на переходных болотах вместо *Carex rostrata* Stokes иногда господствует *C. rotundata*. В горных тундрах на высоте 600–650 м над ур. м. типичны *Betula nana*, *Empetrum hermaphroditum*, *Arctous alpina* [46]. *Eriophorum angustifolium* в подгольцовом поясе Северного Урала отмечена на сырых лугах, но не на болотах [33].

1.4. В **средней тайге** (см. табл. 2), в отличие от северной, ельники и сосняки воронично-черничные экстразональны. Они встречаются на северных склонах либо по берегам озер в замкнутых котловинах. В этих сообществах, как и на грядах верховых болот в Карелии, преобладает уже не *Empetrum hermaphroditum*, но *E. nigrum*. Однако первый вид встречается в сосняках скальных, в том числе на доломитах, где сочетается с *Thymus serpyllum* L. и *Cotoneaster melanocarpus* Fisch. ex Blytt. В то же время затененные гранитные и диабазовые скалы среди леса – характерный экотоп *Woodsia ilvensis* (L.) R.Br. и других гипоарктомонтанных и полизональных скальных папоротников [32]. *Chamaepericlymenum suecicum* редок, к востоку от Онежского озера почти отсутствует. Ценотические ниши *Betula nana*, *Eriophorum vaginatum* и *Rubus chamaemorus* сходны с таковыми в южной полосе северной тайги, но ельники морошковые сфагновые намного более редки, а самой морошке свойственны меньшие покрытия. *Petasites frigidus* произрастает по топким окраинам облесенных сфагновых болот и на мелкоосоковых лугах вдоль ручьев. По нашим наблюдениям в заповеднике «Кивач», с 1996 по 2009 г. на фоне потепления климата вид исчез с лугов, где сильнее выражены летние максимумы температур, но сохранился на болотах.

Calamagrostis lapponica на южной границе ареала изредка встречается лишь в ельниках сфагновых различной степени трофности. *Saussurea alpina* также становится очень редкой. Этот вид отмечен лишь в мезоэвтрофных ельниках сфагновых и на ключевых болотах, в основном в Карелии и на юго-западе Архангельской области. Только к ключевым болотам приурочен и *Trichophorum cespitosum* [42]. *Carex rotundata* лишь однажды была встре-

чена на осоково-сфагновом болоте в заповеднике «Кивач» в виде гибрида на *C. rostrata*.

Для болот и заболоченных сосняков Печорского Предуралья и Северного Урала характерно появление *Eriophorum russeolum* на топких сфагновых коврах и в мочажинах. Местами этот вид полностью замещает *E. angustifolium*. На ключевых болотах и в приручейных ельниках аконитовых этого же региона обильна *Saxifraga aestivalis*, отмеченная первым из авторов и в сходных ельниках заповедника «Басеги» на Среднем Урале. Этот уральско-южносибирский гипоарктомонтанный вид – один из немногих представителей своего рода, сумевших удержаться в бореальном окружении в низкосомкнутых приручейных хвойных лесах. Наиболее характерен он при этом для эвтрофных подгольцовых ивняков и нивальных луговин по берегам ручьев [33, 47]. Данный вид, судя по числу хромосом ($2n = 28$), родствен чукотско-западноамериканской *S. porsildiana* (Calder et Savile) Jurtz. et Petrovsky ($2n = 30$) и произошедшей от нее полиплоидной сибирско-американской метаарктической *S. nelsoniana* D.Don ($2n = 60, 64, 70, 80$) [48]. Однако *S. aestivalis* отнюдь не тождественна *S. nelsoniana*, как утверждается во «Флоре Восточной Европы» [49].

На известняковых скалах в предгорьях Северного Урала отмечена *Viola biflora*, а также гипоарктические *Cryptogramma stelleri* (S.G.Gmel.) Prantl и *Woodsia glabella* R.Br. Эти же виды папоротников найдены на известняках по р. Чусовой на Среднем Урале, *W. glabella* – также по рекам Щугору и Подчерему на границе Северного и Приполярного Урала, притом совместно с *W. ilvensis*. Для Приполярного Урала приводится и *Bartsia alpina*, а для горных тундр Южного Урала – *Calamagrostis lapponica* и *Bistorta vivipara*, проникшие по хребту с севера в период максимума плейстоценового оледенения [50].

1.5. В южной тайге (см. табл. 2) роль заболоченных ельников как рефугиумов гипоарктических видов практически не выражена. Сохраняется лишь произрастание этих видов в заболоченных сосняках, на верховых и ключевых болотах. *Betula nana* лишь изредка встречается по окраинам верховых болот в северной части подзоны, южнее же удерживается лишь местами, исключительно как гляциальный реликт. В отличие от ерника, *Rubus chamaemorus* и *Eriophorum vaginatum* продолжают встречаться на верховых болотах со сходной частотой и в сопоставимом обилии, достигая южных пределов подзоны. Южная граница ареала морошки и определяется таковой бореальных сфагновых болот, но проходит несколько севернее последней [51].

На ключевых болотах помимо *E. angustifolium* и достигающей лесостепной зоны *Saxifraga hirculus* растут *Saussurea alpina* s.l., *Selaginella selaginoides* (L.) C.Mart. и *Pinguicula vulgaris* L. С болотами данного типа связана и южная граница ареала *Trichophorum alpinum* (L.) Pers.

По песчаным берегам Финского залива развиты луговины *Leymus arenarius*, но большая часть сопутствующих гипоарктических видов в них замещается родственными балтийскими эндемиками.

Одним из немногих иных типов незаболоченных сообществ, служащих гипоарктическими рефугиумами в южной тайге, являются вторичные низкотравные луга, где на бедных почвах встречается *Bistorta vivipara* и бывает обилен *Nardus stricta*. Однако близ южных границ средней тайги и далее в южной тайге ценоотический последний вида расширяется. Наряду с лугами он начинает встречаться и на сухих боровых пустошах на песках, хотя и в меньшем обилии. Произрастание *N. stricta* в подобных сообществах было отмечено первым из авторов в 2000 г. на юго-востоке Ленинградской области (см. табл. 2) и в подтайге на границе Смоленской и Тверской областей, а также документировано гербарными сборами из фондов LECB со всей территории Ленинградской области. Последнее отражено и при характеристике ценоотической ниши вида в региональных определителях [52, 53].

Сочетание двух ценоотических ниш у этого вида характерно и для более южных территорий, например для подтайги Мордовии [54] и лесостепи Пензенской области [55]. Однако здесь он уже намного чаще встречается на пустошах, чем на сырых лугах. В центральных районах Удмуртии *N. stricta* растет на боровых пустошах в ландшафтах реликтовых материковых дюн, но также и на лугах в пойме р. Кильмезь [56, 57]. В то же время близ г. Курска он отмечен по окраине реликтового сфагнового болота, но также на контакте с участком боровой пустоши, обогащенной *Stipa pennata* L. и другими степными видами [58].

На Северо-Западе России выделяются три группы гипоарктических видов по направлению их миграции в регион в позднем плейстоцене и голоцене: 1) виды, мигрировавшие с севера и северо-востока через беломорско-балтийский водораздел: *Trichophorum cespitosum*, *Betula nana*, *Bistorta vivipara*, *Saxifraga hirculus*, *Rubus chamaemorus*, *Pinguicula vulgaris*, *Saussurea alpina* и др.; 2) виды, мигрировавшие с запада вдоль берегов Балтики, в их числе *Leymus arenarius*; 3) виды, сочетавшие оба пути миграции: *Selaginella selaginoides*, *Chamaeperichlymenum suecicum*. Независимо от этого многие гипоарктические виды расселялись по литориновой террасе Балтийского моря и Финского залива в «малую ледниковую эпоху». В их числе *Betula nana*, *Chamaeperichlymenum suecicum*, *Pinguicula vulgaris*, *Trichophorum cespitosum* [9, 13]. Данные виды имеют в регионе два типа местообитаний – на возвышенностях и по побережьям Балтики и крупных озер.

1.6. В океаническом климате **Западной Фенноскандии** эколого-ценоотическая амплитуда многих гипоарктических видов расширяется сравнительно с севером Русской равнины. В частности, эти виды начинают встречаться не только в горных тундрах, но и на приморских пустошах (где обильны) и даже на зарастающих дюнах. Таковы *Empetrum hermaphroditum*, *Rubus chamaemorus*, *Nardus stricta*, *Chamaeperichlymenum suecicum*, *Eriophorum vaginatum*, а из экологически близких арктоальпийских видов – *Arctous alpina*. Последние два вида нередки и на приморских скалах [59]. Для *Empetrum hermaphroditum* пустошная ниша считается исторически первичной, а горно-тундровая – вторичной [4, 12, 15, 42]. *Rubus chamaemorus* на океаническом побережье Норвегии может расти на сухих почвах, в Гренландии

также на сравнительно сухих пустошах. Видимо, для этого вида произрастание в незаболоченных условиях также первично, а тундровая и болотная ниши имеют производный характер [51]. Для норвежских пустошей становится характерен и такой болотный вид, как *Trichophorum cespitosum*. *Eriophorum angustifolium* тоже встречается не только на топяных болотах различной степени трофности, но и на пустошах и лугах на бедных почвах. *Betula nana* на севере и в горах Норвегии также равно типична для болот, горных тундр, лишайниковых и зеленомошных криволесий.

Очень широкий диапазон сообществ населяет *Saussurea alpina*. В их числе – низкотравные березняки на бедных почвах и на известняках, высоко-травные ельники и березняки, луга различных типов, мезоэвтрофные травяные болота, а в высокогорьях – тундры и луговины на богатых почвах вокруг снежников, где может быть обилен и *Nardus stricta* [40, 41, 59]. В отличие от *Saussurea alpina*, *Viola biflora* не встречается на суходольных лугах. Зато она обычна под пологом крупных папоротников и высокотравья в подгольцовом поясе [43], а выше него – как на луговинах вокруг снежников, так и в нивальных тундрах в их ядрах.

Saxifraga hirculus в зональной тундре и в гольцовом поясе гор произрастает на минеральной почве, увлажняемой ключевыми или нивальными водами [42]. Этот вид сложился в третичное время на горных болотах Центральной Азии [47].

1.7. В Центральной Европе вследствие особенностей расселения в плейстоцене *Betula nana* произрастает лишь на болотах лесного пояса Альп и Карпат, не поднимаясь в горные тундры [4, 60]. Из-за этого данный вид относят не к гипоарктическому, но к североевропейскому бореальному элементу, чей ареал лимитирован изотермами средних температур воздуха самого холодного месяца от -2° до -6°C . К данному элементу отнесена и *Rubus chamaemorus*, которая встречается на верховых болотах и в сосняках сфагновых на Балтике, но не достигает Альп. В то же время *Empetrum hermaphroditum* принадлежит к монтанному элементу с ареалом, ограниченным изотермой максимальных температур 30°C [15]. Она обычна и обильна в кустарничковых горных тундрах, как вид-спутник присутствует и в субальпийских лиственнично-кедровых лесах с *Pinus cembra* L. и *Larix decidua* Mill., но не спускается на пустоши по берегам Балтики, где господствует *Empetrum nigrum*. К монтанному элементу принадлежат и *Phleum alpinum* L., *Bistorta vivipara*, *Alchemilla glomerulans*, *Bartsia alpina*, *Saussurea alpina*. Последняя отмечена лишь на ветроударных гребнях и в нивальном поясе Альп [60]. Ареал *Viola biflora* (низкогорный элемент) ограничен максимальными изотермами летних температур 27°C . Этот вид растет в горах Британских островов, как и *Athyrium distentifolium*, *Diphasiastrum alpinum* (L.) Holub, *Epilobium alsinifolium* Vill. [15].

Eriophorum vaginatum может доминировать на кочках и коврах верховых и переходных болот и в заболоченных сосняках и березняках на равнине и в лесном поясе гор [3, 60]. *E. angustifolium* встречается не только на коврах и в мочажинах мезотрофных и ключевых мезоэвтрофных болот, но и на сырых

лугах и зарастающих сырых дюнах. По ключевым болотам этот вид в Альпах поднимается до высоты 2500 м над ур. м., но для олиготрофных болот он более типичен на равнине. *Trichophorum cespitosum* – тоже характерное растение верховых болот океанического климата и на равнине, и в горах; в последнем случае преобладает европейский subsp. *germanicum* (Palla) Brodd. Однако в Гренландии и на п-ове Лабрадор типовой подвид *T. cespitosum* растет и на сырых скалах вместе с *Pinguicula vulgaris* и арктоальпийской *Tofieldia pusilla* (Michx.) Pers. [42].

Nardus stricta участвует в зарастании морен в Центральных Альпах, а также формирует белоусовые луга и пустоши на бедных кислых почвах в высокогорьях и на песчаных равнинах. Эти сообщества всегда вторичны. В горах они возникают под влиянием выпаса в осочниках из *Carex curvula* All., а на равнине – на месте сведенных буковых (из *Fagus sylvatica* L.) лесов [60].

1.8. В океаническом климате Атлантической Европы многие гипоарктические виды спускаются далеко на юг, фактически включаясь в неморальные флоры и ценофлоры. Типичным примером могут послужить виды *Eriophorum* в Ирландии на болотах, кроющих рельеф [4, 15]. Однако сходное явление наблюдается и в **Сибири**, особенно Восточной. Здесь многие гипоарктомонтанные (*Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum*, *Empetrum subholarcticum* V. Vassil., *Ledum decumbens* (Ait.) Lodd ex Steud.) и даже метаарктические (*Rhododendron parvifolium* Adams) виды обычны и обильны не только в северо-, но и в среднетаежных лесах, в том числе незаболоченных. Особенно это характерно для светлохвойной тайги из *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr. на мерзлотных почвах [4, 61, 62]. На юге Восточной Сибири лиственничники служат рефугиумами и для многих арктоальпийских видов, в частности из родов *Saxifraga* L. и *Pedicularis* L. [8, 47]. Ряд видов, характерных для тундр и горных пустошей Атлантической Арктики, наблюдается и в высокогорьях Алтае-Саянской горной области и более южных нагорий Азии, в чем проявляется океаническое влияние на соответствующих широтах. Таковы *Athyrium distentifolium*, *Selaginella selaginoides*, *Trichophorum caespitosum*, *T. alpinum*, *Juncus trifidus* L., *Veronica alpina* L. В пацифическом секторе Азии некоторые из этих видов снова выдвигаются на север. Считается, что северные побережья Тихого океана и являются родиной амфиокеанических *Chamaeperichlymenum suecicum* и *Phyllodoce caerulea*. Проникновение этих видов в атлантический сектор связано с ранними фазами обезлесения Арктики в позднетретичное время и проходило по берегам Полярного бассейна, тогда еще свободного ото льда [7, 8, 37]. При столь масштабном расселении через весь север Евразии нельзя исключить дивергенцию с образованием криптовидов в составе обоих таксонов, что может быть установлено молекулярно-генетическими методами.

Обобщая раздел, видно, что в подзоне северной тайги многие гипоарктические (в широком смысле) тундровые виды не только произрастают на болотах, но и успешно проникают под полог хвойных лесов и даже доминируют в травяно-кустарничковом ярусе. Однако в средней тайге леса северотаежных типов сохраняются лишь на экстразональных экотопах, а в южной полностью

исчезают. В этих подзонах гипоарктические виды сохраняются в основном либо исключительно на болотах – верховых или холодноводных ключевых. Ряд видов удерживается также на скалах или, как *Nardus stricta*, на вторичных лугах на кислых почвах.

2. Влияние климатических и топоэдафических факторов на ценоотические позиции видов

2.1. Для большинства модельных видов ожидаемо подтвердились негативные связи их покрытий с величиной *GDD* (табл. 3), соответствующие географическому распространению этих видов.

На общем фоне интересно отсутствие подобных связей для *Viola biflora* и *Petasites frigidus*, а также общее их ослабление в ряду сообществ на обогащенных почвах, хотя многие олиготрофные гипоарктические виды отмечены и в этих сообществах, особенно в Кольской Субарктике (см. табл. 1). Возможно, это еще одно свидетельство того, что богатство почв до известной степени сглаживает макроклиматические различия [2].

Однако намного более важны зависимости видовых покрытий от *K* – параметра, характеризующего континентальность климата. В соответствии со своим распространением виды растений делятся на океанические, континентальные и нейтральные по отношению к фактору континентальности, последние с циркумполярными или близкими к таковым ареалами [7]. Соотношения океанических и континентальных видов – и гипоарктических, и арктоальпийских – первостепенны при флористическом районировании Арктики и Субарктики [7, 37] и протяженных территорий в их составе [8, 63]. В частности, каждому биоклиматическому сектору Северной Фенноскандии свойствен свой собственный преобладающий тип березовых криволесий [41], а каждой (включая и северную тайгу) подзоне каждого сектора – аналогичный тип кустарничковых тундр [64].

По результатам корреляционного анализа (табл. 3) нейтральными по отношению к *K* оказались *Eriophorum vaginatum*, *Calamagrostis lapponica*, на грядах верховых болот – *Betula nana*. К нейтральным относятся также *Vaccinium minus* и *V. uliginosum* subsp. *microphyllum*. Все это виды ангаридского происхождения [7].

В большинстве своем модельные виды демонстрируют негативные связи ПП с *K*, т.е. являются океаническими. Так проявляют себя *Nardus stricta*, *Trichophorum cespitosum*, *Eriophorum angustifolium*, *Rubus chamaemorus*, *Empetrum hermaphroditum*, *Chamaepericlymenum sueticum*, *Saussurea alpina*, а из видов, не включенных в табл. 3, – *Salix glauca*, *Selaginella selaginoides*, *Bistorta vivipara*, *Alchemilla glomerulans* s.l., *Pedicularis lapponica*. Такова и *Betula nana* в лесных сообществах, что соответствует характеристике этого вида как океанического у Н.А. Миняева [13]. Преобладание океанических видов тоже ожидаемо, учитывая не только конфигурацию ареалов *Trichophorum cespitosum*, *Empetrum hermaphroditum* и *Chamaepericlymenum sueticum* [6], но также субокеанический характер северной части восточноевропейского сектора Евразии и расширение ценоспектров многих видов по берегам Атлантики (см. выше).

Т а б л и ц а 3 [Table 3]

Значения коэффициентов ранговой корреляции Спирмена r_s между проективными покрытиями видов и величинами метеопараметров
[Coefficients of Spearman correlation r_s between species cover and climate parameter values]

Виды [Species]	PhI _E		Ряды зональных сравнений [Series of zonal comparisons]											
			Im		P		En		B		R		H	
	T _E	K _E	GDD	K	GDD	K	GDD	K	GDD	K	GDD	K	GDD	K
<i>Calamagrostis lapponica</i>	×	×	-0,7*	-0,2	-0,7*	-0,1	-0,4	-0,4	-0,1	0,4	-0,4	-0,4	-	-
<i>Nardus stricta</i>	×	3	-	-	-0,4	-0,4	-	-	-0,4	-0,4	-0,6*	-0,6*	-0,3	-0,6*
<i>Trichophorum cespitosum</i>	4	3	-0,6*	-0,6*	-0,4	-0,4	-	-	-0,4	-0,4	-0,4	-0,4	-0,7*	-0,5
<i>Eriophorum angustifolium</i>	×	×	-0,4	-0,4	-	-	-	-	-0,5*	-0,8*	-0,3	-0,1	-0,4	-0,7*
<i>E. russeolum</i>	×	×	-	-	-	-	-	-	-0,3	0,4	-0,3	0,4	-0,3	0,6*
<i>E. vaginatum</i>	×	×	-0,4	0,3	-0,5	0,1	-	-	-0,3	-0,1	0,5	-0,2	0,1	-0,2
<i>Betula nana</i> (ярус b) [layer b]	3	6	-0,8*	-0,3	-0,7*	-0,2	-0,8*	-0,2	-0,8*	-0,2	-0,2	0,4	-0,6*	0,2
<i>Saxifraga aestivalis</i>	×	×	-	-	-	-	0,0	0,5	-	-	-	-	-	-
<i>Rubus chamaemorus</i>	3	7	-0,7*	-0,3	-0,9*	-0,2	-0,7*	0,0	-0,6*	-0,1	-0,7*	-0,1	-0,8*	-0,1
<i>Empetrum hermaphroditum</i>	3	×	-0,9*	-0,2	-0,9*	-0,5	-0,4	-0,4	-0,8*	-0,4	-0,9*	-0,2	-0,7*	-0,5
<i>Viola biflora</i>	×	×	-0,4	-0,4	-0,5	-0,4	-0,5	0,0	0,0	0,2	-0,4	-0,4	-0,5	-0,3
<i>Chamaepericlymenum suecicum</i>	4	3	-0,6*	-0,7*	-0,7*	-0,7*	-0,5	-0,3	-0,6*	-0,7*	-0,6*	-0,7*	-0,6*	-0,6*
<i>Petasites frigidus</i>	×	×	-0,2	0,0	-0,4	0,3	-0,3	0,4	-0,2	0,1	-0,2	-0,3	-0,2	0
<i>Saussurea alpina</i>	1	7	-0,2	0,0	-0,6*	-0,5	-0,5	-0,4	-0,6*	-0,6*	-0,4	-0,4	-0,5	-0,4

Примечания. PhI_E – значения фитоиндикационных индексов видов по шкалам Г. Элленберга [65] для Центральной Европы: T_E – теплообеспеченность, K_E – континентальность, × – индекс не определен. Зональные ряды: Im – обедненный, P – плакорный, En – обогатенный, B – ряд в ельничках на заболоченных кислых почвах, R – грады и бугры на болотах, H – мочажины и ковры (аналогично). Значения r_s подтверждены на уровне значимости $\alpha = 0,05$, выделены полужирным шрифтом и помечены звездочкой (*). Прочее, как в табл. 1.

[Notes. PhI_E are phytoindication indices for Central Europe according to H. Ellenberg et al. [65]: T_E is warmth supply, and K_E is continentality; “×” means index is not defined. Zonal series: Im – impoverished in species on sand, P – placor, En – enriched in species on rich soil, B – bogged spruce forests on acidic soil, R – bog ridges and mounds, H – bog moss carpets and hollows. The r_s values, confirmed at the significance level $\alpha=0,05$, are shown in bold and marked by the asterisk (*). For other notes, see Table 1].

В пользу преобладания океанического элемента говорит и климатическая характеристика всей Гипоарктики как зонального выдела. Для нее характерен холодно-влажный тип климата в противовес Высокой Арктике, где климат холодный, но сухой. Этот контраст менее выражен в континентальных секторах [4]. Увеличение ПП *Rubus chamaemorus* в регионах и секторах с большей океаничностью климата (см. табл. 1) связано с потребностью вида в зимнем снеговом укрытии [17, 19, 51]. Возраст океанического гольцового элемента не менее миоценового и превышает таковой океанических горных цепей, которые эти виды сейчас населяют [7].

Следует заметить, однако, что у Н.А. Миняева [13] *Empetrum hermaphroditum* отнесена к гипоарктическому субконтинентальному миграционному элементу флоры северо-запада России, тогда как *E. nigrum* – к неморальному океаническому.

В качестве континентальных на севере Европейской России выступают виды, в таежной зоне отмеченные лишь в бассейне р. Печоры и далее на восток – *Eriophorum russeolum* и *Saxifraga aestivalis*. Недостоверно участие в данной группе *Viola biflora*. Большинство континентальных гипоарктических видов появляется лишь на Урале (*Empetrum subholarcticum*, *Ledum decumbens*), а то и к востоку от Енисея (*Betula exilis* Sukacz.).

Расчетные характеристики континентальности *Betula nana* и *Rubus chamaemorus* не соответствуют шкалам Г. Элленберга [65] (см. табл. 3). Это связано с особенностями расселения этих видов в плейстоцене (см. пункт 1.7). В результате в Центральной Европе эти виды предстают как субконтинентальные, что не подтверждается при более широком охвате территории.

Итак, по данным табл. 3, в изучаемом регионе выраженно преобладают океанические виды гипоарктической фракции. Из табл. 1 и 2 видно также, что в зональных условиях, оптимальных или как минимум климатически комфортных для произрастания гипоарктических видов (южные тундры, крайнесеверная, отчасти и «типичная» северная тайга), ценоспектры многих видов наиболее широки. Южнее (как, видимо, и севернее) эти спектры обычно ограничены гидроморфными условиями, что соответствует зонально-климатическому оптимуму видов и может быть соотнесено проявлением общих правил зональных изменений их внутриландшафтных позиций [62].

2.2. Влияние состава почвообразующих пород на ценотические позиции гипоарктических видов наиболее ярко проявляется на примере *Salix arbuscula* с выраженным ценотическим оптимумом в светлохвойных лесах на пинежском сульфатном карсте. В лиственничниках из *Larix sibirica* этот вид даже формирует ярус низкого подлеска [3]. Для сравнения, в горных тундрах Лапландского заповедника (на силикатных породах) этот вид был отмечен в описаниях всего один раз. В Норвегии *S. arbuscula* встречается только на горных осоковых болотах, в том числе в гольцовом поясе [59]. В предгорьях Северного Урала она также была встречена первым из авторов на ключевом болоте, хотя в высокогорьях вид обычен и в горных тундрах на дунитах и пироксенитах [33]. В южной части ареала, охватывающей Хиби-

ны, Пинежье и западный макросклон Урала, он практически всегда встречается на ультраосновных породах, известняках или гипсах [4].

В целом, однако, океанические гипоарктические виды более характерны для олиготрофных сообществ, хотя и участвуют, пусть и в меньшем обилии, в формировании сообществ на обогащенных почвах (см. табл. 1, 2).

3. Распределение гипоарктических видов по экоценоотическим и ценогенетическим элементам

Выделение эколого-ценоотических и исторических свит гипоарктических видов для территории Европейской России, особенно с учетом ее таежной зоны, ранее не проводилось, если не считать работ Н.А. Миняева [9, 13], выявившего миграционные элементы в составе гипоарктической фракции флоры. В монографии «Гипоарктический пояс...» [4] ряд свит был впервые намечен, но не охарактеризован подробно. Попытаемся дополнить характеристики, данные Б.А. Юрцевым, и обрисовать флороэлементы, соответствующие как экоценоотическим, так и историческим свитам, которые в целом совпали по своему составу.

3.1. Тундрово-болотный элемент, свита *Betula nana*. Помимо названного вида включает также *Eriophorum vaginatum*, *Rubus chamaemorus*, *Calamagrostis lapponica*. Эти растения встречаются как в тундре, так и (кроме последнего вида) на кочках и грядах верховых болот в тайге. Сюда же отнесем *Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum* и *V. minus*, проникшие далеко на юг в Сибири. В северной тайге многие виды этого элемента обильны и в олиготрофных и мезотрофных ельниках сфагновых. Это психрофиты и оксилофиты с обширными ареалами, отвечающие обобщенной характеристике гипоарктических видов у Б.А. Юрцева [4]. В основном они нейтральны в отношении фактора континентальности; исключение – субокеаническая *Rubus chamaemorus*. Виды имеют ангаридское происхождение [7] – подгольцовое либо (у *Betula nana* и *Rubus chamaemorus*) равнинное вдоль позднетретичной северной окраины тайги [4, 42]. К элементу относится и ангаридская *Carex capitata* L. [7].

Исходя из правила Виллиса «age and area», это самый древний элемент в составе фракции по своему проникновению в пределы таежной зоны. Его представители встречаются и на болотах южной тайги (см. табл. 2), т.е. далее других расселились на юг. В плейстоцене Русской равнины данные виды появляются с первого межледникового, значит, ранее они распространялись севернее. Остатки *Eriophorum vaginatum* известны из кромеских (миндель-рисских) слоев Англии. *Betula nana* представлена как минимум с позднего плейстоцена; это характерный и массовый компонент приледниковых дриасовых флор [4, 42]. Синузии, сформированные видами данного элемента на современных верховых болотах Северо-Запада России, представляют собой реликты перигляциальной растительности океанических секторов и как таковые сформировались не позднее среднего дриаса 12000–11800 л. н. [13]. Повторные импульсы к расселению виды получили

в верхнем дриасе 11000–10300 л. н. и во второй половине пребореала 10000–9500 л. н. при переяславском похолодании, когда на севере Европейской России вновь распространились ерниковые тундры. В пребореальных слоях Шуваловского болота под Петербургом представлены остатки *Dryas octopetala*, *Betula nana* и тундровых ив на фоне господства березы и сосны. Торфяные болота в голоцене сформировались не ранее атлантического периода [14, 32], но олиготрофно-болотные синузии могли существовать и раньше на оторфованных приствольных повышениях в заболоченных лесах.

Eriophorum vaginatum произрастала также на бедных почвах по берегам водоемов. Известно, что вороничники по берегам Баренцева и Белого морей сформировались на пушицевом торфе [66]. В районе п. Дальние Зеленцы граница пушицевого и кустарничкового торфов проходит еще 1570 л. н., т.е. до начала «малой ледниковой эпохи» [32] и должна объясняться скорее естественным ходом эндогенной сукцессии. Н.А. Миняев [13] относит *E. vaginatum* и *E. angustifolium* не к гипоарктическому, но к субконтинентальному таежному элементу. В позднеледниковье северо-запада России его представители занимают свои позиции начиная с бёллинга (12400–12000 л. н.), т.е. уже присутствуют в среднем дриасе.

Формирование торфяной залежи на сфагновых болотах в понижениях между реликтовыми дюнами в центральных районах Удмуртии завершилось лишь в суббореале. Однако вероятно, что популяции *Betula nana*, *Eriophorum vaginatum* и *Rubus chamaemorus*, произрастающие на этих болотах, являются намного более древними [56] и сами имеют реликтовую природу и ранневалдайский (калининский) или даже московский возраст. Лишь малая часть Вятско-Камского междуречья покрывалась льдами максимального оледенения среднего плейстоцена. Прочие же четвертичные оледенения не затронули его вовсе, что благоприятствовало автохтонному развитию флоры. Безусловно, климат эпохи максимума поздневалдайского (осташковского; 16000 л. н.) оледенения реконструируется как весьма сухой по всему Северному полушарию, включая и внеледниковые области [67]. Вряд ли это, однако, могло полностью воспрепятствовать сохранению островков лесотундры в долине Нижней Камы [56], т.е. консервации «ядра» предыдущей флоры. Подтверждение тому мы наблюдаем в долинных редколесьях Южного Ямала, где многие бореальные виды сохранились со средневалдайского (соминского, каргинского) времени [68]. Несмотря на разрыв в торфонакоплении и погребение микулинских верховых торфов под слоем валдайских отложений [14, 32], в Предуралье виды болотной синузии могли выжить в сырых долинных редколесьях (см. выше) и тем более в типичных тундрах, развитых тогда в данном долготном секторе [13].

Постепенное обеднение свиты *Betula nana* по мере ее продвижения с севера на юг – еще одна иллюстрация «правила распада свит», ранее сформулированного нами для бореальных и неморальных видов [1, 2]. С увеличением числа примеров это правило представляется все более универсальным.

3.2. Формирование видов **пустошно-борового элемента (свиты *Empetrum hermaphroditum*)** связано с позднетретичными кустарничковыми пустошами по берегам Северного и Норвежского морей, откуда виды затем расселились в перигляциальные зоны и горные тундры Фенноскандии. Лишь в послеледниковье они спустились из тундрового в лесной пояс гор и в равнинную тайгу. Таким образом, горнотундровые ниши видов являются вторичными, а таежно-лесные – третичными относительно приморских. В настоящее время виды тоже формируют пустоши по берегам Баренцева и Белого морей в полосе рассоления и выщелачивания почв кверху от супралиторали [4, 15, 42]. Реликтовые участки этих сообществ сохранились и по берегам Онежского и Ладожского озер. Для всех видов данного элемента характерно расширение ценоспектров в атлантическом секторе Европы (см. пункт 1.6). Все они являются океаническими (см. табл. 3): *Empetrum hermaphroditum*, *Chamaepericlymenum suecicum*, *Nardus stricta*, также *Bartsia alpina*, *Euphrasia frigida*. Если геномный анализ подтвердит атлантическое пустошное происхождение *Rubus chamaemorus* [51], в состав соответствующей исторической свиты придется перенести и этот вид. Из числа арктоальпийских растений к элементу тяготеет *Arctous alpina*, нередкий в приморских вороничниках и тоже считающийся субокеаническим видом [4].

В тундровой зоне виды в зависимости от своей экологии характерны для гипоарктокустарничковых лишайниковых (*Empetrum hermaphroditum*, *Arctous alpina*) или ерниковых чернично-вороничных зеленомошных (*Chamaepericlymenum suecicum*) тундр. В крайнесеверной тайге все они обычны в березовых криволесьях. *Empetrum hermaphroditum* проникает и в еловую лесотундру и далее под полог высокоствольных ельников и (вместе с *Arctous alpina*) сосняков зеленомошных, а кроме того – на гряды верховых болот. В этих сообществах вид обычен по всей северной тайге региона, но быстро исчезает в средней тайге, удерживаясь лишь на карбонатных скалах и других специфичных экотопах. Аналогично проявляет себя и шведский дерен, в крайнесеверной тайге нередкий в ельниках зеленомошных, но в «типичной» северной – только в сфагновых.

Осцилляции ареалов пустошно-гольцовых видов в позднеледниковье документированы для среднего и верхнего дриаса [9, 13]. В частности, *Chamaepericlymenum suecicum* отмечен в верхнем дриасе Южной Карелии вместе с *Betula nana* [69]. Основное же расселение видов на юг, видимо, произошло в первую половину пребореала вместе с березовыми редколесьями. После этого *Empetrum hermaphroditum* и другие виды проникли под полог хвойных лесов, сменивших березняки с наступлением бореального периода или даже ранее (см. пункт 1.2). По данным спорово-пыльцевых диаграмм, *Chamaepericlymenum suecicum* в окрестностях п. Дальние Зеленцы присутствует лишь начиная с атлантического периода, но в районе п. Никель – с начала бореала, а на территории заповедника «Пасвик» (Кольский п-ов) и в Северной Карелии – с пребореала. К западу от р. Северной Двины расселение *Empetrum hermaphroditum* продолжилось в

суббореальном периоде 4500–3000 л. н. под пологом северотажных ельников из *Picea × fennica* (Regel) Kom. Наконец, активное расселение пустошно-боровых видов, связанное с похолоданием климата, происходило в «малую ледниковую эпоху» вдоль берегов Баренцева, Белого и Балтийского морей. Оно привело к формированию или как минимум обогащению сопутствующими гипоарктическими видами современных приморских вороничников. Одновременно расселение *Empetrum hermaphroditum* шло и в глубине материка, где также имела место экспансия ерников, ивняков и ольховников [9, 13, 32].

Возраст формирования южно- и подтаежной пустошно-боровой ниши *Nardus stricta* (см. выше) должен быть различен в разных долготных секторах. В Ленинградской и Смоленской областях вид, возможно, выступает реликтом плюасского интерстадиала с сухим и умеренно холодным климатом, известного из работ Д.И. Литвинова [13] как «степной послеледниковый период». Сформировавшиеся тогда сообщества боровых пустошей унаследовали *N. stricta*, а также *Festuca ovina* и другие тундростепные виды от перигляциальной растительности крестецкой стадии поздневалдайского ледникового, предшествовавшей этому периоду. Низкотравные сырые луга с господством *Nardus stricta* гораздо более молоды. Судя по их тяготению к морским побережьям или к окрестностям поселков, они имеют лишь субатлантический возраст (см. выше), в том числе и в Печорском Предуралье, либо вообще новейшую антропогенную природу [33, 60].

Пустоши с белоусом в подтайге и лесостепи Поволжья и Прикамья [54–57], судя по всему, сформировались как тип сообществ ранее таковых на северо-западе России. Видимо, *N. stricta* тоже проник в них из сукцессионно предшествовавших им тундростепных или иных криоксерофильных сообществ. Это могло произойти по завершении максимального оледенения среднего плейстоцена. Однако реликтовая находка *N. stricta* в Курской области [58] с учетом ее ценотической локализации все же должна быть датирована поздним плейстоценом. Установить ее возраст с большей точностью можно лишь методом «молекулярных часов».

3.3. Гигрофиты **мочажинно-болотного элемента** растут также на сфагновых коврах в болотных комплексах и на холодноводных ключевых болотах. Среди них есть как океанические (*Trichophorum cespitosum*, *Eriophorum angustifolium*), так и континентальные (*E. russeolum*) и нейтральные (*Carex rotundata*, *Saxifraga hirculus*) виды. Оценить время их расселения затруднительно, но, скорее всего, оно близко к таковому тундрово-болотного элемента (см. раздел 3.1 об *Eriophorum angustifolium*). Ключевые болота служат рефугиумами этих видов в средней и южной тайге (а равно и в других зональных выделах), вероятно, начиная со времени их (болот) формирования в атлантическом периоде. В частности, именно с этого времени на спорово-пыльцевой диаграмме района оз. Ловозеро (Кольский п-ов) прослеживается *E. russeolum* [32]. Ранее данные виды, скорее всего, произрастали по берегам холодноводных водоемов.

3.4. Ивняково-таежный элемент включает в себя как сами ценозообразующие гипоарктические ивы (*Salix glauca* и *S. lanata*), так и произрастающие под их пологом (особенно в ивняках из *S. lanata*) мезотрофные и мезоэвтрофные виды двудольных трав. В числе последних – *Viola biflora*, *Saussurea alpina*, *Petasites frigidus*, на Урале также *Saxifraga aestivalis*, а на Кольском п-ове – *Alchemilla glomerulans* s.l., *Epilobium hornemannii* и *Taraxacum croceum* s.l. Многие из этих видов обычны также в луговинных тундрах, окаймляющих снежники. В максимальную стадию ранневалдайского оледенения они участвовали в сложении растительности перигляциальной зоны от Восточного Полесья до Верхнего Поволжья, в том числе в составе ивняков [13].

Ивняки Гипоарктики служат рефугиумами как для арктоальпийских хионофитов и растений низинных тундровых болот, так и для бореально-лесных видов [17, 19]. Мезотрофные и мезоэвтрофные виды *Salix* не растут на олиготрофных торфяниках, из-за чего ограничены в своем расселении к югу, зато дальше ерников продвигаются к северу. Вне тундровой зоны гипоарктические ивы находят благоприятные для себя условия в подгольцовом поясе с его гумидным климатом и глубоким снежным покровом. Мезотрофная *Salix glauca* отмечалась нами вдоль ручьев среди заболоченных ельников северной тайги от Белого моря до бассейна р. Печора. Эвтрофная *S. lanata* проникает на юг не так далеко, как *S. glauca*, в основном по речным поймам в крайнесеверной тайге. В подзоне южных тундр этот вид тоже находит наилучшие условия в долинах рек и у подножия склонов увалов, а севернее – в ивняковых типичных тундрах. Он сформировался в период обезлесения Арктики в горах Северной Евразии или на равнинах ее полярной кромки, в холодном гумидном климате со снежной зимой, в отсутствие мерзлоты. Дивергенция предкового типа дала *S. lanata* и кальцефильный метаарктический *S. recurvigemma* A. Skvorts. [4], представленный на пинежских гипсах вместе с *S. arbuscula*.

В крайнесеверной тайге и подгольцовом поясе виды, характерные для ивняков из *S. lanata*, переходят под полог березовых криволесий травяного типа, а затем и в приручейные ельники высокотравные и заболоченные мезоэвтрофные травяно-сфагновые. Именно эти сообщества характерны для видов ивняково-таежного элемента в южной полосе северотаежной подзоны (см. табл. 2). Ранее ценотические позиции этих видов под пологом ельников практически никем не изучались. Возможно, на юге и юго-востоке Двино-Печорского региона интеграция этих видов в еловые леса с травяным покровом произошла еще в аллерёде в период «нижнего максимума» пыльцы ели 11800–11000 л. н. [14]. На п-ове Заонежье в Южной Карелии *Cicerbita alpina* (L.) Wallr. и *Saussurea alpina* известны из отложенных верхнего дриаса 10500±200 л. н. [32], но, скорее всего, здесь они произрастали в составе перигляциальных ивняков. К западу от р. Северная Двина виды, подобные *S. alpina*, проникли в ельники лишь в суббореале с ключевых болот. Последние выступают рефугиумами ивняковых видов в средней и южной тайге (см. табл. 2).

В составе элемента океанические и субокеанические виды (*Saussurea alpina*, *Alchemilla glomerulans*) сочетаются с континентальными (*Saxifraga aestivalis*). На Кольском п-ове элемент можно условно назвать свитой *Alchemilla glomerulans*, однако восточнее Канина такое название уже неправомерно.

3.5. Супралиторальный гипоарктический элемент, свита *Leymus arenarius*. Помимо названного вида включает в себя сопровождающие его гипоарктические растения приморских луговин (см. пункт 1.1). Эти виды распространились в среднем дриасе вдоль берегов бывшего Карельского моря одновременно с миграцией арктических и гипоарктических субконтинентальных видов с северо-востока. Дополнительный импульс расселения наблюдался в «малую ледниковую эпоху». В это время миграция шла с запада вдоль берегов Балтики [9, 13]. Супралиторальный элемент тесно связан с пустошно-боровым, также объединяя океанические виды, но не может быть слит с ним хотя бы потому, что основные волны расселения соответствующих видов происходили в разное время.

3.6. Скальный гипоарктический элемент: *Cryptogramma stelleri*, *C. crispa* (L.) R.Br., *Woodsia glabella*, *W. ilvensis*, *Cystopteris dickieana* R.Sim., *Poa glauca* Vahl, видимо, также *Minuartia verna* (L.) Hiern. s.l. Активное расселение *Woodsia ilvensis* по скальным экотопам имело место в «малую ледниковую эпоху», однако *W. glabella* расселялась намного раньше вместе с другими ангаридскими видами [7, 13]. Скорее всего, скальные виды нейтральны в отношении фактора континентальности климата, но это требует подтверждения.

3.7. Сборный северотаежный элемент объединяет гипоарктические дериваты бореальных видов, чей специогенез еще не завершился, а таксономический статус и ранг вследствие этого не вполне ясны. Таковы *Solidago lapponica* With., *Melampyrum carpathicum* Schult. и *Pyrola grandiflora* Radius, чьими предковыми таксонами являются соответственно *Solidago virgaurea* L., *Melampyrum sylvaticum* L. и *Pyrola rotundifolia* L. Ценотический оптимум новообразованных видов, как правило, приходится на северную тайгу (в широком ее понимании) и ее монтанные аналоги. В плейстоцене полоса гипоарктических ландшафтов была отеснена к югу, в более континентальные районы бывшей Ангариды. Именно там началось выделение многих гипоарктических видов из бореальных, в частности *Pyrola grandiflora*, *Lycopodium dubium* Zoega и *Huperzia appressa* (Desv.) A. et D. Löve [4, 7, 37]. Для *Melampyrum carpathicum*, однако, вероятен европейский монтанный генезис. К северотаежному элементу не стоит относить *Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum* и *V. minus* с выраженными ценотическими оптимумами в тундровой зоне и гольцовом поясе. Эти таксоны, видимо, сформировались еще в поздне третичное время [12, 42].

Выводы

1. В северной тайге Европейской России многие тундровые гипоарктические (в широком смысле) виды не только произрастают на болотах, но и

успешно проникают под полог хвойных лесов. Однако в средней и южной тайге лесные сообщества перестают служить рефугиумами этих видов. Они сохраняются только на болотах, отчасти также на вторичных лугах.

2. На Европейском Севере среди гипоарктических видов выражено преобладают океанические. Это соответствует как зональным характеристикам климата Гипоарктики в целом, так и меридиональным – ее восточноевропейского сектора. Нейтральные виды обильны по своему покрытию, но не столь разнообразны по числу, а континентальные появляются лишь ближе к Уралу.

3. Олиготрофные гипоарктические виды в таежной зоне представлены тремя основными флорэлементами – тундрово-болотным, мочажинно-болотным и пустошно-боровым.

4. Виды тундрово-болотного элемента тяготеют к кочкам и грядам верховых болот, заболоченным соснякам и ельникам сфагновым. Для них характерны протяженные ареалы, нейтральность в отношении фактора континентальности климата и окислительность. Этот элемент – один из самых древних в гипоарктической фракции, поскольку его представители достигают болот южной тайги.

5. Мочажинно-болотный элемент близок к тундрово-болотному по распространению видов и времени формирования, но в числе его видов преобладают гигрофиты.

6. Океанические виды пустошно-борового элемента сформировались в позднетретичное время на приморских пустошах атлантического сектора Субарктики. Оттуда они расселились в перигляциальные и горные тундры, а из них, уже в голоцене, – в зеленомошные северотаежные леса.

7. Мезотрофные и мезозвтрофные гипоарктические виды формируют ивняково-таежный элемент, в тундровой зоне приуроченный к луговинным тундрам и травяным ивнякам из *Salix lanata*. В крайнесеверной тайге виды переходят под полог березовых криволесий и далее – ельников высоко-травных и травяно-сфагновых. В южной полосе северной тайги рефугиумами рассматриваемых видов также служат еловые леса, но в средней и южной – уже ключевые болота.

8. Деление гипоарктических видов на экоценоотические элементы и суб-элементы обусловлено особенностями генезиса этих видов в не меньшей степени, чем их современной экологией.

Список источников

1. Кучеров И.Б., Зверев А.А. Ценоотические позиции бореальных видов растений в сообществах широколиственно-лесной зоны // *Turczaninowia*. 2021. Т. 24, № 3. С. 89–110. doi: 10.14258/turczaninowia.24.3.8
2. Кучеров И.Б., Зверев А.А. Ценоотические позиции неморальных и бореонеморальных видов растений в сообществах таежной зоны // *Turczaninowia*. 2022. Т. 25, № 3. С. 129–152. doi: 10.14258/turczaninowia.25.3.13
3. Кучеров И.Б. Ценоотическое и экологическое разнообразие светлососновых лесов средней и северной тайги Европейской России. СПб. : Марафон, 2019. 568 с.
4. Юрцев Б.А. Гипоарктический ботанико-географический пояс и происхождение его флоры. М. ; Л. : Наука, 1966. 94 с.

5. Юдин Ю.П. Темнохвойные леса Коми АССР (геоботаническая характеристика) : дис. ... д-ра биол. наук. Сыктывкар : Коми филиал АН СССР, 1948. 323 с.
6. Hultén E., Fries M. Atlas of North European vascular plants, north of the Tropic of Cancer : in 3 t. Königstein : Koeltz Sci. Publ., 1986. 1172 p.
7. Юрцев Б.А. Флора Сунтар-Хаята: Проблемы истории высокогорных ландшафтов Северо-Востока Сибири. Л. : Наука, 1968. 236 с.
8. Юрцев Б.А. Проблемы ботанической географии Северо-Восточной Азии. Л. : Наука, 1974. 160 с.
9. Миняев Н.А. Гипоарктические (арктобореальные) элементы во флоре северо-запада европейской части СССР // Ареалы растений флоры СССР. Л. : Изд-во Ленинград. гос. ун-та, 1969. Вып. 2. С. 34–46.
10. Чиненко С.В. Сравнение локальных флор восточной части северного побережья Кольского полуострова с локальными флорами соседних регионов // Ботанический журнал. 2008. Т. 93, № 1. С. 60–81.
11. Раменская М.Л. Анализ флоры Мурманской области и Карелии. Л. : Наука, 1983. 203 с.
12. Арктическая флора СССР / под ред. А.И. Толмачева, Б.А. Юрцева. Л. : Наука, 1980. Вып. 8. Т. 1: Geraniaceae–Scrophulariaceae. 334 с.
13. Миняев Н.А. История развития флоры северо-запада европейской части СССР с конца плейстоцена : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Л. : Ленинград. гос. ун-т, 1966. 38 с.
14. Хотинский Н.А. Голоцен Северной Евразии. М. : Наука, 1977. 200 с.
15. Dahl E. The phytogeography of Northern Europe (British Isles, Fennoscandia and adjacent areas). Cambridge : Cambridge Univ. Press, 1998. 297 p.
16. Зверев А.А. Информационные технологии в исследованиях растительного покрова. Томск : ТМЛ-Пресс, 2007. 304 с.
17. Дедов А.А. Растительность Малоземельской и Тиманской тундр. Сыктывкар : Коми НЦ УрО РАН, 2006. 159 с.
18. Боч М.С., Солоневич Н.Е. Болота и заболоченные редколесья и тундры // Почвы и растительность восточноевропейской лесотундры. Л. : Наука, 1972. С. 280–324.
19. Катенин А.Е. Растительность лесотундрового стационара // Почвы и растительность восточноевропейской лесотундры. Л. : Наука, 1972. С. 118–259.
20. Самбук Ф.В. Печорские леса // Труды Ботанического музея АН СССР. 1932. Т. 24. С. 63–245.
21. Некрасова Т.П. Растительность альпийского и субальпийского поясов Чуна-тундры // Труды Лапландского государственного заповедника. М., 1938. Т. 1. С. 7–176.
22. Коротков К.О. Леса Валдая. М. : Наука, 1991. 160 с.
23. Морозова О.В., Заугольнова Л.Б., Исаева Л.В., Костина В.А. Классификация бореальных лесов севера Европейской России. I. Олиготрофные хвойные леса // Растительность России. 2008. № 13. С. 61–82.
24. Заугольнова Л.Б., Смирнова О.В., Браславская Т.Ю., Дегтева С.В., Проказина Т.С., Луговая Д.Л. Высототравные таежные леса восточной части Европейской России // Растительность России. 2009. № 15. С. 3–26.
25. Шевченко Н.Е. Сообщества сосново-еловых лесов верхней части бассейна р. Печоры (Печоро-Илычский биосферный заповедник, Собинский участок) // Лесотехнический журнал. 2015. Т. 5, № 3. С. 142–152. doi: 10.12737/14162
26. Сукачев В.Н. Растительные сообщества (Введение в фитоценологию). 4-е изд. Л. ; М. : Книга, 1928. 232 с.
27. Городков Б.Н. Растительность тундровой зоны СССР. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1935. 142 с.
28. Исаченко Т.И., Лавренко Е.М. Ботанико-географическое районирование // Растительность европейской части СССР. Л. : Наука, 1980. С. 10–22.
29. Spearman C. The proof and measurement of association between two things // Am. J. Psychol. 1904. Vol. 15, № 1. PP. 72–101.

30. NASA prediction of worldwide energy resources. 2018. URL: <https://power.larc.nasa.gov/data-access-viewer/> (дата обращения: 15.11.2021).
31. Tuhkanen S. Climatic parameters and indices in plant geography // Acta Phytogeogr. Suec. 1980. Vol. 67. PP. 1–105.
32. Елина Г.А., Лукашев А.Д., Юрковская Т.К. Позднеледниковые и голоцен Восточной Фенноскандии (палеорастиельность и палеогеография). Петрозаводск : КарНЦ РАН, 2000. 242 с.
33. Горчаковский П.Л. Растительный мир высокогорного Урала. М. : Наука, 1975. 283 с.
34. Ребристая О.В. Флора востока Большеземельской тундры. Л. : Наука, 1977. 334 с.
35. Толмачев А.И. Род *Eriophorum* L. – Пушица // Арктическая флора СССР. М. ; Л. : Наука, 1966. Вып. 3. С. 9–28.
36. Коробков А.А. Род *Saussurea* DC. – Соссюрея, горькуша // Арктическая флора СССР. Л. : Наука, 1987. Вып. 10. С. 237–250.
37. Толмачев А.И., Юрцев Б.А. История арктической флоры в ее связи с историей Северного Ледовитого океана // Северный Ледовитый океан и его побережье в кайнозой. Л. : Гидрометеиздат, 1970. С. 87–100.
38. Миняев Н.А. Структура растительных ассоциаций. По материалам исследования чернично-вороничной серии ассоциаций в Хибинском горном массиве. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1963. 262 с.
39. Smith S.E., Read D. Mycorrhizal symbiosis. 3rd ed. Oxford : Acad. Press, 2008. XVII+787 p.
40. Nordhagen R. Die Vegetation und Flora des Sylenegebietes: Eine pflanzensoziologische Monographie. Bd I. 1927. Skr. Norsk. Vidensk. Selsk. i. Matem.-Naturvid. Kl. N 1. S. 1–277. Bd 2. 1928. S. 278–612.
41. Hämet-Ahti L. Zonation of the mountain birch forests in northernmost Fennoscandia // Ann. Soc. Zool.-Bot. Fenn. Vanamo. 1963. Vol. 34, № 4. PP. 1–127.
42. Богдановская-Гиенэф И.Д. О происхождении флоры бореальных болот Евразии // Материалы по истории флоры и растительности СССР. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1946. Вып. 2. С. 425–468.
43. Kielland-Lund J. Die Waldgesellschaften SO Norwegens // Phytocoenologia. 1981. Т. 9, № 1–2. S 53–250.
44. Городков Б.Н. Происхождение арктических пустынь и тундр // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3: Геоботаника. 1952. Вып. 8. С. 355–403.
45. Камелин Р.В. География растений. СПб. : Изд-во СПб. гос. ун-та, 2018. 306 с.
46. Дегтева С.В., Дубровский Ю.А. Лесная растительность бассейна р. Илыч в границах Печоро-Илычского заповедника. СПб. : Наука, 2014. 291 с.
47. Толмачев А.И. О происхождении основных элементов высокогорных флор Северного полушария // Материалы по истории флоры и растительности СССР. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1958. Вып. 3. С. 316–360.
48. Ребристая О.В., Юрцев Б.А. Род *Saxifraga* L. – Камнеломка // Арктическая флора СССР. Л. : Наука, 1984. Вып. 9. Т. 1. С. 25–88.
49. Кудряшова Г.Л. Род Камнеломка – *Saxifraga* L. // Флора Восточной Европы. СПб. : Мир и семья ; Изд-во СПбХФА, 2001. Т. X. С. 288–300.
50. Горчаковский П.Л. Основные проблемы исторической фитогеографии Урала // Тр. Ин-та экологии растений и животных УФАИ СССР. Свердловск, 1969. Вып. 66. С. 1–286.
51. Эйхвальд К.Ю. Подрод ежевик *Cylactis* Rafin. Исследование филогенеза одной бореальной растительной группы // Ученые записки Тартуского государственного университета. 1959. Вып. 81. 286 с.
52. Определитель высших растений Северо-Запада европейской части РСФСР (Ленинградская, Псковская и Новгородская области) / отв. ред. Н.А. Миняев. Л. : Изд-во Ленинград. гос. ун-та, 1981. 376 с.

53. Иллюстрированный определитель растений Ленинградской области / ред. А.Л. Буданцев, Г.П. Яковлев. М. : Товарищество научных изданий КМК, 2006. 799 с.
54. Сосудистые растения Республики Мордовия (конспект флоры). Саранск : Изд-во Мордов. гос. ун-та, 2010. 352 с.
55. Васюков В.М., Саксонов С.В. Конспект флоры Пензенской области. Тольятти : Анна, 2020. 220 с.
56. Баранова О.Г. Пути формирования основных флористических комплексов в Вятско-Камском междуречье // Вестник Удмуртского университета. Сер. Биология. Науки о Земле. 2010. Вып. 4. С. 31–41.
57. Баранова О.Г., Пузырев А.Н. Конспект флоры Удмуртской республики (сосудистые растения). Москва ; Ижевск : Ин-т компьютерных исследований, 2012. 212 с.
58. Алехин В.В. Растительность Курской губернии. Курск : Советская деревня, 1926. 122 с.
59. Fremstad E. Vegetasjonstyper i Norge. 2. oppl. // NINA Temahefte. 1998. Т. 12. S. 1–279.
60. Leuschner C., Ellenberg H. Vegetation ecology of Central Europe. Cham : Springer, 2017. Vol. I: Ecology of Central European forests. 971 p.; Vol. II: Ecology of Central European non-forest vegetation: coastal to alpine, natural to man-made habitats. 1093 p.
61. Шумилова Л.В. Ботаническая география Сибири. Томск : Изд-во Том. ун-та, 1962. 440 с.
62. Житлухина Т.И. Законы растительного континуума. М. : Изд-во ЦНИЛ Минсельхоза РФ, 1995. 204 с.
63. Böcher T.W. Oceanic and continental vegetation complexes in Southwestern Greenland. København : C.A. Reitzels Forlag, 1954. 336 p.
64. Haapasaaari M. The oligotrophic heath vegetation of northern Fennoscandia and its zonation // Acta Bot. Fenn. 1988. Vol. 135. P. 1–219.
65. Ellenberg H., Weber H.E., Düll R., Wirth W., Werner W., Paulißen D. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. 2 Aufl. // Scripta Geobotanica. 1992. Bd 18. S. 1–258.
66. Кутенков С.А., Стойкина Н.В. Реликтовые торфяники островов Белого моря // Тр. КарНЦ РАН. 2010. № 1. С. 52–56.
67. Prentice I.C., Jolly D. BIOME 6000 participants. Mid-Holocene and glacial-maximum vegetation geography of the northern continents and Africa // J. Biogeogr. 2000. Vol. 27, № 3. PP. 507–519.
68. Ребристая О.В. Флора полуострова Ямал: современное состояние и история формирования. СПб. : Изд-во СПбГЭТУ «ЛЭТИ», 2013. 312 с.
69. Филимонова Л.В. История растительности в позднеледниковье и голоцене на территории заказника «Толвоярви» (Карелия) // Тр. КарНЦ РАН. Сер: Биogeография. 2014. № 2. С. 3–13.

References

1. Kuchero IB, Zverev AA. Phytocoenotical behaviour of boreal plant species in broadleaved-forest zone communities. *Turczaninowia*. 2021;24(3):89-110. In Russian, with an English summary. doi: 10.14258/turczaninowia.24.3.8
2. Kuchero IB, Zverev AA. Phytocoenotical behaviour of nemoral and boreal-nemoral plant species in taiga zone communities. *Turczaninowia*. 2022;25(3):129-152. In Russian, with an English summary. doi: 10.14258/turczaninowia.25.3.13
3. Kuchero IB. *Tsenoticheskoye i ekologicheskoye raznoobrazie svetlokhvoynnykh lesov sredney i severnoy taygi Evropeyskoy Rossii* [Phytocoenotical and ecological diversity of light-coniferous forests in the middle- and northern-boreal subzones of European Russia]. St.Petersburg: Marathon; 2019. 568 p. In Russian, with an English summary.
4. Yurtsev BA. *Gipoarkicheskiy botaniko-geograficheskiy poyas i proiskhozhdeniye yego flory* [Hypoarctic phytogeographical belt and the origins of its flora]. Moscow; Leningrad: Nauka; 1966. 94 p. In Russian.

5. Yudin YuP. 1948. *Temnokhvoinye lesa Komi ASSR (geobotanicheskaya kharakteristika)* [Dark-coniferous forests of the Komi ASSR (a geobotanical record)]: *Doct. Sci. Thesis*. Syktyvkar: Komi Branch of the USSR Academy of Sciences. 323 p. In Russian.
6. Hultén E, Fries M. *Atlas of North European vascular plants, north of the Tropic of Cancer*: In 3 t. Königstein: Koeltz Sci. Publ.; 1986. 1172 p.
7. Yurtsev BA. *Flora Suntar-Khayata: Problemy istorii vysokogornyykh landshaftov Severo-Vostoka Sibiri* [Flora of Suntar-Khayata Ridge: Problems of history of alpine landscapes of North-Eastern Siberia]. Leningrad: Nauka; 1968. 236 p. In Russian.
8. Yurtsev BA. *Problemy botanicheskoy geografii Severo-Vostochnoy Azii* [Problems of botanical geography of North-Eastern Asia]. Leningrad: Nauka; 1974. 160 p. In Russian.
9. Minyaev NA. Gipoarkticheskiye (arkto-borealnye) elementy vo flore Severo-Zapada evropeyskoy chasti SSSR [Hypoarctic (arctic-boreal) elements in the flora of the North-West of the European part of the USSR]. *Arealy rastenii flory SSSR* [Areas of plants of the USSR flora]. Leningrad: Izdatelstvo Leningradskogo Universiteta; 1969. Iss. 2. P. 34-46. In Russian.
10. Chinenko SV. The comparison of local floras of the eastern part of the northern coast of Kola Peninsula with local floras of adjacent regions. *Botanicheskii zhurnal = Botanical Journal*. 2008;93(1):60-81. In Russian, with an English summary.
11. Ramenskaya ML. *Analiz flory Murmanskoy oblasti i Karelii* [Analysis of flora of Murmansk Region and Karelia]. Leningrad: Nauka; 1983. 203 p. In Russian.
12. *Arkticheskaya flora SSSR* [Arctic flora of the USSR] / Tolmachev AI, Yurtsev BA, eds. / Leningrad: Nauka; 1980. Vol. 8. Pt. 1: *Geraniaceae-Scrophulariaceae*. 334 p. In Russian.
13. Minyaev NA. *Istoriya razvitiya flory severo-zapada Evropeyskoy chasti SSSR s kontsa pleistotsena* [History of the flora formation of the North-West of the European part of the USSR since the end of the Pleistocene]: *Abstr. Doct. Sci. Thesis*. Leningrad: Leningrad State University; 1966. 38 p. In Russian.
14. Khotinskiy NA. *Golotsen Severnoy Evrazii* (Holocene of the Northern Eurasia). Moscow: Nauka; 1977. 200 p. In Russian.
15. Dahl E. *The phytogeography of Northern Europe (British Isles, Fennoscandia and adjacent areas)*. Cambridge: Cambridge Univ. Press; 1998. 297 p.
16. Zverev AA. *Informatsionnye tekhnologii v issledovaniyakh rastitel'nogo pokrova* [Information technologies in studies of vegetation]. Tomsk: TML-Press; 2007. 304 p. In Russian.
17. Dedov AA. *Rastitelnost Malozemel'skoy i Timanskoy tundry* [Vegetation of Malozemel'skaya and Timanskaya Tundras]. Syktyvkar: Komi Research Centre of Uralian Branch RAS; 2006. 159 p. In Russian.
18. Boch MS, Solonevich NE. Bolota i zabolochennyye redkolesya i tundry [Mires and bogged open woodlands and tundras]. *Pochvy i rastitelnost vostochnoevropetskoi lesotundry* [Soils and vegetation of the East-European forest-tundra]. Leningrad: Nauka; 1972. P. 280-324. In Russian.
19. Katenin AE. *Rastitelnost lesotundrovogo statsionara* [Vegetation of the forest-tundra research station]. *Pochvy i rastitelnost vostochnoevropetskoi lesotundry* [Soils and vegetation of the East-European forest-tundra]. Leningrad: Nauka; 1972. P. 118-259. In Russian.
20. Sambuk FV. *Pechorskiye lesa* [Forests of the Pechora R. reaches]. *Trudy Botanicheskogo Muzeia Akademii Nauk SSSR* [Proc. Botanical Museum of the USSR Academy of Sciences]. 1932;24:63-245. In Russian, with a German summary.
21. Nekrasova TP. *Rastitelnost alpiyskogo i subalpiyskogo poyasov Chuna-tundry* [Vegetation of the alpine and subalpine belts of the Chuna-Tundra]. *Trudy Laplandskogo gosudarstvennogo zapovednika* [Proc. Lapland State Nature Reserve]. Moscow; 1938;1:7-176. In Russian.
22. Korotkov KO. *Lesy Valdaya* [Forests of Valday]. Moscow: Nauka; 1991. 160 p. In Russian.
23. Morozova OV, Zaugolnova LB, Isayeva LV, Kostina VA. Classification of boreal forests in the North of European Russia. I. Oligotrophic coniferous forests. *Rastitelnost Rossii = Vegetation of Russia*. 2008;13: 61-82. In Russian, with an English summary.

24. Zaugolnova LB, Smirnova OV, Braslavskaya TYu, Degteva SV, Prokazina TS, Lugovaya DL. Tall-herb boreal forests of the eastern part of European Russia. *Rastitelnost Rossii = Vegetation of Russia*. 2009;15:3-26. In Russian, with an English summary.
25. Shevchenko NE. Pine-fir forests in the Pechora R. upper reaches (Pechora-Ilych biosphere reserve, Sobinsky area. *Lesotekhnicheskij Zhurnal = Forest-Technical Journal*. 2015;5(3):142-152. In Russian, with an English summary. doi: 10.12737/14162
26. Sukachev VN. *Rastitelnye soobshchestva (Vvedeniye v fitotsotsiologiyu)* [Plant communities (Introduction to phytosociology)]. 4th ed. Leningrad; Moscow: Kniga; 1928. 232 p. In Russian.
27. Gorodkov BN. *Rastitelnost tundrovoy zony SSSR* [Vegetation of the tundra zone of the USSR]. Moscow; Leningrad: Izdatelstvo Akademii Nauk SSSR; 1935. 142 p. In Russian.
28. Isachenko TI, Lavrenko EM. Phytogeographical subdivision. *Rastitelnost evropeyskoy chasti SSSR* [Vegetation of the european part of the USSR]. Leningrad: Nauka; 1980. P. 10-22. In Russian.
29. Spearman C. The proof and measurement of association between two things. *Am. J. Psychol.* 1904;15(1):72-101.
30. *NASA prediction of worldwide energy resources*. 2018. <https://power.larc.nasa.gov/data-access-viewer/> Accessed on November 15, 2021.
31. Tuhkanen S. Climatic parameters and indices in plant geography. *Acta Phytogeogr. Suec.* 1980;67:1-105.
32. Elina GA, Lukashov AD, Yurkovskaya TK. *Pozdnelednikovye i golotsen Vostochnoy Fennoskandii (paleorastitelnost i paleogeografiya)* [Late Glacial and Holocene of East Fennoscandia (palaeovegetation and palaeogeography)]. Petrozavodsk: Karelian Research Centre RAS; 2000. 242 p. In Russian.
33. Gorchakovskiy PL. *Rastitelnyy mir vysokogornogo Urala* [Plant world of the Highland Urals]. Moscow: Nauka; 1975. 283 p. In Russian.
34. Rebristaya OV. *Flora vostoka Bolshezemelskoy tundry* [Flora of the East of the Bolshezemelskaya Tundra]. Leningrad: Nauka; 1977. 334 p. In Russian.
35. Tolmachev AI. Rod [Genus] *Eriophorum* L. – Pushitsa [Cottongrass]. *Arkticheskaya flora SSSR* [Arctic flora of the USSR]. Moscow; Leningrad: Nauka; 1966. Vol. 3. P. 9-28. In Russian.
36. Korobkov AA. Rod [Genus] *Saussurea* DC. – Sossyureya, gorkusha [Saussurea] *Arkticheskaya flora SSSR* [Arctic flora of the USSR]. Leningrad: Nauka; 1987. Vol. 10. P. 237-250. In Russian.
37. Tolmachev AI, Yurtsev BA. Istoriya arkticheskoy flory v yeyo svyazi s istoriyey Severnogo Ledovitogo okeana [History of the Arctic flora in its connections with the Arctic Ocean history]. *Severnnyy Ledovityy okean i yego poberezhnye v kaynozoe* [Arctic Ocean and its shores in the Cenozoic]. Leningrad: Gidrometeoizdat; 1970. P. 87-100. In Russian.
38. Minyaev NA. *Struktura rastitelnykh assotsiatsiy. Po materialam issledovaniya chernichno-voronichnoy serii assotsiatsiy v Khibinskoy gornom massive* [Structure of vegetation associations. Based upon the data on the bilberry-crowberry series of associations in the Khibiny massif]. Moscow; Leningrad: Izdatelstvo Akademii Nauk SSSR; 1963. 262 p. In Russian.
39. Smith SE, Read D. *Mycorrhizal symbiosis*. 3rd ed. Oxford: Acad. Press; 2008. XVII+787 p.
40. Nordhagen R. Die Vegetation und Flora des Sylenegebietes: Eine pflanzensoziologische Monographie. *Skr. Norsk. Vidensk. Selsk. i. Matem.-Naturvid. Kl. N 1*. 1927;1:1-277. - 1928;2:278-612. In German.
41. Hämet-Ahti L. Zonation of the mountain birch forests in northernmost Fennoscandia. *Ann. Bot. Soc. Zool.-Bot. Fenn. Vanamo*. 1963;34(4):1-127.
42. Bogdanovskaya-Guihéneuf YD. O proiskhozhdenii flory borealnykh bolot Evrazii [On the origin of the Eurasian swamp and bog flora]. *Materialy po istorii flory i rastitelnosti SSSR* [Materials on the history of the flora and vegetation of the USSR]. Moscow; Leningrad: Izdatelstvo Akademii Nauk SSSR; 1946. Fasc. 2. P. 425-468. In Russian, with an English summary.

43. Kielland-Lund J. Die Waldgesellschaften SO Norwegens. *Phytocoenologia*. 1981;9(1-2):53-250. In German.
44. Gorodkov BN. Proiskhozhdeniye arkticheskikh pustyn i tundr [The origins of polar deserts and tundras]. *Trudy Botanicheskogo Instituta Akademii Nauk SSSR. Seriya 3: Geobotanika* [Proc. Komarov Botanical Institute of the USSR Academy of Sciences. Series 3: Geobotany]. 1952;8:355-403. In Russian.
45. Kamelin RV. *Geografiya rasteniy* [Plant geography]. St.Petersburg: Izdatelstvo Sankt-Peterburgskogo universiteta; 2018. 306 p. In Russian.
46. Degteva S.V., Dubrovskiy Yu.A. *Lesnaya rastitelnost basseyina r. Ilych v granitsakh Pechora-Ilychskogo zapovednika* [Forest vegetation of the Ilych R. basin within the Pechora-Ilych Nature Reserve]. St.Petersburg: Nauka; 2014. 291 p. In Russian.
47. Tolmachev AI. O proiskhozhdenii osnovnykh elementov vysokogornyykh flor Severnogo polushariya [On the origin of the main elements of highland floras of the Northern hemisphere]. *Materialy po istorii flory i rastitelnosti SSSR* [Materials on the history of the flora and vegetation of the USSR]. Moscow; Leningrad: Izdatelstvo Akademii Nauk SSSR; 1958. Fasc. 3. P. 316-360. In Russian.
48. Rebristaya OV, Yurtsev BA. Rod [Genus] *Saxifraga* L. - Kamnelomka [Rockfoil]. *Arkticheskaya flora SSSR* [Arctic flora of the USSR]. Leningrad: Nauka; 1984. Vol. 9. Pt. 1. P. 25-88. In Russian.
49. Kudryashova GL. Rod Kamnelomka [Genus Rockfoil] - *Saxifraga* L. *Flora Vostochnoy Evropy* [Flora Europae Orientalis], St.Petersburg: Mir i semya; Izdatelstvo SPbKhFA; 2001. T. X. P. 288-300. In Russian.
50. Gorchakovskiy PL. Osnovnye problemy istoricheskoy fitogeografii Urala [Main problems of historical biogeography of the Urals]. *Trudy Instituta ekologii rasteniy i zhivotnykh UFAN SSSR* [Proc. Institute of Plant and Animal Ecology of the Uralian Branch of the USSR Academy of Sciences]. Sverdlovsk; 1969;66:1-286. In Russian.
51. Eichwald KJ. Die Untergattung der Brombeeren *Cylactis* Rafin. Untersuchung der Phylogenie einer borealen Pflanzengruppe. *Uchenye zapiski Tartuskogo gosudarstvennogo universiteta* [Tartu riikliku ülikooli toimetised]. 1959;81:1-286. In Russian, with German and Estonian summaries.
52. *Opredelitel vysshikh rasteniy Severo-Zapada Evropeyskoy chasti RSFSR (Leningradskaya, Pskovskaya i Novgorodskaya oblasti)* [Key to higher plants of the North-West of European part of Russian Federation (Leningrad, Pskov, and Novgorod Regions)]. /Minyaev NA, ed./ Leningrad: Izdatelstvo Leningradskogo Universiteta; 1981. 376 p. In Russian.
53. *Illyustrirovannyi opredelitel' rasteniy Leningradskoi oblasti* [Illustrated key to plants of Leningrad Region]. / Budantsev AL, Yakovlev GP, eds./ Moscow: KMK Scientific Press; 2006. 799 p. In Russian.
54. Silayeva TB. (Ed.) *Sosudistye rasteniya Respubliki Mordoviya (konspekt flory)* [Vascular plants of the Republic of Mordovia (The compendium of flora)]. Saransk: Izdatelstvo Mordovskogo gosudarstvennogo universiteta; 2010. 352 p. In Russian.
55. Vasyukov VM, Saksonov SV. *Konspekt flory Penzenskoy oblasti* [Conspectus of flora of the Penza Region]. Togliatti: Anna; 2020. 220 p. In Russian.
56. Baranova OG. The ways of formation of the major floristic complexes in the interfluvium between the Kama and Vyatka rivers. *Vestnik Udmurtskogo universiteta. Seriya Biologiya. Nauki o zemle* [Bull. Udmurt State Univ. Series Biology. Earth Sciences]. 2010;4:31-41. In Russian, with an English summary.
57. Baranova OG, Puzyryov AN. *Konspekt flory Udmurtskoy Respubliki (sosudistye rasteniya)* [Conspectus of flora of the Udmurt Republic (Vascular plants)]. Moscow; Izhevsk: Institut kompyuternykh issledovaniy; 2012. 212 p. In Russian.
58. Alekhin VV. *Rastitelnost Kurskoy gubernii* [Vegetation of the Kursk Governorate]. Kursk: Sovetskaya Derevnaya; 1926. 122 p. In Russian.
59. Fremstad E. Vegetasjonstyper i Norge. 2. oppl. *NINA Temahefte*. 1998;12:1-279. In Norwegian, with an English prodromus.

60. Leuschner C, Ellenberg H. *Vegetation ecology of Central Europe*. Cham: Springer; 2017. Vol. I: *Ecology of Central European forests*. 971 p. – Vol. II: *Ecology of Central European non-forest vegetation: coastal to alpine, natural to man-made habitats*. 1093 p.
61. Shumilova LV. *Botanicheskaya geografiya Sibiri* [Botanical geography of Siberia]. Tomsk: Izdatelstvo Tomskogo universiteta; 1962. 440 p. In Russian.
62. Zhitlukhina TI. 1995. *Zakony rastitelnogo kontinuum* [Regularities of vegetation continuum]. Moscow: Izdatelstvo TSNIL Minselkhoza RF. 204 p. In Russian, with an English summary.
63. Böcher TW. *Oceanic and continental vegetation complexes in Southwestern Greenland*. København: C.A. Reitzels Forlag; 1954. 336 p.
64. Haapasaari M. The oligotrophic heath vegetation of northern Fennoscandia and its zonation. *Acta Bot. Fenn.* 1988;135:1-219.
65. Ellenberg H, Weber HE, Düll R, Wirth W, Werner W, Paulißen D. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. 2 Aufl. *Scripta Geobotanica*. 1992;18:1-258. In German, with an English summary.
66. Kutenkov SA, Stoykina NV. Reliktovye torfyaniki ostrovov Belogo morya [Relict peat bogs of the White Sea islands]. *Trudy Karelskogo Nauchnogo Tsentra RAN* [Proc. Karelian Research Centre RAS]. 2010;1:52-56. In Russian.
67. Prentice IC, Jolly D, BIOME 6000 participants. Mid-Holocene and glacial-maximum vegetation geography of the northern continents and Africa. *J. Biogeogr.* 2000;27(3): 507-519.
68. Rebristaya OV. *Flora poluostrova Yamal: sovremennoye sostoyaniye i istoriya formirovaniya* [Flora of the Yamal Peninsula: Current state and history of formation]. St.Petersburg: Izdatelstvo SPbGETU "LETI"; 2013. 312 p. In Russian, with an English summary.
69. Filimonova LV. Istoriya rastitelnosti v pozdnelednikovye i golotsene na territorii zakaznika "Tolvojärvi" (Kareliya) [Late Glacial and Holocene vegetation history in Tolvojärvi Partial Nature Reserve, Karelia]. *Trudy Karelskogo Nauchnogo Tsentra RAN. Seriya Biogeografiya* [Proc. Karelian Research Centre RAS. Series Biogeography]. 2014;2:3-13. In Russian, with an English summary.

Информация об авторах:

Кучеров Илья Борисович – д-р биол. наук, с.н.с. лаборатории общей геоботаники, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН (Санкт-Петербург, Россия).

E-mail: atragene@mail.ru, IKuchеров@binran.ru

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-4827-4575>

Зверев Андрей Анатольевич – канд. биол. наук, доцент кафедры ботаники, Биологический институт, Национальный исследовательский Томский государственный университет (Томск, Россия).

E-mail: ibiss@rambler.ru

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-4827-4575>

Чиненко Светлана Валентиновна – канд. биол. наук, м.н.с. лаборатории географии и картографии растительности, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН (Санкт-Петербург, Россия).

E-mail: chinenko@binran.ru

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-5724-651>

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Information about the authors:

Ilya B. Kuchеров, Dr. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Dept. General Geobotany, V.L. Komarov Botanical Institute of Russian Academy of Sciences (St. Petersburg, Russian Federation).

E-mail: atragene@mail.ru

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-4827-4575>

Andrei A. Zverev, Cand. Sci. (Biol.), associate professor, Botany Chair, Biological Institute, Tomsk National Research State University (Tomsk, Russian Federation).

E-mail: ibiss@rambler.ru

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-4827-4575>

Svetlana V. Chinenko, Cand. Sci. (Biol.), Junior Researcher, Dept. Geography and Cartography of Vegetation, V.L. Komarov Botanical Institute of Russian Academy of Sciences (St.Petersburg, Russian Federation).

E-mail: chinenko@binran.ru

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-5724-651>

The Authors declare no conflict of interest.

*Статья поступила в редакцию 28.03.2023;
одобрена после рецензирования 13.06.2023; принята к публикации 02.08.2023.*

*The article was submitted 28.03.2023;
approved after reviewing 13.06.2023; accepted for publication 02.08.2023.*

ЗООЛОГИЯ

Научная статья

УДК 598.289.1: 591.562

doi: 10.17223/19988591/61/4

Гнездовая биология западносибирской популяции большой синицы в городских и естественных местообитаниях за 30-летний период

Сергей Иванович Гашков¹, Владимир Григорьевич Гриньков^{2,3}

¹ Национальный исследовательский Томский государственный университет,
зоологический музей, Томск, Россия

² Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова,
кафедра биологической эволюции, Москва, Россия

³ Национальный исследовательский Томский государственный университет,
лаборатория мониторинга биоразнообразия Биологического института,
Томск, Россия

¹ parusmajor1@rambler.ru

^{2,3} v.grinkov@gmail.com

Аннотация. Исследование обобщает результаты наблюдений (30 лет) за гнездованием западносибирской популяции большой синицы *Parus major* – популярного модельного вида птиц. Проанализированы данные 863 случаев гнездования птиц в городских парках Томска (780) и в окрестных лесах (83). Показано, что период начала кладок растянут на 84 дня (21.04–14.07). Первые кладки составляют $81,3 \pm 1,3\%$, повторные – $11,4 \pm 1,0\%$, компенсаторные ($1,3 \pm 0,4\%$) и вторые ($6,0 \pm 0,8\%$) (найжены не в каждом сезоне гнездования). Начало гнездования за 15 лет одновременных наблюдений в лесу (3 мая) и городе (5 мая) не различалось. В городе между первой и последней декадой периода наблюдений средние сроки начала кладок сдвинулись к более ранним датам на 6 дней: с 10 на 4 мая. Плодовитость особей выше в естественных местообитаниях ($12,1 \pm 0,2$ яйца; $11,8 \pm 0,3$ птенца; $10,3 \pm 0,3$ слётка) относительно городских ($10,4 \pm 0,1$; $9,7 \pm 0,1$; $7,0 \pm 0,2$). Вторые кладки в 3 раза чаще наблюдались в лесу ($14,5\%$), чем в городе ($5,1\%$), а их средняя по обоим местообитаниям плодовитость ($7,2 \pm 0,4$ яиц; $6,6 \pm 0,4$ птенцов, $5,8 \pm 0,4$ слётков) могла обеспечить увеличение числа слётков не более чем на $2,6\%$ в городе и на $7,7\%$ в лесу. Для индивидуально меченых особей зарегистрировано всего 14 достоверных вторых кладок, для 8 случаев интервал между началом первой и второй кладками составил $53,5 \pm 3,13$ дня (48–71). В целом большая синица в Западной Сибири придерживается моноциклической стратегии гнездования. Период насиживания первой кладки варьировал от 11 до 23 суток (мода – 14 суток, в среднем – $15,4 \pm 0,1$). По годам средние сроки насиживания первых кладок различались на 4 суток (13,5–17,5). Его продолжительность никак не влияла на успешность насиживания, однако более длительные (16–23 суток) сроки инкубации отрицательно коррелировали ($R_s = -0,20$) с успешностью выкармливания птенцов, снижая ее на $11,5\%$, или, примерно, на 2 птенца ($p = 0,007$). По-видимому, такие факторы, как обилие пищи и погодные условия в период гнездования, совместно влияющие на результативность гнездования, определяют основные различия в успешности размножения большой синицы в городских и лесных местообитаниях.

Ключевые слова: *Parus major*, величина кладки, период насиживания, успешность гнездования, стратегия гнездования, естественные местообитания, городская среда

Источник финансирования: результаты исследований получены при поддержке Российского научного фонда, РНФ (проект № 22-24-00468).

Благодарности: авторы посвящают данную работу памяти С.С. Москвитина, всецело поддерживавшего многолетние изучения дуплогнездников и развитие стационарных исследований. Искренне благодарим Н.С. Москвитину за поддержку в проведении исследований, ценные советы и замечания, а также А.К. Москвитина и В.Н. Степанова за обеспечение комфортных условий и помощь в проведении полевых исследований на стационаре.

Для цитирования: Гашков С.И., Гриньков В.Г. Гнездовая биология западносибирской популяции большой синицы в городских и естественных местообитаниях за 30-летний период // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2023. № 61. С. 88–112. doi: 10.17223/19988591/61/4

Original article

doi: 10.17223/19988591/61/4

Breeding biology of the Western Siberian Great Tit population in urban and natural habitats over a 30-year period

Sergey I. Gashkov¹, Vladimir G. Grinkov^{2,3}

¹ Tomsk State University, Zoological museum, Tomsk, Russia

² Lomonosov Moscow State University, Faculty of Biology,
Department of Biological Evolution, Moscow, Russia

³ Tomsk State University, Biology Institute, Biodiversity Monitoring Laboratory,
Tomsk, Russia

¹ parusmajor1@rambler.ru

^{2,3} v.grinkov@gmail.com

Summary. The study summarizes the results of thirty years of observations of the breeding biology of the Western Siberian population of the great tit (*Parus major*), one of the few model bird species that can be studied throughout the annual cycle of individuals. Identification of population and biotopic features in the reproductive behavior of birds is an important task in studying the lifestyle of individuals and adaptations of the species to environmental conditions and to the conditions of altered habitat. Therefore, the aim of this work is to study different aspects of the breeding biology of great tits in urban and natural habitats. In Siberia, urban areas are of key importance for the great tit, where birds successfully winter at high densities and move to the surrounding forest habitats for nesting [1-3]. As a result, individuals in this population become more sedentary, more faithful to wintering and nesting sites, as well as to their mating partner, and the range of migratory movements is reduced for the birds [3-5]. Nesting becomes monocylic for most individuals in the population [3, 6].

In the studied population, the nesting period extends over 84 days, from April 21 to July 14. Single nesting (monocyclicity) is characteristic of most individuals in the population, which is observed in the structure of different types of clutches (See Fig. 1). The proportion of first clutches is 81.3%, and the proportion of repeat clutches is 11.4%. Compensatory (1.3%) and second (6.0%) clutches were not detected every year (See Fig. 11). The timing of the first clutches in the forest (3 May) and in ur-

ban areas (5 May) and the length of the total nesting period (2.5 months) did not differ between these habitats. However, average clutch initiation date in urban areas during the period of observations shifted by 6 days from 10 May to 4 May (See Table 2).

The fecundity of individuals was significantly higher in natural habitats (12.1 eggs; 11.8 nestlings; 10.3 fledglings) compared with urban habitats (10.4 eggs; 9.7 nestlings; 7.0 fledglings) (see Table 2, Fig. 2, 7, and 9). The second breeding cycle was three times more common in the forest (14.5%) than in the city (5.1%). The fecundity of individuals in the second nesting cycle in different habitats differed only in the number of fledglings. The average number of fledglings was higher in the forest (6.83 ± 0.54) than in the city (5.38 ± 0.40 ; $p = 0.043$). Fecundity in the second nesting cycle (7.2 eggs, 6.6 nestlings, and 5.8 fledglings, mean for both habitats) could have increased only by 2.6% in the city and 7.7% in the forest (measured as number of fledgling).

The incubation periods of different females can vary from 11 to 23 days (mode 14, mean 15.2 days) (See Fig. 3). The mean incubation time of first clutches varied between years by 4.5 days (range 13.2 to 17.7 days) (See Fig. 5). The first clutch incubation period was particularly shortened (by two days; See Fig. 4). Longer incubation periods had no effect on hatching success, but longer incubation periods negatively correlated ($R_s = -0.20$) with rearing success, decreasing it by an average of 11.5% ($p = 0.007$). This negative correlation between extended incubation time and rearing success was observed in broods independent of their sizes (See Fig. 6). The nestling feeding period lasted from 16 to 21 days (in 1 case, 23 days). The average length of time nestlings stayed in the nest was 18.04 ± 0.42 days ($n = 22$).

Taking into account the inter-annual variability in the proportion of first clutches with 100% nesting success in urban areas (See Fig. 8), the proportion of nests with 100% nesting success in urban and natural habitats (See Fig. 10), and the involvement of birds in the second nesting cycle (See Fig. 11), we concluded that factors such as food abundance and weather conditions were the most important determinants of reproductive success in this population of great tits. The combined effect of these factors on individual breeding success appears to be the primary driver differences of great tit breeding success in urban and natural habitats.

The paper contains 12 Figures, 2 Tables, and 25 References.

Keywords: *Parus major*, nesting success, incubation duration, nesting cycle, natural habitats, urban environment

Fundings: The results of the research were supported by the Russian Science Foundation (project no. 22-24-00468).

For citation: Gashkov SI, Grinkov VG. Breeding biology of the Western Siberian Great Tit population in urban and natural habitats over a 30-year period. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya* = *Tomsk State University Journal of Biology*. 2023;61:88-112. doi: 10.17223/19988591/61/4

Введение

Период размножения птиц можно рассматривать как итоговый этап годового цикла, отвечающий за восполнение убыли и обеспечение популяционного гомеостаза, а также за определение стартовых условий следующего года. Выявление популяционных и биотопических особенностей в репродуктивном поведении – важная задача при изучении образа жизни особей, адаптаций вида к условиям существования в пределах ареала и к условиям измененной среды обитания. Такие задачи можно успешно ре-

шать только при многолетних исследованиях видов, среди которых большая синица *Parus major* (Passeriformes: Paridae) является одним из немногих, которых можно изучать на протяжении всего годового цикла. В условиях Сибири для большой синицы ключевое значение имеют антропогенные территории, где птицы успешно зимуют при высокой плотности, а для гнездования выселяются в окрестные лесные местообитания [1–3]. В результате особи в популяции большой синицы в Сибири становятся более оседлыми, верными местам зимовки, гнездования и партнёру, у них сокращается дальность миграционных перемещений [3–5]. Гнездование для большей части особей в популяции становится моноциклическим [3, 6]. Выживаемость птиц за год (37,8% – самцы, 36,5% – самки), сходная с таковой во многих других популяциях, входит в группу с выживаемостью до 40% [3], при этом выживаемость за зимние месяцы в условиях города оценивается не ниже, чем 67,5% (неполовозрелые самки), 68,8% (половозрелые самки), 77,8% (неполовозрелые самцы), 81,5% (половозрелые самцы) [7].

При таких условиях существования вида в Сибири на данном этапе изученности их образа жизни актуальным представляется детальное рассмотрение репродуктивного периода в сравнительном плане на многолетнем материале. Поэтому цель настоящей работы – изучить на этом материале разные аспекты гнездовой биологии томской популяции большой синицы, выявить спектр вариативности её основных репродуктивных показателей в городских и естественных местообитаниях.

Материалы и методы

Большая синица является широко распространённым обычным видом насекомоядных воробьиных птиц Евразии. Размером несколько меньше воробья, массой около 20 г. Во взрослом наряде имеет половой и возрастной диморфизм. Лесной вид, гнездится в дуплах, охотно занимает искусственные гнездовья. В гнездовой период территориальна, в другие сезоны держится в разного рода сообществах, включая межвидовые. Во все сезоны тяготеет к лесным биоценозам. Зимовать остаётся в репродуктивном ареале, перемещаясь на антропогенные территории, в первую очередь – в населённые пункты. Является популярным модельным видом в популяционных исследованиях.

Материал с антропогенных территорий в основном собирался на территории г. Томска (56°47' N 84°95' E), где велись основные работы по изучению гнездовой биологии, мечению и кольцеванию синиц. Город расположен на правобережье р. Томи и занимает площадь около 80 км². Главным исследуемым участком являлась территория университетского комплекса (34 га), включающего в себя парк «Университетская роща» и территорию Сибирского ботанического сада, а также примыкающую к ним застройку с учебными и хозяйственными корпусами (75% наблюдений). Дополнительно материал собирался в других городских парках – Городской сад, Буфф-сад, Лагерный сад и других точках в пространстве города, в которых дан-

ные собирались нерегулярно. Всем паркам города свойствен смешанный состав древостоя с такими доминирующими видами, как берёза *Betula* spec., тополь *Populus nigrum*, сосна обыкновенная *Pinus sylvestris*, сосна сибирская *Pinus sibirica*, ель сибирская *Picea sibirica*, пихта сибирская *Abies sibirica*. В подлеске повсеместно присутствует черёмуха *Prunus padus*, рябина *Sorbus aucuparia*, спирея *Spiraea* spec.

Данные с естественных территорий собирались с разных лесных участков вокруг города. Основное место сбора находилось в 13 км южнее Томска (56°21' N 84°56' E) на территории Учебно-научной станции «Полигон Коларово» и в её окрестностях (80% наблюдений). Участок леса располагается на 3-й террасе р. Томь с преобладанием смешанного леса, типичного для подзоны осиново-березовых лесов таежной зоны Западной Сибири. Основные лесные породы: осина *Populus tremula*, береза *Betula* spec., сосна обыкновенная *Pinus sylvestris*, сосна сибирская *Pinus sibirica*, встречались также ель сибирская *Picea sibirica*, пихта сибирская *Abies sibirica*, черёмуха *Prunus padus*, рябина *Sorbus aucuparia*, крушина ломкая *Rhamnus frangula* и др.

На основных участках нами создана развеска искусственных гнездовий разного типа («скворечник», «синичник», «малый синичник») для птиц-дуплогнездящих. Искусственных гнездовий всегда находилось в достатке, при этом часть гнёзд синица всегда устраивала в естественных дуплах, в конструктивных нишах строений, железных трубах и других подходящих для устройства гнезд укрытиях. Всего проанализировано 863 гнездовых истории большой синицы за 30-летний период исследований (1993, 1995–2022 гг.). Из них 780 – из городских и 83 – из естественных мест гнездования. Гнёзд с известной датой начала гнездования – 539 (475 – в городских и 64 – в естественных местообитаниях).

Для каждого обнаруженного гнезда стремились зафиксировать: дату начала откладки яиц, величину кладки, дату вылупления птенцов, количество вылупившихся птенцов, количество вылетевших птенцов, период насиживания.

Дату начала кладки определяли, исходя из того, что самка несёт 1 яйцо в сутки и насиживает их начиная с последнего яйца. Дата начала насиживания определялась по дате откладки последнего яйца, т.е. по количеству яиц в полной кладке. Случаи насиживания не с последнего яйца учитывались, если в гнезде находились птенцы разного возраста, а возраст старшего не превышал 5 дней. Для птенцов старшего возраста асинхронность вылупления не регистрировалась, так как далее на неё может накладываться процесс затянутости развития одного или нескольких птенцов. Период насиживания определялся разностью между датой вылупления и датой начала насиживания. Дату вылупления птенцов определяли по их возрасту, если он не превышал 8 дней. Если птенцы старше, то дополнительно оценивали их состояние, упитанность, отсутствие затянутых в развитии особей. После 12 дней точность оценки даты вылупления снижается, и в таких случаях данные по гнезду не использовались в дальнейших расчётах.

Количество вылупившихся птенцов определяли по числу невылупившихся яиц (число птенцов должно соответствовать числу яиц в полной кладке). Невылупившиеся яйца всегда хорошо сохранялись в гнезде в отличие от остатков птенцов, погибающих в раннем возрасте, которых могут вынести из гнезда родители, или их высохшие останки могут теряться в подстилке гнезда. Птенцов кольцевали, начиная с 5-дневного возраста (обычно в возрасте 7–12 дней). Количество слётков определяли исходя из числа окольцованных птенцов и оставшимся в подстилке гнезда фрагментам скелетов или кольцам, если не вылетевшие и умершие птенцы полностью утилизированы насекомыми.

Расчет показателей успешности гнездования рассчитывался как различные отношения числа яиц, птенцов и слётков:

- успешность насиживания – отношение числа вылупившихся птенцов к числу снесённых яиц;
- успешность выкармливания – отношение числа вылетевших птенцов к числу вылупившихся птенцов;
- общая успешность гнездования – отношение числа вылетевших птенцов к числу отложенных яиц.

Гнёзда, разорённые хищником, брошены из-за гибели самки или по вине человека, не использовались в расчётах для тех стадий гнездования, до которых такие гнезда не сохранились. Из расчётов исключены также 3 случая, когда вся кладка не развивалась. При этом 16 случаев постепенной гибели всех птенцов (15 – в городе, 1 – в лесу) задействованы в расчётах среднего числа слётков.

Взрослых птиц отлавливали преимущественно в осенне-зимний период – с сентября по апрель ловушками типа «боёк» на корм или манную птицу. В гнездовой период использовали паутинные сети и разные приспособления для автоматического отлова родителей в период выкармливания птенцов. В период откладки и насиживания яиц птиц не отлавливали, чтобы избежать бросания гнёзд, к чему синицы склонны. У самцов чёрная полоса на брюшке расширяется пятном, у самки остаётся узкой, часто исчезающей полоской. У годовиков большие верхние кроющие первостепенных маховых (БВКВМ) окрашены в серый цвет, взрослые птицы имеют серо-голубой оттенок БВКВМ, схожий с оттенком соседних участков кроющих крыла. Птиц делили на несколько половозрастных категорий согласно широко используемым методам [8]: самец (m), самка (f), нелётные птенцы (pull), молодые птицы – с момента вылета до окончания ювенальной линьки (juv); предвзрослые (sad) – с окончания ювенальной линьки до начала первой послебрачной линьки; взрослые (ad) – после окончания первой послебрачной линьки. Птиц в возрасте sad, ad метили цветными пластиковыми кольцами, обеспечивая индивидуальный цветной код птицы, включающий от 1 до 3 колец на каждой лапке вместе с номерным. Один цвет маркировал год (синий, зелёный, серый, чёрный, коричневый), второй менялся раз в 6 лет (с белого на жёлтый), третий (красный) использовался постоянно. Вариантов сочетаний цветов достаточно для индивидуального

мечения нескольких сот птиц в год. Повторение цветовых комбинаций исключалось на протяжении 9 лет.

Кладки разделены на несколько типов:

1. Первые кладки – с начала откладки яиц до срока, когда появление новых кладок снижается до минимума (обычно в течение двух недель от появления первого яйца в самой ранней кладке), что выявлялось при регулярном, чаще всего раз в 4–7 дней, контроле искусственных гнездовых в пределах развески. В случае гнездования в естественных дуплах наблюдение проводилось на гнездовых участках за парами, которые не меняли мест своего привычного времяпрепровождения, вокальная активность самцов не возрастала, не активизировалось строительное поведение самки. В случае гибели первого гнезда наблюдались изменения по данным аспектам поведения, что позволяло отделять такие случаи от первой попытки гнездования пары в сезоне.

2. Повторные кладки. К ним относили случаи, когда после гибели гнезда на стадии откладки яиц или выкармливания птенцов, пара возобновляла попытку размножиться, строила гнездо в новом месте, всегда в ускоренном варианте. Данные случаи выделялись сдвигом сроков начала откладки яиц относительно первых кладок. Повторно гнездящиеся особи выявлялись также посредством считывания цветного индивидуального кода, реже – через отлов ловушкой типа «боёк» с манной птицей или при помощи паутиной сети.

3. Компенсаторные кладки – случаи, когда новая кладка начиналась в гнезде, в котором росло от 1 до 6 птенцов (9 случаев), либо все яйца в кладке не развивались (в двух случаях). Обычно такие случаи наблюдались, если не вылуплялось большее число яиц или гибло большинство птенцов в первые дни выкармливания. В таких случаях гнездо сохраняло первоначальную чашеобразную форму и оставалось относительно чистым. В случае откладки яиц под птенцов, это происходило за 1–4 дня до их вылета. Яйца, отложенные под птенцов немного пачкались при контакте с птенцами и дополнительно маркировали этим компенсаторные кладки. Таким образом, компенсаторную кладку можно рассматривать как адаптивную реакцию на значительное сокращение количества птенцов, но не полную их утрату.

4. Вторые кладки. К ним относили случаи позднего гнездования, когда они формируются уже после вылета основной массы птенцов в контролируемых гнездах, включая достоверно подтверждённые наблюдения, благодаря индивидуальному цветному мечению особей.

Статистическая обработка материала осуществлена общепринятыми методами [9, 10] с использованием электронных таблиц Microsoft Excel 2010 (Microsoft, США) и программы Statistica, версия 10.0 (Stat soft, США).

Применялись стандартные параметрические и непараметрические методы сравнения в зависимости от типа переменных, вводимых в анализ. Использовали критерии Манна–Уитни (U-критерий), доли сравнивались посредством критерия Фишера (F). Корреляционные связи оценивали по-

средством корреляции Спирмена (R_s), Пирсона (r). Все типы расчетов указаны на графиках и в таблицах. Различия считали статистически значимыми при уровне значимости $p < 0,05$.

Результаты исследования и обсуждение

Строительство гнезда.

По наблюдениям, в городских парках строительство гнёзд начинается обычно в период после схода снежного покрова. Самка, кормясь на земле, периодически переключается на сбор подходящего строительного материала, набирает его и летит в сопровождении самца к гнезду. Основу гнезда чаще всего составляют грубые стебли трав, веточки, иногда листья, далее следует подушка из «зелёного мха». Затем для формирования лотка самка использует шерсть, обычно собачью, которую собирает по шерстинке с земли или при случае прямо с павших животных, набирает в клюв довольно большой её пучок и летит с ним к гнезду. Нередко отмечалось, что самка продолжает приносить шерсть в гнездо и после начала откладки яиц. В гнёздах никогда не обнаруживались лишайники или перья, что отмечается для вида в других частях ареала [5, 6, 11–14]. Интервал от начала строительства до откладки первого яйца обычно занимает 6–9 дней (величина выборки, $n = 9$), в отдельных случаях гнездо может быть построено всего за 2 дня. В лесу бросающихся в глаза различий в гнездостроительном поведении самок, а также в материале состава гнезда нами не зафиксировано.

Сроки гнездования. Типы кладок.

Общий период появления кладок в исследуемой популяции растянут на 84 дня: с 21 апреля по 14 июля (рис. 1). На долю первых кладок приходилось 83,0% случаев гнездования с известной датой начала откладки яиц ($n = 539$). Период появления первого яйца в первых кладках варьировал по годам с 21 апреля по 29 мая, в среднем составил 39 дней (по данным за 29 лет наблюдений). Внутри одного года период начала кладки мог изменяться от 11 до 21 дня, в среднем его продолжительность составила 14,5 дней (по данным за 19 лет наблюдений). Повторные кладки появлялись на протяжении 50 дней: с 13 мая по 2 июля. В сумме доля повторных кладок составила 11,7%. Компенсаторные кладки отмечены 12 раз (2,2%). Начало откладки яиц в них происходило с 1 по 28 июня, а интервал между первой и компенсаторной кладками составил 33–46 дней, в среднем – 39 дней. Вторые кладки отмечались не ежегодно: в 19 репродуктивных периодах из 29. Всего к ним отнесено 52 случая гнездования (6,03%; $n = 863$). Появление первого яйца во вторых кладках отмечено в интервале 36 дней: с 8 июня до 14 июля (за 12 лет наблюдений). Интервал между датами начала откладки яиц в первых и вторых кладках составил 48–71 день, в среднем 53,5 дня ($n = 8$). Вторые кладки начинались спустя 6–27 дней после вылета птенцов, в среднем спустя 14 суток ($n = 7$). Второе гнездо ($n = 14$) в половине случаев устраивалось самками поверх первого, другие

самки выбирали для гнезда новое место – синичник на своём гнездовом участке, обычно один из ближайших свободных.

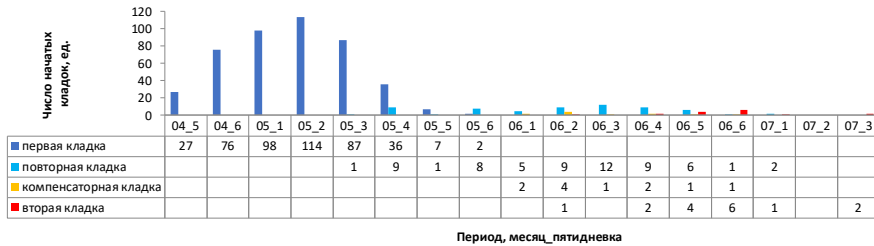


Рис. 1. Распределение начала кладок в течение всего периода гнездования *Parus major* [Fig. 1. Distribution of clutch initiation throughout the *Parus major* nesting period]

Несмотря на более раннюю фенологию в условиях города (сроки начала пения синиц, время схода снежного покрова), средние сроки начала гнездования в Томске оказались на 3 дня более поздними, чем в лесу (6 и 3 мая соответственно; $p = 0,003$; $n_1 = 396$, $n_2 = 51$) (табл. 1), однако за 15 лет одновременных наблюдений сроков начала кладок в городе и в лесу разница становится на сутки меньше и не достигает порога значимости различий (5 и 3 мая соответственно; $p = 0,10$; $n_1 = 313$, $n_2 = 51$). Различий в сроках начала вторых кладок между местообитаниями не наблюдалось (26 и 24 июня; $p = 0,58$; $n_1 = 11$, $n_2 = 7$). В целом, сроки начала гнездования вида хорошо синхронизированы в разных местообитаниях, при этом условия естественных местообитаний способствуют сдвигу их на более ранние сроки. По всей вероятности, это связано с более высоким обилием в этом местообитании доступных для больших синиц насекомых. В городе вид зимует с большой плотностью, что может лимитировать кормовую базу для особей этой группировки, которая, вероятно, в целом меньше в сильно фрагментированных древесных городских насаждениях.

Ранее для городских местообитаний показана отрицательная корреляция ($r = -0,64$ при $p = 0,03$, $n = 11$) сроков начала гнездования с температурой третьей декады апреля [3]. Сходные закономерности с температурой второй половины апреля отмечались для Подмосковья [15] и температурой апреля – для Карелии [16]. Связь сроков начала гнездования с температурой окружающей среды, вероятно, опосредована доступностью пищи и физиологическим состоянием особи.

Начало гнездования большой синицы за период наблюдений постепенно смещается на более ранние даты. В городе в 1984–1986 гг. среднее начало кладки приходилось на 12 мая [17]. В период наших исследований в 1993–2004 гг. средняя дата начала откладки яиц составила 10 мая [3]. В последующий период, в 2005–2013 гг., к откладке яиц большая синица приступала в среднем 5 мая, а в последние несколько лет (2014–2022 гг.) ещё на сутки раньше – 4 мая (табл. 2).

Т а б л и ц а 1 [Table 1]

Репродуктивные показатели *Parus major* в различных местообитаниях (1993–2022 гг.)
[Performance of reproduction of *Parus major* in various habitats (1993–2022 гг.)]

Тип кладки [Clutch type]	Место; U test [Place; U test]	Средняя дата откладки яиц [Average egg-laying date]	Количество [Number of] $M \pm m_M$			Успешность [Success of] $M \pm m_M$		
			яиц [eggs]	птенцов [nestlings]	слётков [fledglings]	насиживания [incubation]	выкармливания [rearing]	гнездования [nesting]
Первые кладки [The first clutch]	Город (29 лет) [City (29 years)]	6 мая $n = 395$	$10,39 \pm 0,07$ $n = 358$	$9,69 \pm 0,11$ $n = 303$	$7,02 \pm 0,15$ $n = 328$	$93,76 \pm 0,68$ $n = 301$	$75,31 \pm 1,52$ $n = 269$	$69,59 \pm 1,51$ $n = 279$
	Лес (21 год) [Forest (21 years)]	3 мая $n = 51$	$12,13 \pm 0,19$ $n = 47$	$11,78 \pm 0,30$ $n = 40$	$10,3 \pm 0,39$ $n = 43$	$95,96 \pm 1,8$ $n = 40$	$89,20 \pm 2,54$ $n = 39$	$85,76 \pm 2,95$ $n = 39$
	U test [U test]	$p = 0,003$	$p < 0,001$	$p < 0,001$	$p < 0,001$	$p = 0,16$	$p = 0,001$	$p < 0,001$
Вторые кладки [Second clutch]	Город (18 лет) [City (18 years)]	26 июня $n = 11$	$6,93 \pm 0,44$ $n = 14$	$6,33 \pm 0,49$ $n = 12$	$5,38 \pm 0,40$ $n = 13$	$92,44 \pm 2,85$ $n = 12$	$84,21 \pm 4,52$ $n = 11$	$79,26 \pm 5,01$ $n = 11$
	Лес (9 лет) [Forest (9 years)]	24 июня $n = 7$	$7,67 \pm 0,55$ $n = 6$	$7,20 \pm 0,80$ $n = 5$	$6,83 \pm 0,54$ $n = 6$	$94,29 \pm 3,50$ $n = 5$	$98,00 \pm 2,00$ $n = 5$	$92,29 \pm 3,25$ $n = 5$
	U test [U test]	$p = 0,58$	$p = 0,45$	$p = 0,41$	$p = 0,043$	$p = 0,83$	$p = 0,09$	$p = 0,14$

Примечание. *M* – среднее арифметическое; *m_M* – стандартная ошибка среднего. [Note. *M* – arithmetic mean; *m_M* – standard error of the mean].

Репродуктивные показатели в разные периоды исследования
[Reproductive effectiveness throughout several research periods]

Период [Period]	Средняя дата начала откладки яиц [Average first-egg- laying date]	Сроки наси- живания [Incubation time]	Количество [Number of]			Успешность [success of]			
			яиц [eggs]	птенцов [nestlings]	слётков [fledglings]	насиживания [incubation]	выкармлива- ния [rearing]	гнездования [nesting]	
I (1993–2004 гг.)	10 мая $n = 106$	$14,54 \pm 0,2$ $n = 67$	$11,26 \pm 0,13$ $n = 111$	$10,59 \pm 0,20$ $n = 86$	$8,89 \pm 0,25$ $n = 88$	$94,52 \pm 1,3$ $n = 85$	$84,56 \pm 2,1$ $n = 75$	$80,11 \pm 2,3$ $n = 79$	
II (2005–2013 гг.)	5 мая $n = 144$	$15,85 \pm 0,2$ $n = 87$	$10,29 \pm 0,13$ $n = 127$	$9,55 \pm 0,18$ $n = 110$	$6,23 \pm 0,26$ $n = 115$	$92,87 \pm 1,2$ $n = 109$	$67,67 \pm 3,0$ $n = 67$	$59,81 \pm 2,8$ $n = 79$	
III (2014–2022 гг.)	4 мая $n = 146$	$16,06 \pm 0,25$ $n = 78$	$9,7 \pm 0,11$ $n = 120$	$9,09 \pm 0,15$ $n = 107$	$6,44 \pm 0,22$ $n = 126$	$94,05 \pm 1,0$ $n = 107$	$74,82 \pm 2,5$ $n = 102$	$70,15 \pm 2,4$ $n = 103$	
Уровень значимости [p level]	$p < 0,001$	$p < 0,001$	$p < 0,001$	$p < 0,001$	$p < 0,001$	$p = 0,08$	$p < 0,001$	$p < 0,001$	
	$p < 0,001$	$p < 0,001$	$p < 0,001$	$p < 0,001$	$p < 0,001$	$p = 0,3$	$p = 0,07$	$p = 0,01$	
	$p = 0,3$	$p = 0,38$	$p = 0,13$	$p = 0,41$	$p = 0,08$	$p = 0,40$	$p = 0,03$	$p < 0,001$	

Примечание. M – среднее арифметическое; m_M – стандартная ошибка среднего. [Note. M – arithmetic mean, m_M – standard error of the mean].

В целом, за три с лишним десятилетия большая синица стала приступать к откладке яиц на 8 дней раньше: средняя дата начала кладки сместилась с 12 мая на 4 мая. Изменение календарных сроков гнездования меняет стартовые условия репродуктивного периода как в отношении средних температур окружающей среды, так и в отношении более высоких рисков гнездования в непредсказуемых изменчивых погодных условиях в начале мая. Это может влиять на дальнейший ход гнездования и показатели воспроизводства в популяции.

Величина первых кладок.

Изменение числа яиц в первых кладках у разных особей может быть двукратным: с 7 до 15 яиц (358 кладок) в урбанизированных местообитаниях и с 9 до 15 яиц (47 кладок) в естественных местообитаниях (рис. 2). По средним показателям величина кладки в естественных местообитаниях ($12,13 \pm 0,20$) оказалась почти на 2 яйца ($10,39 \pm 0,08$) больше ($p < 0,001$), чем в городе. В урбанизированных местообитаниях в 50% гнёзд кладка состояла из 10–11 яиц. Для естественных местообитаний наиболее частыми являются кладки, насчитывающие 12–13 яиц, на их долю приходится 57,5% гнёзд. По-видимому, на число яиц в первых кладках оказывает влияние разная плотность гнездования. Так, плотность гнездования на территориях городских парков составляет примерно 1 пару/га (30–40 пар на 38 га территории университетского комплекса). В естественных местообитаниях плотность гнездования в 3–5 раз ниже (3–5 гнёзд на 14 га территории Учебно-научной станции; не более 5 пар на 10 га естественного леса). Высокая гнездовая плотность большой синицы в городских парках, по-видимому, обусловлена оптимальными условиями зимовки. Большая синица зимует в городе с плотностью около 15 ос./га. Зимующие в городе особи, склонные к оседлому образу жизни, пытаются закрепиться на территории зимовки для размножения. Многим это удаётся, что в итоге приводит к снижению воспроизводства исследуемой группировки в связи со значительной нагрузкой на кормовую базу.

В своё время нами было показано [3], что на величину кладки положительно влияет средняя температура воздуха за двухнедельный период до средней даты начала откладки яиц в каждом сезоне ($r = 0,86$; $p = 0,012$; $n = 7$ лет). Величина первой кладки не связана со сроками начала откладки яиц как в городских ($R_s = 0,03$; $p = 0,52$; $n = 336$ за 28 лет), так и в естественных условиях ($R_s = -0,16$; $p = 0,26$; $n = 45$ за 15 лет). Вероятно, величина кладки у большой синицы в большей мере определяется плотностью гнездового поселения или обеспеченностью кормовыми ресурсами, опосредованной температурой воздуха, а не календарными сроками гнездования. В условиях Западной Сибири температурные условия в репродуктивный период плохо предсказуемы и могут сильно отличаться между годами в одни и те же календарные сроки.

Сроки насиживания.

Как правило, насиживание яиц самки начинают после откладки последнего яйца, что обеспечивает синхронное вылупление птенцов в течение 1–

2 суток и способствует выживаемости птенцов в период выкармливания. В связи с этим интервал дат от откладки последнего яйца до вылупления первого птенца в гнезде становится основной величиной оценки периода насиживания. Данный показатель варьировал более чем вдвое – от 11 до 23 суток в городе и от 12 до 19 в пригороде (рис. 3) при модальном значении в 14 суток (26,8% случаев). Подобный разброс в сроках насиживания может быть связан с температурой окружающей среды даже у такой теплокровной группы животных, как птицы. Сходные зависимости влияния внешней температуры на сроки насиживания известны для популяций большой синицы в Испании [18] и Польше [19]. Сроки насиживания продолжительностью 11,5–12,5 суток приводятся для больших синиц в соседней с Томской Кемеровской области [5]. Сокращение средних сроков насиживания может быть связано с началом неплотного насиживания кладки, когда часть самок начинают инкубацию уже с 2-го–7-го яйца [20].

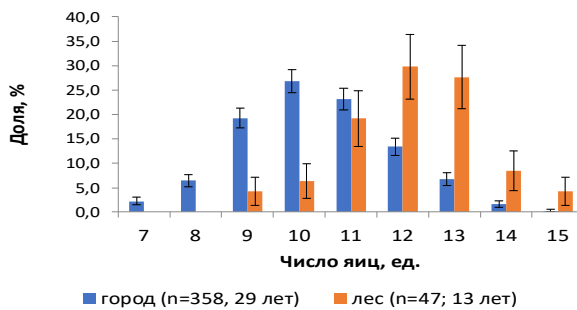


Рис. 2. Размер кладок *Parus major* в разных местообитаниях
[Fig. 2. Clutch size of *Parus major* in different habitats]

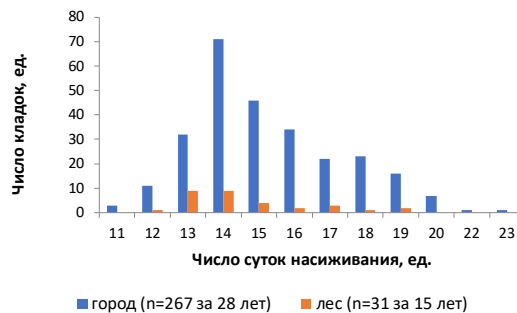


Рис. 3. Индивидуальное варьирование сроков насиживания кладки *Parus major*
[Fig. 3. Individual variation in the timing of clutch incubation of *Parus major*]

В течение сезона гнездования средняя продолжительность инкубационного периода линейно сокращается в интервале от третьей декады апреля до третьей декады мая. Повышение температуры воздуха с ходом весны приводит к более плотному насиживанию кладок самками, так как у них уменьшаются теплопотери и значительно реже и на меньший срок возни-

кает необходимость прерывать насиживание для питания. Причём с повышением температур в мае увеличивается эффективность питания птиц, поскольку с температурой мая связано обилие предпочитаемого синицей корма – гусениц [21]. Отрицательная корреляционная связь между датой начала первой кладки и продолжительностью её насиживания ($R_s = -0,24$; $p < 0,001$; $n = 258$) хорошо иллюстрирует ту же закономерность.

В разные годы наблюдений средние сроки насиживания первых кладок, суммарно в обоих местообитаниях, менялись в пределах от 13,5 до 17,5 суток ($n = 262$ за 27 лет) (рис. 4, 5). Выделялись годы с периодом насиживания, устойчиво короче средней ($15,4 \pm 0,1$ суток) в пределах 12–14 суток (2002, $n = 12$) либо устойчиво дольше средней – 16–19 суток (2011, $n = 10$). В другие годы, напротив, наблюдался большой разброс значений между гнёздами на 8–10 суток; в них вошли случаи как с минимальным сроком насиживания (2001 г. ($n = 10$): от 11 до 19 суток), так и с максимальным (2018 г. ($n = 19$): от 14 до 23 суток). Широкий интервал варьирования сроков насиживания может свидетельствовать об адаптивной реакции самок к изменчивым погодным и трофическим условиям года.

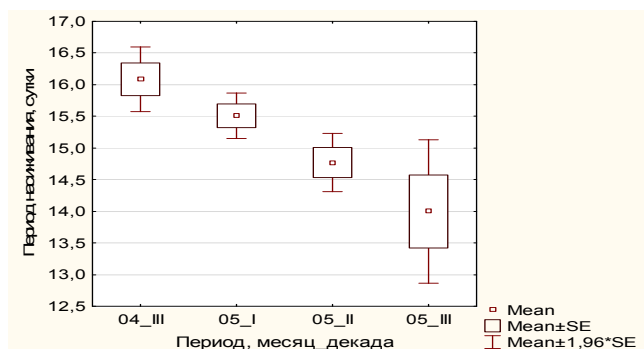


Рис. 4. Продолжительность инкубации первых кладок *Parus major* в течение гнездового сезона

[Fig. 4. Duration of incubation of first clutches of *Parus major* in different nesting periods]

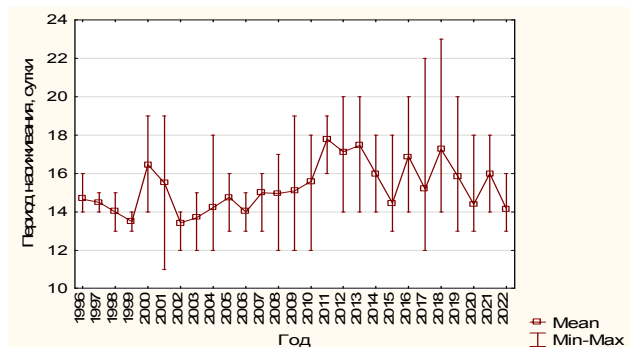


Рис. 5. Межгодовое варьирование средних сроков насиживания первых кладок *Parus major*

[Fig. 5. Inter-annual variation in average incubation time of first clutches of *Parus major*]

При выраженных индивидуальных и межгодовых различиях в сроках насиживания первых кладок в городе это не оказывало никакого влияния на успешность насиживания ($R_s = -0,05$; $p = 0,69$; $n = 212$). Однако далее, в период выкармливания птенцов проявляется значимая отрицательная корреляционная связь между сроками насиживания и успешностью выкармливания птенцов ($R_s = -0,20$; $p = 0,005$; $n = 219$). При разделении случаев насиживания на две группы по срокам выше и ниже наблюдаемой средней ($15,4 \pm 0,1$ суток) показано, что успешность выкармливания выше на 11,5%, или примерно на 2 птенца ($p = 0,007$) при периоде насиживания в 11–15 суток (78,9%; $n = 107$) относительно группы со сроками насиживания в 16–23 суток (67,4%; $n = 84$). Можно предполагать, что успешность насиживания зависит и от величины выводка, учитывая, что сохранение тепла в гнезде и обеспеченность кормом может меняться от числа растущих птенцов. Успешность выкармливания оказалась ниже ($p < 0,01$) в выводках любого размера при сроках насиживания выше средней (рис. 6). При этом в выводках среднего размера (9–11 птенцов) успешность выкармливания снижалась меньше – на 11,4%, чем в выводках меньшего (4–8 птенцов) и большего (12–14 птенцов) размеров на сходную величину в 17,9%. Таким образом, выводки среднего размера оказались более благополучны в показателях успешности выкармливания, но в целом увеличение сроков насиживания яиц проявляется на этапе выкармливания птенцов снижением их выживаемости.

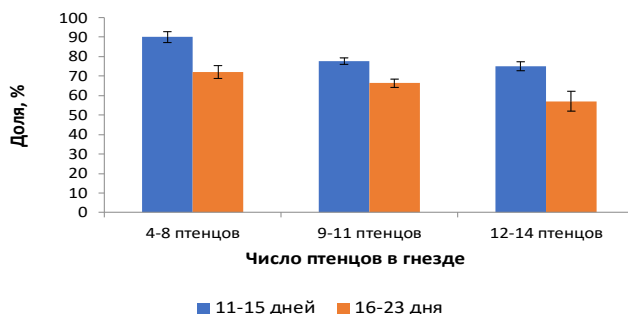


Рис. 6. Влияние сроков насиживания на успешность выкармливания птенцов *Parus major*

[Fig. 6. Influence of incubation timing on rearing success in *Parus major*]

Продолжительность насиживания также связана с величиной кладки ($R_s = -0,43$; $p < 0,001$; $n = 227$). По-видимому, сопряжённость погодных условий в период, влияющий на величину кладки (за 2 недели до средней даты откладки яиц) с периодом, влияющим на длительность насиживания (2 недели после начала насиживания), является фактором, определяющим корреляцию между числом яиц в кладке и длительностью инкубации. Иными словами, если весна начинается как поздняя, то таковой она с большой вероятностью и остаётся, что и определяет одинаковое влияние погодных условий на последовательные этапы гнездования. Однако воз-

можно и альтернативное объяснение данной сопряжённости. Большие кладки самка хуже обеспечивает обогревом и поэтому их приходится насиживать дольше. Однако данный эффект будет накладываться на зависимость периода инкубации от погодных условий, которая, по нашему мнению, более значима. При покидании гнезда самкой остывание кладки будет определяться температурой окружающей среды, несмотря на то, что на период своего отсутствия самка укрывает кладку шерстью.

Таким образом, период с 1993 по 2004 г. можно считать оптимальным для популяции с учётом как сроков гнездования, так и величины кладки. В последующие периоды при более раннем гнездовании, сопряженном с большей непредсказуемостью погодных условий, в популяции снижалась величина кладки, что привело к сокращению общей успешности гнездования (см. табл. 2).

В целом, полученные данные об изменчивости индивидуальных и групповых сроков насиживания свидетельствуют о влиянии на продолжительность периода инкубации температуры воздуха. Однако для более обоснованных выводов необходим дополнительный анализ данных с оценкой силы связи между разными факторами.

Величина кладки. Успешность насиживания.

Количество вылупившихся птенцов в гнезде не всегда возможно определить прямым подсчётом их числа, так как птенцов, погибших в первые дни жизни, синицы могут выносить из гнезда. Поэтому их число оценено на меньшей выборке (303 гнезда в городских и 40 в естественных местообитаниях), чем величина кладки, поскольку при подсчете числа яиц возникало меньше сомнений в трактовке событий гнездовой истории. Число вылупившихся птенцов варьировало в условиях города от 2 до 14 (в среднем $9,68 \pm 0,11$), в пригороде – от 4 до 15 птенцов (в среднем $11,80 \pm 0,30$) (рис. 7).

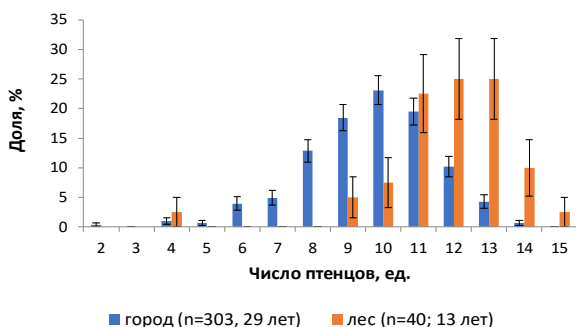


Рис. 7. Количество вылупившихся птенцов *Parus major* в разных местообитаниях
[Fig. 7. Number of hatched *Parus major* nestlings in different habitats]

Успешность насиживания в обоих местообитаниях оказалась сходной (город – $93,75 \pm 0,68$; $n = 301$, пригород – $95,96 \pm 1,80$; $n = 40$; $p = 0,16$). Не различалась ($p = 0,08$; 0,3; 0,4) успешность насиживания и между тремя периодами, выделенными в пределах 30 лет наблюдений (см. табл. 2).

Доля гнёзд со 100%-ной успешностью насиживания варьировала по годам от 20 (2021 г.) до 88,9% (2003 г.) (рис. 8). Наблюдались годы, условия в которых сильно сказывались на успешности насиживания кладок в городе. Лучшая успешность насиживания наблюдалась трижды – в 2001, 2003, 2018 гг., обратная ситуация наблюдалась однажды – в 2021 г. (рис. 8).

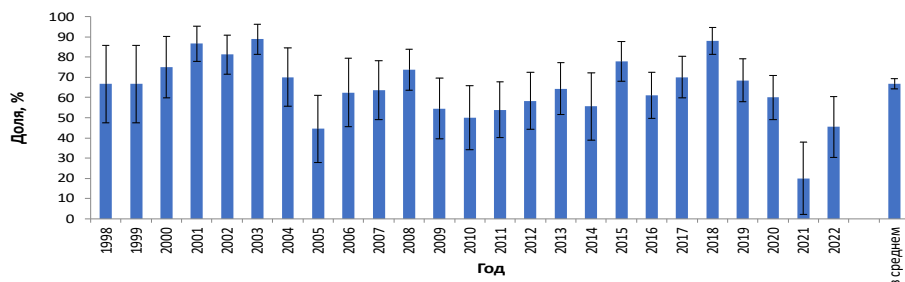


Рис. 8. Изменение по годам доли первых кладок *Parus major* со 100%-ной успешностью насиживания в городе
[Fig. 8. Year-to-year variation in the proportion of first clutches of *Parus major* with 100% incubation success in the city]

Величина выводка. Успешность выкармливания.

Период выкармливания птенцов в гнезде продолжался от 16 до 21 дня, отмечен также один случай, когда этот период составил 23 дня. В среднем длительность периода нахождения птенцов в гнезде составила $18,04 \pm 0,42$ дня ($n = 22$). Сходные значения в 17–19 суток приводятся для сопредельного региона – Кемеровской области [5]. Оценить достаточно точно количество вылетевших из гнезда птенцов возможно в тех случаях, когда гнездо регулярно контролировалось, а птенцы кольцевались. Так как в случае гибели птенца в старшем возрасте родители уже не выносят его из гнезда, птенцы либо их останки обнаруживаются по числу колец при очередном осмотре гнезда. Поэтому число слётков становится надёжным итоговым показателем гнездования.

В условиях города из гнёзд с первой кладкой вылетело в среднем по $7,04 \pm 0,15$ птенца (от 0 до 13 птенцов за 29 лет; $n = 328$), а в пригороде в среднем на 3 птенца больше – $10,3 \pm 0,39$ (от 3 до 15 птенцов за 14 лет; $n = 43$). Обращает на себя внимание двухвершинное распределение числа слётков в естественных местообитаниях (рис. 9). Такое распределение возникает в силу большего числа гнёзд, в которых наблюдалось 100%-ная выживаемость птенцов в период выкармливания. Они и обеспечивают пик в 11–12 слётков, тогда как выводки, где происходила частичная гибель, формируют пик в 8–9 птенцов, который совпадает с вершиной распределения числа вылетевших птенцов в городских условиях. При сравнении доли гнёзд со 100%-ной успешностью выкармливания в разных местообитаниях, хорошо заметна относительная разница между ними, несмотря на ограниченную выборку гнезд в естественных местообитаниях (рис. 10). В условиях города доля гнезд с максимальной успешностью выкармлива-

ния составляет 29%, в естественных местообитаниях – 54% (различия значимы – $p < 0,001$). Выделяется только один год (2020), когда наблюдались очень низкие, а главное, сходные значения показателя в обоих местообитаниях (15,4% в городе, $n = 12$; 14,3% в пригороде, $n = 7$), что наглядно иллюстрирует редкость сочетания условий, сходно повлиявших на частичную гибель птенцов как в городских, так и в естественных местообитаниях.

Таким образом, в естественных условиях большая синица выкармливает в 1,5 раза больше птенцов, в первую очередь, за счёт увеличенной кладки, а также из-за отсутствия частичной гибели птенцов в большинстве гнёзд.

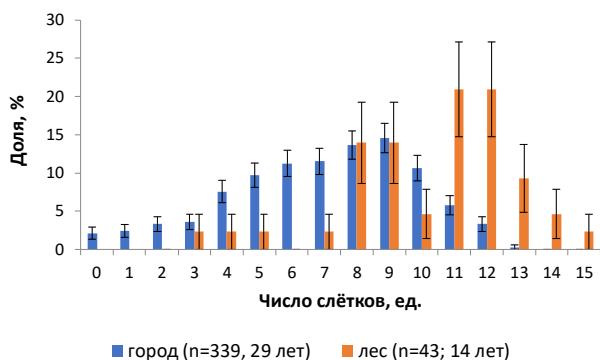


Рис. 9. Число слётков *Parus major* в разных местообитаниях
[Fig. 9. Number of fledglings of *Parus major* in different habitats]

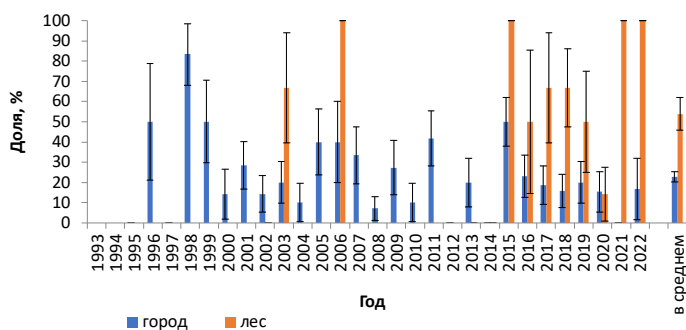


Рис. 10. Изменение по годам доли первых гнёзд *Parus major* со 100%-ной успешностью выкармливания в разных местообитаниях
[Fig. 10. Year-to-year change in the proportion of first nests of *Parus major* with 100% rearing success in different habitats]

Второй цикл гнездования.

Для популяций большой синицы в условиях Сибири второй цикл реализуется заметно меньшим числом пар, чем в европейской части её ареала. Вторые кладки отмечаются в Ленинградской области у 27,6% пар [22], в Карелии в естественных местообитаниях – у 47% пар [16]. На Кольском полуострове (северный предел ареала вида) вторые кладки отмечены

в 12–100% случаев, в среднем в 37% случаев за 25 лет исследований (при этом в два года вторые кладки составили 0%) [23]. В Окском заповеднике доля птенцов второго цикла составляла 5,84–35,96%, в среднем 23,69% [24]. Для Сибири известны разные оценки реализации второго цикла гнездования: для Забайкалья 10–15% [6], для Кемеровской области не ежегодно у небольшого числа пар [5], для Томска в среднем 4,3% за период 1993–2004 гг. (второй цикл гнездования отмечается не каждый год) [3].

За весь период исследований вторые кладки регистрировались в 19 годах из 29 (рис. 11). Их доля варьировала по годам от 0 до 21,9%, данный максимум отмечен в самый ранний по фенологии год наблюдений – 1997. Второй раз сходное число гнёзд, отнесённых ко вторым кладкам ($n = 7$, или 14%), выявлено в 2019 г. Известную сложность представляет проблема дифференциации достоверных случаев второго гнездования и поздних повторных кладок, когда разорение случается на стадии выкармливания птенцов, появление которых регистрировалось до первой декады июля (см. рис. 1). Выделенная категория компенсаторных кладок может также рассматриваться как вторая попытка гнездования пары. При таком рассмотрении происходит ещё большее перекрывание периодов повторного и второго гнездования, что дополнительно ограничивает возможность надёжного выделения вторых кладок по срокам гнездования. Опираясь на наблюдения за индивидуально мечеными особями, достоверно выявлено 14 случаев второго гнездования пар, ещё 38 причислены к таковому по совокупности причин. Это позволяет определить долю вторых кладок на уровне всего в 6,0% ($n = 863$). Различия между городскими и естественными местообитаниями наблюдались только по кладкам поздних сроков гнездования (рис. 12). Компенсаторные кладки отмечены только в городе. Напротив, в естественных местообитаниях второй цикл гнездования наблюдался в 3 раза чаще (14,5%), чем в городе (5,1%).

Для второго гнездования ($n = 14$) самки использовали как старое гнездо (в половине случаев строили второе гнездо поверх первого), так и новое место (один из ближайших свободных синичников на своём участке). Спустя 6–27 суток (в среднем 14 суток) после вылета птенцов из первого гнезда ($n = 7$) начиналась откладка яиц во втором цикле размножения. Интервал между датами начала первой и второй кладок составил 48–71 день, в среднем 53,5 дня ($n = 8$). В европейской части ареала большой синицы интервал между первой и второй кладками короче: в южной Финляндия – 37–57 дней [13], в Карелии – 33–63 дня, в среднем 46 дней ($n = 55$) [16], в Воронежской области 38–42 дня (2 случая) [25]. Таким образом, увеличенный интервал между первым и вторым гнездованиями синицы исследуемой популяции может говорить о том, что в условиях Западной Сибири самкам не достаёт стимулирующих причин или требуется больший порог их воздействия для подготовки репродуктивной системы и старта второго цикла гнездования. Можно предположить, что европейские популяции вида в норме бицикличны, используют погодные условия для максимальной реализации второго цикла гнездования. Сибирским популяциям вида не свой-

ственная такая реакция на внешние условия. Большие синицы в сибирском регионе перестали в массе гнездиться дважды и, по сути, моноциклическая стратегия гнездования для них является основной.



Рис. 11. Представленность второго цикла гнездования *Parus major* в томской популяции

[Fig. 11. Occurrence of the second nesting cycle of *Parus major* in the Tomsk population]

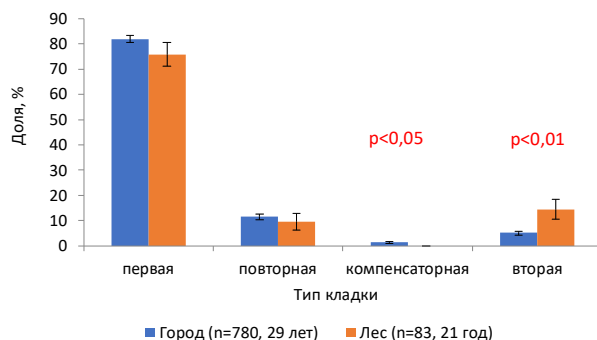


Рис. 12. Представленность выделенных типов кладок *Parus major* в разных местообитаниях

[Fig. 12. Occurrence of *Parus major* clutch types in different habitats]

Величина вторых кладок на 33,3 и 36,7% меньше первых соответственно в городской и естественной среде (см. табл. 1). Суммарно по местообитаниям величина второй кладки в среднем составила $7,15 \pm 0,35$ яиц ($n = 20$), количество вылупившихся птенцов – $6,59 \pm 0,42$ ($n = 17$), слётков – $5,84 \pm 0,35$ ($n = 19$). Средняя успешность насиживания составила $92,99\% \pm 2,21\%$ ($n = 17$), выкармливания – $88,52\% \pm 3,53\%$ ($n = 16$), гнездования – $83,33\% \pm 3,85\%$ ($n = 16$). Различия между городом и пригородом значимы ($p = 0,036$) только по числу слётков: город – $5,38 \pm 0,40$ ($n = 13$), в пригороде на 1,45 птенца больше – $6,83 \pm 0,54$ ($n = 5$).

В целом, второй цикл гнездования вносит небольшой вклад в пополнение популяции, увеличивая число слётков всего на 2,6% в городе и на 7,7% в пригороде ($p < 0,01$).

Заключение

Многолетнее изучение гнездовой биологии большой синицы в городе и лесных естественных биотопах показало, что сроки начала гнездования (первая пентада мая) и его протяжённость (2,5 месяца) одинаковы в этих местообитаниях. Однако, в городе за 30 лет средние даты начала гнездования сместились на более раннее время на 6 суток: с 10 на 4 мая. В Западной Сибири большой синице в большей степени присуще моноцикличное гнездование: 81,3% – первые кладки, 11,4% – повторные. Второе гнездование предпринимают очень редкие особи: 1,3% – компенсаторные и 6,0% – вторые кладки. Индивидуальные сроки насиживания могут меняться в интервале от 11 до 23 суток. Показано, что более длительные сроки инкубации отрицательно коррелировали ($R_s = -0,20$) с успешностью выкармливания птенцов.

Показатели плодовитости пар (12,1 яиц; 11,8 птенцов; 10,3 слётков), гнездящихся в естественных местообитаниях значительно больше по сравнению с теми парами, которые гнездились в городе (10,4 яиц; 9,7 птенцов; 7,0 – слётков). Причём различие плодовитости каждой последующей стадии гнездования лишь увеличивалось: на 1,7 яйца, 2,1 птенца и 3,3 слётка. Несмотря на редкую встречаемость второй попытки гнездования в целом в западносибирской популяции большой синицы, в естественных местообитаниях процент вторых кладок (14,5%) отмечался втрое чаще, чем в городе (5,1%).

По-видимому, такие факторы, как обилие пищи и погодные условия в репродуктивный период, совместно влияющие на результативность гнездования особей, определяют основные различия в успешности размножения большой синицы в городских и лесных местообитаниях.

Список источников

1. Москвитин С.С., Гашков С.И. Годовой цикл и демографические параметры популяции большой синицы – *Parus major* L. южной тайги Западной Сибири // Сибирский экологический журнал. 2000. Т. 7, № 3. С. 351–362.
2. Федоров В.В., Формозов Н.А., Сурин В.Л., Вальчук О.П., Керимов А.Б. Генетические последствия гибридизации большой (*Parus major*) и восточной (*P. minor*) синиц в Среднем Приамурье // Зоологический журнал. 2006. Т. 85, № 5. С. 621–628.
3. Гашков С.И. Биология большой синицы (*Parus major* L.) южной тайги Западной Сибири : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск, 2007. 24 с.
4. Фролов И.Г. Масштабы сезонных перемещений городской части популяции большой синицы на юго-востоке Западно-Сибирской равнины // Юг России: экология, развитие. 2022. Т. 17, № 2 (63). С. 28–36. doi: 10.18470/1992-1098-2022-2-28-36.
5. Родимцев А.С., Ваничева Л.К. Биология размножения птиц-дуплогнездников на юго-востоке Западной Сибири // Русский орнитологический журнал. 2004. Т. 13, № 266. С. 629–648.
6. Елаев Э.Н. Экология симпатрических популяций синиц (на примере бассейна оз. Байкал). Улан-Удэ : Изд-во Бурятского университета, 1997. 159 с.
7. Гашков С.И. Оценка выживаемости и связи с территорией Томской популяции большой синицы (*Parus major* L.) в период зимней оседлости и предбрачной миграции // Энергетика и годовые циклы птиц (памяти В.Р. Дольника) : материалы меж-

- дунар. конф., Звенигород, 24–29 сентября 2015 года. Звенигород : Товарищество научных изданий КМК, 2015. С. 98–105.
8. Виноградова Н.В., Дольник В.П., Ефремов В.Л., Паевский В.А. Определение пола и возраста воробьиных птиц фауны СССР. М. : Наука, 1976. 221 с.
 9. Лакин Г.Ф. Биометрия : учеб. пособие для биол. спец вузов. М. : Высшая школа, 1990. 352 с.
 10. Ивантер Э.В., Коросов А.В. Основы биометрии : Введение в статистический анализ биологических явлений и процессов. Петрозаводск : Изд-во Петрозаводского ун-та, 1992. 168 с.
 11. Михеев А.В. Определитель птичьих гнезд. М. : Просвещение, 1975. 184 с.
 12. Бианки В.В., Шутова Е.В. К экологии большой синицы *Parus major* в Мурманской области // Русский орнитологический журнал. 2011. Т. 20, № 628. С. 186–195.
 13. Cramp S., Perrins C.M. The Birds of the Western Palearctic. V. VII. Oxford university press, 1993. 577 p.
 14. Рябицев В.К. Птицы Урала, Предуралья и Западной Сибири : справочник-определитель. 3-е изд., испр. и доп. Екатеринбург : Изд-во Урал. ун-та, 2008. 634 с.
 15. Лихачев Г.Н. Размножение и численность большой синицы (*Parus major*) на юге Московской области // Сибирский экологический журнал. 2002. № 6. С. 757–773.
 16. Artemyev A.V. Population ecology of the Great Tit *Parus major* in the taiga forest on Lake Ladoga coast // Avian Ecology and Behaviour. 2008. Vol. 14. PP. 1–33.
 17. Куранов Б.Д., Килин С.В., Баяндин О.В. Птицы-дуплогнезники в зонах с разной степенью урбанизированности среды // Материалы 10-й Всесоюзной орнитологической конференции, Витебск, 17–20 сентября 1991 года. Витебск : Навука і тэхніка, 1991. С. 4–6.
 18. Álvarez E., Barba E. Incubation and hatching periods in a Mediterranean Great Tit *Parus major* population // Bird Study. 2014. Vol. 61, № 2. PP. 152–161. doi: 10.1080/00063657.2014.908819
 19. Extreme temperature drop alters hatching delay, reproductive success, and physiological condition in great tits / M. Gładalski, A. Kaliński, M. Markowski [et al.] // International Journal of Biometeorology. 2020. Vol. 64, № 4. PP. 623–629. doi: 10.1007/s00484-019-01851-6
 20. Микляева М.А., Родимцев А.С. Факторы, определяющие продолжительность вылупления и фенотипическую разнородность птенцов в выводках незрелорождающихся птиц // Вестник Тамбовского университета. Серия: Естественные и технические науки. 2010. Т. 15, № 5. С. 1546–1552.
 21. Иванкина Е.В., Керимов А.Б., Ильина Т.А., Бушуев А.В., Гриньков В.Г. Многолетняя динамика численности и показатели репродуктивного успеха подмосковных популяций большой синицы (*Parus major*) и мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*) // Динамика численности птиц в наземных ландшафтах: 30-летие программ мониторинга зимующих птиц России и сопредельных регионов: Материалы Всероссийской конференции, Звенигород, 17–21 марта 2017 года. Звенигород : Товарищество научных изданий КМК, 2017. С. 208–211.
 22. Смирнов О.П., Тюрин В.М. К биологии размножения большой синицы *Parus major* в Ленинградской области // Русский орнитологический журнал. 2011. Т. 20, № 674. С. 1458–1462.
 23. Шутова Е.В. О вторых кладках большой синицы *Parus major* на севере европейской части России // Русский орнитологический журнал. 2005. Т. 14, № 285. С. 358–359.
 24. Нумеров А.Д. Популяционная экология большой синицы в Окском заповеднике // Орнитология. 1987. Вып. 22. С. 3–21.
 25. Венгеров П.Д. Экология размножения большой синицы (*Parus major*) в островном лесу Центрального Черноземья (на примере Воронежского заповедника) // Вестник Оренбургского государственного педагогического университета. Электронный научный журнал. 2018. № 1 (25). С. 9–24. doi: 10.32516/2303-9922.2018.25.2

References

1. Moskvitin SS, Gashkov SI. Godovoy tsikl i demograficheskie parametry populyatsii bol'shoy sinitsy - *Parus major* L. yuzhnoy taygi Zapadnoy Sibiri [Annual Cycle and Demographic Parameters of the Great Tit, *Parus major* L., of the West Siberian Southern Taiga]. *Sibirskiy ekologicheskiy zhurnal*. 2000;7(3):351-362. In Russian, English summary
2. Fedorov BV, Formozov NA, Surin VL, Val'chuk OP, Kerimov AB. Geneticheskie posledstviya gibridizatsii bol'shoy (*Parus major*) i vostochnoy (*P. minor*) sinits v Srednem Priamur'e [Genetic Cosequences of Hybridization Between *Parus major* and *P. minor* in the Middle Amur River Basin]. *Zoologicheskiy zhurnal*. 2006;85(5):621-628. In Russian, English summary
3. Gashkov SI. Biologiya bol'shoy sinitsy (*Parus major* L.) yuzhnoy taygi Zapadnoy Sibiri [Biology of the Great Tit (*Parus major* L.) of the Western Siberian Southern Taiga] [CandSci. Dissertation Abstract, Biology]. Tomsk : Tomsk State University Publ.; 2007. 24 p. In Russian
4. Frolov IG. Masshtaby sezonnykh peremeshcheniy gorodskoy chasti populyatsii bol'shoy sinitsy na yugo-vostoke Zapadno-Sibirskoy ravniny [The Scale of Seasonal Migrations in the Urban Part of the Great Tit Population in the Southeast of the West Siberian Plain]. *SOUTH OF RUSSIA: ecology & development*. 2022;17(2):28-36. doi: 10.18470/1992-1098-2022-2-28-36
5. Rodimtsev AS, Vanicheva LK. Biologiya razmnzheniya ptits-duplognezdnikov na yugo-vostoke Zapadnoy Sibiri [Breeding Biology of Hole-Nesting Birds in the South-East of Western Siberia]. *Russkiy ornitologicheskiy zhurnal*. 2004;13(266):629-648. In Russian.
6. Elaev EN. Ekologiya simpatricheskikh populyatsiy sinits (na primere basseyna oz. Baikal) [Ecology of Sympatric Tits Populations (on the Example of the Lake Baikal Basin)]. Ulan-Ude : Izdatel'stvo Buryatskogo universiteta Publ.; 1997. 159 p. In Russian.
7. Gashkov SI. Otsenka vyzhivaemosti i svyazi s territoriei Tomskoy populyatsii bol'shoy sinitsy (*Parus major* L.) v period zimney osedlosti i predbrachnoy migratsii [Assessment of Survival and Movements in Tomsk Great Tit (*Parus major* L.) Population During the Winter Stationary Period and Pre-Breeding Migration]. In: *Energetika i godovye tsikly ptits (pamyati V.R. Dol'nika)*. Materialy mezhdunarodnoy konferentsii [Energetics and annual cycles of birds (in memory of V.R. Dolnik)]. Proc. of the Sci. Conf. (Zvenigorod, Russia, 24-29 September, 2015)]. Chernetsov NS, Dol'nik TV, Golubeva TB, Gavrillov VM editors. Zvenigorod : Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK Publ., 2015. pp. 98-105. In Russian
8. Vinogradova NV, Dol'nik VP, Efremov VL, Paevskiy VA. Opreделение pola i vozrasta vorob'inykh ptits fauny SSSR [Sex and Age Identification of Passerines of the USSR Fauna]. Moscow : Nauka Publ., 1976. 221 p. In Russian.
9. Lakin GF. Biometriya [Biometrics]. Ucheb. posobie dlya biol. spets vuzov. Moscow : Vysshaya shkola Publ., 1990. 352 p. In Russian.
10. Ivanter EV, Korosov AV. Osnovy biometrii: Vvedenie v statisticheskiy analiz biologicheskikh yavleniy i protsessov [Fundamentals of Biometry: Introduction to Statistical Analysis of Biological Phenomena and Processes]. Petrozavodsk : Izd-vo Petrozavodskogo un-ta Publ., 1992. 168 p. In Russian.
11. Mikheev AV. Opredelitel' ptich'ikh gnezd [Bird's Nest Identification Guide]. Moscow : Prosveshchenie Publ., 1975. 184 p. In Russian.
12. Bianki VV, Shutova EV. K ekologii bol'shoy sinitsy *Parus major* v Murmanskoy oblasti [To the Ecology of the Great Tit *Parus major* in the Murmansk Region]. *Russkiy ornitologicheskiy zhurnal*. 2011;20(628):186-195. In Russian.
13. Cramp S, Perrins CM. The Birds of the Western Palearctic. V. VII. Oxford university press, 1993. 577 p.
14. Ryabitsev VK. Ptitsy Urala, Predural'ya i Zapadnoy Sibiri [Birds of the Urals and Western Siberia]: Sprav.-opredelitel'. 3-e izd., ispr. i dop. Ekaterinburg : Izdatel'stvo ural'skogo universiteta Publ., 2008. 634 p. In Russian.

15. Likhachev GN. Razmnozhenie i chislennost' bol'shoy sinitsy (*P. major*) na yuge Moskovskoy oblasti [Breeding and Abundance of the Great Tit (*P. major*) in the South of the Moscow Region]. *Sibirskiy ekologicheskiy zhurnal*. 2002;6:757-773. In Russian.
16. Artemyev AV. Population ecology of the Great Tit *Parus major* in the taiga forest on Lake Ladoga coast. *Avian Ecology and Behaviour*. 2008;14:1-33.
17. Kuranov BD, Kilin SV., Bayandin OV. Ptitsy-duplognezdniki v zonakh s raznoy stepen'yu urbanizirovannosti sredi [Hole-Nesting Birds in Zones with Different Degrees of Urbanisation in the Environment]. In: *10-y Vsesoyuznoy ornitologicheskoy konferentsii* [10th All-Union Ornithological Conference. Conference materials (Vitebsk, USSR, 17-20 September, 1991)]. Vitebsk : Navuka i tekhnika Publ., 1991. PP. 4-6. In Russian
18. Álvarez E. Barba E. Incubation and hatching periods in a Mediterranean Great Tit *Parus major* population. *Bird Study*. 2014;61(2):152-161. doi: 10.1080/00063657.2014.908819
19. Gładalski M, Kaliński A, Markowski M, Bańbura M, Skwarska J, Wawrzyniak Ja, Zieliński P, Bańbura Je. Extreme temperature drop alters hatching delay, reproductive success, and physiological condition in great tits. *International Journal of Biometeorology*. 2020;64(4):623-629. doi: 10.1007/s00484-019-01851-6
20. Miklyaeva MA. Faktory, opredelyayushchie prodolzhitel'nost' vylupleniya i fenotipicheskuyu raznorodnost' ptentsov v vyvoddakh nezrelorozhdayushchikhsya ptits [Factors, determining the hatching length and phenotypical heterogeneity of nestlings in brood immature born birds]. *Vestnik Tambovskogo universiteta. Seriya: Estestvennye i tekhnicheskie nauki*. 2010;15(5):1546-1552. In Russian, English summary.
21. Ivankina EV, Kerimov AB, Il'ina TA, Bushuev AV, Grin'kov VG. Mnogoletnaya dinamika chislennosti i pokazateli reproduktivnogo uspekha podmoskovnykh populyatsiy bol'shoy sinitsy (*Parus major*) i mukholovki-pestrushki (*Ficedula hypoleuca*) [Long-Term Population Dynamics and Characteristics of Reproductive Success of the Great Tit (*Parus major*) and the Pied Flycatcher (*Ficedula hypoleuca*) in the Moscow Region]. In: *Dinamika chislennosti ptits v nazemnykh landshaftakh: 30-letie programm monitoringa zimuyushchikh ptits Rossii i sopredel'nykh regionov* [Dynamics of Bird Numbers in Terrestrial Landscapes: 30th Anniversary of Wintering Bird Monitoring Programmes in Russia and Adjacent Regions]. Materialy Vserossiyskoy konferentsii (Zvenigorod, 17-21 March, 2017)]. Zvenigorod : Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK Publ., 2017. pp. 208-211. In Russian
22. Smirnov OP, Tyurin VM. K biologii razmnozheniya bol'shoy sinitsy *Parus major* v Leningradskoy oblasti [To the Breeding Biology of the Great Tit *Parus major* in the Leningrad Region]. *Russkiy ornitologicheskiy zhurnal*. 2011;20(674):1458-1462. In Russian
23. Shutova EV. O vtorykh kladkakh bol'shoy sinitsy *Parus major* na severe evropeyskoy chasti Rossii [About the Second Clutch of Great Tit *Parus major* in the Northern European Part of Russia]. *Russkiy ornitologicheskiy zhurnal*. 2005;14(285):358-359. In Russian
24. Numerov AD. Populyatsionnaya ekologiya bol'shoy sinitsy v Okskom zapovednike [Population Ecology of the Great Tit (*Parus major*) in Oka Nature Reserve]. *Ornitologiya*. 1987;22 :3-21. In Russian
25. Vengerov PD. Ekologiya razmnozheniya bol'shoy sinitsy (*Parus major*) v ostrovnom lesu Tsentral'nogo Chernozem'ya (na primere Voronezhskogo zapovednika) [Breeding Ecology of the Great Tit (*Parus major*) in the Central Black Earth Region Forest Outlier (on the Example of the Voronezh Nature Reserve)]. *Vestnik Orenburgskogo gosudarstvennogo pedagogicheskogo universiteta. Elektronnny nauchnyy zhurnal*. 2018;1(25):9-24. doi: 10.32516/2303-9922.2018.25.2. In Russian

Информация об авторах:

Гашков Сергей Иванович – канд. биол. наук, заведующий зоологическим музеем, Национальный исследовательский Томский государственный университет (Томск, Россия).

E-mail: parusmajorl@rambler.ru

Гриньков Владимир Григорьевич – канд. биол. наук, с.н.с. кафедры биологической эволюции биологического факультета, Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова (Москва, Россия); н.с. лаборатории мониторинга биоразнообразия Биологического института, Национальный исследовательский Томский государственный университет (Томск, Россия).
E-mail: v.grinkov@gmail.com

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Information about the authors:

Sergey I. Gashkov, Cand. Sci. (Biol.), Assoc. Prof., Department of Vertebrate Zoology and Ecology, Institute of Biology, Tomsk State University (Tomsk, Russian Federation).
E-mail: parusmajor1@rambler.ru

Vladimir G. Grinkov, Cand. Sci. (Biol.), Senior scientist, Evolutionary Biology Dept., Biological Fac., Lomonosov Moscow State University (Moscow, Russian Federation); Scientist, Biodiversity Monitoring Laboratory, Institute of Biology, Tomsk State University (Tomsk, Russian Federation).
E-mail: v.grinkov@gmail.com

The Authors declare no conflict of interest.

*Статья поступила в редакцию 14.12.2022;
одобрена после рецензирования 14.04.2023; принята к публикации 02.08.2023.*

*The article was submitted 14.12.2022;
approved after reviewing 14.04.2023; accepted for publication 02.08.2023.*

ЭКОЛОГИЯ

Научная статья

УДК [574.58:595.142.2](262.54.04)

doi: 10.17223/19988591/61/5

Макрозообентос колоний полихеты *Ficopomatus enigmaticus* (Fauvel, 1923) в районе Керченского пролива (Азово-Черноморский бассейн)

Вера Георгиевна Копий¹, Виталий Анатольевич Тимофеев²,
Людмила Васильевна Бондаренко³, Дарина Васильевна Подзорова⁴,
Владимир Андреевич Гринцов⁵

^{1, 2, 3, 4, 5} Федеральный исследовательский центр «Институт биологии южных морей имени А.О. Ковалевского РАН», Севастополь, Россия

¹ verakopiy@gmail.com

² tamplier74@mail.ru

³ bondarenko.luda@gmail.com

⁴ d.podzorova91@yandex.ru

⁵ vgrintsov@gmail.com

Аннотация. Многие виды-вселенцы представляют одну из самых серьёзных угроз для природных экосистем и деятельности человека. В сентябре 2019 г. в районе Аршинцевской косы Керченского пролива обнаружен новый для вод Азово-Черноморского побережья России биоценотический комплекс. Его основой является полихета *Ficopomatus enigmaticus* (Fauvel, 1923), трубки которой формируют колониальные структурные образования разного объёма и формы. В составе комплекса зарегистрированы 7 видов Polychaeta, 5 – Crustacea, 1 – Mollusca и неидентифицированные до вида Chironomidae, Ascidiacea, Actiniidae. Численность макрозообентоса в колониях варьировала от 1 857 до 3 277 экз./м², биомасса – от 36,873 до 277,312 г/м². Трофическая структура макрозообентоса колоний *F. enigmaticus* представлена тремя группами: полифаги, детритофаги и плотоядные животные. В биотопе рыхлых грунтов, расположенных рядом с колониями, видовой состав макрозообентоса значительно беднее и состоит из 2 видов полихет, 3 видов десятиногих раков и олигохет. В колониях созданы благоприятные условия для обитания таких инвазивных видов, как *Palaemon macrodactylus* Rathbun, 1902, *Rhithropanopeus harrisii* (Gould, 1841), *Melita* cf. *setiflagella*, *Polydora cornuta* Bosc, 1802, *Streblospio gynobranchiata* Rice & Levin, 1998. В связи с этим важно отслеживать развитие данного сообщества с целью прогноза последствий для эндемичных видов и местных экосистем.

Ключевые слова: колония *Ficopomatus enigmaticus*; инвазивные виды; биологические инвазии; Керченский пролив; макрозообентос.

Источник финансирования: работа выполнена в рамках государственных заданий ФИЦ ИнБЮМ РАН № 121030100028-0 «Закономерности формирования и антропогенная трансформация биоразнообразия и биоресурсов азово-черноморского бассейна и других районов Мирового океана» и № 121030300149-0 «Исследование механизмов управления продукционными процессами в биотехнологических комплексах с целью разработки научных основ получения биологически активных веществ и технических продуктов морского генезиса».

Для цитирования: Копий В.Г., Тимофеев В.А., Бондаренко Л.В., Подзорова Д.В., Гринцов В.А. Макрозообентос колоний полихеты *Ficopomatus enigmaticus* (Fauvel, 1923) в районе Керченского пролива (Азово-Черноморский бассейн) // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2023. № 61. С. 113–133. doi: 10.17223/19988591/61/5

Original article

doi: 10.17223/19988591/61/5

Macrozoobenthos of polychaete *Ficopomatus enigmaticus* (Fauvel, 1923) colonies in the Kerch Strait area (Azov-Black Sea basin)

Vera G. Kopyi¹, Vitaliy A. Timofeev², Ludmila V. Bondarenko³,
Darina V. Podzorova⁴, Vladimir A. Grintsov⁵

^{1, 2, 3, 4, 5} Russian Academy of Sciences, A.O. Kovalevsky Institute of Biology
of the Southern Seas, MRO IBSS, Sevastopol, Russian Federation

¹ verakopyi@gmail.com

² tamplier74@mail.ru

³ bondarenko.luda@gmail.com

⁴ d.podzorova91@yandex.ru

⁵ vgrintsov@gmail.com

Summary. Many invasive species are known to represent one of the most serious threats to natural ecosystems and human activities. The purpose of our study is to analyse the species composition and quantitative indicators of macrozoobenthos living in the colonies of the non-native polychaete *Ficopomatus enigmaticus* in the area of the Arshintsevskaya Spit of the Kerch Strait, which will allow us to trace the process of reef formation and its impact on the ecological situation in the region.

The work is based on the materials obtained during an expedition carried out in the Kerch Strait region (N 45°20' and 50"; E 36°41' and 05") in September 2019, at stations restricted to depths from 0.1 to 0.2 m. The material was obtained using a bag of mill gas covering the colony and separating it from the substrate to which it was attached. Soil samples near the colonies were taken with a bottom grab with an area of 0.04 m². The IFA index was used to identify the community. The Czekanowski-Sørensen index was used to determine the fauna similarity in the compared lists.

In this research we revealed the presence of colonial settlements of *F. enigmaticus*. It was for the first time in the waters of the Azov-Black Sea Coast of Russia and the community was singled out. Sixteen species of macrozoobenthos have been recorded, including 7 species of polychaetes (*Alitta succinea* (Leuckart, 1847), *Fabricia stellaris* (Müller, 1774), *Ficopomatus enigmaticus* (Fauvel, 1923), *Perinereis cultrifera* (Grube, 1840), *Polydora cornuta* Bosc, 1802, *Scolecopsis (Parascolepis) tridentata* (Southern, 1914), and *Streblospio gynobranchiata* (Rice & Levin, 1998); 5 species of crustaceans (*Melita* sp., *Microdeutopus gryllotalpa* Costa, 1853, *Microdeutopus* sp., *Monocorophium acherusicum* (Costa, 1853), and *Rhithropanopeus harrisii* (Gould, 1841)); 1 species of mollusks *Modiolus adriaticus* Lamarck, 1819 and unidentified species of Chironomidae, Ascidiidae, Actiniidae. Six of these species are invasive: *F. enigmaticus*, *P. macrodactylus*, *Rh. harrisii*, *M. cf. setiflagella*, *P. cornuta*, and *S. gynobranchiata*. The macrozoobenthos abundance in colonies varied from 1857 to 3277 ind./m². *F. enigmaticus* is the dominant species on this parameter. The biomass varied from 36.873 to 277.312 g/m², it was formed by the biomass of *F. enigmaticus*, *Rh. harrisii*, and representatives of Ascidiidae. The use of IFA allowed to identify *F. enigmaticus* community and its leaders: *F. enigmaticus*,

R. harrisii and representatives of the Ascidiidae family. The trophic structure of macrozoobenthos of *F. enigmaticus* colonies is represented by three groups: polyphages, detritophages, and predators. It was found that in the biotope of loose bottom sediments, the species composition of macrozoobenthos is much poorer than in colonies: 2 species of polychaetes, 3 species of decapods, and Oligochaeta. The species composition of the fauna of different colonies mainly has a high degree of similarity (the Czekanowski-Sørensen index varied from 0.5 to 0.84). When comparing the species composition of macrozoobenthos of colonies and loose sediments, this index varied from 0.2 to 0.44, indicating a low degree of similarity of fauna between sites.

For the first time, reef structures formed by tubes of the polychaete *F. enigmaticus* have been discovered on the Azov-Black Sea coast of Russia. The species composition and quantitative characteristics of the community were determined. The detection of major age groups of these species, presence of reproductive individuals and evidence of their successful breeding indicate the possibility of the formation of their self-reproducing populations in the Kerch Strait. In order to avoid negative consequences associated with a possible expansion of the habitat of invasive species, special measures are required to control the development of their populations in the adjacent waters of the Azov and Black Seas.

The paper contains 6 Figures, 3 Tables and 40 References.

Keywords: *Ficopomatus enigmaticus* colony, invasive species, biological invasions, Kerch Strait, macrozoobenthos

Fundings: This work was carried out within the framework of government research assignment of A.O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS № 121030100028-0 and № 121030300149-0.

For citation: Kopyi VG, Timofeev VA, Bondarenko LV, Podzorova DV, Grintsov VA. Macrozoobenthos of polychaete *Ficopomatus enigmaticus* (Fauvel, 1923) colonies in the Kerch Strait area (Azov-Black Sea basin). *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya* = *Tomsk State University Journal of Biology*. 2023;61:113-133. doi: 10.17223/19988591/61/5

Введение

В последние годы интерес к проблеме видов-вселенцев и их воздействия на морское биоразнообразие и экосистемы постоянно растёт. Такое внимание вызвано большими затратами, связанными с последствиями биологических инвазий в прибрежных зонах морей и пресноводных водоёмов, а также в эстуарных экосистемах [1]. Известно, что многие чужеродные виды являются одной из наиболее серьёзных угроз для сохранения естественного биоразнообразия в природе [2]. После разрушения естественных местообитаний организмов в результате антропогенной деятельности инвазия новых видов занимает вторую позицию по значимости влияния на биоразнообразие [3]. Расселению этих видов в значительной мере способствуют многие факторы, включающие антропогенное воздействие и климатические изменения.

Как правило, инвазивные виды адаптируются к местным условиям обитания, но бывают случаи, когда возникает симбиоз нескольких инвазивных видов, образующих отдельный биоценотический комплекс. В таком сооб-

ществе один или несколько видов занимают доминирующие позиции по отношению к остальным, определяя их численность и биомассу.

Таким вселенцем в акватории Керченского пролива является полихета *Ficopomatus enigmaticus* (Fauvel, 1923). Первичное местообитание *F. enigmaticus* не установлено [4]. Встречается этот вид в водах с переменной солёностью в умеренных или влажных зонах умеренного климата как северного, так и южного полушарий. Согласно Ф. Рулье [5], он берёт свое начало в прибрежных лагунах Индии и был доставлен в Европу на корпусах английских военных кораблей. В Европе *F. enigmaticus* впервые замечен на севере Франции (Кан, Нормандия) в 1921 г. [6]. В Чёрном море вид впервые отмечен в опреснённом реликтовом озере Палеостоми на западном побережье Кавказа [7], затем его регистрировали в озёрах, лиманах и прибрежных акваториях северо-западного побережья Чёрного моря [8, 9]. *F. enigmaticus* обитает в широком диапазоне солёности (0,5–55‰) и температуры (9,6–27,2°C). Встречается не только на твёрдом субстрате, необходимом для оседания личинок, но и на илистом дне [10]. *F. enigmaticus* может построить риф только в защищённых водах и радикально изменить биотоп и таксономическую структуру сообщества [11].

Несмотря на то что наличие *F. enigmaticus* в Чёрном море давно известно морским биологам [7], до сих пор никто не проводил подробного исследования сообщества макрозообентоса, установленного в пределах рифов, образованных этой полихетой.

Возможно, наиболее важной характеристикой *F. enigmaticus* является то, что рифы, которые он строит, представляют трёхмерно сложный биотоп, уникальный в Чёрном море и обладающий разнообразной фауной. Обычно на рифе нет живых двустворчатых моллюсков, но молодь мидий иногда прикрепляется на поверхности рифа и никогда не доживает до взрослого состояния. Выживают только мидии, усеивающие дно комплекса, сеть щелей и туннелей, которые роют в рифе крабы. Постоянные движения крабов и рыбы (*Scorpaena*, *Gobiidae*) через эти узкие пространства препятствуют заселению личинок *F. enigmaticus* и разрушают трубки молодёжи, которая успевает осесть. Быстрорастущие трубки переплетаются между собой, зарастают, и это приводит к гибели полихет [11].

Ранее показано, что рифовое сообщество *F. enigmaticus* в лагуне Мар-Чикита [10] живёт в основном на периферии рифа, вероятно потому, что центральная часть состоит из мёртвых особей, а промежутки между трубками заполнены осадком. Большая часть живых червей (от 50 до 100%) находится во внешнем кольце [12].

Возможность изменять биотоп за счёт строительства рифов – ключевая особенность, которая позволяет *F. enigmaticus* создать новый тип сообщества. Несмотря на то, что рифы, образованные фикопоматусом, могут привести к экологическим нарушениям, связанным с изменением движения водных масс и переносом наносов, особенно в проливах и устьях, румынские ученые полагают, что *F. enigmaticus* не проявляет инвазивного поведения и не представляет угрозы для местных видов. Напротив, эта полихе-

та вносит положительный вклад в биоразнообразие румынского побережья Чёрного моря, так как, являясь фильтратором, питаясь взвешенным детритом и фитопланктоном, она благотворно влияет на качество воды, уменьшая количество взвешенных частиц и улучшая как кислородный, так и трофический статус акватории [11].

Несмотря на то, что в Чёрном море *F. enigmaticus* впервые обнаружен в 20-х гг. XX столетия [7], образование рифов этой полихетой отмечено у побережья Румынии лишь в начале XXI в. [11].

В экспедиции 2019 г. в водах азово-черноморского побережья России в акватории косы Аршинцевская Керченского пролива нами впервые обнаружены рифы, сформированные трубками *F. enigmaticus*. Изучение видового состава и количественных показателей макрозообентоса, обитающего в колониях полихеты *F. enigmaticus* в выше названном районе Керченского пролива, позволит нам проследить за процессом рифообразования и его влиянии на экологическую ситуацию в регионе.

Материал и методика

Работа основана на материалах бентосной съёмки, выполненной в районе Керченского пролива (N 45°20'50"; E 36°41'05") в сентябре 2019 г., на станциях, приуроченных к глубинам от 0,1 до 0,2 м (рис. 1).

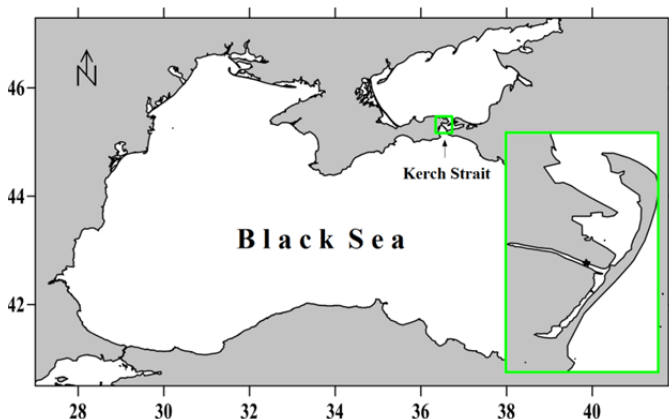


Рис. 1. Район исследования
[Fig. 1. The map of study area]

Материал отбирали с помощью мешка из мельничного газа, накрывая им колонию и отделяя от субстрата, к которому она была прикреплена. Для исследований отобрано четыре колонии, которые помещали в кристаллизатор и фиксировали 4%-ным раствором нейтрализованного формалина. В лабораторных условиях материал промывали под проточной водой через сито диаметром ячеей 0,5 мм и разбирали по таксономическим группам.

Моллюсков и асцидий взвешивали на электронных весах Sartorius с точностью до 0,1 г, остальные группы – на торсионных весах 3-го класса с точностью до 0,001 г и максимальным разрешением 250 мг.

Для анализа размерной структуры популяций *F. enigmaticus* и *Melita cf. setiflagella* измеряли длину каждой особи под бинокулярном МБС-9 с помощью окуляр-микрометра. Ширину карапакса декапод и длину асцидий измеряли штангенциркулем.

При описании количественного развития макрозообентоса использовали показатели численности (N , экз./м²) и биомассы (B , г/м²). Видовую идентификацию и выделение трофических групп осуществляли с помощью литературных источников [13–16]. Таксономическая принадлежность приводилась в соответствии с базами данных World Register of Marine Species [17].

Материал собран для морфологических исследований и генетического анализа. Виды Malacostraca идентифицированы с использованием характерных морфологических признаков [18–20].

Образцы ткани инвазивных видов Malacostraca для анализа ДНК отправлены в коллекцию генетических образцов Лаборатории экологии прибрежных донных сообществ ИО РАН.

Для выделения сообщества применили индекс функционального обилия (ИФО), рассчитанный по формуле

$$\text{ИФО} = N^{0,25} \times B^{0,75},$$

где N – численность вида, B – биомасса вида [21].

Для определения фаунистического сходства в сравниваемых списках использовался индекс Чекановского–Сёренсена:

$$i = 2a / b + c,$$

где a – число общих видов, b и c – число видов в сравниваемых списках [22].

Коэффициент Чекановского–Сёренсена показывает отношение общих видов к среднему арифметическому количеству видов в двух списках, он может изменяться от 0 (отсутствие сходства) до 1 (полное сходство).

Солёность (S , ‰) определяли с помощью солемера Senshe Sension-1.

Результаты и обсуждение

При исследовании прибрежной акватории Керченского пролива нами впервые выявлено наличие колониальных поселений *F. enigmaticus* (см. рис. 1).

Грунт представлен глинистым субстратом с рыжим наилком и мелким гравием. Температура воды на момент сбора материала составила +22°C, солёность поверхности воды – 16‰, E_h грунта – 40,2, E_h воды – 32, Ph грунта – 7,6, Ph воды – 8,1, O_2 воды – 60,5%.

Колонии имели конусообразную форму с диаметром самой широкой части конуса от 24 до 58 см, располагались группами по 2–5 шт. или в виде одиночных поселений вдоль уреза воды до глубины 0,5 м (рис. 2).

Рифы, которые строит полихета, представляют собой сложный биотоп с разнообразной фауной. Зарегистрировано 16 видов макрозообентоса, из них 7 видов полихет, 5 видов ракообразных, 1 вид моллюсков и неидентифицированные до вида Chironomidae, Ascidiidae, Actiniidae (табл. 1).

Численность макрозообентоса в колониях варьировала от 1 857 до 3 277 экз./м². *F. enigmaticus* является доминирующим видом по данному

параметру. Биомасса изменялась от 36,873 до 277,312 г/м², сформирована она биомассой *F. enigmaticus*, *Rhithropanopeus harrisii* и представителями Ascidiidae.

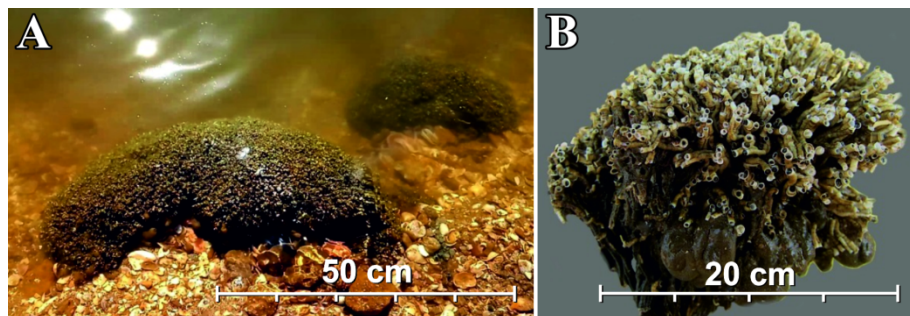


Рис. 2. Внешний вид колоний *Ficopomatus enigmaticus*: *A* – в природной среде обитания; *B* – изолированная колония в лабораторных условиях (фото В.Г. Копий)

[Fig. 2. Appearance of *Ficopomatus enigmaticus* colonies: *A* – in natural habitat and *B* – isolated colony in laboratory conditions (Foto VG Kopyi)]

Т а б л и ц а 1 [Table 1]

**Видовой состав и количественные показатели макрозообентоса
в колониях *Ficopomatus enigmaticus***
[Species composition and quantitative indicators of macrozoobenthos
in colonies of *Ficopomatus enigmaticus*]

Таксон [Taxon]	Колония 1 [Colony 1]	Колония 2 [Colony 2]	Колония 3 [Colony 3]	Колония 4 [Colony 4]
	N/ B	N/ B	N/ B	N/ B
Polychaeta				
<i>Alitta succinea</i> (Leuckart, 1847)	12/0,168	43/0,084	34/1,878	11/0,375
<i>Fabricia stellaris</i> (Müller, 1774)	0	0	0	1/0,0003
<i>Ficopomatus enigmaticus</i> (Fauvel, 1923)	1471/17,65	2375/14,05	2785/16,71	2687/18,869
<i>Perinereis cultrifera</i> (Grube, 1840)	0	0	1/0,0016	0
<i>Polydora cornuta</i> Bosc, 1802	0	41/0,009	88/0,018	26/0,008
<i>Scolecopsis (Parascolecopsis) tridentata</i> (Southern, 1914)	0	1/0,0001	0	0
<i>Streblospio gynobranchiata</i> Rice & Levin, 1998	0	4/0,0003	7/0,007	5/0,017
ИТОГО [Total]	1483/17,82	2464/14,14	2915/18,61	2730/19,269
Malacostraca				
<i>Melita</i> sp.	0	43/0,0215	199/0,1441	371/0,3086
<i>Microdeutopus gryllotalpa</i> Costa, 1853	0	0	0	5/0,0022
<i>Microdeutopus</i> sp.	0	0	2/0,0004	0
<i>Monocorophium acherusicum</i> (Costa, 1853)	0	0	0	5/0,0015
<i>Rhithropanopeus harrisii</i> (Gould, 1841)	12/0,692	204/23,88	60/13,311	7/3,6625
ИТОГО [Total]	12/0,692	247/23,902	261/13,456	388/3,975
Bivalvia				
<i>Modiolus adriaticus</i> Lamarck, 1819	0	16/0,1305	0	0
ИТОГО [Total]	0	16/0,1305	0	0

Таксон [Taxon]	Колония 1 [Colony 1]	Колония 2 [Colony 2]	Колония 3 [Colony 3]	Колония 4 [Colony 4]
	N/ B	N/ B	N/ B	N/ B
Hexapoda				
Chironomidae	0	11/0,004	11/0,003	2/0,0005
Ascidacea				
Asciidiidae Herdman, 1882	362/258,8	30/11,733	25/11,25	152/13,60
Anthozoa				
Actiniidae Rafinesque, 1815	0	0	0	5/0,0280
BCEGO [Total]	1857/277,3	2768/49,91	3212/43,32	3277/36,873

В пределах исследованного биотопа на основании доминирования по индексу функционального обилия [21] выделено сообщество *F. enigmaticus* и определены лидеры: *F. enigmaticus*, декапода *R. harrisii* и представители Asciidiidae.

Плотность поселения фикопоматуса как средообразующего вида варьирует от 79 до 87% общей численности макрозообентоса, биомасса – от 28 до 65% общей биомассы макрозообентоса. Средние показатели численности и биомассы *F. enigmaticus* составили 2330 ± 234 экз./м² (средняя $\pm$ доверительный интервал) и $16,82 \pm 2,01$ г/м² соответственно.

Среди полихет во всех колониях обнаружена *A. succinea*, которая является эврибионтным видом и переносит диапазон температур от +0,9 до 26,1°C [15]. Взрослые особи выживают в диапазоне солёности от 0,6 до 87‰ [15, 23]. Вклад *A. succinea* в общую численность и биомассу невелик: от 0,4 до 1,75% и от 0,04 до 10,08% соответственно.

В трёх колониях зарегистрированы виды-вселенцы *P. cornuta* Bosc, 1802 и *S. gynobranchiata* Rice & Levin, 1998. *P. cornuta* – мелкая детритоядная полихета семейства Spionidae, описанная из акватории западной Атлантики (Чарльстон-Харбор, США). В настоящее время вид обычен для акваторий Северной и Южной Америки, Австралии, Европы и Азии. В Чёрном море распространён вдоль всего побережья и регистрируется с 1960-х гг. [24]. Предпочитает илистые грунты, в загрязнённых районах может достигать высоких показателей численности и биомассы (до 95 тыс. экз./м² и биомассы 157,4 г/м²). Вид толерантен к низкой солёности, его поселения регистрируются при 6,4–8‰ [24].

S. gynobranchiata, 1998 впервые описан из акватории Мексиканского залива, в дальнейшем зарегистрирован у Атлантического побережья Северной и Южной Америки, в морях Средиземноморского бассейна [25]. В Чёрном море *S. gynobranchiata* найден в 2007 г. в Севастопольской бухте, в дальнейшем вид отмечали в прибрежных районах Чёрного моря от Одессы до Сухими [26, 27], а также в Керченском проливе и южной части Азовского моря [28]. Полихеты обитают на мелководье до глубины 20 м, на заиленных грунтах достигают высокой численности, особенно в условиях загрязнённых портовых акваторий. Переносят солёность до 0,9‰ [8, 26]. В акватории Новороссийского порта их численность составляла 10 000 экз./м² [26]. В илистых грунтах глубоководного судового канала

Дунай–Чёрное море в 2016 г. на глубине 5,5 м отмечена численность 46 470 экз./м² [8]. Кроме данных полихет в одной из колоний обнаружены единичные экземпляры *F. stellaris*, *P. cultrifera*, *S. tridentata*.

В числе Malacostraca во всех колониях обнаружены десятиногие ракообразные *R. harrisii*, численность которых составляла от 2 до 100% общей численности ракообразных, биомасса – от 92 до 99,9% их общей биомассы. *R. harrisii* обитает в Чёрном, Азовском, Каспийском и Балтийском морях. В Азово-Черноморском бассейне локальные популяции краба обнаружены в Таманском заливе, в Бугазском лимане (Чёрное море), в устьях рек Вулан, Шапсухо и Туапсе, впадающих в Чёрное море [2]. Для *R. harrisii* характерны широкий спектр питания, высокая плодовитость и толерантность к изменению температуры и солёности. Вид может переносить солёность от 0 до 22‰ [2, 29].

Следующим вселенцем, населяющим колонии *F. enigmaticus*, является амфипода *Melita cf. setiflagella*, обнаруженная на глубине от 0,1 до 0,2 м. Важно отметить, что на соседних участках акватории, где отсутствовал субстрат, созданный вышеназванной полихетой, данный вид не встречался. Ранее в Керченском проливе в акватории Чёрного моря был зарегистрирован только один вид данного рода – *Melita palmata* (Montagu, 1804) [14]. Найденный нами вид мелиты морфологически очень похож на *M. setiflagella* Yamato, 1988, обнаруженную ранее в эстуариях рек Японии [19, 30]. Азиатская *M. setiflagella* неотличима морфологически от калифорнийской *Melita nitida* S.I. Smith in Verrill, 1873, которая обнаружена в Чёрном море у берегов Грузии в 2019 г. [31]. Кроме данной амфиподы в одной из колоний обнаружены единичные экземпляры *M. gryllotalpa* и *M. acherusicum*.

На одном из рифов найден двустворчатый моллюск *M. adriaticus*.

Биоконструкции, построенные *F. enigmaticus*, служат местом обитания как подвижных, так и прикреплённых форм гидробионтов. Ограниченный по ареалу биоценоз *F. enigmaticus* имеет ярко выраженную индивидуальность. Рифовое сообщество данного вида, обнаруженное в Чёрном море, отличается от подобных сообществ, обитающих в других районах Мирового океана.

В прибрежной части акватории на севере Франции (Нормандия) в гавани Maud Charles, защищенной от ветра, волн и течений, обрастание было заселено 15 таксонами подвижных беспозвоночных, включая 3 чужеродных вида. За исключением *F. enigmaticus*, тремя наиболее часто встречающимися видами (83,33%) были: Polychaeta *Nereis zonata*, Amphipoda *Gammarus zaddachi* и Decapoda *Rhithropanopeus harrisi*. На известковых трубках, построенных *F. enigmaticus*, включая асцидий *Molgula* sp., поселились *Balanus improvisus* и двустворчатый моллюск *Mya arenaria*. Подвижные сообщества, связанные с рифами *F. enigmaticus*, были населены обычным сообществом солоноватоводных морских полихет (*N. zonata* и *A. succinea*) и ракообразных, включая Amphipoda и Decapoda, в частности *R. harrisi*. [32].

В прибрежной лагуне Мар-Чикита в юго-восточной провинции Буэнос-Айреса на востоке Аргентины рифовое сообщество *F. enigmaticus* пред-

ставлено брюхоногими моллюсками: *Adelomelon brasiliana* и *Lilloridina parchappi*, двустворчатыми моллюсками *Macra isabelleana* и *Tagelus plebeius*, полихетами *Laeone reisacura*, *Heteromastus similis*, *Nephtys fluviatilis*, *Neanthes succinea*, *Polydora ligni* и *Boccardia hamata*, *Laeonereis acuta*, амфиподами *Corophium insidiosum* и *Melita palmata*, декаподами *Cyrtograpsus angulatus* [33].

По сведению других авторов, в рифах, образованных *F. enigmaticus*, обитают мшанки, губки, двустворчатые моллюски, подвижные хищники и падальщики, такие как ракообразные, иглокожие и рыбы. Одним из важнейших компонентов макроэпифауны лагуны Мар-Чикита является грапсидовый краб [10].

Сравнительный анализ собственных и литературных данных показал, что в сообществах *F. enigmaticus* из разных районов Мирового океана общими оказались полихеты *Polydora cornuta*, *Alitta succinea*, декапода *Rhithropanopeus harrisi* и Ascidiidae. Результаты наших исследований согласуются с полученными ранее данными по доминирующим видам в колониях *F. enigmaticus* из акватории гавани Maud Charles [33].

В акватории побережья Румынии в сообществе *F. enigmaticus*, так же как и в Керченском проливе, обнаружено 16 видов макрозообентоса, из которых 3 являются доминирующими. У румынского побережья доминируют *F. enigmaticus*, *Mytilaster lineatus*, *Balanus improvisus*, в наших пробах – *F. enigmaticus*, *Rh. harrisi* и Ascidiidae. Обнаружено 5 общих таксонов, численность и биомасса которых у побережья Румынии значительно выше [11].

Трофическая структура макрозообентоса колоний *F. enigmaticus* представлена тремя группами: полифаги, детритофаги и плотоядные животные (рис. 3).

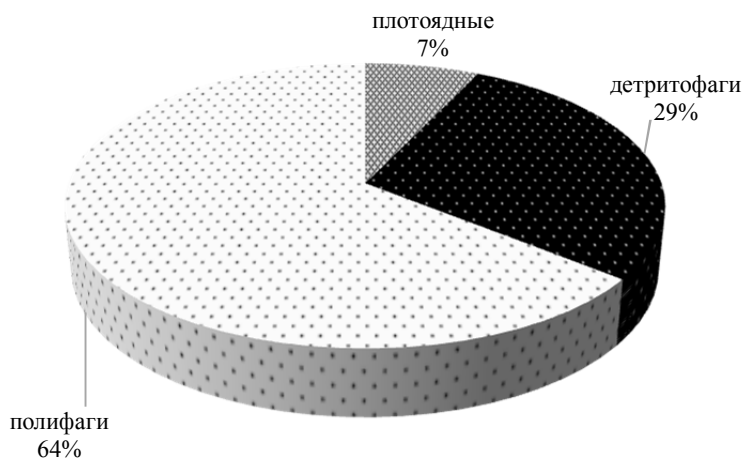


Рис. 3. Трофическая структура макрозообентоса колоний *Ficopomatus enigmaticus*
 [Fig. 3. The trophic structure of the macrozoobenthos of *Ficopomatus enigmaticus* colonies]

Выявлено, что большая доля гидробионтов – полифаги, наибольшее количество видов, относящихся к этой группе – полихеты. У детритофагов большая доля также принадлежит полихетам. Трофическая группа, относящаяся к плотоядным, включает всего 1 вид – *R. harrisii*, пищевой рацион которого представлен ракообразными и полихетами [2].

Проведен сравнительный анализ таксономического состава и количественных характеристик макрозообентоса биоценоза *F. enigmaticus* и расположенного рядом с ним биотопа рыхлых грунтов (табл. 2).

Установлено, что в биотопе рыхлых грунтов видовой состав макрозообентоса намного беднее, чем в колониях: 2 вида полихет, 3 вида декапод и Oligochaeta (табл. 2). В обоих биотопах встречены общие виды – полихеты *P. cornuta*, *S. gynobranchiata* и декапода *R. harrisii*. Численность *P. cornuta* в колонии в 5,57 раза выше, чем в грунте, а краба Харриса – в 355 раз. *Palaemon adspersus* и *Palaemon macrodactylus* обнаружены рядом с колониями, единичные экземпляры Oligochaeta – в рыхлых грунтах.

Т а б л и ц а 2 [Table 2]

Таксономический состав и количественные характеристики макрозообентоса биоценоза *Ficopomatus enigmaticus* и расположенного рядом с ним биотопа рыхлых грунтов

[Taxonomic composition and quantitative characteristics of the macrozoobenthos of the *Ficopomatus enigmaticus* biocenosis and the adjacent biotope of loose bottom sediments]

Таксон [Taxon]	Колония [Colony]		Рядом с колонией [Near to the colony]	
	N	B	N	B
<i>Alitta succinea</i> (Leuckart, 1847)	25	0,626	–	–
<i>Fabricia stellaris</i> (Müller, 1774)	0,25	0,00008	–	–
<i>Ficopomatus enigmaticus</i> (Fauvel, 1923)	2330	16,82	–	–
<i>Perinereis cultrifera</i> (Grube, 1840)	0,25	0,0004	–	–
<i>Polydora cornuta</i> Bosc, 1802	39	0,0088	7	0,001
<i>Scolecopsis (Parascolecopsis) tridentata</i> (Southern, 1914)	0,25	0,00003	–	–
<i>Streblospio gynobranchiata</i> Rice & Levin, 1998	4	0,0061	8	0,001
<i>Melita</i> sp.	153	0,119	–	–
<i>Microdeutopus</i> sp.	1,75	0,0007	–	–
<i>Monocorophium acherusicum</i> (Costa, 1853)	1,25	0,0004	–	–
<i>Palaemon macrodactylus</i> Rathbun, 1902	–	–	20	–
<i>Palaemon adspersus</i> Rathke, 1836	–	–	1	–
<i>Rhithropanopeus harrisii</i> (Gould, 1841)	71	10,386	0,2	0,033
<i>Modiolus adriaticus</i> Lamarck, 1819	4	0,033		
Actiniidae Rafinesque, 1815	10	0,007	–	–
Ascididae Herdman, 1882	142	80,596	–	–
Chironomidae	6	0,002	–	–
Oligochaeta	–	–	1,5	0,0003

В наших исследованиях видовой состав фауны разных колоний имеет высокую степень сходства – индекс Чекановского–Сёренсена варьировал от 0,5 до 0,84 (табл. 3).

Т а б л и ц а 3 [Table 3]

**Индекс Чекановского–Сёрнсена для колоний *Ficopomatus enigmaticus*
и биотопа рыхлых грунтов**
[The Czekanowski–Sørensen index for the *Ficopomatus enigmaticus* colonies
and the biotope of loose bottom sediments]

Показатель	Колония 1 [Colony 1]	Колония 2 [Colony 2]	Колония 3 [Colony 3]	Колония 4 [Colony 4]	Рядом с колонией [Near to the colony]
Колония 1 [Colony 1]	0				
Колония 2 [Colony 1]	0,8	0			
Колония 3 [Colony 1]	0,6	0,8	0		
Колония 4 [Colony 1]	0,5	0,75	0,84	0	
Рядом с колонией [Near to the colony]	0,2	0,44	0,3	0,3	0

При сравнении видового состава макрозообентоса колоний и рыхлых грунтов этот показатель изменялся от 0,2 до 0,44, что указывает на низкую степень сходства фаун между участками.

Инвазивный вид восточная креветка *Palaemon macrodactylus*, зарегистрированный рядом с колониями, успешно распространяется по акватории Чёрного моря [34]. Его основной ареал находится в прибрежных водах северо-западной части Тихого океана, у берегов Японии, Кореи, южной части российского Приморья и северного Китая, за пределами природного ареала этот вид зарегистрирован у побережья США, в атлантических прибрежных водах Европы в южной части Северного моря, в Австралии, Аргентине, в западной части Средиземного моря [34]. *P. macrodactylus* – эвригалинный вид. Местом обитания восточной креветки чаще всего являются илистые и песчаные грунты в распреснённых морских акваториях, эстуариях и устьях рек. Самая высокая плотность популяций *P. macrodactylus* зарегистрирована именно в устьях рек [35]. Несмотря на то, что креветка может встречаться в воде с солёностью более 30‰ [34], наиболее благоприятными условиями её обитания является среда с солёностью от 5 до 10‰ [36]. Этот вид толерантен к изменениям температуры и содержанию растворённого кислорода [37]. Благодаря таким особенностям организма, а также высокой способности к расселению и высокому генетическому разнообразию инвазивных популяций, *P. macrodactylus* легко адаптируется к условиям новой для себя среды обитания [35, 38].

Размерная структура массовых видов макрозообентоса в сообществе F. enigmaticus.

Ficopomatus enigmaticus (Fauvel, 1923)

Цвет живых полихет *F. enigmaticus* зависит от половой принадлежности: мужские особи зеленоватые, женские – оранжево-красные [15]. Опре-

делено соотношение женских и мужских особей и составлена размерная структура самок и самцов в популяции *F. enigmaticus*. Установлено, что в колонии соотношение самок и самцов 1:1,76.

Колония *F. enigmaticus* – полноценная популяция с особями, имеющими различную длину тела (рис. 4).

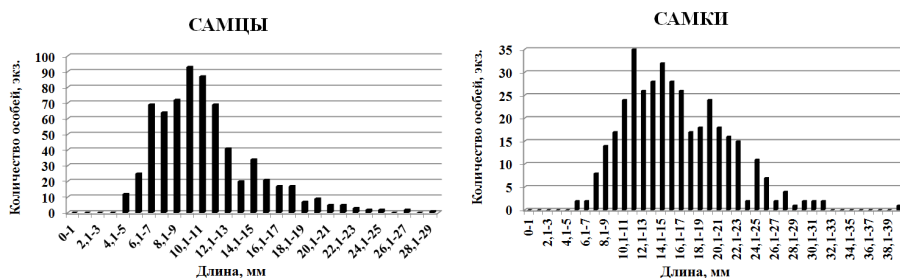


Рис. 4. Размерный состав *Ficopomatus enigmaticus* в колонии
[Fig. 4. The size composition males and females of *Ficopomatus enigmaticus* in the colony]

У самцов встречены полихеты с длиной тела от 5 до 29 мм. Преобладали черви размером от 7 до 18 мм, наименьшая доля (5,5% от общего количества особей в популяции) приходилась на ювенильные особи с длиной тела 5–6 мм. Самые крупные животные длиной 19–29 мм встречены в единичных экземплярах, их доля составила всего 5,3%.

В популяции самки крупнее самцов. Выявлены особи с длиной тела от 6 до 40 мм. Преобладали полихеты размером от 9 до 23 мм, самые крупные животные с длиной тела от 24 до 40 мм встречены в единичных экземплярах, их доля составила 5,5% от общего количества особей в популяции. Ювенильные особи с длиной тела 6–7 мм составили 1%.

Большое количество размерных групп может свидетельствовать о благоприятных условиях существования популяции. Низкая доля ювенильных особей в колонии связана со сроками размножения полихет. Известно, что в Чёрном море нерест *F. enigmaticus* происходит с июня по ноябрь [15], поэтому ко времени отбора проб (сентябрь) доля ювенильных особей была низкой, так как большая часть червей уже имели более крупные размеры.

Melita cf. setiflagella

Новый вид амфипод *M. cf. setiflagella* представлен в колонии *F. enigmaticus* 732 экземплярами с длиной тела от 2,0 до 11,0 мм (рис. 5, А). На долю особей размерами от 5 до 8 мм приходится 72,7% от их общего количества. Вклад мелких и крупных ракообразных составил соответственно 18,2 и 9,1%. В пробах отмечены как самцы, так и самки, среди которых присутствовали особи с икрой, что указывает на существование жизнеспособных популяций.

Rhithropanopeus harrisii (Gould, 1841)

В популяции *R. harrisii* соотношение самок и самцов 1:4,8. В устье реки Вулан соотношение полов было близким к 1:1 [2]. Зарегистрировано большое количество молоди крабов (40 экз.). На их долю приходится 58%

общего количества особей в популяции *R. harrisii*. На мелководье молодь крабов не обнаружена [2].

В популяции *R. harrisii* встречены крабы с шириной карапакса от 3,9 до 17 мм (рис. 5, B). Преобладала размерная группа от 5 до 8,5 мм, наименьшая доля (13% общего количества) приходилась на взрослых особей с шириной карапакса от 9,9 до 17 мм.

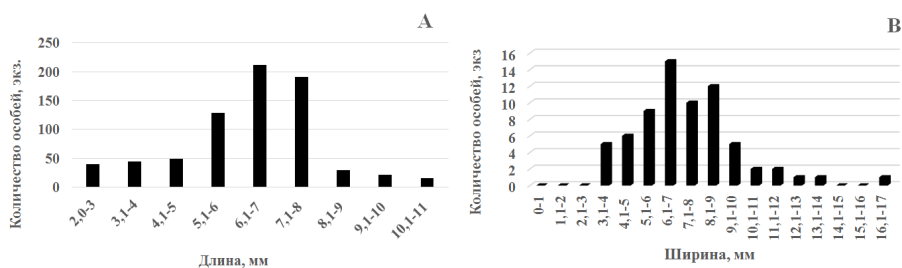


Рис. 5. Размерный состав *Melita cf. setiflagella* (A) и *Rhithropanopeus harrisii* (B)
[Fig. 5. Size composition of *Melita cf. setiflagella* (A) and *Rhithropanopeus harrisii* (B)]

Ascidiidae Herdman, 1882

У асцидий зарегистрированы особи размером от 3,8 до 34,6 мм (рис. 6).

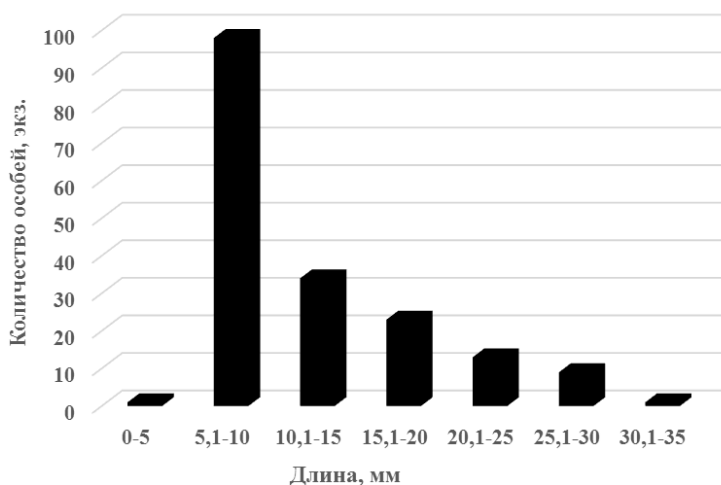


Рис. 6. Размерный состав *Ascidiidae*
[Fig. 6. Size composition of *Ascidiidae*]

Преобладали животные размером от 5,1 до 10 мм (54,7% от количества особей в популяции), в единичном экземпляре встречена ювенильная особь длиной тела 3,8 мм. Самые крупные животные длиной 20,1–35 мм встречены в единичных экземплярах, их доля составила 5,3%.

В биоценозе *F. enigmaticus* 31% видов – вселенцы, попавшие в Чёрное море естественным путем либо интродуцированы с балластными водами.

Особенности общего циклонического круговорота вод Чёрного моря [39] в данном регионе могут служить препятствием для естественного расширения ареала описываемых инвазивных видов с морскими течениями. Гидрологические условия не благоприятствуют пассивному расселению взрослых особей или пелагических личинок из западных областей на восток. Распространение видов таким способом более вероятно на юг к турецкому побережью и далее, вдоль прибрежной полосы на восток в сторону вод Грузии и юго-восточной части побережья Краснодарского края России. Это подтверждается тем фактом, что в 2019 г. у берегов Грузии найден вид *Melita nitida* [31]. Новый для Чёрного моря вид рода *Melita* нами обнаружен у восточных берегов Крыма в экспедиционных материалах 2019 г.

Более вероятно антропогенное вселение видов через судоходную деятельность. Предположительно это виды-вселенцы, интродуцированные в воды Чёрного моря в связи с высоким уровнем судоходства в данном регионе: более 2 000 крупнотоннажных (до 100 тыс. т) и малотоннажных судов (до 5 тыс. т) в год, не считая большого скопления транспорта на перегрузочном рейде у входа в Керченский пролив [40]. Вероятнее всего, появление такого количества интродуцентов в исследуемом районе связано с транспортным потоком, поскольку точка сбора бентосных проб расположена вблизи судостроительного завода, стоянки крупнотоннажных судов и находится в районе, который примыкает к месту активного судоходства.

Заключение

В процессе мониторинговых исследований, проводимых в Керченском проливе, такие виды-вселенцы, как *F. enigmaticus*, *S. gynobranchiata*, *P. macrodactylus* и *M. cf. setiflagella*, не были отмечены, что может указывать на их недавнее вселение в данный регион. Наличие репродуктивных особей говорит о возможности формирования самовоспроизводящихся популяций описываемых видов-вселенцев в Керченском проливе. В то же время доказательством того, что такие популяции сформировались, может быть только регулярное обнаружение всех основных возрастных групп видов в этом районе.

Появление интродуцентов может быть экономически ценным для рыбной промышленности и являться источником пищи для многих рыб, но при этом может привести к уменьшению численности популяции эндемиков. Особенностью *F. enigmaticus* является образование рифов, которые могут привести к экологическим нарушениям, связанным с изменением движения водных масс и переноса наносов, особенно в проливах и устьях, а также являться препятствием для судоходства. Требуется специальные меры контроля присутствия популяций указанных инвазивных видов и возможного расширения их ареалов в районе Керченского пролива и прилежащих вод Азовского и Чёрного морей в ближайшие несколько лет.

Список источников

1. Rikke K., Preisler K., Wasson W., Wolff J., Megan C., Tyrrell D. Invasions of Estuaries vs the Adjacent Open Coast: A Global Perspective. In: Rilov G, Crooks JA (eds) // Biological Invasions in Marine Ecosystems. Ecological Studies. 2008. № 204. PP. 587–617. doi: 10.1007/978-3-540-79236-9_33
2. Залота А.К. чужеродные виды десятиногих ракообразных (Crustacea Decapoda) в морях России и сопредельных водах : автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. : ФГБУ ИОРАН, 2017. 24 с.
3. Wilcove D.S., Rothstein D., Dubow J., Philips A., Losos E. Assessing the relative importance of habitat destruction, alien species, pollution, over-exploitation, and disease // BioScience. 1998. Vol. 48. PP. 607–616.
4. Styan C.A., McCluskey C.F., Sun Y., Kupriyanova E.K. Cryptic sympatric species across the Australian range of the global estuarine invader *F. enigmaticus* (Fauvel, 1923) (Serpulidae, Annelida) // Aquatic Invasions. 2017. Vol. 12, № 1. PP. 53–65. doi: https://doi.org/10.3391/ai.2017.12.1.06
5. Rullier F. Développement du serpulien *Mercierella enigmatica* Fauvel // Vie et Milieu. 1955. № 6(2). PP. 225–240.
6. Fauvel P. Polychètes sédentaires. Addenda aux Errantes, Archiannélides, Myzostomaires. Faune de France 16. Paris : Paul Lechevalier, 1927. 494 pp.
7. Annenkova N. Polychaeten aus dem Reliktsee Palaostom (West-Kaukasus) und den mit ihm verbundenen Flüssen // D A N SSSR. 1929. № 6. PP. 138–140.
8. Виноградов А.К., Богатова Ю.И., Синегуб И.А. Роль портов и судоходства в формировании морских биот (неполносоленые моря Европы). Одесса : Астропринт, 2018. 500 с.
9. Копий В.Г., Зайцева О.В., Петров С.А. Особенности биологии полихеты *Ficoromatus enigmaticus* (Fauvel, 1923) из массовых поселений в прибрежной акватории Керченского пролива (Чёрное море) // Russian Journal of Biological Invasions. 2022. № 5 (1). PP. 76–90. doi: 10.35885/1996-1499-15-1-76-90
10. Luppi T., Spivak E., Anger K. Patterns and processes of *Chasmagnathus granulata* and *Cyrtograpsus angulatus* (Brachyura: Grapsidae) recruitment in Mar Chiquita Coastal Lagoon, Argentina // Estuarine, Coastal and Shelf Science. 2002. № 55. PP. 287–297. doi: 10.1006/ECSS.2001.0904
11. Micu D., Micu S. A new type of macrozoobenthic community from the rocky bottoms of the Black Sea // International Workshop on the Black Sea Benthos. 18–23 April 2004. Istanbul-Turkey. PP. 75–88.
12. Obenat S.M., Pezzani S.E. Life Cycle and Population Structure of the Polychaete *Ficoromatus enigmaticus* (Serpulidae) in Mar Chiquita Coastal Lagoon, Argentina // Estuarine Marine. 1994. Vol. 17, № 1, Part B. PP. 263–270. doi: 10.2307/1352574
13. Определитель фауны Чёрного и Азовского морей / под ред. Ф.Д. Мордухай-Болтовского. Киев : Наукова думка, 1972. Т. 1. 437 с.; Т. 2. 536 с.; Т. 3. 340 с.
14. Гресе И.И. Фауна Украины. Бокоплавы. Высшие ракообразные. Киев : Наукова думка, 1985. Т. 26, вып. 5. 172 с.
15. Киселева М.И. Многощетинковые черви (Polychaeta) Чёрного и Азовского морей. Апатиты : Изд-во Кольского науч. центра РАН, 2004. 409 с.
16. Grintsov V., Sezgin M. Manual for identification of Amphipoda from the Black Sea. Sevastopol : DigitPrint, 2011. 151 p.
17. WoRMS Editorial Board: World Register of Marine Species. URL: http://www.marinespecies.org. doi: 10.14284/170 (дата обращения: 09.05.2021).
18. Warner G.F., Jones A.R. Leverage and muscle type in crab chelae (Crustacea: Brachyura) // Journal of Zoology. 1976. Vol. 180, № 1. PP. 57–68. doi: 10.1111/j.1469-7998.1976.tb04663.x
19. Yamato S. Two species of the genus *Melita* (Crustacea: Amphipoda) from Brackish Waters in Japan // Publ. Seto Mar. Biol. Lab. Publications of the Seto Marine Biological laboratory. 1988. № 33(1/3). PP. 79–95. doi: 10.5134/176148

20. González-Ortegón E., Cuesta J.A. An illustrated key to species of *Palaemon* and *Palaemonetes* (Crustacea: Decapoda: Caridea) from European waters, including the alien species *Palaemon macrodactylus* // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. 2006. Vol. 86. PP. 93–102. doi: 10.1017/S0025315406012896
21. Мальцев В.И. О возможности применения показателя функционального обилия для структурных исследований зооценозов // Гидробиологический журнал. 1990. Т. 26, № 1. С. 87–89.
22. Одум У.У. Экология. М. : Мир, 1986. 376 с.
23. Копий В.Г., Бондаренко Л.В. Атлас обитателей псевдолиторали Азово-Черноморского побережья Крыма. Севастополь : ФИЦ ИнБЮМ, 2020. 120 с. doi: 10.21072/978-5-6044865-1-1
24. Болтачева Н.А., Лисицкая Е.В., Подзорова Д.В. Распространение полихет-вселенцев в биотопах северной части Черного моря // Российский журнал биологических инвазий. 2020. № 4. С. 15–33. doi: 10.13140/RG.2.2.20777.52321
25. Rice S.A., Levin L.A. *Streblospio gynobranchiata*, a new spionid polychaete species (Annelida: Polychaeta) from Florida and the Gulf of Mexico with an analysis of phylogenetic relationships within the genus *Streblospio* // Proceedings of the Biological Society of Washington. 1998. Vol. 111 (3). PP. 694–707.
26. Radashevsky V.I., Selifonova Zh.P. Records of *Polydora cornuta* and *Streblospio gynobranchiata* (Annelida, Spionidae) from the Black Sea // Mediterranean Marine Science. 2013. № 14 (2). PP. 261–269. doi: 10.12681/mms.415
27. Selifonova Zh.P., Bartsits L.M. First occurrence of the invasive alien species *Streblospio gynobranchiata* (Rice & Levin, 1998) and *Polydora cornuta* Bosc, 1802 (Polychaeta: Spionidae) on the coast of Abkhazia (Sukhum Bay, Black Sea) // Ecologica Montenegrina. 2018. Vol. 18. PP. 129–132. doi: 10.37828/em.2018.18.13
28. Болтачева Н.А., Лисицкая Е.В. Полихеты юго-западной части Азовского моря // Экосистемы. 2019. 19. С. 33–141. URL: <http://ekosystems.cfuv.ru/2019>
29. Hegele-Drywa J., Normant M. Feeding ecology of the American crab *Rhithropanopeus harrisii* (Crustacea, Decapoda) in the coastal waters of the Baltic Sea // Oceanologia. 2009. Vol. 51, № 3. PP. 361–375. doi: 10.5697/oc.51-3.361
30. Grintsov V.A., Bondarenko L.V., Timofeev V.A. A new species of the amphipod *Melita* Leach, 1814 (Crustacea: Amphipoda: Melitidae) for the Azov-Black Sea Basin // Russian Journal of Biological Invasions. 2022. № 5(1). PP. 41–54. doi: 10.35885/1996-1499-15-1-41-54
31. Copilaș-Ciocianu Denis, Gavrila Marius Berchi, Levan Mumladze. First survey of shallow-water Amphipoda along the Georgian Black Sea coast reveals new faunistic records and the unexpected Atlantic invader *Melita nitida* // Mediterranean Marine Science. 2020. № 21/2. PP. 460–463. doi: 10.12681/mms.22844
32. Faillettaz R., Desroy N., Fournier J., Costil K. Distribution, associated species and extent of biofouling “reefs” formed by the alien species *Ficopomatus enigmaticus* (Annelida, Polychaeta) in marinas Maud Charles // Estuarine, Coastal and Shelf Science November. 2018. Vol. 212. PP. 164–175. doi: 10.1016/j.ecss.2018.07.007
33. Schwindt E., Iribarne O. The effect of the introduced reef-building polychaete *Ficopomatus enigmaticus* on the benthic species of a SW Atlantic coastal lagoon. Sixth International Polychaete Conference, August 2-7 1998. Curitiba, Brasil.
34. Тимофеев В.А., Симакова У.В., Спиридонов В.А. Первая находка восточной креветки *Palaemon macrodactylus* Rathbun, 1902 (Crustacea Decapoda Palaemonidae) в территориальных водах России в Черноморско-Азовском бассейне // Российский журнал биологических инвазий. 2019. № 1. С. 110–119. URL: http://www.sevin.ru/invasjour/issues/2019_1
35. Newman W.A. On the introduction of an edible oriental shrimp (Caridea, Palaemonidae) to San Francisco Bay // Crustaceana. 1963. № 5. PP. 119–132.

36. Ogawa Y., Kakuda S., Takahashi M. On the shrimp fauna of Kozima Bay in the Seto Inland Sea // Journal of the Faculty of Applied Biological Science, Hiroshima University. 1983. Vol. 22. PP. 235–240.
37. Chicharo M.A., Leitao T., Range P., Gutierrez C., Morales J., Morais P., Chicharo L. Alien species in the Guadiana Estuary (SE–Portugal/SW–Spain): *Black fordia virginica* (Cnidaria, Hydrozoa) and *Palaemon macrodactylus* (Crustacea, Decapoda): potential impacts and mitigation measures // Aquatic Invasions. 2009. № 4. PP. 501–506.
38. Lejeusne C., Saunier A., Petit N., Bégue M., Otani M., Carlton J.T., Rico C., Green A.J. High genetic diversity and absence of founder effects in a worldwide aquatic invader // Scientific Reports. 2014. № 4. P. 5808.
39. Книпович Н.М. Гидрологические исследования в Чёрном море // Труды Азово-Черноморской экспедиции. М. : ЦНИИРХ, 1932. Т. 10. 274 с.
40. Фашук Д.Я., Петренко О.А. Керченский пролив – важнейшая транспортная артерия и рыбопромысловый район Азово-Черноморского бассейна // Юг России: экология, развитие. 2008. № 1. С. 15–22.

References

1. Rikke K, Preisler K, Wasson W, Wolff J, Megan C, Tyrrell D. Invasions of Estuaries vs the Adjacent Open Coast: A Global Perspective. In: Rilov G, Crooks JA. (eds), *Biological Invasions in Marine Ecosystems. Ecological Studies 204*. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag; 2008. PP. 587–617. In Germany. doi: 10.1007/978-3-540-79236-9_33
2. Zalota AK. Chuzherodnyye vidy desyatinogikh rakoobraznykh (Crustacea Decapoda) v moryakh Rossii i sopredel'nykh vodakh: avtoreferat dissertatsii. Moskva, Rossiya; 2017. 24 p. In Russian.
3. Wilcove D.S., Rothstein D., Dubow J., Philips A., Losos E. Assessing the relative importance of habitat destruction, alien species, pollution, over-exploitation, and disease. *BioScience*. 1998; 48: 607–616.
4. Styan CA, McCluskey CF, Sun Y, Kupriyanova EK. Cryptic sympatric species across the Australian range of the global estuarine invader *Ficopomatus enigmaticus* (Fauvel, 1923) (Serpulidae, Annelida). *Aquatic Invasions*. 2017; 12(1):53–65. doi: <https://doi.org/10.3391/ai.2017.12.1.06>
5. Rullier F. Développement du serpulien *Mercierella enigmatica* Fauvel. *Vie et Milieu*. 1955; 6(2): 225–240.
6. Fauvel P. Polychètes sédentaires. Addenda aux Errantes, Archiannélides, Myzostomaires. Faune de France 16. Paris, France: Paul Lechevalier; 1927 494 p. In French.
7. Annenkova N. Polychaetenaus dem Relikt see Palaostom (West-Kaukasus) und den mit ihm verb unden en Flussen. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de l'URSS*. 1929; 6: 138–140. In German.
8. Vinogradov AK., Bogatova YUI., Sinegub IA. Rol' portovisudokhodstva v formirovanii morskikh biot (nepolnosolenyye moray Yevropy). Odessa, Ukraina: Astroprint; 2018. 500 p. In Russian.
9. Kopyi VG., Zaitseva OV., Petrov SA. Features of the biology of the polychete *Ficopomatus enigmaticus* (Fauvel, 1923) from mass settlements in the coastal waters of the Kerch Strait (Black Sea) *Russian Journal of Biological Invasions*. 2022; 5(1):76–90. <https://doi.org/10.35885/1996-1499-15-1-76-90>. In Russian, English Sammary.
10. Luppi T, Spivak E, Anger K. Patterns and processes of *Chasmagnathus granulata* and *Cyrtograpsus angulatus* (Brachyura: Grapsidae) recruitment in Mar Chiquita Coastal Lagoon, Argentina. *Estuar Coast Shelf Science Journal*. 2002; 55: 287–297. doi:10.1006/ECSS.2001.0904
11. Micu D, Micu S. A new type of macrozoobenthic community from the rocky bottoms of the Black Sea. In: *International Workshop on the Black Sea Benthos*. (Istanbul, Turkey 18–23 April, 2004). Turkey; 2004. 75–88.

12. Obenat SM, Pezzani SE. Life Cycle and Population Structure of the Polychaete *Ficopomatus enigmaticus* (Serpulidae) in Mar Chiquita Coastal Lagoon, Argentina. *Estuaries*. 1994; 17(1): 263-270. doi:10.2307/1352574
13. Oprelidel' fauny Chornogo i Azovskogo morey. pod red. F.D. Mordukhay-Boltovskogo Tom 1, 2, 3. Kiyev, Ukraina: Naukova dumka; 1968-1972. In Russian.
14. Greze II. Fauna Ukrainy. Bopkplavy. Vysshiey rakoobraznyye. Tom 26, vypusk 5. Kiyev: Naukova dumka; 1985. 172 p. In Russian.
15. Kiseleva MI Polychaetes (Polychaeta) of the and Black Seas. Apatity, Rossiya: Publishing house of the Kola Science Center of RAS; 2004. 409 p. In Russian, English Sammary.
16. Grintsov V, Sezgin M. Manual for identification of Amphipoda from the Black Sea. Sevastopol, Ukraina: Digit Print; 2011. 151 p.
17. WoRMS Editorial Board: World Register of Marine Species. [Electronic resource]. Available at: <http://www.marinespecies.org> doi: 10.14284/170. (accessed 09.05.2021).
18. Warner GF, Jones AR. Leverage and muscle type in crab chelae (Crustacea: Brachyura). *Journal of Zoology*. 1976; 180(1): 57-68. doi: 10.1111/j.1469-7998.1976.tb04663.x
19. Yamato S. Two species of the genus *Melita* (Crustacea: Amphipoda) from Brackish Waters in Japan. *Publications of the Seto Marine Biological Laboratory*. 1988; 33(1/3): 79-95. urn:doi:10.5134/176148
20. González-Ortegón E, Cuesta JA. An illustrated key to species of *Palaemon* and *Palaemonetes* (Crustace: Decapoda: Caridea) from European waters, including the alien species *Palaemon macrodactylus*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. 2006; 86: 93-102. doi:10.1017/S0025315406012896
21. Mal'tsev VI. Use of a Functional Abundance Index for Structural Study of Zoocoenoses. *Hydrobiological Journal*, 1990; 26(1): 105-106. In Russian, English Sammary.
22. Odum YU. Ekologiya. Moskva: Mir; 1986. 376 p. In Russian.
23. Kopy V.G., Bondarenko L.V. Atlas of the inhabitants of the pseudo-littoral of the Sea of Azov-Black Sea coast of Crimea Sevastopol: FIC InBUM; 2020 p. doi: 10.21072/978-5-6044865-1-1 In Russian, English Sammary.
24. Boltachova NA, Lisitskaya EV, Podzorova DV. Distribution of alien polychaetes in biotopes of the northern part of the Black Sea. *Russian Journal of Biological Invasions*. 2020; 4: 15-33. doi: 10.13140/RG.2.2.20777.52321 In Russian.
25. Rice SA, Levin LA. *Streblospio gynobranchiata*, a new spionid polychaete species (Annelida: Polychaeta) from Florida and the Gulf of Mexico with an analysis of phylogenetic relationships within the genus *Streblospio*. *Proceedings of the Biological Society of Washington*. 1998; 111(3): 694-707.
26. Radashevsky VI, Selifonova ZhP. Records of *Polydora cornuta* and *Streblospio gynobranchiata* (Annelida, Spionidae) from the Black Sea. *Mediterranean Marine Science*. 2013;14(2): 261-269. doi: 10.12681/mms.415
27. Selifonova ZhP, Bartsits LM. First occurrence of the invasive alien species *Streblospio gynobranchiata* (Rice & Levin, 1998) and *Polydora cornuta* Bosc, 1802 (Polychaeta: Spionidae) on the coast of Abkhazia (Sukhum Bay, Black Sea). *Ecologica Montenegrina*. 2018; 18: 129-132. doi: 10.37828/em.2018.18.13
28. Boltachova NA., Lisitskaya EV. Polychaetes of the Southwest of the Sea of Azov. *Ecosistemy*. 2019; 19: 133-141. <http://ekosystems.cfuv.ru/2019>. In Russian, English Sammary.
29. Hegele-Drywa J, Normant M. Feeding ecology of the American crab *Rhithropanopeus harrisi* (Crustacea, Decapoda) in the coastal waters of the Baltic Sea. *Oceanologia*. 2009; 51(3): 361-375. doi:10.5697/oc.51-3.361
30. Grintsov VA, Bondarenko LV, Timofeev VA A new species of the amphipod *Melita* Leach, 1814 (Crustacea: Amphipoda: Melitidae) for the Azov-Black See Basin. *Russian Journal of Biological Invasions*. 2022; 5(1): 41-54. <https://doi.org/10.35885/1996-1499-15-1-41-54> In Russian, English Sammary.
31. Copilaş-Ciocianu D, Berchi GM, Mumladze L. First survey of shallow-water Amphipoda along the Georgian Black Sea coast reveals new faunistic records and the unexpected

- Atlantic invader *Melita nitida*. *Mediterranean Marine Science*. 2020; 21(2): 460-463. <http://dx.doi.org/10.12681/mms.22844>
32. Faillietaz R, Desroy N, Fournier J, Costil K. Distribution, associated species and extent of biofouling “reefs” formed by the alien species *Ficopomatus enigmaticus* (Annelida, Polychaeta) in marinas Maud Charles. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 2018; 212: 164-175. doi:10.1016/j.ecss.2018.07.007
 33. Schwindt E, Iribarne O. Reef of *Ficopomatus enigmaticus* (Polychaeta; Serpulidae) in the Mar Chiquita Coastal Lagoon, Argentina. *Boll. Socio Hist. Nat. Balears*. 1998;41:35-40.
 34. Timofeev VA, Simakova UV, Spiridonov VA. First record of the oriental prawn *Palaemon macrodactylus* (Crustacea Decapoda Palaemonidae) in the territorial waters of Russia in the Black Sea – Azov Basin. *Russian Journal of Biological Invasions*. 2019;1:110-119. http://www.sevin.ru/invasjour/issues/2019_1. In Russian, English Summary.
 35. Newman WA. On the introduction of an edible oriental shrimp (Caridea, Palaemonidae) to San Francisco Bay. *Crustaceana*. 1963;5:119-132.
 36. Ogawa Y, Kakuda S, Takahashi M. On the shrimp fauna of Kozima Bay in the Seto Inland Sea. *Journal of the Faculty of Applied Biological Science, Hiroshima University*. 1983;22:235-240.
 37. Chicharo MA., Leitao T, Range P, Gutierrez C, Morales J, Morais P, Chicharo L. Alien species in the Guadiana Estuary (SE–Portugal/SW–Spain): *Black fordia virginica* (Cnidaria, Hydrozoa) and *Palaemon macrodactylus* (Crustacea, Decapoda): potential impacts and mitigation measures. *Aquatic Invasions*. 2009;4:501-506.
 38. Lejeune C., Saunier A., Petit N., Béguer M., Otani M, Carlton JT, Rico C, Green AJ. High genetic diversity and absence of founder effects in a worldwide aquatic invader. *Scientific Reports*. 2014;4:5808.
 39. Knipovich NM. Gidrobiologicheskiye issledovaniya v Chernom more. Trudy Azovo-Chernomorskoy Ekspeditsii. Tom 10. Moskva, Rossiya: Tsentral'nyy Nauchno-issledovatel'skiy institut rybnogo khozyaystva; 1932. 272 p. In Russian.
 40. Faschuk DY., Petrenko OA. Kerch strait – the major transport artery and a fishing area of the Azov-Black Sea pool. *South of Russia: ecology, development*. 2008;3(1):16-24. In Russian, English Summary.

Информация об авторах:

Копий Вера Георгиевна – канд. биол. наук, с.н.с. отдела экологии бентоса, Федеральный исследовательский центр «Институт биологии южных морей имени А.О. Ковалевского РАН» (Севастополь, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-4777-3409>

E-mail: verakopiy@gmail.com

Тимофеев Виталий Анатольевич – канд. биол. наук, с.н.с. отдела экологии бентоса, Федеральный исследовательский центр «Институт биологии южных морей имени А.О. Ковалевского РАН» (Севастополь, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-1112-7141>

E-mail: tamplier74@mail.ru

Бондаренко Людмила Васильевна – м.н.с. отдела экологии бентоса, Федеральный исследовательский центр «Институт биологии южных морей имени А.О. Ковалевского РАН» (Севастополь, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-4755-2593>

E-mail: bondarenko.luda@gmail.com

Подзорова Дарина Васильевна – м.н.с. отдела экологии бентоса, Федеральный исследовательский центр «Институт биологии южных морей имени А.О. Ковалевского РАН» (Севастополь, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-2001-9097>

E-mail: d.podzorova91@yandex.ru

Гринцов Владимир Андреевич – канд. биол. наук, с.н.с. отдела экологии бентоса, Федеральный исследовательский центр «Институт биологии южных морей имени А.О. Ковалевского РАН» (Севастополь, Россия).
ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-9003-3054>
E-mail: vgrintsov@gmail.com

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Information about the authors:

Vera G. Kopyi, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Department of benthos ecology Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas, Russian Academy of Sciences (IBSS) (Sevastopol, Russian Federation).
ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-4777-3409>
E-mail: verakopyi@gmail.com

Vitaliy A. Timofeev, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Department of benthos ecology Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas, Russian Academy of Sciences (IBSS) (Sevastopol, Russian Federation).
ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-1112-7141>
E-mail: tamplier74@mail.ru

Ludmila V. Bondarenko, junior researcher, Department of benthos ecology Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas, Russian Academy of Sciences (IBSS) (Sevastopol, Russian Federation).
ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-4755-2593>
E-mail: bondarenko.luda@gmail.com

Darina V. Podzorova, junior researcher, Department of benthos ecology Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas, Russian Academy of Sciences (IBSS) (Sevastopol, Russian Federation).
ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-2001-9097>
E-mail: d.podzorova91@yandex.ru

Vladimir A. Grintsov, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Department of benthos ecology Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas, Russian Academy of Sciences (IBSS) (Sevastopol, Russian Federation).
ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-9003-3054>
E-mail: vgrintsov@gmail.com

The Authors declare no conflict of interest.

*Статья поступила в редакцию 29.04.2022;
одобрена после рецензирования 26.09.2022; принята к публикации 02.08.2023.*

*The article was submitted 29.04.2022;
approved after reviewing 26.09.2022; accepted for publication 02.08.2023.*

Научная статья
УДК 594.3-113(262.5)
doi: 10.17223/19988591/61/6

Интенсивность питания самок и самцов рапаны *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) (Gastropoda, Muricidae) в Чёрном море

Анна Васильевна Пиркова¹, Людмила Владимировна Ладыгина²,
Сергей Вячеславович Щуров³

^{1, 2, 3} ФИЦ «Институт биологии южных морей имени А.О. Ковалевского РАН»,
Севастополь, Россия

¹ <https://orcid.org/0000-0002-7047-7010>, avpirkova@mail.ru

² <https://orcid.org/0000-0003-4617-093X>, lvladygina@yandex.ru

³ <https://orcid.org/0000-0002-8913-2637>, skrimea@mail.ru

Аннотация. Рапана *Rapana venosa* – хищный брюхоногий моллюск, вселец в Чёрное море, питается двустворчатыми моллюсками, но основным пищевым объектом являются мидии. В течение года изучали рационы самок и самцов рапаны высотой раковины ≈ 60 мм и общим весом ≈ 50 г в условиях, максимально приближенных к природным. Интенсивность питания возрастала по мере увеличения температуры воды и достигала максимальных значений в конце июня – середине августа при температуре 23,5–26,8°C. Максимальная интенсивность питания самок отмечена в период отложения кладок, начиная с 29 июня по 24 августа 2020 г. Рационы обеих полов были минимальными при температуре воды около 10°C. Перерывы потребления пищи были отмечены в зимний период: от 7 до 14 сут – у самок и от 14 до 30 сут – у самцов. Показано, что среднесуточные рационы самок достоверно выше, чем у самцов и составили соответственно 0,3784 и 0,2750 г·экз.⁻¹·сут⁻¹.

Ключевые слова: рапана *Rapana venosa*, самки, самцы, интенсивность питания, Чёрное море

Источник финансирования: работа выполнена в рамках государственного задания ФИЦ ИнБЮМ по теме «Исследование механизмов управления продукционными процессами в биотехнологических комплексах с целью разработки научных основ получения биологически активных веществ и технических продуктов морского генезиса», № гос. регистрации 121030300149-0.

Благодарности: авторы выражают благодарность директору ООО НИО «Марикультура» В.Д. Шенявскому за предоставленную возможность проведения эксперимента.

Для цитирования: Пиркова А.В., Ладыгина Л.В., Щуров С.В. Интенсивность питания самок и самцов рапаны *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) (Gastropoda, Muricidae) в Чёрном море // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2023. № 61. С. 134–150. doi: 10.17223/19988591/61/6

Original article

doi: 10.17223/19988591/61/6

Feeding Intensity of females and males of the veined rapa whelk *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) (Gastropoda, Muricidae) in the Black Sea

Anna V. Pirkova¹, Ludmila V. Ladygina², Sergey V. Shchurov³

^{1, 2, 3} A.O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS,
Sevastopol, Russian Federation

¹ <https://orcid.org/0000-0002-7047-7010>, avpirkova@mail.ru

² <https://orcid.org/0000-0003-4617-093X>, lvladygina@yandex.ru

³ <https://orcid.org/0000-0002-8913-2637>, skrimea@mail.ru

Summary. The veined rapa whelk *Rapana venosa*, a predatory gastropod living in a wide range of salinities from 15 to 32‰ is indigenous to the coastal waters of China, Korea and Japan and is an invasive species in the Black Sea. This invasion has led to structural alterations in bivalve communities, which have changed the species dominance and ratio (Ivanov, 1961; Chukhchin, 1984; Zolotarev, Terentyev, 2012; Skolka, Preda, 2010), and was one of the reasons for the stocks of commercial bivalves – mussels and oysters – to decrease (Chukhchin, 1984; Ivanov, 1968; Chukhchin 1961b; Snigirov et al., 2013). *R. venosa* feeds on bivalves, and the mussel *Mytilus galloprovincialis* is its main food.

The purpose of this work was to determine the rations of females and males of the gastropod *R. venosa* throughout the year as a function of the sea water temperature.

The animals with the shell height of ≈ 60 mm and total weight of ≈ 50 g collected in March 2020 at a depth of 9–12 m under a mussel-and-oyster farm (outer roadstead of the Sevastopol Bay, $44^{\circ}37'$ and $13.4''$ N; $33^{\circ}30'$ and $13.6''$ E) were kept in a plastic cage at a depth of 2.5 m. The cage was divided into two compartments (for females and males) sheathed with a plastic mesh on top. The sex determination carried out at the beginning of the experiment, when observing the rapa whelk copulation, was confirmed at the end of the experiment by examining gonadal smears under a microscope (See Fig. 1, Fig. 5).

The mollusks were amply fed, and the food, which was live mussels grown on the mussel-and-oyster farm, was replenished as needed. To determine the daily rations of *R. venosa*, correlations between the weight of soft tissues of mussels and the shell length were found in the form of the power-law equations (See Table 1).

In the experiment, *R. venosa* individuals applied several methods of attacking mussels: smothering by pressing the valves with the foot, periodically weakening the pressing force until the valves opened; excreting a biotoxin near the prey, causing paralysis of the mussel adductor muscle; pressing a mussel with the foot to the edge of their shells, breaking off a piece of the mussel valve and violating the mussel shell integrity. The proportion of the damaged mussel shells was about 17% over the study period. The rest of the mussel shells were opened without damage to the shell. Whatever the attack method was performed, the gastropod ate out mussel's soft tissues after the mussel slightly opened its valves.

During the study period, the daily rations of females and males varied, respectively, in the ranges 0–1.0390 and 0–0.9012 g.ind.⁻¹.day⁻¹ (See Fig. 2). Breaks in the food intake were noted in winter, from 7 to 14 days for females, and from 14 to 30 days for males. The feeding intensity rose with the increase of water temperature and reached its highest in the late June till mid-August at a temperature of 23.5–26.8 °C. The maximum feeding intensity of females was noted during the laying of egg capsules, from June to August. The food intake was uneven, being related to the feeding rhythms.

The feeding intensities of *R. venosa* females (See Fig. 3) and males (See Fig. 4) were fitted with third-order polynomials as a function of water temperature in the sea.

The mean values of the linear or weight characteristics of females and males at the beginning and end of the experiment did not differ significantly. It was established that the average daily rations of females are significantly higher than those of males. The calculated average daily ration of females with a shell height of 63.9 mm and a total weight of 45.97 g was $0.3784 \text{ g} \cdot \text{ind.}^{-1} \cdot \text{day}^{-1}$, or 0.82% of their total weight. For males with a shell height of 61.2 mm and a total weight of 47.1 g, the calculated average daily ration was $0.2750 \text{ g} \cdot \text{ind.}^{-1} \cdot \text{day}^{-1}$, or 0.67% of the total weight.

One *R. venosa* female consumed 100.28 g of mussel soft tissues per year, or 45 commercial-size mussels ($L = 50 \text{ mm}$; mean soft tissue weight = 2.21 g), which is 2.0 times the total weight of the gastropod female. One *R. venosa* male consumed 72.88 g of soft tissues of mussels (or about 33 specimens) per year, which is 1.5 times its total weight.

The data obtained are necessary to study the population structure of *R. venosa* and assess the impact of this predatory gastropod on the local populations of the mussel *M. galloprovincialis* in the Black Sea. The analysis of the feeding intensity data shows that ecological damage from the predator will be noticeable for a mussel population with the density of $500 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ (or $50 \text{ ind.} \cdot \text{m}^{-2}$; mean shell length = 50 mm) if the rapa whelk density in this area is $25 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$. The mussel biomass will then have decreased by 50% over the year. The mussel settlement density can be restored within 2–3 years. It is known that the largest number of larvae enters the pelagial from the mussel biocenosis because *M. galloprovincialis* has very high fecundity and its spawning periods are extended in time (Kiseleva, 1981). The soft-bottom (silty) habitat of this mussel is limited by the depth range from 30–40 m to 50–60 m and its rocky shore habitat extends to a depth of 30 m (Zaika, 1998). *R. venosa* inhabits mainly sandy-shell and shelly seabeds to a depth of 26–30 m (Chukhchin, 1984; Bondarev, 2016; Danilov et al., 2018). Consequently, the range of the mussel *M. galloprovincialis* only partially overlaps with the range of *R. venosa* in contrast to the range of the oyster *Ostrea edulis* which exhibits full overlap with that of the rapa whelk (Chukhchin, 1961b). Mussel farms in the Black Sea are also an important source of larvae. In the last decade, the annual production of mussels in Russia amounted to about 200 tons (Kholodov et al., 2017). On farm collectors, mussels grow to a commercial size within 1.5–2 years. During this period, they can spawn 3–4 times since they become sexually mature in the first year of life. Hence, the experimental results on the feeding intensity of *R. venosa* and the analysis of the benthos state monitoring results do not confirm the hypothesis about ecological threat to the population of mussels in the Black Sea.

Key words: *Rapana venosa*, females, males, feeding intensity, the Black Sea
The paper contains 5 Figures, 1 Table, and 35 References.

Fundings: The work has received financial support within the governmental research assignment “Study of Control Mechanisms of Production Processes in Biotechnological Systems for Developing Scientific Foundations for the Production of Biologically Active Materials and Technical Products of Marine Genesis” for IBSS RAS, State Registration Number 121030300149-0.

Acknowledgments: The authors are grateful to Vladislav D. Shenyavsky, Director of Research Organization LLC Marikultura, for the opportunity to conduct the experiment.

For citation: Pirkova AV, Ladygina LV, Shchurov SV. Feeding Intensity of females and males of the veined rapa whelk *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) (Gastropoda, Muricidae) in the Black Sea. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya* = Tomsk State University Journal of Biology. 2023;61:134–150. doi: 10.17223/19988591/61/6

Введение

Рапана *Rapana venosa* – хищный морской брюхоногий моллюск, обитающий в прибрежных водах Китая, Кореи и Японии в широком диапазоне солёности: от 15 до 32‰ [1–3] – вселенец в Чёрное море. Впервые обнаружен в Новороссийской бухте в 1947 г. [4]. В течение двух десятилетий распространился по всему морю, кроме наиболее опреснённых участков северо-западной части [5]. Обладая высокой репродуктивной способностью и быстрым темпом роста [6, 7], через 20 лет после вселения в Чёрное море рапана в некоторых районах достигала значительной биомассы [8] и стала частью донного биоценоза [9]. Вселение рапаны привело к структурным изменениям в сообществах двустворчатых моллюсков: изменилось доминирование и соотношение видов [1, 2, 9, 10], что явилось одной из причин уменьшения запасов коммерческих двустворчатых моллюсков – мидий и устриц [2, 7, 11, 12].

Известно, что *R. venosa* проявляет видовую и размерную избирательность к пищевым объектам [2, 13–15]. Помимо мидии *Mytilus galloprovincialis* (Lamarck, 1819) и устрицы *Ostrea edulis* (Linne, 1758) рапаны питаются и другими двустворчатыми моллюсками: *Cardium*, *Pecten*, *Tapes* и *Venus* [8, 16–19]. Избирательное нападение рапаны на другие виды двустворчатых моллюсков, кроме мидий, может играть важную роль в регулировании численности их популяций и изменении структуры донных сообществ моллюсков [15]. Истощив запасы пищевых объектов в одном месте, рапаны перемещаются в другие места, совершая миграции на значительные расстояния [11]. Летом рапаны концентрируются на небольших глубинах, зимой уходят глубже [2]. Интенсивность питания рапаны *R. venosa* в значительной степени зависит от размеров моллюска и температуры воды; в зимний период при низкой температуре воды интенсивность питания моллюсков резко снижается [2]. Наиболее активно моллюски питаются в летний период [8, 14]. Экспериментально показано, что с повышением температуры воды до 22°C потребление пищи моллюсками разных размеров увеличивалось [20, 21]. Однако в литературе нет сведений об интенсивности питания рапан разного пола.

R. venosa – раздельнополый моллюск. Размножается в июле–сентябре, что соответствует температурному диапазону от 19 до 25°C [2, 5]. Спаривание особей в природных условиях в массовом количестве происходит в апреле–июле [2, 5, 8]. Соотношение полов равное во всех возрастных группах [2, 12, 22, 23]. По данным других авторов, в юго-восточной части Чёрного моря [24, 25] и у берегов Крыма [16, 17] в популяциях преобладали самцы.

Потенциальное воздействие рапаны на коммерчески ценные запасы двустворчатых моллюсков и на изменение биоразнообразия бентосных сообществ вызывает серьезную озабоченность [26]. Поэтому рапану *R. venosa* относят к опасным чужеродным видам, изучению биологии которых следует уделять первоочередное внимание [15, 27].

Цель настоящей работы – определить рационы самок и самцов рапаны *R. venosa* в течение года в зависимости от температуры воды в море. Эти данные необходимы при изучении популяционной структуры рапаны и оценки влияния хищного брюхоногого моллюска на локальные поселения мидии *M. galloprovincialis* в Чёрном море.

Материалы и методики исследования

Интенсивность питания *R. venosa* изучали в течение года, начиная с 18.05.2020 г. по 18.05.2021 г. Материалом послужили 20 экз. половозрелых особей. Из них 10 экз. самок высотой раковины от $63,88 \pm 5,76$ до $63,92 \pm 4,46$ мм и общим весом от $39,94 \pm 9,74$ до $51,99 \pm 10,00$ г соответственно в начале и в конце опыта; 10 экз. самцов высотой раковины от $59,18 \pm 6,68$ до $63,21 \pm 7,32$ мм и общим весом от $45,46 \pm 21,63$ до $48,67 \pm 28,95$ г соответственно в начале и в конце опыта. Дифференциация моллюсков по половым признакам была проведена в марте–апреле при наблюдении за копуляцией в лабораторных условиях, когда самцов можно отличить от самок по наличию «penis» (рис. 1).



Рис. 1. Копуляция *Rapana venosa* (стрелкой обозначен penis)
[Fig. 1. Copulation of *Rapana venosa* (the arrow indicates the penis)]

После окончания опыта моллюсков вскрыли; принадлежность к определённому полу проверяли, просматривая мазок гонад под микроскопом «Альтами БИО 1» (цифровая камера «USB 3.0–3 Мпикс»). У самок гонады терракотового цвета, на мазке гонад видны ооциты, у самцов – жёлтого цвета, на мазке гонад – сперматоциты.

Рапаны были собраны водолазным методом в марте 2020 г. на глубине 9–12 м под мидийно-устричной фермой (внешний рейд Севастопольской бухты: 44°37'13.4"N; 33°30'13.6"E). В дальнейшем их содержали в пластмассовом садке, подвешенном в море у причальной стенки (для защиты от воздействия волн) на глубине 2,5 м. Садок был разделён на два отсека (для самок и самцов) сверху обшитый делью для предотвращения выползания моллюсков.

Температура воды в море изменялась в пределах от 8,5°C (01.03.2021 г.) до 26,8°C (06.07.2020 г.). В расчётах были использованы средние значения температуры воды за период между смежными наблюдениями.

В качестве корма для рапаны послужили живые мидии, выращенные на мидийно-устричной ферме. Корм подавали в избытке, учитывая количество потребленных мидий и измеряя длину пустых раковин. Высоту раковин рапаны (Н, мм – расстояние от вершины до сифонального канала) и длину раковины мидий измеряли цифровым штангенциркулем (ШЦ-1 «Зубр»), с точностью до 0,01 мм; вес моллюсков – на электронных весах ОНАУС, с точностью до 0,01 г.

Рацион рапан (или абсолютная интенсивность питания: I , г·экз.⁻¹·сут⁻¹) определяли как количество потреблённой пищи ($W_{м.тк.}$, г) одним экземпляром моллюска за сутки [2]:

$$I = \frac{(W_{м.тк.}) \cdot n(\text{экз.мидий})}{n(\text{экз.рапан}) \cdot t(\text{сут})}. \quad (1)$$

Для определения суточных рационов рапаны были рассчитаны формулы зависимостей веса мягких тканей мидий от длины раковины и представлены степенными уравнениями: $W_{м.тк.} = a \cdot L^b$, где: a – коэффициент пропорциональности; b – показатель степени; L , мм – диапазон размеров мидий, используемых для корма рапаны. Вес мягких тканей мидий ($W_{м.тк.}$, г) определяли согласно методике [28] (таблица).

Параметры зависимости массы мягких тканей мидий от длины раковины
[Parameters of dependence of the mussels' soft tissues mass on the shell length]

Дата [Date]	Min-max размеры мидий, L , мм [Min-max mussel size, L , mm]	Средняя длина, L , мм [Mean length, L , mm]	Средняя масса мягких тканей, W , г [Mean soft tissue weight, W , g]	a	b	R^{2*}
2020 г.						
Май	33,2–81,5	50,1 ± 3,87	2,30 ± 0,53	0,00007	2,6240	0,9565
Июнь	29,5–79,9	45,2 ± 3,56	1,96 ± 0,47	0,00009	2,5652	0,9259
Июль	19,2–60,1	42,0 ± 2,52	1,78 ± 0,28	0,00002	2,9838	0,9477
Август	25,8–54,9	42,8 ± 2,02	1,86 ± 0,22	0,00009	2,6167	0,9547
Сентябрь	29,3–62,7	47,8 ± 1,69	2,61 ± 0,24	0,00006	2,7345	0,9125
Октябрь	24,4–60,3	45,4 ± 2,71	2,16 ± 0,30	0,00006	2,7387	0,9401
Ноябрь	23,0–65,5	48,1 ± 2,79	2,97 ± 0,42	0,00003	2,9091	0,9495

Дата [Date]	Min-max размеры мидий, L , мм [Min-max mussel size, L , mm]	Средняя длина, L , мм [Mean length, L , mm]	Средняя масса мягких тканей, W , г [Mean soft tissue weight, W , g]	a	b	R^2*
Декабрь	26,7–63,7	43,1 ± 2,81	1,83 ± 0,34	0,00001	3,1138	0,9536
2021 г.						
Январь	18,0–64,5	44,4 ± 2,94	2,18 ± 0,31	0,00002	2,9843	0,9691
Февраль	18,9–81,9	49,1 ± 5,46	3,07 ± 0,66	0,00003	2,8651	0,9893
Март	24,6–74,5	50,6 ± 3,15	3,35 ± 0,52	0,00001	3,0748	0,9753
Апрель	28,8–72,8	52,2 ± 4,18	2,82 ± 0,55	0,00002	2,9659	0,9622
Май	27,5–75,4	53,1 ± 4,16	2,91 ± 0,55	0,00004	2,7611	0,9280

* R^2 – коэффициент детерминации [the determination coefficient].

Оценку достоверности различий абсолютной интенсивности питания самок и самцов рапаны проводили по средней разности вариантов (критерий Стьюдента) [29]. Ошибку средней разности определяли по формуле

$$md = \sqrt{\frac{1}{n-1} \left(\frac{\sum d^2}{n} - \bar{d}^2 \right)}, \quad (2)$$

где d – разность между соответствующими вариантами парных наблюдений; $\left(\bar{d} \right) = \frac{\sum d}{n}$ – средняя разность; n – общее число наблюдений.

Средние значения и доверительные интервалы линейных параметров моллюсков, а также аппроксимации зависимостей суточного рациона рапаны от температуры воды в море и зависимостей веса мягких тканей мидий от длины раковины выполнены в программе Excel и представлены в виде уравнений.

Результаты исследования и обсуждение

При нападении на жертву взрослые рапаны раскрывают створки двустворчатых моллюсков мышечной силой ноги и в щель вводят биотоксин, парализующий замыкательные мышцы [2]. В эксперименте рапаны применяли несколько способов нападения: ногой сжимали створки мидий, периодически послабляя силу сдавливания, пока мидия не открывалась; выделяли биотоксин вблизи жертвы, вызывая паралич замыкательных мышц мидий; ногой прижимали мидию к краю своей раковины, отламывая кусок створки, нарушая её целостность. За период исследования доля повреждённых раковин мидий составила около 17%. Остальные мидии были вскрыты без повреждения раковин. При всех способах нападения мидии приоткрывали створки и рапана выедала мягкие ткани.

За период исследования суточные рационы самок и самцов составили соответственно от 0 до 1,0390 г·экз.⁻¹·сут⁻¹ и от 0 до 0,9012 г·экз.⁻¹·сут⁻¹ (рис. 2). Интенсивность питания обоих полов прибли-

жалась к нулевым значениям при температуре воды около 10°C. Причем перерывы в потреблении пищи у самок были от 7 до 14 сут соответственно 21–28 декабря и с 15 февраля до 1 марта; у самцов – от 14 до 30 сут соответственно 11–25 января и с 1 февраля до 1 марта. Вероятно, источником энергии для их жизнедеятельности служат запасные питательные вещества [2].

Интенсивность питания рапаны возрастала по мере увеличения температуры воды и достигала максимальных значений в конце июня–середине августа при температуре 23,5–26,8°C. Потребление пищи было неравномерным. Так, суточные рационы даже при близких значениях температуры воды: 24,7 и 24,2°C (данные за 14 сентября и 21 сентября) составили соответственно 0,5806 и 0,2272 г·экз.⁻¹·сут⁻¹ для самок и 0,5572 и 0,2130 г·экз.⁻¹·сут⁻¹ для самцов, что связано с ритмами питания. Известно, что рапана питается с перерывами. После нападения на жертву наступает перерыв в питании в несколько дней [2].

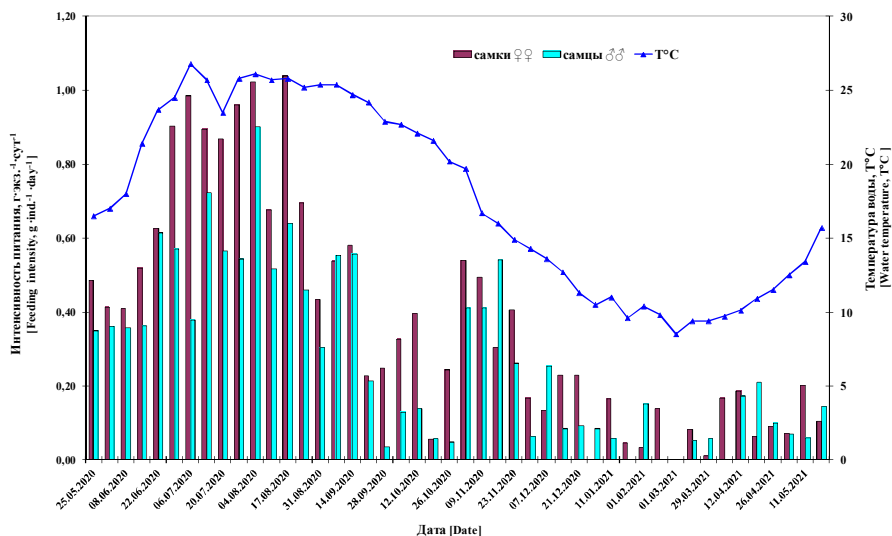


Рис. 2. Интенсивность питания самок и самцов рапаны *Rapana venosa* при разной температуре воды в море

[Fig. 2. Feeding intensity of females and males of *Rapana venosa* at different water temperature in the sea]

Максимальная интенсивность питания самок отмечена в период отложения кладок, начиная с 29 июня по 24 августа 2020 г. Аналогичные сроки размножения указаны для рапаны, обитающей в юго-восточной части Чёрного моря [24] и у западного побережья Кореи [22].

Средние значения суточных рационов самок и самцов рапаны, определённые за период исследования, соответственно равны $(\bar{a})_{\text{♀♀}} = 0,3784 \text{ г·экз.}^{-1} \cdot \text{сут}^{-1}$ и $(\bar{a})_{\text{♂♂}} = 0,2750 \text{ г·экз.}^{-1} \cdot \text{сут}^{-1}$; разница составила $0,1034 \text{ г·экз.}^{-1} \cdot \text{сут}^{-1}$. При этом ошибка средней разности равна

$$md = \sqrt{\frac{1}{45} \left(\frac{1,575999}{46} - (0,1034)^2 \right)} = \sqrt{0,00052392} = 0,0229.$$

Отсюда

$$t_{\phi} = \frac{0,1034}{0,0229} = 4,52. \text{ Для } P = 0,05 \text{ и } k = 46 - 1 = 45; t_{st} = 2,02.$$

Поскольку $t_{st} = 2,01 < t_{\phi} = 4,52$, среднесуточный рацион самок рапаны достоверно выше, чем самцов.

Зависимости интенсивности питания самок (рис. 3) и самцов (рис. 4) рапаны от температуры воды в море описываются уравнениями полинома третьей степени. Средние значения линейных и весовых характеристик самок и самцов соответственно в начале и в конце опыта достоверно не отличались. Расчетный среднесуточный рацион самок высотой раковины 63,9 мм и общим весом 45,97 г составил $0,3784 \text{ г} \cdot \text{экз.}^{-1} \cdot \text{сут}^{-1}$, или 0,82% от их общего веса. У самцов высотой раковины 61,2 мм и общим весом 47,1 г расчетный среднесуточный рацион составил $0,2750 \text{ г} \cdot \text{экз.}^{-1} \cdot \text{сут}^{-1}$, или 0,67% от общего веса. Одна самка рапаны потребила за год 100,28 г мягких тканей мидий, или 45 экз. моллюсков товарного размера ($L = 50 \text{ мм}$; среднее значение веса мягких тканей – 2,21 г), что в 2,0 раза превышает общий вес самки рапаны. Один самец рапаны потребила за год 72,88 г мягких тканей мидий (или примерно 33 экз.), что в 1,5 раза превышает его общий вес.

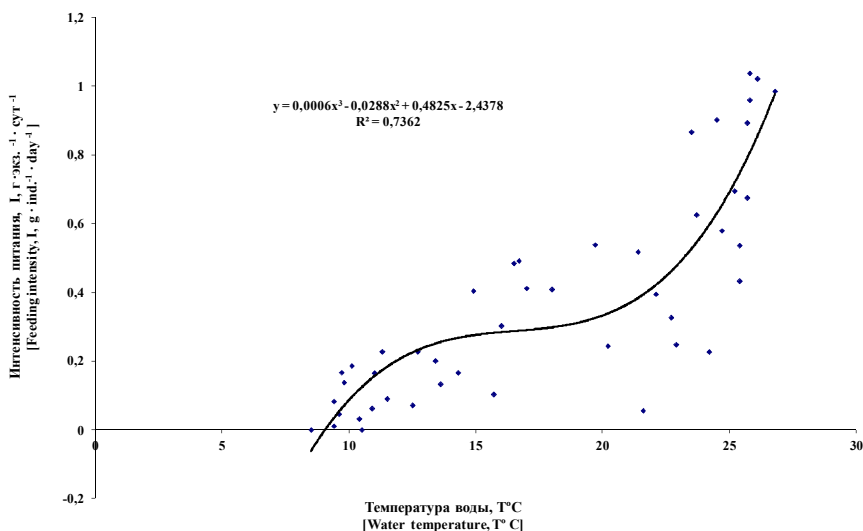


Рис. 3. Зависимость интенсивности питания самок рапаны *Rapana venosa* от температуры воды в море

[Fig. 3. Dependence of feeding intensity of *Rapana venosa* females on sea water temperature]

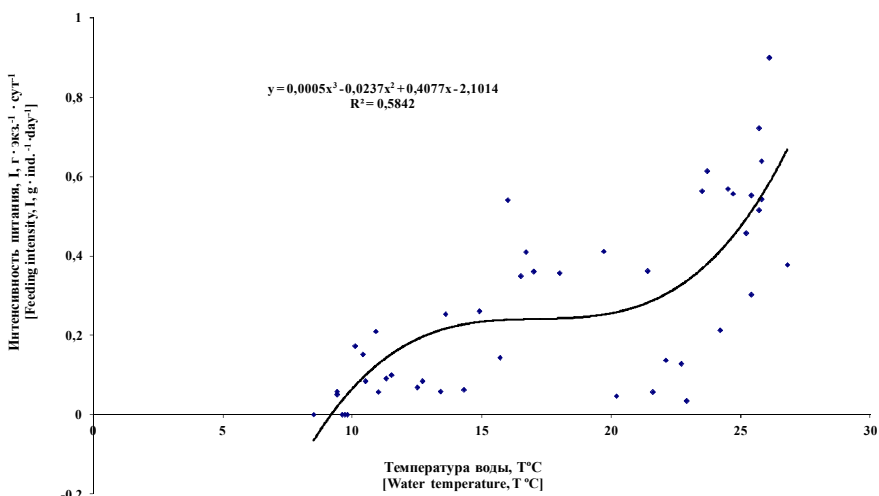


Рис. 4. Зависимость интенсивности питания самцов рапаны *Rapana venosa* от температуры воды в море

[Fig. 4. Dependence of feeding intensity of *Rapana venosa* males on sea water temperature]

Исследованием под микроскопом мазков гонад рапаны была подтверждена дифференциация пола моллюсков, проведённая в начале опыта при наблюдении за копуляцией (рис. 5).

Например, согласно данным, полученным в эксперименте в течение года, расчётный средний рацион самок и самцов рапаны высотой раковины около 60 мм и общим весом около 50 г соответственно равен $0,3784$ и $0,2750 \text{ г} \cdot \text{экз.}^{-1} \cdot \text{сут.}^{-1}$. При экспериментальном изучении рационов рапаны из Керченского пролива были получены близкие значения: моллюски размерами 60–70 мм потребляли $0,37 \text{ г} \cdot \text{экз.}^{-1} \cdot \text{сут.}^{-1}$ [20]. Для рапаны из восточного побережья Чёрного моря при исследовании скорости опорожнения желудков, также установлены аналогичные значения рационов: рапаны со средним общим весом 50 г потребляли около $0,30 \text{ г} \cdot \text{экз.}^{-1} \cdot \text{сут.}^{-1}$ мягких тканей мидий [30]. Учитывая вышеизложенное, можно констатировать, что экологический ущерб от хищника будет ощутимым при плотности поселения мидий $500 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$ (или $50 \text{ экз.} \cdot \text{м}^{-2}$; средняя длина раковины 50 мм), если плотность рапаны на этом участке составляет $25 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$. При этом биомасса мидий в течение года уменьшится на 50%. Расчеты показывают, что восстановление плотности поселения мидий может произойти в течение 2–3 лет.

Результаты мониторинга Кавказского побережья и Керченского пролива подтверждают, что негативное влияние рапаны прослеживается лишь на отдельных участках, где она образует высокую плотность поселений [8]. Известно, что в Чёрном море сезонные различия плотности поселений рапаны обусловлены особенностями ее жизненного цикла, которые связаны с сезонными миграциями: летом моллюски концентрируются на небольших

глубинах, а зимой уходят глубже или зарываются в песок [2, 8]. Так, в Керченском проливе наиболее высокая численность – $0,2 \text{ экз.} \cdot \text{м}^{-2}$, и биомасса – $30 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$, наблюдались в мае–июне, когда моллюски размножаются; в апреле и сентябре их плотность снизилась в 3–4 раза [8].

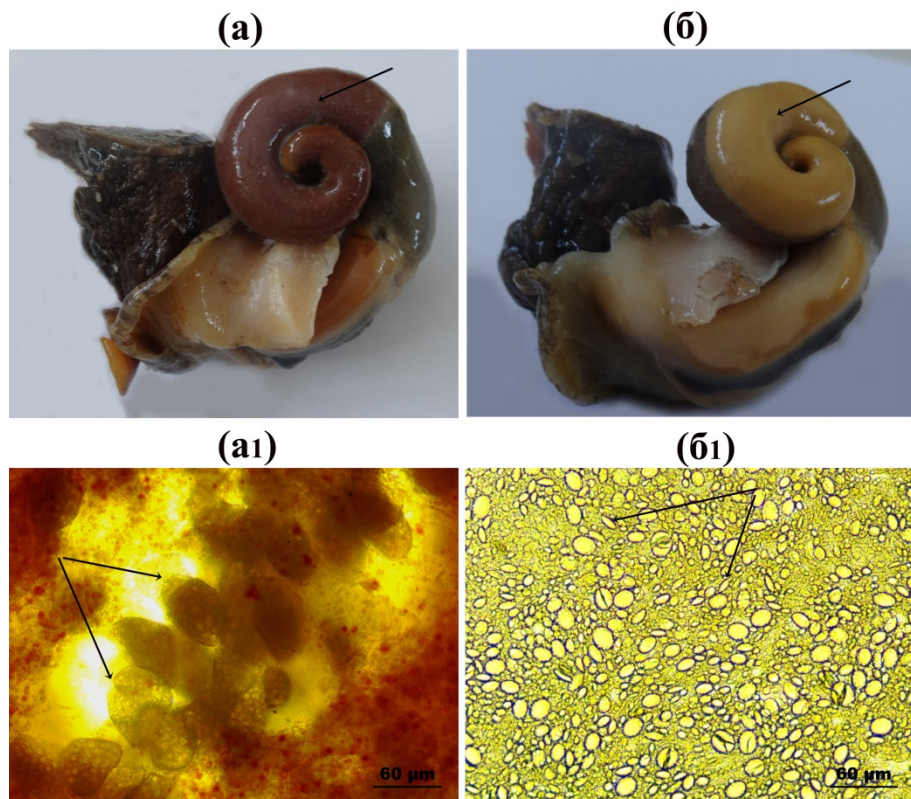


Рис. 5. Дифференциация рапаны *Rapana venosa* по половым признакам: *a* – самка; *б* – самец (стрелкой обозначены гонады); *a1* – мазок гонады самки (стрелкой обозначены ооциты); *б1* – мазок гонады самца (стрелкой обозначены сперматоциты)
[Fig. 5. Differentiation of *Rapana venosa* according to sexual characteristics: (a) female and (b) male (the arrow indicates gonads); *a1* – female gonad smear (the arrow indicates oocytes), *b1* – male gonad smear (the arrow indicates spermatozoa)]

В результате мониторинга состояния бентоса вдоль побережья Крыма (1980–1990-е гг.), было показано, что среднее значение биомассы рапаны на глубинах 10–30 м составило $50 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$, а максимальная биомасса мидии *M. galloprovincialis* была зарегистрирована на глубине 20 м ($\sim 900 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$) [31].

Результаты сезонных исследований в российских прибрежных водах Чёрного моря (НЭС «Акванавт») показали, что увеличение биомассы рапаны с $3 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$ в 2001 г. до $\sim 35\text{--}45 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$ в 2002–2003 гг. привело к сокращению биомассы и численности двусторчатых моллюсков с $470 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$ и $1\,292 \text{ экз.} \cdot \text{м}^{-2}$ в 2002 г. до $35\text{--}45 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$ и $29\text{--}61 \text{ экз.} \cdot \text{м}^{-2}$ в 2003–2004 гг. Одна-

ко в 2004–2005 гг. отсутствие достаточного количества пищи привело к сокращению численности рапаны до фонового уровня ($< 5 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$) [31]. У восточного побережья Крыма в июле 2020 г. наибольшая численность ($1,4 \text{ экз.} \cdot \text{м}^{-2}$) и биомасса ($21,4 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$) рапаны выявлены на песчаных грунтах на глубине до 17 м [17].

В последние годы отмечено снижение запасов рапаны, как следствие коммерческой эксплуатации вида, что является основным способом регулирования их численности. На шельфе Румынии уловы рапаны увеличились от 1,7 т в 2009 г. до 6 504 т в 2016 г. [32]. Турция ежегодно экспортирует на рынки Японии до 800 т рапаны [25]. В Азово-Черноморском бассейне за последние 5 лет объем ежегодной добычи рапаны российскими пользователями увеличился в 2,8 раза (с 1 010,7 т в 2015 г. до 2 831,925 т в 2019 г.) [17].

После добычи крупных особей рапаны и сокращения поселений двустворчатых моллюсков размер взрослых особей уменьшился [18, 25]. Так, в начале 1980-х гг. рапаны достигали половозрелости в возрасте двух лет при средних значениях высоты раковины 58 мм [2]. Через 20 лет средняя длина раковины в период половой зрелости составила около 40 мм [24]. В природных условиях, как указывал В.Д. Чухчин, интенсивность роста рапаны в значительной степени зависит от обеспеченности их пищей [2].

Рапана заселяет в основном песчано-ракушечные и ракушечные грунты до глубины 26–30 м [2, 16, 32]. Полоса иловых мидий ограничивается диапазоном глубин от 30–40 до 50–60 м; скальных – до 30 м [33]. Следовательно, пространственное распределение мидии *M. galloprovincialis* только частично совпадает с пространственным распределением рапаны *R. venosa*, в отличие от устрицы *O. edulis*, где было полное совпадение [11]. Известно, что из биоценоза мидий в пелагиаль поступает наибольшее количество личинок, так как руководящий вид – *M. galloprovincialis* – имеет очень высокую плодовитость, характеризуется растянутыми во времени периодами размножения [34]. Мидийные фермы на Чёрном море также являются важным источником личинок. В последнее десятилетие годовое производство мидий в России составило около 200 т [35]. До товарного размера на коллекторах фермы мидий доращивают в течение 1,5–2 лет. За этот срок они могут отнереститься 3–4 раза, так как половозрелыми мидии становятся в первый год жизни.

Заключение

Экспериментальные результаты по интенсивности питания рапаны и анализ мониторинга состояния бентоса не подтверждают гипотезу об экологической угрозе популяции мидий Чёрного моря, так как пространственное распределение мидии *M. galloprovincialis* только частично совпадает с распределением рапаны *R. venosa*. Интенсивность питания рапаны зависит в основном от температуры воды. Максимальная интенсивность питания самок отмечена в период отложения кладок при температуре воды в море $23,5\text{--}26,8^\circ\text{C}$. Минимальная интенсивность питания моллюсков обе-

их полов отмечена при температуре воды ниже 10°C с перерывами потребления пищи от 7 до 30 сут. Установлено, что среднесуточные рационы самок достоверно выше, чем самцов.

Список источников

1. Иванов А.И., Руденко В.И. Интенсивность питания рапаны (*Rapana thomasiana* Grosse) в зависимости от размеров тела и сезона года // Труды Азово-Черноморского научно-исследовательского института морского рыбного хозяйства и океанологии. 1969. Вып. 26. С. 167–172.
2. Чухчин В.Д. Экология брюхоногих моллюсков Чёрного моря. Киев : Наукова думка, 1984. 176 с.
3. Chandler E.A., McDowell J.R., Graves J.E. Genetically monomorphic invasive populations of the rapa whelk, *Rapana venosa* // Molecular. Ecology. 2008. Vol. 17. PP. 4079–4091. doi: 10.1111/j.1365-294X.2008.03897.x
4. Драпкин Е.И. Новый моллюск в Чёрном море // Природа. 1953. № 9. С. 92–95.
5. Чухчин В.Д. Размножение рапаны (*Rapana bezoar* L.) в Чёрном море // Труды Севастопольской биологической станции / под ред. В.А. Водяницкого. Севастополь, 1961a. Т. XIV. С. 163–168.
6. Chung E.Y., Kim S.Y., Kim Y.G. Reproductive ecology of the purple shell *Rapana venosa* (Gastropoda: Muricidae), with special reference to the reproductive cycle, depositions of egg capsules and hatchings of larvae // Korean J. Malacology. 1993. Vol. 9, № 2. PP. 1–15.
7. Иванов А.И. Изменение численности рапаны в Керченском проливе за 1958–1965 гг. // Гидробиологический журнал. 1968. Т. 4, № 4. С. 46–49.
8. Золотарёв П.Н., Евченко О.В. Некоторые черты биологии и оценка запаса рапаны *Rapana venosa* (Gastropoda: Muricidae) в северо-восточной части Чёрного моря в 1988–1994 гг. // Вопросы рыболовства. 2010. Т. 11, № 3(43). С. 442–452.
9. Золотарев П.Н., Терентьев А.С. Изменения в сообществах макробентоса Гудаутской устричной банки // Океанология. 2012. Т. 52, № 2. С. 251–257.
10. Skolka M., Preda C. Alien invasive species at the Romanian Black sea coast – present and perspectives // Travaux du Muséum National d'Histoire Naturelle “Grigore Antipa”. 2010. № LIII. PP. 443–467
11. Чухчин В.Д. Рапана (*Rapana bezoar* L.) на Гудаутской устричной банке // Труды Севастопольской биологической станции / под ред. В.А. Водяницкого. Севастополь, 1961b. Т. XIX. С. 177–187.
12. Snigirov S., Medinets V., Chichkin V., Sylantyev S. Rapa whelk controls demersal community structure off Zmiinyi Island, Black Sea // Aquatic Invasions. 2013. Vol. 8, № 3. PP. 289–297. doi: 10.3391/ai.2013.8.3.05
13. Чухчин В.Д. Рост рапаны (*Rapana bezoar* L.) в Севастопольской бухте // Труды Севастопольской биологической станции / под ред. В.А. Водяницкого. Севастополь, 1961b. Т. XIX. С. 169–177.
14. Говорин И.А., Куракин А.П. Оценка влияния хищного брюхоногого моллюска *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) на фильтрационный потенциал мидийных поселений // Экологическая безопасность прибрежных, шельфовых зон и комплексное использование ресурсов шельфа. Севастополь, 2011. Вып. 25, т. 1. С. 435–442.
15. Savini D., Occhipinti-Ambrogi A. Consumption rates and prey preference of the invasive gastropod *Rapana venosa* in the Northern Adriatic Sea // Helgoland Marine Research. 2006. Vol. 60. PP. 153–159. doi: 10.1007/s10152-006-0029-4
16. Бондарев И.П. Структура популяций *Rapana venosa* (Gastropoda, Muricidae) Севастопольских бухт (Чёрное море) // Морской биологический журнал. 2016. Т. 1, № 3. С. 14–21. doi: 10.21072/mbj.2016.01.3.02
17. Саенко Е.М., Шаганов В.В. Пространственное распределение и биологические характеристики рапаны в прибрежной зоне юго-восточного побережья Крыма (Чёрное

- море) // Вопросы рыболовства. 2021. Т. 22, № 1. С. 48–63. doi: 10.36038/0234-2774-2021-22-1-48-63
18. Alyakrinskaya I.O. Morphofunctional Properties of Nutrition of Certain Predatory Gastropods // Biology Bulletin. 2002. Vol. 29, № 6. PP. 589–600. doi: 10.1023/A:1021728311595
 19. Kosyan A. Predation mechanisms of *Rapana venosa* (Gastropoda: Muricidae) in different biotopes along the Black Sea coast // Marine Pollution Bulletin. 2016. Vol. 102, № 2. PP. 265–270. doi: 10.1016/j.marpolbul.2015.07.069
 20. Иванов А.И., Руденко В.И. Интенсивность питания рапаны (*Rapana thomasiana* Grosse) в зависимости от размеров тела и сезона года // Труды Азово-Черноморского научно-исследовательского института морского рыбного хозяйства и океанологии. 1969. Вып. 26. С. 167–172.
 21. Mei-Jie Yang, Hao Song, Li-Na Sun, Zheng-Lin Yua, Zhi Hua, Xiao-Long Wang, Jia-Yi Zhue, Tao Zhang. Effect of temperature on the microflora community composition in the digestive tract of the veined rapa whelk (*Rapana venosa*) revealed by 16S rRNA gene sequencing // Biochemistry and Physiology. 2019. Part D 29. PP. 145–153.
 22. Chung E.Y., Kim S.Y., Park K.H., Park G.M. Sexual maturation, spawning and deposition of the egg capsules of the female purple shell, *Rapana venosa* (Gastropoda: Muricidae) // Malacologia. 2002. Vol. 44. PP. 241–257.
 23. Savini D.M., Castellazzi M.F., Ambrogi A.O. The alien mollusk *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846; Gastropoda, Muricidae) in the northern Adriatic Sea: population structure and shell morphology // Chem. Ecol. 2004. Vol. 20. PP. 411–424. doi: 10.1080/02757540310001629242
 24. Sağlam H., Düzgüneş E. Deposition of egg capsule and larval development of *Rapana venosa* (Gastropoda: Muricidae) from the south-eastern Black Sea // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. 2007. Vol. 87. PP. 953–957.
 25. Sağlam H., Düzgüneş E., Ögüt H. Reproductive ecology of the invasive whelk *Rapana venosa* Valenciennes, 1846, in the southeastern Black Sea (Gastropoda: Muricidae) // ICES Journal of Marine Science. 2009. Vol. 66, № 9. PP. 1865–1867. doi: 10.1093/icesjms/fsp184
 26. Mann R., Harding J.M. Invasion of the North American Atlantic coast by a large predatory Asian mollusks // Biological Invasions. 2000. Vol. 2. PP. 7–22.
 27. ICES. Alien species alert: *Rapana venosa* (veined whelk) / eds by R. Mann, A. Occhipinti, J.M. Harding // ICES Cooperative Research Report. 2004. № 264. 14 p.
 28. Алимов А.Ф., Львова А.А., Макарова Г.Е., Солдатова И.Н. Рост и возраст // Методы изучения двусторчатых моллюсков / под ред. Г.Л. Шкорбатова, Я.И. Старобогатова. Л., 1990. С. 121–141.
 29. Лакин Г.Ф. Биометрия : учеб. пособие для биол. спец. вузов. М. : Высшая школа, 1973. 352 с.
 30. Seyhan K., Mazlum E.R., Emiral H., Engin S., Demirhan S. Diel Feeding Periodicity, Gastric emptying, and Estimated daily food consumption of whelk (*Rapana venosa*) in the South Eastern Black Sea Marine Ecosystem // Indian Journal of Marine Sciences. 2003. Vol. 32, № 3. PP. 249–251.
 31. Revkov N., Abaza V., Dumitrache C., Todorova V., Konsulova T., Mickashavidze E., Varshanidze M., Sezgin M., Ozturk Bayram, Chikina M., Kucheruk N.V. State of the Environment of the Black Sea (2001–2006/7) // Black Sea Commission Publications / Istanbul, Turkey. 2008. № 3. PP. 243–291.
 32. Danilov C.-S., Tiganov G., Anton E., Nenciu M.-I., Nita V.N., Cristea. V. *Rapana venosa* – new exploitable resource at the Romanian Black sea coast // Scientific Papers. Series D. Animal Science. 2018. Vol. LXI, № 2. PP. 274–279.
 33. Zaika V.E. Spatial structure of the Black Sea benthic communities: influence of the pelagic processes // Ecosystem Modeling as a Management Tool for the Black Sea. Kluwer Acad. Publ. 1998. Vol. 1. PP. 293–299.
 34. Киселева М.И. Бентос рыхлых грунтов Чёрного моря. Киев : Наукова думка, 1981. 164 с.

35. Холодов В.И., Пиркова А.В., Ладыгина Л.В. Выращивание мидий и устриц в Чёрном море. 2-е изд., доп. Воронеж : Издат-Принт, 2017. 508 с.

References

- Ivanov AI, Rudenko VI. Intensivnost' pitaniya rapany (*Rapana thomasiana* Grosse) v zavisimosti ot razmerov tela i sezona goda [Feeding intensity of the veined rapa whelk (*Rapana thomasiana* Grosse) depending on body size and season]. *Trudy Azovo-Chernomorskogo nauchno-issledovatel'skogo instituta morskogo rybnogo khozyaystva i okeanologii*. 1969; 26: 167-172. In Russian
- Chukhchin VD. Ekologiya bryukhonogih mollyuskov Chernogo morya [Ecology of gastropods of the Black Sea]. Kiev: Naukova Dumka Publ.; 1984. 176 p. In Russian
- Chandler EA, McDowell JR, Graves JE. Genetically monomorphic invasive populations of the rapa whelk, *Rapana venosa*. *Molecular Ecology*. 2008; 17: 4079-4091. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2008.03897.x>
- Drapkin EI. Novyj mollyusk v Chernom more [New mollusk in the Black Sea]. *Priroda*. 1953; 9: 92-95. In Russian
- Chukhchin VD. Razmnozhenie rapany (*Rapana bezoar* L.) v Chernom more [Reproduction of the rapa whelk (*Rapana bezoar* L.) in the Black Sea]. *V sbornike: Trudy Sevastopol'skoj biologicheskoy stancii*. Sevastopol: 1961a. XIV: pp.163-168. In Russian
- Chung EY, Kim SY, Kim YG. Reproductive ecology of the purple shell *Rapana venosa* (Gastropoda: Muricidae), with special reference to the reproductive cycle, depositions of egg capsules and hatchings of larvae. *Korean J. Malacology*. 1993; 9(2): 1-15.
- Ivanov AI. Izmenenie chislennosti rapany v Kerchenskom prolive za 1958–1965 gg. [Changes in the veined rapa whelk abundance in the Kerch Strait in 1958-1965]. *Gidrobiologicheskij zhurnal = Hydrobiological Journal*. 1968; 4(4): 46-49. In Russian
- Zolotarev PN, Yevchenko OV. Nekotorye cherty biologii i ocenka zapasa rapany *Rapana thomassiana* (Gastropoda: Muricidae) v severo-vostochnoj chasti Chernogo morya v 1988–1994 gg. [Some biology features and stock assessment of rapana *Rapana thomassiana* (Gastropoda: Murexidae) in the north-eastern part of the Black Sea in 1988-1994]. *Voprosy rybolovstva = Problems of Fisheries*. 2010; 11(3-43): 442-452. In Russian
- Zolotarev PN., Terent'ev AS. Izmeneniya v soobshchestvakh makrobentosa Gudautskoy ustrichnoy banki. [Changes in macrobenthos communities of Gudauta oyster bank]. *Okeanologiya = Oceanology*. 2012; 52(2): 251-257. In Russian
- Skolka M., Preda C. Alien invasive species at the Romanian Black Sea coast – present and perspectives. *Travaux du Muséum National d'Histoire Naturelle "Grigore Antipa"*. 2010; LIII: 443-467
- Chukhchin VD. Rapana (*Rapana bezoar* L.) na Gudautskoy ustrichnoj banke [Rapana (*Rapana bezoar* L.) on Gudauta oyster bank]. *V sbornike: Trudy Sevastopol'skoj biologicheskoy stancii Sevastopol'*. 1961b; XIX: pp.177-187. In Russian
- Snigirov S, Medinets V, Chichkin V, Sylant'ev S. Rapa whelk controls demersal community structure off Zmiyniy Island, Black Sea. *Aquatic Invasions*. 2013; 8(3): 289-297. doi: <http://dx.doi.org/10.3391/ai.2013.8.3.05>
- Chukhchin VD. Rost rapany (*Rapana bezoar* L.) v Sevastopol'skoj buhte [The growth of the rapa whelk (*Rapana bezoar* L.) in Sevastopol Bay]. *V sbornike: Trudy Sevastopol'skoj biologicheskoy stancii*. Sevastopol': 1961b; XIX: pp.169-177. In Russian
- Govorin IA, Kurakin AP. Ocenka vliyaniya hishchnogo bryuhonogogo mollyuska *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) na fil'tracionnyj potencial midijnyh poselenij [Assessment of the influence of the predatory gastropod *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) on filtration potential of mussel settlements]. *Ekologicheskaya bezopasnost' pribrezhnyh, shelf'ovyh zon i kompleksnoe ispol'zovanie resursov shelf'a*. Sevastopol' = *Environmental safety of coastal and shelf zones and integrated use of shelf resources*. Sevastopol. 2011; 25(1): 435-442. In Russian

15. Savini D, Occhipinti-Ambrogi A. Consumption rates and prey preference of the invasive gastropod *Rapana venosa* in the Northern Adriatic Sea. *Helgoland Marine Research*. 2006; 60:153-159. <https://doi.org/10.1007/s10152-006-0029-4>
16. Bondarev IP. Structure of *Rapana venosa* (Gastropoda, Muricidae) population of Sevastopol bays (the Black Sea). *Marine Biological Journal*. 2016; 1(3):14-21. doi: 10.21072/mbj.2016.01.3.02 In Russian
17. Saenko EM, Shaganov VV. Prostranstvennoe raspredelenie i biologicheskie karakteristiki rapany v pribrezhnoy zone yugo-vostochnogo poberezh'ya Kryma (Chernoe more) [The spatial distribution and biological characteristics of *Rapana* in the coastal zone of the south-eastern Crimea (the Black Sea)]. *Problems of Fisheries*. 2021; 22(1): 48-63. doi: 10.36038/0234-2774-2021-22-1-48-63 In Russian
18. Alyakrinskaya IO. Morphofunctional properties of nutrition of certain predatory gastropods. *Biology Bulletin*. 2002; 29(6):589-600. <http://dx.doi.org/10.1023/A:1021728311595>
19. Kosyan A. Predation mechanisms of *Rapana venosa* (Gastropoda: Muricidae) in different biotopes along the Black Sea coast. *Marine Pollution Bulletin*. 2016; 102(2):265-270. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2015.07.069>
20. Ivanov AI, Rudenko VI. Intensivnost' pitaniya rapany (*Rapana thomasi* Grosse) v zavisimosti ot razmerov tela i sezona goda [Feeding intensity of the veined rapa whelk (*Rapana thomasi* Grosse) as a function of body size and season]. *Trudy Azovo-Chernomorskogo nauchno-issledovatel'skogo instituta morskogo rybnogo khozyaystva i okeanologii*. 1969; 26:167-172. In Russian
21. Mei-Jie Yang, Hao Song, Li-Na Sun, Zheng-Lin Yua, Zhi Hua, Xiao-Long Wang, Jia-Yi Zhue, Tao Zhang. Effect of temperature on the microflora community composition in the digestive tract of the veined rapa whelk (*Rapana venosa*) revealed by 16S rRNA gene sequencing. *Biochemistry and Physiology*. 2019; Part D 29:145-153.
22. Chung EY, Kim SY, Park KH, Park GM. Sexual maturation, spawning and deposition of the egg capsules of the female purple shell, *Rapana venosa* (Gastropoda: Muricidae). *Malacologia*. 2002; 44:241-257.
23. Savini DM, Castellazzi MF, Ambrogi AO. The alien mollusk *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846; Gastropoda, Muricidae) in the northern Adriatic Sea: population structure and shell morphology. *Chemistry and Ecology*. 2004; 20:411-424. <https://doi.org/10.1080/02757540310001629242>
24. Sağlam H, Düzgüneş E. Deposition of egg capsule and larval development of *Rapana venosa* (Gastropoda: Muricidae) from the south-eastern Black Sea. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. 2007; 87:953-957. doi: <https://doi.org/10.1017/S0025315407056330>
25. Sağlam H, Düzgüneş E, Ögüt H. Reproductive ecology of the invasive whelk *Rapana venosa* Valenciennes, 1846, in the southeastern Black Sea (Gastropoda: Muricidae). *ICES Journal of Marine Science*. 2009; 66(9):1865-1867. doi: 10.1093/icesjms/fsp184
26. Mann R, Harding JM. Invasion of the North American Atlantic coast by large predatory Asian mollusks. *Biological Invasions*. 2000; 2:7-22.
27. ICES. Alien species alert: *Rapana venosa* (veined whelk). / In: Mann R., Occhipinti A, Harding J.M. editors. (editors). ICES Cooperative Research Report: 2004; 264. 14 p.
28. Alimov AF, Lvova AA, Makarova G.E, Soldatova IN. Rost i vozrast // Metody izucheniya dvustvorchatykh mollyuskov [Growth and age. // Methods for the study of bivalve mollusks]. Leningrad Publ.; 1990. pp. 121-141. In Russian
29. Lakin GF. Biometriya: Ucheb. posobie dlya biol. spets. vuzov. M.: Vysshaya shkola; 1973. 352 s. In Russian
30. Seyhan K, Mazlum ER, Emirhan H, Engin S, Demirhan S. Diel Feeding Periodicity, Gastric emptying, and Estimated daily food consumption of whelk (*Rapana venosa*) in the South Eastern Black Sea Marine Ecosystem. *Indian Journal of Marine Sciences*. 2003; 32(3):249-251
31. Revkov N, Abaza V, Dumitrache C, Todorova V, Konsulova T, Mickashavidze E, Varshanidze M, Sezgin M, Ozturk Bayram, Chikina M, Kucheruk NV. State of the

- Environment of the Black Sea (2001–2006/7). Black Sea Commission Publ. / Istanbul, Turkey: 2008; 3: 243-291.
32. Danilov CS., Tiganov G, Anton E, Nenciu MI, Nita VN, Cristea V. *Rapana venosa* – new exploitable resource at the Romanian Black sea coast. *Scientific Papers. Series D. Animal Science*. 2018, LXI (2): 274-279.
33. Zaika VE. Spatial structure of the Black Sea benthic communities: influence of the pelagic processes. *Ecosystem Modeling as a Management Tool for the Black Sea*. Kluwer Acad. Publ. 1998; 1: 293-299.
34. Kiseleva MI. Bentos rykhlykh gruntov Chernogo morya. [Benthos of loose soils of the Black Sea]. Kiev: Naukova Dumka. Publ.; 1981. 164 p. In Russian
35. Kholodov VI, Pirkova AV, Ladygina LV. Cultivation of mussels and oysters in the Black Sea. 2nd edition, supplemented. Voronezh: LLC "Izdat Print"; Publ.; 2017. 508 p. In Russian

Информация об авторах:

Пиркова Анна Васильевна – канд. биол. наук, с.н.с. отдела аквакультуры и морской фармакологии, ФИЦ «Институт биологии южных морей имени А.О. Ковалевского РАН» (Севастополь, Россия).

ORCID: 0000-0002-7047-7010.

E-mail: avpirkova@mail.ru

Ладыгина Людмила Владимировна – канд. биол. наук, с.н.с. отдела аквакультуры и морской фармакологии, ФИЦ «Институт биологии южных морей имени А.О. Ковалевского РАН» (Севастополь, Россия).

ORCID: 0000-0003-4617-093X

E-mail: lvladygina@yandex.ru

Щуров Сергей Вячеславович – н.с. отдела аквакультуры и морской фармакологии, ФИЦ «Институт биологии южных морей имени А.О. Ковалевского РАН» (Севастополь, Россия).

ORCID: 0000-0002-8913-2637.

E-mail: skrimea@mail.ru

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Information about the authors:

Anna V. Pirkova, Cand. Sci. (Biol.), Department of Department of Aquaculture and Marine Pharmacology, A.O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS (Sevastopol, Russian Federation).

ORCID: 0000-0002-7047-7010.

E-mail: avpirkova@mail.ru

Ludmila V. Ladygina, Cand. Sci. (Biol.), Department of Department of Aquaculture and Marine Pharmacology, A.O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS (Sevastopol, Russian Federation).

ORCID: 0000-0003-4617-093X.

E-mail: lvladygina@yandex.ru

Sergey V. Shchurov, Researcher, Department of Department of Aquaculture and Marine Pharmacology, A.O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS (Sevastopol, Russian Federation).

ORCID: 0000-0002-8913-2637.

E-mail: skrimea@mail.ru

The Authors declare no conflict of interest.

*Статья поступила в редакцию 20.06.2022;
одобрена после рецензирования 14.03.2023; принята к публикации 02.08.2023.*

*The article was submitted 28.06.2022;
approved after reviewing 14.03.2023; accepted for publication 02.08.2023.*