

**ВЕСТНИК
ТОМСКОГО
ГОСУДАРСТВЕННОГО
УНИВЕРСИТЕТА
БИОЛОГИЯ**

Tomsk State University Journal of Biology

Научный журнал

2023

№ 62

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 исследования, 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. Папанова РАН, пос. Борок); **Штерншис М.В.** (Всероссийский научно-исследовательский институт биологической защиты растений, Краснодар)

РЕДАКЦИОННЫЙ СОВЕТ

Александровский А.Л. (Институт географии РАН, Москва, Россия); **Апаньева Н.Б.** (Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия); **Афанас 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); **Зинченко 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 В.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); **Лушаши 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); **Пердисс 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. Лелюор; дизайн обложки Л.Д. Кривцова

Подписано в печать 04.10.2023 г. Формат 70×108^{1/16}. Усл. печ. л. 11,2. Тираж 50 экз. Заказ № 5608. Цена свободная. Дата выхода в свет 24.10.2023 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, Pyskhino, Russia

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

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

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

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

Ivanov YuV - 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

biojournaltsu@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]

Alexandroviy 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 04.10.2023. Format 70×108¹/₁₆. Conventional printed sheets 11,2. Circulation is 50 copies. Orders No 5608. Open price. Date of publication 24.10.2023.

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., Брикманс А.В., Нестеров В.В., Яцук А.В., Тюрина Е.А.** Влияние внесения биоугля на минеральный азот почвы, потоки N_2O и NH_3 из агроземногумусовых подбелов 6
- Ханина Л.Г., Бобровский М.В., Смирнов В.Э.** Динамика запасов биофильных элементов в валеже и почве после массового ветровала в широколиственном лесу на флювиогляциальных песках 29

БОТАНИКА

- Мучник Е.Э., Купреев В.Э., Семенищенков Ю.А.** О разнообразии лишайников псаммофитных травяных сообществ в Южном Нечерноземье России 53

ЗООЛОГИЯ

- Симакова А.В., Бабкина И.Б., Катохин А.В., Бабкин А.М., Интересова Е.А., Мракина Е.В.** Зараженность моллюсков рода *Bithynia* церкариями трематод сем. *Opisthorchiidae* в водоемах бассейна реки Обь (Томская область, Россия) 79

ЭКОЛОГИЯ

- Волкова Е.Н., Задереев Е.С.** Совместное влияние метилфарнезоата и концентрации пищи на репродуктивные параметры двух видов ветвистоусых ракообразных рода *Moina* 94
- Копыгина Н.И., Родионова Н.Ю., Бочарова Е.А.** Влияние абиотических факторов на структуру комплексов грибов в пелагиали Чёрного и Азовского морей летом 2019 г. 109

TABLE OF CONTENTS

AGROCHEMISTRY & SOIL SCIENCE

Bovsun MA, Nesterova OV, Semal VA, Brikmans AV, Nesterov VV, Yatsuk AV, Tyurina EA. The Impact of Biochar Application on Soil Mineral Nitrogen and Greenhouse Gas Fluxes (N ₂ O and NH ₃) in Luvic Anthrosols	6
Khanina LG, Bobrovsky MV, Smirnov VE. Dynamics of Element Stocks in Deadwood and Soil After a Mass Windthrow in a Broad-Leaved Forest on Sandy Soils	29

BOTANY

Muchnik EE, Kupreev VE, Semenishchenkov YuA. On the Lichen Diversity of Psammophytic Grass Communities in the Southern Non-Chernozem Zone of Russia	53
--	----

ZOOLOGY

Simakova AV, Babkina IB, Katokhin AV, Babkin AM, Interesova EA, Mrakina EV. The Infestation of Snails of the Genus <i>Bithynia</i> with Cercariae of the Trematodes of the Family Opisthorchiidae in Water Bodies of the Ob River Basin (Tomsk Oblast, Russia)	79
---	----

ECOLOGY

Volkova EN, Zadereev ES. Combined effect of methylfarnezoate and food concentration on the reproductive parameters of two cladoceran species of the genus <i>Moina</i>	94
Kopytina NI, Rodionova NJu, Bocharova EA. Effects of abiotic factors on the structure of fungal complexes in the pelagial of the Black and Azov Seas in summer 2019	109

АГРОХИМИЯ И ПОЧВОВЕДЕНИЕ

Научная статья
УДК 631.8 (571.63)
doi: 10.17223/19988591/62/1

Влияние внесения биоугля на минеральный азот почвы, поток N_2O и NH_3 из агроземногумусовых подбелов

Мария Александровна Бовсун¹, Ольга Владимировна Нестерова²,
Виктория Андреевна Семаль³, Анастасия Владимировна Брикманс⁴,
Владимир Вячеславович Нестеров⁵, Андрей Вадимович Яцук⁶,
Елена Александровна Тюрина⁷

^{1, 2, 3, 4, 7} Дальневосточный федеральный университет, Владивосток, Россия

^{1, 6} Тихоокеанский океанологический институт имени В. И. Ильичёва ДВО РАН,
Владивосток, Россия

^{1, 2, 3, 4, 6, 7} Far Eastern Climate Smart Lab, Владивосток, Россия

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

⁵ Национальный исследовательский ядерный университет «МИФИ», Москва, Россия

¹ bovsun.mal@dvfu.ru

² nesterova.ov@dvfu.ru

³ semal.va@dvfu.ru

⁴ brikmans.av@dvfu.ru

⁵ n.v.20005@mail.ru

⁶ yatsuk@poi.dvo.ru

⁷ tyurina.ea@dvfu.ru

Аннотация. Оценено влияние использования древесного биоугля на агроземногумусовые подбелы, уделяется особое внимание потокам парниковых газов: оксиду азота (N_2O) и химически активному газообразному аммиаку (NH_3), минеральным формам азота почвы. Оценена возможность использования данных о потоках газов с низкими значениями коэффициента детерминации R^2 , измеренных с помощью высокочувствительного лазерного газоанализатора Picarro G2508 (система CRDS). Измерение потоков N_2O и NH_3 проведено в вегетационный период 2019 г. через 11–16 месяцев после внесения биоугля в почву. Опытные участки расположены в Приморском крае на Приморской овощной опытной станции. Биоуголь, полученный из березы *Betula alba*, внесен в почву в июне 2018 г. в дозе 0, 1 и 3 кг/м². Площадь каждого опытного участка составляла 21,6 м². Для измерения потоков каждый участок был поделен на три делянки площадью 7,2 м², чтобы получить трехкратную повторность. В период измерения потоков на участках культивировалась соя. Данные показали, что через год после внесения биоугля не повлиял на потоки N_2O . Потоки N_2O зависели от времени измерения. Потоки NH_3 были увеличены на 40 и 69% в мае и октябре соответственно при добавлении 3 кг/м² биоугля по сравнению с контролем. Не было выявлено существенного влияния биоугля на влажность и температуру почвы, содержание минеральных форм азота в почве.

Ключевые слова: закись азота, аммиак, минеральный азот почвы, биоуголь, сельское хозяйство, почвы, Дальний Восток России, подбелы

Благодарность: Авторы благодарят коллектив Приморской овощной опытной станции-филиала Федерального государственного научного учреждения «Федеральный научный центр овощеводства» (филиал ФГБНУ ФНЦО) за предоставление опытных участков и помощь в проведении исследования. Особую благодарность выражаем Тарасовой Татьяне Сергеевне научному сотруднику филиала ФГБНУ ФНЦО и Сакаре Николаю Андреевичу канд. с-х. наук, директору по науке филиала ФГБНУ ФНЦО.

Источник финансирования: работа выполнена при поддержке Министерства науки и высшего образования Российской Федерации по проекту № FZNS-2023-0019.

Для цитирования: Бовсун М.А., Нестерова О.В., Семаль В.А., Брикманс А.В., Нестеров В.В., Яцук А.В., Тюрина Е.А. Влияние внесения биоугля на минеральный азот почвы, потоки N_2O и NH_3 из агроземногумусовых подбелов // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2023. № 62. С. 6–28. doi: 10.17223/19988591/62/1

Original article

doi: 10.17223/19988591/62/1

The Impact of Biochar Application on Soil Mineral Nitrogen and Greenhouse Gas Fluxes (N_2O and NH_3) in Luvic Anthrosols

**Mariia A. Bovsun¹, Olga V. Nesterova², Viktoriia A. Semal³,
Anastasia V. Brikmans⁴, Vladimir V. Nesterov⁵, Andrey V. Yatsuk⁶,
Elena A. Tyurina⁷**

^{1, 2, 3, 4, 7} Far Eastern Federal University, Vladivostok, Russia

*^{1, 6} Il'ichev Pacific Oceanological Institute, Far Eastern Branch
of the Russian Academy of Sciences, Vladivostok, Russia*

^{1, 2, 3, 4, 6, 7} Far Eastern Climate Smart Lab, Vladivostok, Russia

*³ Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity, Far Eastern Branch
of the Russian Academy of Sciences, Vladivostok, Russia*

⁵ National Research Nuclear University MEPhI, Moscow, Russia

¹ bovsun.mal@dvfu.ru

² nesterova.ov@dvfu.ru

³ semal.va@dvfu.ru

⁴ brikmans.av@dvfu.ru

⁵ n.v.20005@mail.ru

⁶ yatsuk@poi.dvo.ru

⁷ tyurina.ea@dvfu.ru

Summary. Biochar application in agriculture has gained increasing attention due to its potential to positively impact crop productivity and climate change mitigation. Biochar can directly and indirectly influence carbon (C) and nitrogen (N) processes in soil. This study investigated the impact of biochar use on agricultural soils in the Russian Far East focusing on the greenhouse gas fluxes of nitrogen oxide (N_2O), reactive ammonia (NH_3), and mineral forms of soil nitrogen. The feasibility of gas flow rate data with low R^2 values measured by a highly sensitive gas analyzer was assessed. The experimental field plots were part of the Primorskaya Vegetable Experimental Station of the All-Russian Scientific Research Institute of Vegetables, located near Surazhevka village in the Primorsky District of the Russian Far East (43°25'22.4"N 132°18'50.6"E).

The study was conducted in spring and summer of 2019, between 11 and 16 months after biochar had been applied to the soil. Three plots were treated with biochar at doses of 0 kg/m² (BC0kg), 1 kg/m² (BC1kg), and 3 kg/m² (BC3kg) (See Fig. 2). The biochar were applied to the topsoil (0-10 cm) on June 15, 2018. No mineral or organic fertilizers were added to the experimental plots. Biochar was produced from birch (*Betula alba*) by slow pyrolysis at temperatures ranging from 360°C to 380°C. The biochar contained 78% carbon (C), the H/C and O/C ratios were 0.0518 and 0.1452, respectively, and pH 8.09 (See Table 1). In 2019, soybeans were grown in the experimental plots. Soybeans were sown on June 28, 2019 and harvested for yield and dry biomass assessment from October 10 to October 12, 2019. Afterwards, soybean biomass was used by the farmer as green fertilizer to enrich the soil with nitrogen. The soil in the experimental areas is classified as Luvic Anthrosols and has silt loam texture according to the FAO classification. N₂O and NH₃ fluxes and concentrations of N-NH⁴⁺ and N-NO₃ were monitored from May to October 2019. The area of each plot was 21.6 m². The plots were divided into three subplots. Three intact soil cores (three aluminum cores with a volume of 78.5 cm³) were collected from each subplot, resulting in 27 soil cores selected for each measurement (135 soil cores for the measuring period). When soil cores were taken to determine N₂O and NH₃, field soil moisture was measured with a Delta-T SM150 sensor (Devices Ltd, England) and soil temperature was measured at a depth of 10 cm. Four additional soil cores were collected from each subplot to estimate mineral nitrogen concentrations and to determine N₂O and NH₃. The N₂O and NH₃ fluxes from the intact cores were measured in the laboratory using a Picarro G2508 laser gas analyzer (Picarro Inc., Santa Clara, CA, USA). Three soil cores were placed in a 1-liter glass chamber equipped with a gas lid and inlet and outlet ports with a gasket ring connecting the internal volume of the glass chamber to a gas analyzer with Teflon tubes. The integration time for Picarro analysis was 5 minutes. Temperature and air pressure in the laboratory were also measured using a Vaisala WXT520 weather sensor (Vaisala, Helsinki, Finland). Concentrations of N-NH⁴⁺ and N-NO₃⁻ in the soil were determined by the colourimetric method using a UV-1280 single-beam spectrophotometer (Shimadzu, Japan).

The study revealed no effect of biochar on soil moisture and temperature in the field (See Fig. 2, 3). When comparing soil moisture with biochar application rates, a statistically significant effect ($P = 0.001$) of soil moisture reduction was observed in the BC1kg treatment compared to the BC0kg plot. Although a similar trend was observed for the BC3kg treatment ($P = 0.03$), the latter was not significantly different from the plots BC0kg and BC1kg. Soil temperatures during the experiment did not vary significantly between treatments ($P = 0.99$). Soil temperature correlated with air temperature throughout the experimental period ($P = 8.6 \times 10^{-6}$). No correlation was found between biochar application rates and values of N-NH⁴⁺ ($P = 0.98$) and N-NO₃⁻ ($P = 0.88$). The N-NH⁴⁺ and N-NO₃⁻ values correlated with the month of measuring ($P = 0.007$). The results of N₂O flux measurements showed no statistical relationship with the biochar application rates ($P = 0.87$) (See Fig. 5).

When calculating N₂O fluxes, it was found that all fluxes have very low R² values (from 5.7×10^{-7} to 0.38). It is generally assumed that the data with similar R² values are statistically insignificant, but this is not entirely correct. N₂O formation is a very complex process, and a large number of factors contribute to its high variability and, thus, high fluctuation of indicators. The complex nature of the N₂O production makes it sensitive to real-time measurements, especially in disturbed soils. In some soils, emissions of N₂O or other gases may be low and unstable. In this case, high-precision real-time measurement techniques may result in a concentration profile with high fluctuations. Conventionally, a linear regression equation is used to estimate N₂O fluxes. However, high fluctuations lead to frequent deviations of values from the trend line, resulting in low R² values. This study employed an optical method to measure gases using a Picarro G2508 laser gas analyzer based on the cavity ring-down spectroscopy (CRDS) system. This gas analyzer is designed to measure at a rate of 53 readings per minute and offers

high sensitivity in measuring gas concentrations (ppb). The measurements yielded data with high variations in N₂O concentration (See Fig. 6). High fluctuations in N₂O concentration resulted in low R² values when using a linear flux regression. The Picarro G2508 can simultaneously measure CO₂, CH₄, N₂O, NH₃, and H₂O. If measured correctly, CO₂ always exhibits a good linear relationship. The previous research showed that CO₂ fluxes had statistically significant R² values greater than 0.9. Since N₂O and CO₂ were measured simultaneously, the high R² index for CO₂ implies that the N₂O measurement is correct.

The results for NH₃ fluxes were quite variable (See Fig. 7). The lowest flux values were recorded in the warmer months (June and July) when crops were increasing. In May and October, the NH₃ emissions were similar. The BC0kg and BC1kg plots showed almost identical results, but the flux was higher in the BC3kg plot. Thus, in May, the flux at the BC3kg plot was 40% higher than that at the BC0kg plot. In October, there was a 69% increase in flux at the BC3kg plot compared to BC0kg. May and October are not sufficiently conducive to microbiological activity, as shown in Figure 4. However, the similarity in the distribution of NH₃ fluxes suggests that biochar can significantly change the temperature around the particles on the soil surface, i.e., it can create warm zones favourable for living microorganisms. This might be explained by the black colour of biochar (high in carbon), which absorbs solar radiation. Therefore, higher NH₃ rates at the BC3kg plot may be related to greater microbial activity around the warm zones near biochar particles.

The article contains 7 Figures, 2 Tables and 40 References.

Keywords: nitrous oxide, ammonia, soil mineral nitrogen, biochar, agriculture, soils, Russian Far East, Luvic Anthrosols

Funding: This work was supported by the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation under Project № FZNS-2023-0019.

Acknowledgement: The authors thank the staff of the Primorsky Vegetable Experimental Station—a branch of the Federal State Scientific Institution "Federal Scientific Center of Vegetable Growing" (a branch of the FSSI FSCVG) for providing experimental plots and assistance in conducting research. We express special gratitude to Tarasova Tatiana Sergeevna, Researcher of the branch of the FSSI FSCVG and Sakara Nikolai Andreevich, PhD, Director of Science of the branch of the FSSI FSCVG.

For citation: Bovsun MA, Nesterova OV, Semal VA, Brikmans AV, Nesterov VV, Yatsuk AV, Tyurina EA. The Impact of Biochar Application on Soil Mineral Nitrogen and Greenhouse Gas Fluxes (N₂O and NH₃) in Luvic Anthrosols. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology.* 2023;62:6-28. doi: 10.17223/19988591/62/1

Введение

Азот (N) является ключевым питательным веществом для роста растений, первичной продуктивности и баланса экосистем. Круговорот азота в наземных экосистемах характеризуется многими физико-химическими и микробиологическими процессами, которые приводят к потерям азота из экосистемы с соответствующим воздействием на окружающую среду. К таким процессам относятся: улетучивание аммиака (NH₃), оксидов азота (NO_x), закиси азота (N₂O) и молекулярного азота (N₂) из почвы; потери при выщелачивании почвы в виде нитратов (N-NO₃⁻) и в виде растворенного органического азота и аммония (N-NH₄⁺) [1]. Основной причиной таких потерь

является количество азота, которое проходит через экосистему, получаемое как из естественного цикла азота, так и из внешних источников, причем последнее особенно актуально для агроэкосистем, которые представляют собой наиболее важный глобальный источник выбросов N_2O и NH_3 , а также потерь $N-NO_3^-$ в водные объекты [2, 3]. Ключевые процессы цикла азота, такие как минерализация, нитрификация и денитрификация, напрямую контролируются абиотическими факторами, такими как влажность почвы, температура, рН, катионообменная способность [4], а также генетическим и функциональным разнообразием микроорганизмов [5].

На сегодняшний день больше внимания уделяется методам, которые могут: повысить устойчивость агроэкосистем; улучшить способность экосистем поглощать углерод; увеличить производительность экосистем без увеличения нагрузки на окружающую среду; снизить выбросы парниковых газов (ПГ) и реакционноспособных соединений N, таких как NH_3 . Закись азота образуется в сельскохозяйственных почвах, в основном путем денитрификации и в незначительной степени путем нитрификации и является сильным парниковым газом [3] с потенциалом глобального потепления примерно на 298 раз выше, чем у углекислого газа (CO_2) [3, 6]. Концентрация N_2O в атмосфере составляет около 324 ppb, а на его долю приходится около 7% антропогенного глобального потепления [3]. Аммиак является реакционноспособным газом, способствующим подкислению и эвтрофикации, а сельское хозяйство представляет собой его крупнейший источник выбросов [7].

Среди вариантов управления качеством почвы и сокращением выбросов парниковых газов биоуголь вызывает большой интерес. Отмечается, что биоуголь оказывает положительное влияние на широкий спектр физических, химических и микробиологических свойств почв [8, 9], урожайность сельскохозяйственных культур [10, 11] и сокращение выбросов парниковых газов [2, 5]. Почвы, обработанные биоуглем, как правило, имеют более низкие выбросы N_2O [2, 12–16]. Однако конкретные условия почвы, выращиваемые сельскохозяйственные культуры, тип биоугля, а также используемая доза могут существенно повлиять на результат, обеспечивая в некоторых случаях нейтральные или отрицательные эффекты (увеличение потоков N_2O) [17]. Сокращение выбросов N_2O может произойти за счет улучшения аэрации почв при применении биоугля [18], повышения рН почвы [19] или улучшения микробиологической эффективности использования N в почве [17, 20]. Информации о влиянии биоугля на потоки NH_3 представлено меньше [21]. Немногие доступные исследования показывают противоположные результаты, сообщая о снижении [22, 23] или увеличении [21, 24, 25] выбросов NH_3 в обработанных биоуглем почвах.

Одной из проблем изучения потоков N_2O являются нестабильность процессов его образования в почве и его небольшие значения концентрации [1, 26, 27]. Эти проблемы могут привести к значительным колебаниям концентраций при непрерывном динамическом измерении потоков N_2O в режиме реального времени (например, измерение с помощью газоанализаторов). Общеизвестно, что для расчета потока N_2O используется линейная

регрессия [28]. Однако высокие колебания концентраций в большинстве случаев не дают статистически корректной линейной регрессии потоков. Таким образом, полученные данные считаются неверными, что является ошибочным.

В этой работе было оценено влияние внесенного древесного биоугля на минеральные формы азота почвы, потоки N_2O и NH_3 через 11–16 месяцев после его применения на агротемногумусовых подбелах Приморского края. Также рассмотрена проблема оценки потоков N_2O с большим колебанием концентрации при динамическом непрерывном измерении с помощью лазерного газоанализатора.

Материалы и методы

Оценки влияния биоугля на исследуемые параметры проведены на опытных участках Приморской овощной опытной станции-филиала Федерального государственного научного учреждения «Федеральный научный центр овощеводства» ($43^{\circ}25'22.4''N$ $132^{\circ}18'50.6''E$, с. Суражевка, Приморский край, Российская Федерация).

Территория Приморского края характеризуется умеренным муссонным климатом с чертами континентального. Согласно долгосрочным климатическим данным, за период с апреля по октябрь средняя температура воздуха составляет $+14,5^{\circ}C$, а общее количество осадков – 584 мм. За период с апрель по октябрь 2019 г. приведены значения температуры воздуха и количества осадков (рис. 1), наблюдалось существенное превышение суммы среднемесячных многолетних осадков на 448 мм (1 032 мм), вызванное большим количеством осадков в августе (521 мм). Среднемесячная температура воздуха за период с апреля по октябрь 2019 г. несущественно отличалась от среднемесячных многолетних значений.

Исследование проводилось в вегетационный период 2019 г., через 11–16 месяцев после внесения биоугля в почву. В эксперименте использовались три участка, на которые вносили биоуголь в дозе 0 кг/м^2 (BC0kg), 1 кг/м^2 (BC1kg) и 3 кг/м^2 (BC3kg) (рис. 2). Биоуголь внесли в верхний слой почвы 0–10 см 15 июня 2018 г.

Минеральные или органические удобрения на опытные участки не вносились. Площадь каждого участка составляла $21,6 \text{ м}^2$, каждый участок делили на три делянки. Использовался биоуголь, полученный из остатков березы (*Betula alba*) методом медленного пиролиза при температуре от 360 до $380^{\circ}C$. Биоуголь содержал 78% углерода (C); имел соотношение Н/С и О/С 0,0518 и 0,1452 соответственно; рН 8,09 (табл. 1) [29]. Биоуголь имел площадь поверхности $73,2 \text{ м}^2/\text{г}$; объем пор $0,048 \text{ см}^3/\text{г}$. В 2019 г. на опытных участках росла соя (посев 28 июня 2019 г., уборка урожая для оценки биомассы проводилась с 10 по 12 октября 2019 г.). После оценки урожайности биомасса сои использовалась в качестве сидерата для обогащения почвы азотом.

Почва на опытных участках классифицируется как агротемногумусовый подбел по классификации почв России [30] (Luvis Anthrosols по международной классификации WRB) и имела среднесуглинистый гранулометрический состав. До эксперимента верхний слой почвы содержал K_2O 200 мг $кг^{-1}$, P_2O_5 140 мг $кг^{-1}$, легкогидролизуемого азота 133 мг $кг^{-1}$. Значение pH (в 1 моль/дм³ и KCl) в верхнем слое почвы (0–10 см) в июне 2019 г. для BC0kg составляло 6,1, для BC1kg – 5,9 и для BC3kg – 5,5. В октябре 2019 г. pH для BC0kg составлял 5,6, для BC1kg – 5,5 и для BC3kg – 6.

Мониторинг потоков N_2O , NH_3 и концентраций почвенных $N-NH_4^+$, $N-NO_3^-$ проводился с мая по октябрь 2019 г. (7 мая, 22 июня, 19 июля, 21 сентября и 25 октября). Каждый участок (21,6 м²) разделили на три делянки (7,2 м²). С каждой делянки отбирали по три бюкса с почвенными образцами неповрежденной структуры (три алюминиевых бюкса объемом 78,5 см³). Таким образом, для каждого измерения, например 7 мая, отбирали по 27 бюксов с почвенными образцами (135 бюксов с почвой за период измерения). Бюксы доставляли в лабораторию через час после отбора проб для измерения потоков газа N_2O и NH_3 . Одновременно с отбором бюксов с почвенными образцами для определения N_2O и NH_3 замерялись полевая влажность почвы датчиком Delta-T SM150 (Devices Ltd, Англия) и температура почвы на глубине 10 см. Для оценки концентрации минерального N на каждом участке дополнительно отбирали образцы почвы в четырехкратной повторности.

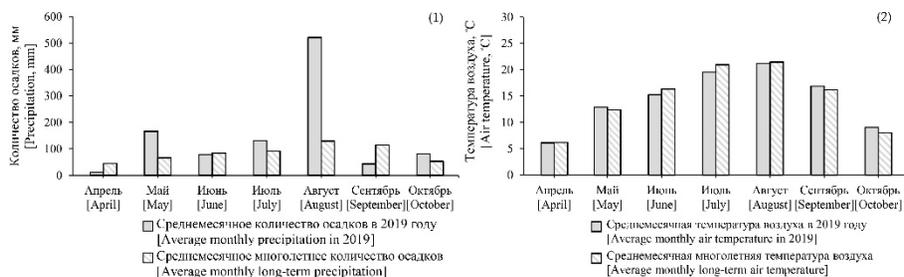


Рис. 1. Температура воздуха и количество осадков в течение вегетационного периода 2019 г. на территории опытной станции (по данным м/с «Садгород», аэропорта «Владивосток» им. В.К. Арсеньева, <http://rp5.ru>, дата доступа: 03.08.2022).
 По оси ординат – количество осадков, мм; по оси абсцисс – месяцы измерения
[Fig. 1. Air temperature and precipitation during the growing season of 2019 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: 03.08.2022).
 On the Y-axis - Amount of precipitation, mm; on the X-axis - Months of measurement]

BC0kg			BC1kg			BC3kg		
1	2	3	1	2	3	1	2	3
делянка								
[subplot]								

Рис. 2. Схема вегетационного опыта
[Fig. 2. Scheme of vegetation experience]

Таблица 1 [Table 1]

Параметры биоугля из *Betula alba* до применения в почве
[Parameters of biochar from *Betula alba* before addition to the soil]

Параметры [Parameter]	Значения [Value]
C, %	78,13
N, %	0,08
Ca, %	1,77
Mg, %	0,42
K, %	0,41
P, %	0,04
H/C	0,05
O/C	0,14
pH	8,09
EC, $\mu\text{S}/\text{cm}$	186,30
Летучие вещества, % от сухой массы [Volatiles, % from is dry. masses]	31,20
Зольность, % от сухой массы [Ash-content, % from is dry. masses]	5,40
Площадь поверхности, $\text{m}^2/\text{г}$ [Surface area, m^2/g]	73,25
Объем пор, $\text{cm}^3/\text{г}$ [Pore volume, cm^3/g]	0,05

Потоки N_2O и NH_3 измеряли в лаборатории из бюксов с неповрежденными почвенными образцами с помощью лазерного газоанализатора Picarro G2508 (Picarro Inc., Санта-Клара, Калифорния, США). Три бюкса помещали в стеклянную камеру газоанализатора объемом один литр, оборудованную крышкой с уплотнительным кольцом и входным и выходным отверстиями для перемещения газа, соединенных с газоанализатором тефлоновыми трубками. Время измерения потока составляло 5 мин (53 измерения в минуту/265 измерений за 5 мин). Таким образом, для каждого участка было получено три пятиминутных измерения (9 измерений для всех участков). За весь вегетационный период (5 месяцев) получено 45 измерений.

Температура и давление воздуха в лаборатории измерялись с помощью погодного датчика Vaisala WXT520 (Vaisala, Хельсинки, Финляндия).

Потоки N_2O и NH_3 рассчитывали по формуле (1):

$$F_{gas} = \frac{\Delta[Gas] \cdot V \cdot \rho}{A \cdot \Delta t}, \quad (1)$$

где F_{gas} – поток газа, выраженный в $\mu\text{моль } \text{N}_2\text{O}$ или $\text{NH}_3 \text{ м}^{-2} \text{ с}^{-1}$; $\Delta[Gas]/\Delta t$ – изменение концентрации газа во времени, выраженное в $\mu\text{моль моль}^{-1} \text{ с}^{-1}$; V – общий объем камеры в м^3 ; A – площадь камеры в м^2 ; ρ – молярная плотность воздуха в моль м^{-3} .

Коэффициент детерминации R^2 использовался при расчете $\Delta[Gas]/\Delta t$ для оценки достоверности измеренных данных о потоке.

Концентрацию N-NH_4^{4+} и N-NO_3^{3-} в почве определяли колориметрическим методом с использованием однолучевого спектрофотометра UV-1280 (Shimadzu, Япония).

Для количественного определения концентрации N-NH⁴⁺ [31] 5 г свежей почвы смешивали в колбе объемом 250 мл с 50 мл 2% KCl в течение 1 ч на шейкере. Раствор фильтровали с помощью бумажного фильтра Whatman 42. Отфильтрованный раствор (5 мл) помещали в мерную колбу объемом 50 мл и смешивали с 2 мл сегнетовой соли и 2 мл реактива Несслера, доводили до 50 мл дистиллированной водой. Раствор выдерживали в течение 10 мин. Концентрацию N-NH⁴⁺ определяли спектрофотометром при длине волны 425 нм.

Для определения N-NO³⁻ 5 г свежей почвы смешивали в колбе объемом 250 мл с 25 мл 0,05% K₂SO₄ и встряхивали в течение 3 мин на вращающемся шейкере. Пробы фильтровали, 5 мл фильтрата помещали в фарфоровую чашку и выпаривали до сухого остатка на водяной бане. Сухой остаток обрабатывали 1 мл дисульфобензоевой кислоты и тщательно перемешивали в течение 10 мин. Добавляли 15 мл дистиллированной воды и 20% NaOH капля за каплей до получения желтой жидкости. Раствор переносили в мерную колбу объемом 50 мл и доводили до метки. Измеряли концентрацию N-NO³⁻ при длине волны 425 нм.

Содержание N-NH⁴⁺ и N-NO³⁻ (мг/100 г почвы) рассчитывали с использованием уравнений (2) и (3):

$$\text{NH}_4 = \frac{C \cdot V \cdot 100}{m \cdot V_1}, \quad (2)$$

$$\text{NO}_3 = \frac{C \cdot V \cdot 100}{m \cdot V_1}, \quad (3)$$

где C – концентрация раствора; V – общий объем раствора; V_1 – объем аликвоты; m – сухая масса образца почвы; 100 – коэффициент пересчета на 100 г почвы.

Для сравнения анализируемых параметров использовался двусторонний дисперсионный анализ, учитывающий как влияние обработок, так и время (дни с момента добавления биоугля) на анализируемые переменные (Sigma Stat, Jandel Scientific). Данные были логарифмически преобразованы, когда не проходили тест на нормальность (Колмогоров–Смирнов, с поправкой Лиллифорса). Когда была подтверждена значительная разница между вариантами опыта ($p < 0,05$), проверялось «все попарное» сравнение с использованием «критерия Стьюдента–Ньюмана–Кеулса».

Результаты исследования и обсуждение

Согласно исследованиям, влияние биоугля на концентрацию N-NH⁴⁺ и N-NO³⁻ в почве весьма изменчиво. Castaldi et al. [2] не обнаружили разницы в содержании минерального азота через три месяца после внесения биоугля в средиземноморскую сельскохозяйственную почву. Также они не обнаружили никакой разницы в концентрации N-NO³⁻ через 14 месяцев, в то время как обнаружили значительное снижение содержания N-NH⁴⁺.

Концентрации аммония ($N-NH^{4+}$) и нитрата ($N-NO^{3-}$) в почве, измеренные при отборе проб, приведены в табл. 2.

Перед посевом соевых бобов (май) содержание $N-NH^{4+}$ и $N-NO^{3-}$ на участке BC0kg составляло 5,80 и 11,50 мг на 100 г^{-1} почвы соответственно. Содержание минерального N оказалось сопоставимым с участком BC1kg и немного выше на участке BC3kg. В конце июня поле вспахали и посеяли соевые бобы. Пробы почвы отбирали перед ее обработкой. После посева в почве обнаружили более высокое содержание $N-NH^{4+}$, которое увеличивалось до октября на всех участках, причем самые низкие значения получены на участке BC3kg, а самые высокие – на участке BC1kg. Содержание $N-NO^{3-}$ в почве было одинаковым на всех участках и не показало четкой тенденции к увеличению или уменьшению с течением времени.

Т а б л и ц а 2 [Table 2]

Среднее значение почвенного $N-NH^{4+}$ и $N-NO^{3-}$ на исследуемых участках
 [The average content of soil $N-NH^{4+}$ and $N-NO^{3-}$ in the studied treatments]

мг 100 г^{-1} почвы [mg 100 г^{-1} soil d.w.]	Май [May]		Июнь [June]		Июль [July]		Сентябрь [September]		Октябрь [October]	
	$N-NH^{4+}$	$N-NO^{3-}$	$N-NH^{4+}$	$N-NO^{3-}$	$N-NH^{4+}$	$N-NO^{3-}$	$N-NH^{4+}$	$N-NO^{3-}$	$N-NH^{4+}$	$N-NO^{3-}$
BC0kg	5,80 $\pm 0,001$	11,50 $\pm 0,001$	2,94 $\pm 0,002$	23,22 $\pm 0,001$	4,70 $\pm 0,002$	8,28 $\pm 0,002$	4,41 $\pm 0,001$	11,17 $\pm 0,002$	29,56 $\pm 0,001$	9,45 $\pm 0,002$
BC1kg	5,80 $\pm 0,001$	11,50 $\pm 0,001$	1,49 $\pm 0,002$	16,96 $\pm 0,001$	5,46 $\pm 0,002$	8,44 $\pm 0,002$	5,15 $\pm 0,002$	13,50 $\pm 0,001$	33,30 $\pm 0,002$	9,46 $\pm 0,002$
BC3kg	6,75 $\pm 0,002$	12,30 $\pm 0,001$	1,99 $\pm 0,001$	13,45 $\pm 0,001$	7,37 $\pm 0,001$	8,11 $\pm 0,003$	5,93 $\pm 0,001$	13,44 $\pm 0,002$	23,46 $\pm 0,001$	10,48 $\pm 0,001$

В октябре (13.10.2019) соевую биомассу оставили на участках в качестве сидерата. Пробы почвы отбирали 25 октября 2019 г. Вследствие первичной минерализации соевых остатков, богатых N, могло произойти увеличение содержания $N-NH^{4+}$ в октябре, как показано в табл. 2.

Не было обнаружено корреляции между дозой применения биоугля и значениями $N-NH^{4+}$ ($p = 0,98$) и $N-NO^{3-}$ ($p = 0,88$). Значения $N-NH^{4+}$ и $N-NO^{3-}$ коррелировали с месяцем измерения ($p = 0,007$).

Изученный нами биоуголь не может повлиять на содержание минерального N в почве, так как в его составе содержится небольшое количество азота (см. табл. 1). Очевидно, что другие биоугли также не смогут стать частью почвенной экосистемы за такое короткое время (11 месяцев в нашем эксперименте) и существенно повлиять на содержание минерального азота в почве как его источника. Однако биоуголь может повлиять на активность микроорганизмов, в результате чего изменяется содержание аммонийной и нитратной форм N в почве.

Поскольку биоуголь обладает пористой структурой и высокой сорбционной способностью, он влияет на содержание влаги в поверхностном горизонте, т.е. регулирует водный режим в зоне обитания корней. Полевая влажность почвы имела различия, связанные со временем измерения (рис. 3). При сравнении влажности почвы с дозами внесения биоугля статистически

значимый эффект ($p = 0,001$) снижения влажности почвы наблюдался на участке BC1kg по сравнению с BC0kg. Хотя аналогичная тенденция наблюдалась и на участке BC3kg ($p = 0,03$), последнее существенно не отличалось от BC0kg и BC1kg.

Все участки независимо от применения биоугля показали однородность по температурным условиям в поверхностном горизонте. Температура почвы (рис. 4) в течение периода исследования достоверно не различалась между вариантами опыта ($p = 0,99$). Температура почвы за весь период исследования коррелировала с температурой воздуха ($p = 8,6 \times 10^{-6}$). Несмотря на то, что температура почвы не зависит от применения биоугля, можно предположить, что в местах, где присутствуют частицы биоугля, почва прогревается быстрее (т.е. создаются более теплые участки), что должно повлиять на микробиологическую активность.

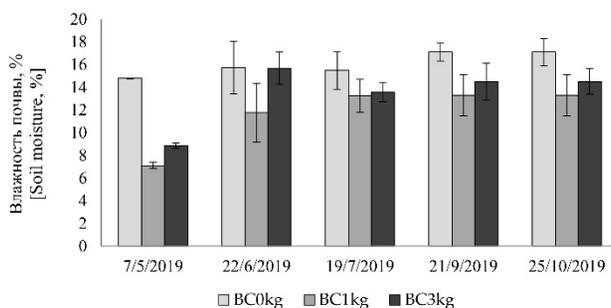


Рис. 3. Объемная влажность почвы в % на участках BC0kg, BC1kg и BC3kg за вегетационный период 2019 г. Столбцы представлены как среднее арифметическое со стандартной ошибкой ($n = 4$). По оси ординат – влажность почвы, %; по оси абсцисс – дата измерения

[Fig. 3. Volumetric soil moisture % in the plots BC0kg, BC1kg, BC3kg for the season of 2019. The columns are represented as an arithmetic mean with a standard error ($n = 4$). On the Y-axis - Soil moisture, %; on the X-axis - Date of measurement]

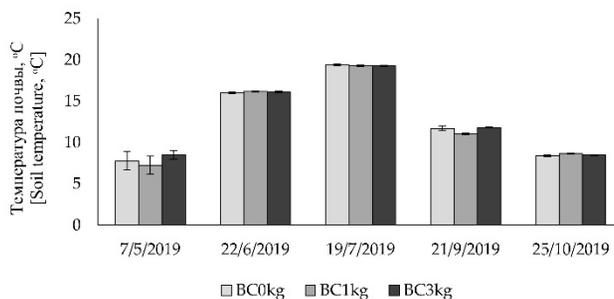


Рис. 4. Температура почвы на участках BC0kg, BC1kg и BC3kg за вегетационный период 2019 г. Столбцы представлены как среднее арифметическое со стандартной ошибкой ($n = 4$). По оси ординат – температура почвы, °C; по оси абсцисс – дата измерения

[Fig. 4. Soil temperature in the plots BC0kg, BC1kg, BC3kg for the season of 2019. The columns are represented as an arithmetic mean with a standard error ($n = 4$). On the Y-axis - Soil temperature, °C; on the X-axis - Date of measurement]

Измеренные значения потоков N_2O варьировались от $-0,03$ до $+0,04$ $mg\ N_2O\ m^{-2}\ h^{-1}$ (рис. 5). Результаты измерения потоков N_2O не показали статистической связи с дозами применения биоугля ($p = 0,87$). Резкие изменения температуры и влажности почвы повлияли на значения потоков N_2O . Температура и влажность почвы считаются важными движущими факторами газообмена между почвой и атмосферой, поскольку они контролируют микробиологические процессы, участвующие в производстве азота [32, 33]. Однако поскольку биоуголь не влиял на температуру и влажность почвы, не было никакой связи между дозой биоугля и потоком N_2O .

При расчете потоков N_2O было обнаружено, что все потоки имеют очень низкие значения R^2 (от $5,7 \times 10^{-7}$ до $0,38$). Обычно предполагается, что данные с аналогичными значениями R^2 статистически незначимы.

На значения R^2 при расчете потоков N_2O (и других газов) может влиять несколько причин: процесс образования N_2O в почве, метод измерения и метод расчета потока.

Образование N_2O является довольно сложным процессом, включающим несколько факторов, которые необходимо учитывать одновременно: субстраты с пониженным содержанием углерода, акцепторы NO_3^- электронов, достаточное количество воды для предотвращения диффузии субстратов и снижения газопроводности, что способствует созданию анаэробных горячих точек в аэробных почвах [1]. Большое количество факторов приводит к высокой вариабельности процесса в пространстве и времени (высокая флуктуация показателей). Таким образом, низкие флуктуации и высокие значения потоков N_2O могут быть получены только при оптимальных сочетаниях указанных факторов [1, 26, 32].

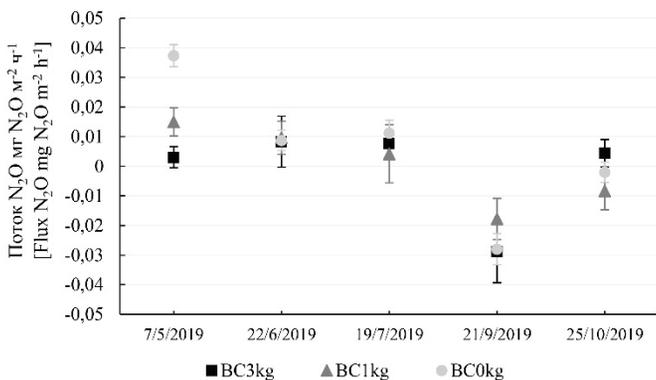


Рис. 5. Потоки N_2O на участках BC0kg, BC1kg, BC3kg за вегетационный период 2019 г. Данные представлены как среднее арифметическое со стандартной ошибкой ($n = 3$).

По оси ординат – поток $N_2O\ m^{-2}\ h^{-1}$; по оси абсцисс – дата измерения
 [Fig. 5. N_2O flux in the plots BC0kg, BC1kg, BC3kg for the season of 2019. The data is presented as an arithmetic mean with a standard error ($n = 3$). On the Y-axis – Flux $N_2O\ m^{-2}\ h^{-1}$; on the X-axis - Date of measurement]

Для фиксирования высоких колебаний концентрации N_2O необходимо использовать высокоточные методы с высокой дискретностью данных

(метод непрерывных измерений в реальном времени). Широко используемыми методами измерения N_2O (и других газов) являются газовая хроматография и оптические газоанализаторы. Метод газовой хроматографии очень надежен [28], однако при измерении потоков основным недостатком газовой хроматографии является измерение отдельных образцов с длительным временем отбора проб [34].

Оптические газоанализаторы способны выполнять непрерывные измерения с дискретностью в доли секунды. Так, оптические методы имеют большое преимущество перед газовой хроматографией, что делает их идеальными для измерения газовых потоков [34].

Высокая дискретность измерений оптическими методами может вызвать проблемы с корректной оценкой данных при вычислениях. Это особенно верно для газов, которые имеют высокие колебания выбросов во времени и, следовательно, высокие колебания концентраций в конкретном измерении, особенно когда его концентрация в почве низкая.

Общепринято использовать уравнение линейной регрессии для расчета потоков N_2O [28, 35]. Однако в случаях, когда измеряются низкие значения концентраций, высокая частота измерений приводит к их частым отклонениям от линии тренда, что приводит к низким значениям R^2 .

Поскольку колебания концентрации N_2O являются естественным процессом, особенно для антропогенно преобразованных почв, низкое значение R^2 для высокодискретных данных с высокими колебаниями не может считаться недостоверным. В этом случае R^2 подтверждает высокую флуктуацию значений. Необходимо понимать, что выбросы N_2O (или другого газа) не являются постоянными и могут быть заданы в виде диапазона значений или среднего значения с разбросом (например, стандартное отклонение или стандартная ошибка).

Следует отметить, что в таких случаях необходимо контролировать процедуру измерения, чтобы быть уверенным, что колебания значений вызваны естественными процессами в измеряемой системе.

В этом исследовании потоки газов измерялись оптическим методом с использованием лазерного газоанализатора Picarro G2508, основанного на системе CRDS (cavity ring-down spectroscopy). Газоанализатор Picarro G2508 позволяет проводить измерения с частотой 53 измерения в минуту и обладает высокой чувствительностью измерения концентрации (ppb). В результате измерений были получены данные с высокой флуктуацией концентрации N_2O (рис. 6). Высокие колебания концентраций N_2O приводили к низким значениям R^2 при использовании линейной регрессии расчета потока.

Picarro G2508 может одновременно измерять CO_2 , CH_4 , N_2O , NH_3 , H_2O . Из всех представленных газов CO_2 всегда имеет хорошую линейную зависимость (при правильном измерении). Предыдущее исследование показало, что потоки CO_2 имели статистически значимые значения R^2 , превышающие 0,9 [29]. Поскольку N_2O и CO_2 измерялись одновременно, высокий R^2 для CO_2 указывает на то, что измерение N_2O является правильным (см. рис. 6).

Таким образом, в этом исследовании низкий R^2 может не приниматься во внимание при оценке потоков N_2O . Представленные потоки N_2O (см. рис. 5) можно считать достоверными, поскольку они отражают реальный процесс выброса газа из почвы в атмосферу.

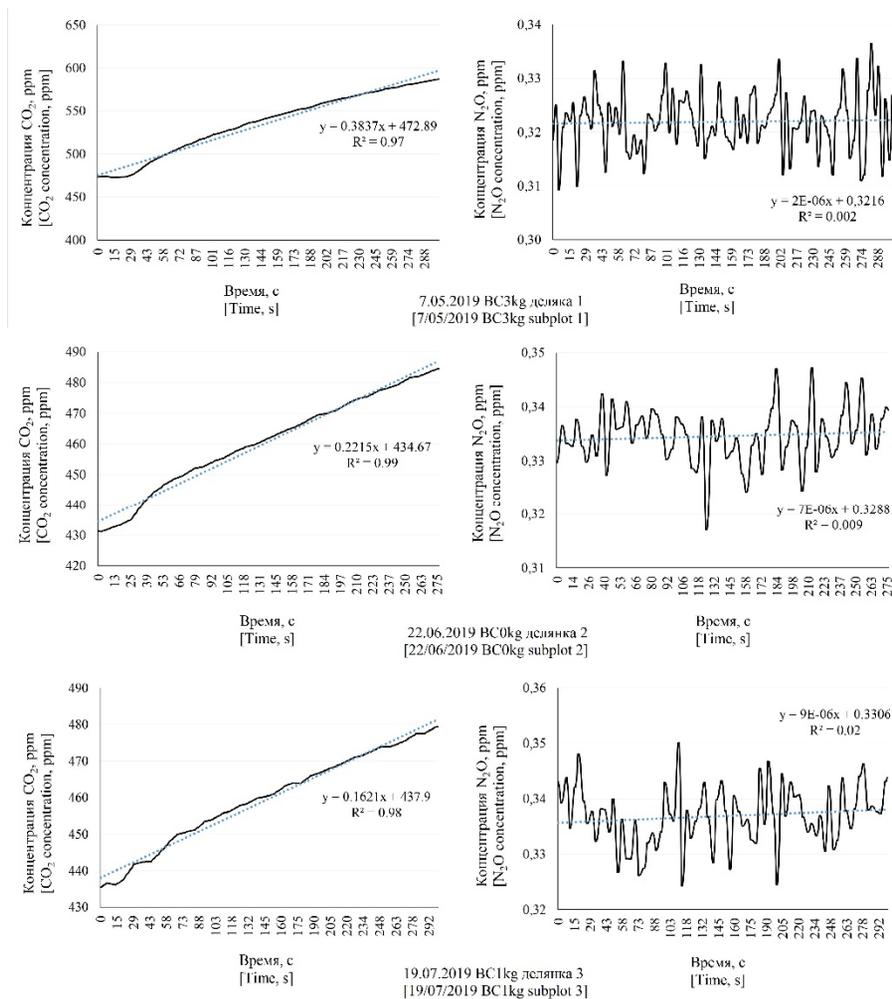


Рис. 6. Измерения концентраций CO_2 и N_2O в ppm из почвенных образцов.

По оси ординат – концентрация CO_2 , ppm; по оси абсцисс – время измерения, с
[Fig. 6. Measurement of CO_2 concentration, ppm and N_2O concentration, ppm from soil samples.
 On the Y-axis – CO_2 concentration, ppm; on the X-axis - Time of measurement, s]

Влияние биоугля на потоки NH_3 недостаточно изучено в научной литературе. Аммиак является реакционноспособным газом, участвующим во многих соответствующих процессах на атмосферном уровне, и значительным источником эвтрофикации, а также косвенным источником выбросов N_2O из-за явлений осаждения азота [27]. После осаждения в почву NH_3 быстро

реагирует с протонами водорода, присутствующими в почвенном растворе, и вступает в виде NH_4^+ в реакции азотного цикла путем нитрификации, а затем денитрификации [36].

В нескольких доступных исследованиях [24, 37, 38] отмечается, что причинами изменения потоков NH_3 могут служить следующие: изменение скорости превращения NH_3 в NH_4^+ при применении биоугля [24], адсорбция органических соединений азота биоуглем [27], изменение условий аэрации и содержания влаги в почве, адсорбция NH_3 кислотными функциональными группами биоугля [38].

Наибольшее влияние на потоки NH_3 может оказывать pH почвы [25, 39]. Щелочной биоуголь может повышать pH почвы [40], однако через год эффект подщелачивания биоугля имеет тенденцию исчезать, что делает его менее актуальным для потоков NH_3 по сравнению с периодом сразу после внесения биоугля.

Наблюдаемые потоки NH_3 показали изменчивые результаты (рис. 7): в основном при внесении биоугля была отмечена тенденция увеличения потоков NH_3 . Самые низкие значения потока NH_3 зафиксированы в июне и июле (в теплые месяцы – в активные фазы роста сельскохозяйственной культуры). В других трех случаях отбора проб потоки NH_3 варьировались от 5 до 15 $\text{mg NH}_3 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$.

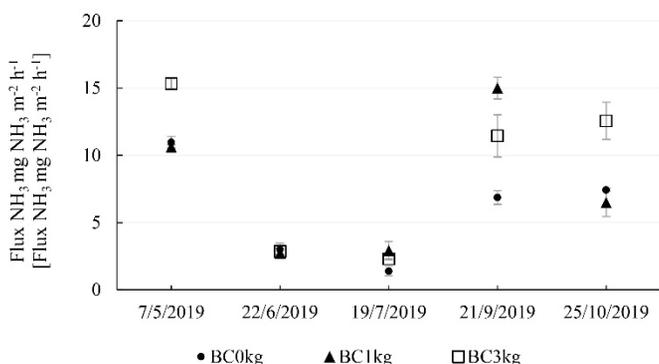


Рис. 7. Потоки NH_3 на участках BC0kg, BC1kg, BC3kg за вегетационный период 2019 г. Данные представлены как среднее арифметическое со стандартной ошибкой ($n = 3$).

По оси ординат – поток NH_3 , $\text{m}^{-2} \text{ h}^{-1}$; по оси абсцисс – дата измерения
 [Fig. 7. NH_3 flux in the plots BC0kg, BC1kg, BC3kg for the season of 2019. The data is presented as an arithmetic mean with a standard error ($n = 3$). On the Y-axis – Flux NH_3 , $\text{m}^{-2} \text{ h}^{-1}$; on the X-axis - Date of measurement]

Наибольшее отличие в распределении потоков NH_3 от распределения в другие месяцы измерений между вариантами опыта отмечено в сентябре, также отмечен резкий рост значений потоков NH_3 в сентябре по сравнению с июлем. Возможно, причиной роста значений стало изменение водно-воздушных условий в почве с августа по сентябрь. Как показано на рис. 1, в августе выпало аномальное количество осадков, сопоставимое с нормой для вегетационного периода, что привело к переувлажнению почвы. Так, на исследуемых участках в конце августа и начале сентября почва имела высокую

влажность и частичное покрытие водой. По этой причине в августе провести измерения не было возможности. К концу сентября, когда были проведены измерения, влажность почвы нормализовалась (см. рис. 3), также к этому моменту соя имела хорошую надземную и подземную биомассу. Быстрое улучшение водно-воздушных условий с начала к концу сентября в сочетании с достаточным количеством питательных веществ в ризосфере сои могло ускорить процесс аммонификации. Ускорение аммонификации привело к увеличению значений потоков NH_3 , однако большее количество биоугля поглощает больше воды и высыхает медленнее. Таким образом, на участке ВС3кг водно-воздушные условия и, соответственно, аммонификация были хуже, чем в ВС1кг, что повлияло на поток NH_3 .

В мае и октябре потоки NH_3 имели аналогичные значения. Так, и в мае, и в октябре на участках ВС0кг и ВС1кг потоки NH_3 имели примерно одинаковые значения, а на участке ВС3кг значения потоков NH_3 были выше. В мае на участке ВС3кг поток был увеличен на 40% по сравнению с ВС0кг. В октябре на участке ВС3кг поток был увеличен на 69% по сравнению с ВС0кг. Май и октябрь, как видно из рис. 4, недостаточно благоприятны для микробиологической активности по причине низких температур. Так как оба месяца имели недостаточно высокие температуры почвы, увеличение значений на участке ВС3кг можно объяснить тем, что биоуголь может значительно изменять температуру вокруг своих частиц на поверхности почвы. Другими словами, биоуголь может создавать благоприятные теплые зоны для жизнедеятельности микроорганизмов: возможно, это связано с черным цветом биоугля (с высоким содержанием углерода), поглощающим солнечную радиацию. Таким образом, более высокие потоки NH_3 на участке ВС3кг могут быть связаны с большей активностью микроорганизмов вокруг теплых зон вблизи частиц биоугля.

Заключение

Газообмен азота между почвой и атмосферой является сложным и легко изменчивым процессом, контролируемым абиотическими факторами и физико-химическими и микробиологическими процессами, протекающими в почве. В нашем исследовании выявлен стабильный процесс газообмена N_2O на протяжении всего исследования при прямом измерении камерным методом с помощью газоанализатора. Однако полученные данные соответствуют низким значениям концентраций с высокой степенью их варьирования. Традиционно для подтверждения достоверности рассчитанного потока используют коэффициент детерминации R^2 , но для данных с высокой дискретностью и флуктуацией, как для полученных нами концентраций N_2O , он может оказаться низким, поэтому исследователи, получив такой результат, предпочитают его не публиковать. С нашей точки зрения, наоборот, необходимо публиковать как можно больше подобных исследований, отражающих естественные стабильные процессы газообмена между почвой и атмосферой в режиме реального времени, чтобы выбрать альтернативный вариант

проверки достоверности результата. Данное утверждение верно только в том случае, если измерения проводятся прямым методом, используется высокочувствительный прибор и методика измерений не нарушена.

На основании полученных результатов выявлено, что биоуголь из *Betula alba* в период от 11 до 16 месяцев нахождения в агротемногумусовых подбелах не влиял на потоки N_2O и в большей степени влиял на потоки NH_3 . Потоки NH_3 в мае и октябре увеличились на 40 и 69% соответственно по сравнению с контролем при внесении 3 кг/м^2 биоугля. Более высокие потоки NH_3 при внесении 3 кг/м^2 биоугля могут быть связаны с большей активностью микроорганизмов в теплых зонах вблизи частиц биоугля на поверхности почвы.

В результате исследования не выявлено корреляции между дозой внесения биоугля и содержанием $N-NH_4^{4+}$ и $N-NO_3^{3-}$, но наблюдалась корреляция с месяцем измерения.

Влияние биоугля на общую температуру почвы в поверхностном слое на всех участках не обнаружено. Влажность почвы достоверно уменьшалась на участке с дозой внесения биоугля 1 кг/м^2 по сравнению с контролем.

Список источников

1. Butterbach-Bahl K., Bagg E.M., Dannenmann M., Kiese R., Zechmeister-Boltenstern S. Nitrous oxide emissions from soils: how well do we understand the processes and their controls? // Philosophical Transactions of the Royal Society B. 2013. Vol. 368. PP. 20130122. doi: [10.1098/rstb.2013.0122](https://doi.org/10.1098/rstb.2013.0122)
2. Castaldi S., Riondino M., Baronti S., Esposito F.R., Marzaioli R., Rutigliano F.A., Vaccari F.P., Miglietta F. Impact of biochar application to a Mediterranean wheat crop on soil microbial activity and greenhouse gas fluxes // Chemosphere. 2011. Vol. 85. PP. 1464–1471. doi: [10.1016/j.chemosphere.2011.08.031](https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2011.08.031)
3. IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change). Climate change 2013: The physical science basis. In Working Group I contribution to the IPCC Fifth Assessment Report. (Cambridge Univ. Press, 2014). doi: [10.1017/cbo9781107415324.023](https://doi.org/10.1017/cbo9781107415324.023)
4. Курганова И.Н., Лопес де Гереню В.О. Влияние температуры и влажности на эмиссию N_2O из некоторых пахотных почв // Агрохимия и плодородие почв. 2010. № 8. С. 984–994.
5. Liao J., Hu A., Zhao Z., Liu X., Jiang C., Zhang Z. Biochar with large specific surface area recruits N_2O -reducing microbes and mitigate N_2O emission // Soil Biology and Biochemistry. 2021. Vol. 156. PP. 108212. doi: [10.1016/j.soilbio.2021.108212](https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2021.108212)
6. Harter J., El-Hadidi M., Huson D.H., Kappler A., Behrens S. Soil biochar amendment affects the diversity of nosZ transcripts: Implications for N_2O formation // Scientific Reports. 2017. Vol. 7. P. 3338. doi: [10.1038/s41598-017-03282-y](https://doi.org/10.1038/s41598-017-03282-y)
7. Xu R., Tian H., Pan S., Prior S.A., Feng Y., Batchelor W.D., Chen J., Yang J. Global ammonia emissions from synthetic nitrogen fertilizer applications in agricultural systems: Empirical and process-based estimates and uncertainty // Global Change Biology. 2019. Vol. 25. PP. 314–326. doi: [10.1111/gcb.14499](https://doi.org/10.1111/gcb.14499)
8. Ding Y., Liu L., Liu S., Li Z., Tan X., Huang X., Zeng G., Zhou L., Zheng B. Biochar to improve soil fertility. A review // Agronomy for Sustainable Development. 2016. 18 p. doi: [10.1007/s13593-016-0372-z](https://doi.org/10.1007/s13593-016-0372-z)
9. Рижия Е.Я., Бучкина Н.П., Балашов Е.В. Влияние биоугля на содержание минеральных форм азота в дерново-подзолистой супесчаной почве с разной степенью окультуренности // Агрохимия. 2020. № 8. С. 22–29.

10. 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. Vol. 77. PP. 145869. doi: [10.1016/j.scitotenv.2021.145869](https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.145869)
11. 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* Schumach) and properties of acidic soil // *Industrial Crops and Product*. 2021. Vol. 161. PP. 1–11. doi: [10.1016/j.indcrop.2020.113224](https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2020.113224)
12. Jia J., Li B., Chen Z., Xie Z., Xiong Z. Effects of biochar application on vegetable production and emissions of N₂O and CH₄ // *Soil Science and Plant Nutrition*. 2012. Vol. 58. PP. 503–509. doi: [10.1080/00380768.2012.686436](https://doi.org/10.1080/00380768.2012.686436)
13. Yuan H., Zhanga Z., Lia M., Cloughb T., Wrage-Mönnigc N., Qina S., Ged T., Liao H., Zhoua S. Biochar's role as an electron shuttle for mediating soil N₂O emissions // *Soil Biology and Biochemistry*. 2019. Vol. 133. PP. 94–96. doi: [10.1016/j.soilbio.2019.03.002](https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2019.03.002)
14. Song Y., Lia Y., Caia Y., Fud S., Luo Y., Wang H., Liang C., Lin Z., Hu S., Li Y., Chang S.X. Biochar decreases soil N₂O emissions in Moso bamboo plantations through decreasing labile N concentrations, N-cycling enzyme activities and nitrification/denitrification rates. // *Geoderma*. 2019. Vol. 348. PP. 135–145. doi: [10.1016/j.geoderma.2019.04.025](https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2019.04.025)
15. Мухина И.М., Рижия Е.Я., Бучкина Н.П. Влияние биоугля на эмиссию закиси азота из дерново-подзолистой почвы разной степени окультуренности // *Системы интенсификации земледелия как основа инновационной модернизации аграрного производства*. 2016. С. 78–81.
16. Кольцова Т.Г., Кулагина В.И., Грачева А.Н., Сунгатуллин Л.М. Влияние внесения древесного биоугля в серую лесную почву на продуктивность гороха посевного // *Почвы в биосфере : сборник материалов Всероссийской научной конференции с международным участием, посвященной 50-летию Института почвоведения и агрохимии СО РАН. Ч. 2 / отв. ред. А.И. Сысо. Томск, 2018. С. 81–84.*
17. Сингатуллина Л.М., Кулагина В.И., Грачев А.Н., Рязанов С.С., Шагидуллин Р.Р., Рупова Э.Х. Коэффициент иммобилизации азота как критерий эколого-биологической оценки воздействия биоугля на почву // *Российский журнал прикладной экологии*. 2019. № 2 (18). С. 49–53.
18. Yanai Y., Toyota K., Okazaki M. Effects of charcoal addition on N₂O emissions from soil resulting from rewetting air-dried soil in short-term laboratory experiments // *Soil Science and Plant Nutrition*. 2007. Vol. 53. PP. 181–188. doi: [10.1111/j.1747-0765.2007.00123.x](https://doi.org/10.1111/j.1747-0765.2007.00123.x)
19. Liu B., Morkved P.T., Frostegard A., Bakken L.R. Denitrification gene pools, transcription and kinetics of NO, N₂O and N₂ production as affected by soil pH // *FEMS Microbiology Ecology*. 2010. Vol. 72 (3). PP. 407–417. doi: [10.1111/j.1574-6941.2010.00856.x](https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2010.00856.x)
20. Ameloot N., De Neve S., Jegajeevagan K., Yildiz G., Buchan D., Funkuin Y.N., Prins W., Bouckaert L., Sleutel S. Short-term CO₂ and N₂O emissions and microbial properties of biochar amended sandy loam soils // *Soil Biology and Biochemistry*. 2013. Vol. 57. PP. 401–410. doi: [10.3390/su12083436](https://doi.org/10.3390/su12083436)
21. Feng Y., Sunb H., Xue L., Liu Y., Gao Q., Lu K., Yang L. Biochar applied at an appropriate rate can avoid increasing NH₃ volatilization dramatically in rice paddy soil // *Chemosphere*. 2017. Vol. 168. PP. 1277–1284. doi: [10.1016/j.chemosphere.2016.11.151](https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2016.11.151)
22. Yang Y., Awasthi M.K., Wu L., Yan Y., Lv J. Microbial driving mechanism of biochar and bean dregs on NH₃ and N₂O emissions during composting // *Bioresource Technology*. 2020. Vol. 315. PP. 123829. doi: [10.1016/j.biortech.2020.123829](https://doi.org/10.1016/j.biortech.2020.123829)
23. Agyarko-Mintah E., Cowie A., Zwietaen L.V., Singh B.P., Smillie R., Harden S., Fornasier F. Biochar lowers ammonia emission and improves nitrogen retention in poultry litter composting // *Waste Management*. 2017. Vol. 61. PP. 129–137. doi: [10.1016/j.wasman.2016.12.009](https://doi.org/10.1016/j.wasman.2016.12.009)
24. Guo H., Gu J., Wang X., Yu J., Nasir M., Zhang K., Sun W. Microbial driven reduction of N₂O and NH₃ emissions during composting: Effects of bamboo charcoal and bamboo vinegar // *Journal of Hazardous Materials*. 2020. Vol. 390. PP. 121292. doi: [10.1016/j.jhazmat.2019.121292](https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2019.121292)

25. Borchard N., Schirrmann M., Cayuela M.L., Kammann C., Wrage-Mönnig N., Estavillo J.M., Fuertes-Mendizábal T., Sigua G., Spokas K., Ippolito J.A., Novak J. Biochar, soil and land-use interactions that reduce nitrate leaching and N₂O emissions: A meta-analysis // Science of The Total Environment. 2019. Vol. 651. PP. 2354–2364. doi: [10.1016/j.scitotenv.2018.10.060](https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.10.060)
26. Imer D., Merbold L., Eugster W., Buchmann N. Temporal and spatial variations of soil CO₂, CH₄ and N₂O fluxes at three differently managed grassland // Biogeosciences. 2013. Vol. 10. PP. 5931–5945. doi: [10.5194/bg-10-5931-2013](https://doi.org/10.5194/bg-10-5931-2013)
27. Dawar K., Fahad S., Jahangir M.M.R., Munir I., Alam S.S., Khan S.A., Mian I.A., Datta R., Saud S., Banout J., Adnan M., Ahmad M.N., Khan A., Dewil R., Habib-ur-Rahman M., Ansari M. J., Danish S. Biochar and urease inhibitor mitigate NH₃ and N₂O emissions and improve wheat yield in a urea fertilized alkaline soil // Scientific Reports. 2021. Vol. 11. PP. 17413. doi: [10.1038/s41598-021-96771-0](https://doi.org/10.1038/s41598-021-96771-0)
28. Zaman M., Heng L., Muller C. Measuring Emission of Agricultural Greenhouse Gases and Developing Mitigation Options using Nuclear and Related Techniques. Springer. 2021. 337 p. doi: [10.1007/978-3-030-55396-8](https://doi.org/10.1007/978-3-030-55396-8)
29. Bovsun M.A., Castaldi S., Nesterova O.V., Semal V.A., Sakara N.A., Brikman 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. PP. 1559. doi: [10.3390/agronomy11081559](https://doi.org/10.3390/agronomy11081559)
30. Шишов Л.Л., Тонконогов В.Д., Лебедева И.И., Герасимова М.И. Классификация и диагностика почв России. Смоленск : Ойкумена, 2004. 342 с.
31. Аринушкина Е.В. Руководство по химическому анализу почв. М. : Изд-во МГУб, 1979. 244 с.
32. Cosentino V.R.N., Fernandez P.L., Aureggi S.A.F., Taboada M.A. N₂O emissions from a cultivated mollisol: optimal time of day for sampling and the role of soil temperature // Revista Brasileira de Ciência do Solo. 2012. Vol. 36. PP. 1814–1819. doi: [10.1590/S0100-06832012000600015](https://doi.org/10.1590/S0100-06832012000600015)
33. Huang J., Chen Y., Sui P., Nie S., Gao W. Soil Nitrous Oxide Emissions Under Maize-Legume Intercropping System in the North China Plain // Journal of Integrative Agriculture. 2014. Vol. 13 (6). PP. 1363–1372. doi: [10.1016/S2095-3119\(13\)60509-2](https://doi.org/10.1016/S2095-3119(13)60509-2)
34. Rapson T.D., Dacres H. Analytical techniques for measuring nitrous oxide // TrAC Trends in Analytical Chemistry. 2014. Vol. 54. PP. 65–74. doi: [10.1016/j.trac.2013.11.004](https://doi.org/10.1016/j.trac.2013.11.004)
35. 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 CO₂, CH₄ and N₂O in a forest soil // Journal of Environmental Management. 2017. Vol. 192. PP. 208–214. doi: [10.1016/j.jenvman.2016.12.066](https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2016.12.066)
36. Wrage-Mönnig, N., Horn M.A., Well R., Müller Ch., Velthof G., Oenema O. The role of nitrifier denitrification in the production of nitrous oxide revisited // Soil Biology and Biochemistry. 2018. Vol. 123. PP. A3–A16. doi: [10.1016/j.soilbio.2018.03.020](https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2018.03.020)
37. Ding Z., Zhou Z., Lin X., Zhao F., Wang B., Lin F., Ge Y., Eissa M.A. Biochar impacts on NH₃-volatilization kinetics and growth of sweet basil (*Ocimum basilicum L.*) under saline conditions // Industrial Crops and Products. 2020. Vol. 157. PP. 112903. doi: [10.1016/j.indcrop.2020.112903](https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2020.112903)
38. Rong R., Zheng Y., Zhang F., Yang L., Li Z. The Effects of Different Types of Biochar on Ammonia Emissions during Co-composting Poultry Manure with a Corn Leaf // Polish Journal of Environmental Studies. 2019. Vol. 5. PP. 3837–3843. doi: [10.15244/pjoes/95179](https://doi.org/10.15244/pjoes/95179)
39. Kim M., Min H., Koo N., Kim J. Response to Ammonia Emission Flux to Different pH Conditions under Biochar and Liquid Fertilizer Application // Agriculture. 2021. Vol. 11, № 136. doi: [10.3390/agriculture11020136](https://doi.org/10.3390/agriculture11020136)
40. Al-Wabel M.I., Al-Omran A., El-Naggar A.H., Nadeem M., Usman A.R.A. Pyrolysis temperature induced changes in characteristics and chemical composition of biochar produced from conocarpus wastes // Bioresources Technology. 2013. Vol. 131. PP. 374–379. doi: [10.1016/j.biortech.2012.12.165](https://doi.org/10.1016/j.biortech.2012.12.165)

References

1. Butterbach-Bahl K, Bagg EM, Dannenmann M, Kiese R, Zechmeister-Boltenstern S. Nitrous oxide emissions from soils: how well do we understand the processes and their controls? *Philosophical Transactions of the Royal Society B*. 2013;368:20130122. doi: [10.1098/rstb.2013.0122](https://doi.org/10.1098/rstb.2013.0122)
2. Castaldi S, Riondino M, Baronti S, Esposito FR, Marzaioli R, Rutigliano FA, Vaccari FP, Miglietta F. Impact of biochar application to a Mediterranean wheat crop on soil microbial activity and greenhouse gas fluxes. *Chemosphere*. 2011;85:1464-1471. doi: [10.1016/j.chemosphere.2011.08.031](https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2011.08.031)
3. IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change). Climate change 2013: The physical science basis. In Working Group I contribution to the IPCC Fifth Assessment Report. (Cambridge Univ. Press, 2014). doi: [10.1017/cbo9781107415324.023](https://doi.org/10.1017/cbo9781107415324.023)
4. Kurganova IN, Lopes le Gerenyu VO. Vliyanie temperatury i voadnosti na emissiyu N₂O iz nekotorykh pakhotnykh pochv [Influence of temperature and humidity on the emission of N₂O from some arable soils]. *Agrokhimiya i plodorodie pochv*. 2010;8:984-994. In Russian
5. Liao J, Hu A, Zhao Z, Liu X, Jiang C, Zhang Z. Biochar with large specific surface area recruits N₂O-reducing microbes and mitigate N₂O emission. *Soil Biology and Biochemistry*. 2021;156:108212. doi: [10.1016/j.soilbio.2021.108212](https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2021.108212)
6. Harter J, El-Hadidi M, Huson DH., Kappler A, Behrens S. Soil biochar amendment affects the diversity of nosZ transcripts: Implications for N₂O formation. *Scientific Reports*. 2017;7:3338. doi: [10.1038/s41598-017-03282-y](https://doi.org/10.1038/s41598-017-03282-y)
7. Xu R, Tian H, Pan S, Prior SA, Feng Y, Batchelor WD, Chen J, Yang J. Global ammonia emissions from synthetic nitrogen fertilizer applications in agricultural systems: Empirical and process-based estimates and uncertainty. *Global Change Biology*. 2019;25:314-326. doi: [10.1111/gcb.14499](https://doi.org/10.1111/gcb.14499)
8. Ding Y, Liu L, Liu S, Li Z, Tan X, Huang X, Zeng G, Zhou L, Zheng B. Biochar to improve soil fertility. A review // *Agronomy for Sustainable Development*. 2016;18. doi: [10.1007/s13593-016-0372-z](https://doi.org/10.1007/s13593-016-0372-z)
9. Rizhiya EY, Buchkina NP, Balashov EV. Vliyanie biouglya na sodержanie mineral'nykh form azota v dernovo-podzolistoj supeschanoj pochve s raznoj stepen'yu okul'turennosti [The effect of bio-coal on the content of mineral forms of nitrogen in sod-podzolic sandy loam soil with varying degrees of cultivation]. *Agrochemistry*. 2020;8:22-29. In Russian
10. 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;77:145869. doi: [10.1016/j.scitotenv.2021.145869](https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.145869)
11. 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* Schumach) and properties of acidic soil. *Industrial Crops and Product*. 2021;161:1-11. doi: [10.1016/j.indcrop.2020.113224](https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2020.113224)
12. Jia J, Li B, Chen Z, Xie Z, Xiong Z. Effects of biochar application on vegetable production and emissions of N₂O and CH₄. *Soil Science and Plant Nutrition*. 2012;58:503-509. doi: [10.1080/00380768.2012.686436](https://doi.org/10.1080/00380768.2012.686436)
13. Yuan H, Zhanga Z, Lia M, Cloughb T, Wrage-Mönnigc N, Qina S, Ged T, Liao H, Zhoua S. Biochar's role as an electron shuttle for mediating soil N₂O emissions. *Soil Biology and Biochemistry*. 2019;133:94-96. doi: [10.1016/j.soilbio.2019.03.002](https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2019.03.002)
14. Song Y., Lia Y. Caia Y, Fud S, Luo Y, Wang H, Liang C, Lin Z, Hu S, Li Y, Chang SX. Biochar decreases soil N₂O emissions in Moso bamboo plantations through decreasing labile N concentrations, N-cycling enzyme activities and nitrification/denitrification rates. *Geoderma*. 2019;348:135-145. doi: [10.1016/j.geoderma.2019.04.025](https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2019.04.025)
15. Muhina IM, Rizhiya EY, Buchkina NP. Vliyanie biouglya na emissiyu zakisi azota iz dernovo-podzolistoj pochvy raznoj stepeni okul'turennosti [The effect of biochar on the emission of nitrous oxide from sod-podzolic soil of varying degrees of cultivation].

- Agricultural intensification systems as a basis for innovative modernization of agricultural production.* 2016;78-81. In Russian.
16. Koltsova TG, Kulagina VI, Gracheva AN, Sungatullin LM. Vliyanie vneseniya drevsnogo biouglya v seruyu lesnuyu pochvu na produktivnost' goroha posevnogo [The effect of introducing wood biochar into gray forest soil on the productivity of seed peas]. Pochvy v biosfere. Sbornik materialov Vserossijskoj nauchnoj konferencii s mezhdunarodnym uchastiem, posvyashchennoj 50-letiyu Instituta pochvovedeniya i agrohimii SO RAN. Tom CHast' 2. Otvetstvennyj redaktor A.I. Syso. Nacional'nyj issledovatel'skij [Soils in the biosphere. Collection of materials of the All-Russian scientific conference with international participation dedicated to the 50th anniversary of the Institute of Soil Science and Agrochemistry SB RAS. Volume Part 2. Responsible editor A.I. Syso. (Tomskij gosudarstvennyj universitet. 2018)] National Research Tomsk State University *Publ.* 2018;81-84. In Russian
 17. Singatullina LM, Kulagina VI, Grachev AN, Ryazanov SS, Shagidullin RR, Rupova EH. Koeffitsient immobilizatsii azota kak kriterij ekologo-btologicheskoy ocenki vozdeystviya biouglya na pochvu [Nitrogen immobilization coefficient as a criterion for ecological and biological assessment of the impact of biochar on the soil]. *Russian Journal of Applied Ecology.* 2019;18:49-53. In Russian
 18. Yanai Y, Toyota K, Okazaki M. Effects of charcoal addition on N₂O emissions from soil resulting from rewetting air-dried soil in short-term laboratory experiments. *Soil Science and Plant Nutrition.* 2007;53:181-188. doi: [10.1111/j.1747-0765.2007.00123.x](https://doi.org/10.1111/j.1747-0765.2007.00123.x)
 19. Liu B, Morkved PT, Frostegard A, Bakken LR. Denitrification gene pools, transcription and kinetics of NO, N₂O and N₂ production as affected by soil pH. *FEMS Microbiology Ecology.* 2010;72(3):407-417. doi: [10.1111/j.1574-6941.2010.00856.x](https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2010.00856.x)
 20. Ameloot N, De Neve S, Jegajeevagan K, Yildiz G, Buchan D, Funkuin YN, Prins W, Bouckaert L, Sleutel S. Short-term CO₂ and N₂O emissions and microbial properties of biochar amended sandy loam soils. *Soil Biology and Biochemistry.* 2013;57:401-410. doi: [10.3390/su12083436](https://doi.org/10.3390/su12083436)
 21. Feng Y, Sunb H, Xue L, Liu Y, Gao Q, Lu K, Yang L. Biochar applied at an appropriate rate can avoid increasing NH₃ volatilization dramatically in rice paddy soil. *Chemosphere.* 2017;168:1277-1284. doi: [10.1016/j.chemosphere.2016.11.151](https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2016.11.151)
 22. Yang Y, Awasthi MK, Wu L, Yan Y, Lv J. Microbial driving mechanism of biochar and bean dregs on NH₃ and N₂O emissions during composting. *Bioresource Technology.* 2020;315:123829. doi: [10.1016/j.biortech.2020.123829](https://doi.org/10.1016/j.biortech.2020.123829)
 23. Agyarko-Mintah E, Cowie A, Zwiwien LV, Singh BP, Smillie R, Harden S, Fornasier F. Biochar lowers ammonia emission and improves nitrogen retention in poultry litter composting. *Waste Management.* 2017;61:129-137. doi: [10.1016/j.wasman.2016.12.009](https://doi.org/10.1016/j.wasman.2016.12.009)
 24. Guo H, Gu J, Wang X, Yu J, Nasir M, Zhang K, Sun W. Microbial driven reduction of N₂O and NH₃ emissions during composting: Effects of bamboo charcoal and bamboo vinegar. *Journal of Hazardous Materials.* 2020;390:121292. doi: [10.1016/j.jhazmat.2019.121292](https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2019.121292)
 25. Borchard N, Schirrmann M, Cayuela ML, Kammann C, Wrage-Mönnig N, Estavillo JM, Fuertes-Mendizábal T, Sigua G, Spokas K, Ippolito JA, Novak J. Biochar, soil and land-use interactions that reduce nitrate leaching and N₂O emissions: A meta-analysis. *Science of The Total Environment.* 2019;651:2354-2364. doi: [10.1016/j.scitotenv.2018.10.060](https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.10.060)
 26. Imer D, Merbold L, Eugster W, Buchmann N. Temporal and spatial variations of soil CO₂, CH₄ and N₂O fluxes at three differently managed grassland. *Biogeosciences.* 2013;10:5931-5945. doi: [10.5194/bg-10-5931-2013](https://doi.org/10.5194/bg-10-5931-2013)
 27. Dawar K, Fahad S, Jahangir MMR, Munir I, Alam SS, Khan SA, Mian IA, Datta R, Saud S, Banout J, Adnan M, Ahmad MN, Khan A, Dewil R, Habib-ur-Rahman M, Ansari MJ, Danish S. Biochar and urease inhibitor mitigate NH₃ and N₂O emissions and improve wheat yield in a urea fertilized alkaline soil. *Scientific Reports.* 2021;11:17413. doi: [10.1038/s41598-021-96771-0](https://doi.org/10.1038/s41598-021-96771-0)
 28. Zaman M, Heng L, Muller C. Measuring Emission of Agricultural Greenhouse Gases and Developing Mitigation Options using Nuclear and Related Techniques. Springer. 2021. 337 p. doi: [10.1007/978-3-030-55396-8](https://doi.org/10.1007/978-3-030-55396-8)

29. Bovsun MA, Castaldi S, Nesterova OV, Semal VA, Sakara NA, Brikman 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](https://doi.org/10.3390/agronomy11081559)
30. Shishov LL, Tonkonogov VD, Lebedeva II, Gerasimova MI. Klassifikatsiya i diagnostika pochv Rossii [Classification and diagnostics of soils in Russia]. Smolensk : Oykumena Publ. 2004. 342 p.
31. Arinushkina EV. Rukovodstvo po khimicheskomu analizu pochv [Manual of chemical analysis of soils]. Moscow : Moscow University Publ. 1979. 244 p.
32. Cosentino VRN, Fernandez PL, Aureggi SAF, Taboada MA. N₂O emissions from a cultivated mollisol: optimal time of day for sampling and the role of soil temperature. *Revista Brasileira de Ciência do Solo*. 2012;36:1814-1819. doi: [10.1590/S0100-06832012000600015](https://doi.org/10.1590/S0100-06832012000600015)
33. Huang J, Chen Y, Sui P, Nie S, Gao W. Soil Nitrous Oxide Emissions Under Maize-Legume Intercropping System in the North China Plain. *Journal of Integrative Agriculture*. 2014;13(6):1363-1372. doi: [10.1016/S2095-3119\(13\)60509-2](https://doi.org/10.1016/S2095-3119(13)60509-2)
34. Rapson TD, Dacres H. Analytical techniques for measuring nitrous oxide. *TrAC Trends in Analytical Chemistry*. 2014;54:65-74. doi: [10.1016/j.trac.2013.11.004](https://doi.org/10.1016/j.trac.2013.11.004)
35. Hawthorne L, Johnson MS, Jassal RS, Black TA, Grant NJ, Smukler SM. Application of biochar and nitrogen influences fluxes of CO₂, CH₄ and N₂O in a forest soil. *Journal of Environmental Management*. 2017;192:208-214. doi: [10.1016/j.jenvman.2016.12.066](https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2016.12.066)
36. Wrage-Mönnig N, Horn MA, Well R, Müller Ch, Velthof G, Oenema O. The role of nitrifier denitrification in the production of nitrous oxide revisited. *Soil Biology and Biochemistry*. 2018;123:A3-A16. doi: [10.1016/j.soilbio.2018.03.020](https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2018.03.020)
37. Ding Z, Zhou Z, Lin X, Zhao F, Wang B, Lin F, Ge Y, Eissa MA. Biochar impacts on NH₃-volatilization kinetics and growth of sweet basil (*Ocimum basilicum* L.) under saline conditions. *Industrial Crops and Products*. 2020;157:112903. doi: [10.1016/j.indcrop.2020.112903](https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2020.112903)
38. Rong R, Zheng Y, Zhang F, Yang L, Li Z. The Effects of Different Types of Biochar on Ammonia Emissions during Co-composting Poultry Manure with a Corn Leaf. *Polish Journal of Environmental Studies*. 2019;5:3837-3843. doi: [10.15244/pjoes/95179](https://doi.org/10.15244/pjoes/95179)
39. Kim M, Min H, Koo N, Kim J. Response to Ammonia Emission Flux to Different pH Conditions under Biochar and Liquid Fertilizer Application. *Agriculture*. 2021;11:136. doi: [10.3390/agriculture11020136](https://doi.org/10.3390/agriculture11020136)
40. Al-Wabel MI, Al-Omran A, El-Naggar AH, Nadeem M, Usman ARA. Pyrolysis temperature induced changes in characteristics and chemical composition of biochar produced from conocarpus wastes. *Bioresuors Technology*. 2013;131:374-379. doi: [10.1016/j.biortech.2012.12.165](https://doi.org/10.1016/j.biortech.2012.12.165)

Информация об авторах:

Бовсун Мария Александровна – м.н.с., Дальневосточная лаборатория системного контроля за глобальными изменениями климата (Владивосток, Россия); аспирант кафедры почвоведения Дальневосточного федерального университета (Владивосток, Россия); старший инженер, лаборатория экспериментальной климатологии Тихоокеанского океанологического института имени В.И. Ильичёва ДВО РАН (Владивосток, Россия).
E-mail: bovsun.mal@dvfu.ru

Нестерова Ольга Владимировна – доцент, канд. биол. наук, кафедра почвоведения Дальневосточного федерального университета (Владивосток, Россия); зав. Дальневосточной лаборатории системного контроля за глобальными изменениями климата (Владивосток, Россия).
E-mail: nesterova.ov@dvfu.ru

Семаль Виктория Андреевна – доцент, канд. биол. наук, кафедра почвоведения Дальневосточного федерального университета (Владивосток, Россия); с.н.с., лаборатория почвоведения и экологии почв ФНЦ Биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН (Владивосток, Россия).
E-mail: semal.va@dvfu.ru

Брикманс Анастасия Владимировна – доцент, канд. биол. наук, кафедра почвоведения Дальневосточного федерального университета (Владивосток, Россия); н.с., Дальневосточная лаборатория системного контроля за глобальными изменениями климата (Владивосток, Россия).

E-mail: brikmans.av@dvfu.ru

Нестеров Владимир Вячеславович – бакалавр, Национальный исследовательский ядерный университет «МИФИ» (Москва, Россия).

E-mail: n.v.20005@mail.ru

Яцук Андрей Вадимович – в.н.с., канд. геол.-мин. наук, лаборатория газогеохимии Тихоокеанского океанологического института имени В.И. Ильичёва ДВО РАН (Владивосток, Россия); н.с., Дальневосточная лаборатория системного контроля за глобальными изменениями климата (Владивосток, Россия).

E-mail: yatsuk@poi.dvo.ru

Тюрина Елена Александровна – доцент, канд. экон. наук, кафедра менеджмента Дальневосточного федерального университета, зам. директора по науке и инновациям (Владивосток, Россия).

E-mail: tyurina.ea@dvfu.ru

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Information about the authors:

Mariia A. Bovsun, Senior Researcher Far Eastern Climate Smart Lab (Vladivostok, Russia); Post-graduate student of the Department of Soil Science, Far Eastern Federal University (Vladivostok, Russia); Senior Researcher of the Laboratory of Experimental Climatology, V.I. Il'yichev Pacific Oceanological Institute, FEB RAS (Vladivostok, Russia).

E-mail: bovsun.mal@dvfu.ru

Olga V. Nesterova, Cand.Sci. (Biol.), Assoc. Prof., Department of Soil Science, Far Eastern Federal University (Vladivostok, Russia); Head of the Far Eastern Climate Smart Lab (Vladivostok, Russia).

E-mail: nesterova.ov@dvfu.ru

Viktoriia A. Semal, Cand.Sci. (Biol.), Assoc. Prof., Department of Soil Science, Far Eastern Federal University (Vladivostok, Russia); Senior Researcher of the Laboratory of Soil Science and Soil Ecology, Federal Research Center for the Biodiversity of Terrestrial Biota of East Asia, FEB RAS (Vladivostok, Russia).

E-mail: semal.va@dvfu.ru

Anastasia V. Brikmans, Cand.Sci. (Biol.), Assoc. Prof., Department of Soil Science, Far Eastern Federal University (Vladivostok, Russian Federation); Senior Researcher Far Eastern Climate Smart Lab (Vladivostok, Russian Federation).

E-mail: brikmans.av@dvfu.ru

Vladimir V. Nesterov, bachelor, National Research Nuclear University MEPhI (Moscow, Russia).

E-mail: n.v.20005@mail.ru

Andrey V. Yatsuk, Cand.Sci. (Geol.), Senior Researcher, Laboratory of Gas Geochemistry, V.I. Il'yichev Pacific Oceanological Institute, FEB RAS (Vladivostok, Russia); Senior Researcher Far Eastern Climate Smart Lab (Vladivostok, Russia).

E-mail: yatsuk@poi.dvo.ru

Elena A. Tyurina, Cand.Sci. (Econ), Assoc. Prof., Department of Management, Far Eastern Federal University, Deputy Director for Science and Innovation (Vladivostok, Russia).

E-mail: tyurina.ea@dvfu.ru

The Authors declare no conflict of interest.

*Статья поступила в редакцию 20.09.2022;
одобрена после рецензирования 01.04.2023; принята к публикации 03.10.2023.*

*The article was submitted 20.09.2022;
approved after reviewing 01.04.2023; accepted for publication 03.10.2023.*

Научная статья
УДК 630*181.9, 631.4
doi: 10.17223/19988591/62/2

Динамика запасов биофильных элементов в валеже и почве после массового ветровала в широколиственном лесу на флювиогляциальных песках

Лариса Геннадьевна Ханина¹, Максим Викторович Бобровский²,
Вадим Эдуардович Смирнов³

^{1,3} *Институт математических проблем биологии РАН – филиал Института прикладной математики им. М.В. Келдыша Российской академии наук, Пуцзино, Россия*

² *Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН – обособленное подразделение ФИЦ ПНЦБИ Российской академии наук, Пуцзино, Россия*

³ *Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов Российской академии наук, Москва, Россия*

¹ <https://orcid.org/0000-0002-8937-5938>, khanina.larisa@gmail.com

² <https://orcid.org/0000-0002-3379-368X>, maxim.bobrovsky@gmail.com

³ <https://orcid.org/0000-0003-4918-3939>, vesmirmov@gmail.com

Аннотация. Вклад древесного детрита в циклы биофильных элементов широкого спектра лесных экосистем плохо изучен, хотя эта тема весьма актуальна в связи с задачами углеродного регулирования экономики. В работе оценена динамика углерода, азота, кальция, калия, магния и фосфора в лежащих стволах и гумусовых горизонтах дерново-подзолов на флювиогляциальных песках через 14 лет после массового ветровала в полидоминантном широколиственном лесу. Выявлено снижение объема валежа в 1,5 раза при уменьшении запасов элементов в валеже в 1,7–2,5 (для N, Mg и K) и 2,7–3,5 раза (для C, P и Ca). Наблюдалось увеличение доли запасов элементов, содержащихся в валеже рингопорных видов (дуб, ясень, вяз), на фоне снижения их доли в валеже диффузнопорных видов (осина, береза, липа, клен). Состояние почв в отношении запасов анализируемых элементов оценено как стабильное при значимом уменьшении отношения C/N с 14 в фоновом лесу до 12 на ветровальном участке.

Ключевые слова: крупные древесные остатки, деструкция валежа, элементный состав древесины, дерново-подзолы, органическое вещество почвы, углеродное регулирование

Источник финансирования: работа выполнена при поддержке Российского научного фонда (грант № 22-24-01063).

Благодарности: авторы благодарят администрацию заповедника «Калужские засеки» за помощь в организации полевых работ, а также И.В. Жмайлова, М.Н. Стаменова и Д.А. Куприянова за помощь в сборе полевого материала.

Для цитирования: Ханина Л.Г., Бобровский М.В., Смирнов В.Э. Динамика запасов биофильных элементов в валеже и почве после массового ветровала в широколиственном лесу на флювиогляциальных песках // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2023. № 62. С. 29–52. doi: 10.17223/19988591/62/2

Original article

doi: 10.17223/19988591/62/2

Dynamics of Element Stocks in Deadwood and Soil After a Mass Windthrow in a Broad-Leaved Forest on Sandy Soils

Larisa G. Khanina¹, Maxim V. Bobrovsky², Vadim E. Smirnov³

^{1,3} *Institute of Mathematical Problems of Biology of RAS – branch of the M.V. Keldysh Institute of Applied Mathematics of RAS, Pushchino, Russian Federation*

² *Institute of Physico-Chemical and Biological Problems in Soil Sciences of RAS, PSCBR RAS, Pushchino, Russian Federation*

³ *Center for Forest Ecology and Productivity of RAS, Moscow, Russian Federation*

¹ <https://orcid.org/0000-0002-8937-5938>, khanina.larisa@gmail.com

² <https://orcid.org/0000-0002-3379-368X>, maxim.bobrovsky@gmail.com

³ <https://orcid.org/0000-0003-4918-3939>, vesmirnov@gmail.com

Summary. Mass windthrow leads to a sharp increase in the stocks of woody detritus in forest ecosystems. Although highly relevant in connection with the tasks of carbon regulation of the economy, contributions of wood detritus to element cycles are poorly studied. The aim of this study was to estimate the dynamics of carbon, nitrogen, calcium, potassium, magnesium, and phosphorus in downed trunks and humus soil horizon of Podzols and Arenosols, 14 years after a mass windthrow in a mesic broad-leaved forest located in the Kaluzhskie Zaseki State Nature Reserve (Russia, Kaluga Region).

At the 2006 windthrow area (53°30'N, 35°35'E), deadwood stocks were evaluated on transects in 2010 and 2020. In 2020, 167 samples at 5 decomposition stages were collected from 49 fallen logs and 24 standing live trees of seven species: *Acer platanoides*, *Betula pendula*, *Fraxinus excelsior*, *Populus tremula*, *Quercus robur*, *Tilia cordata*, *Ulmus glabra*, and *Picea abies*. Sixty-two paired soil samples were collected from the upper 5 cm of soil beneath the overlying trunks of trees of different species and next to the trunks, and 10 soil samples were collected in the forest surrounding the windthrow area.

The volume of deadwood decreased by 1.5 times and the stocks of elements in deadwood decreased by 1.7-2.5 times (for N, Mg and K) and 2.7-3.5 times (for C, P and Ca) over 14 years after the windthrow (See Table 3). There was an increase in the proportion of element stocks contained in the deadwood of ring-porous species (*Quercus*, *Fraxinus*, and *Ulmus*), against a decrease in their proportion in the deadwood of diffuse-porous species (*Populus*, *Betula*, *Tilia*, and *Acer*). The state of soils with respect to the analysed elements was assessed as stable, with a significant decrease in the C/N ratio from 14 in the surrounding forest to 12 in the windthrow area (See Table 4).

Total stocks of elements both in deadwood and soil 14 years after a windthrow decreased not so much as their stock in deadwood: C, Ca and K by 2 times, N and Mg by 10 and 20%, respectively. Before the windthrow, the tree trunks had contained about 80% of total C stock and 20% of total N stock; after 14 years, these values decreased to 60% and 15% in lying trunks (See Fig. 3). In general, 14 years after the windthrow, the stocks of total N, mobile forms of Ca and Mg were higher in soil than in deadwood, and deadwood remained the main store of C, P and K.

Our study has shown that windthrows (including the mass ones) are important elements in the natural dynamics of forest ecosystems. A joint study of the processes of deadwood decomposition and the dynamics of soil characteristics, changes in the content and stocks of elements in wood, which pass into mobile forms of the soil stock in the process of wood decay, allows us to assess the quality of forests performing their ecosystem functions, such as regulating and supporting. The difference in the rate of loss of carbon and other elements by diffuse-porous and ring-porous tree species must

be taken into account in forest management aiming to regulate carbon in economy – planting of ring-porous species and preservation of their deadwood contribute to a relatively long-term deposition of carbon.

The article contains 3 Figures, 5 Tables, and 56 References.

Keywords: coarse woody debris, wood decay, deadwood decomposition, wood elements composition, soil organic matter, carbon regulation

Funding: This work was supported by the Russian Science Foundation, project No 22-24-01063.

Acknowledgments: Authors thank the administration of the Kaluzhskie Zaseki Nature Reserve for their help in organising the fieldwork, as well as Ivan V. Zhmaylov, Miroslav N. Stamenov, and Dmitry A. Kupriyanov for their help in collecting field data.

For citation: Khanina LG, Bobrovsky MV, Smirnov VE. Dynamics of Element Stocks in Deadwood and Soil After a Mass Windthrow in a Broad-Leaved Forest on Sandy Soils. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2023;62:29-52. doi: 10.17223/19988591/62/2

Введение

Ветровалы – падение деревьев в лесу – природное нарушение, происходящее, как правило, в результате сильных порывов ветра. Массовые ветровалы приводят к резкому увеличению запасов древесного детрита. При этом оценки вкладов древесного детрита в циклы биофильных элементов, общий баланс углерода, запас органического вещества почвы весьма противоречивы [1–5]. Ветровалы в равнинных широколиственных лесах Европы изучены довольно слабо, что отчасти является следствием относительной редкости этих лесов в настоящее время. Однако в условиях потепления климата площадь широколиственных лесов может заметно увеличиваться [6], что определяет особую важность и актуальность их изучения. Целью работы являлась оценка динамики биофильных элементов – углерода, азота, кальция, калия, фосфора и магния в валеже и минеральной почве через 14 лет после массового ветровала в мезофитном широколиственном лесу, расположенном в экотопе флювиогляциальных песков.

Материалы и методы

Исследование проводили в государственном природном заповеднике «Калужские засеки», находящемся в восточноевропейском регионе зоны широколиственных лесов [7]. Заповедник расположен в северо-западной части Среднерусской возвышенности. Рельеф эрозионный, образован пологохолмистым покровом ледниковой морены; преобладающие высоты 150–250 м н.у.м. [8]. Среднегодовая температура на ближайшей метеорологической станции Сухиничи с 1991 по 2020 г. составила 5,9 °С, а с 2006 по 2020 г. – 6,3 °С [9]. Среднегодовое количество осадков с устранением систематических погрешностей осадкомерных приборов с 1991 по 2015 г. составило 662 мм [10]. Массовый ветровал произошел на южном участке заповедника

летом 2006 г.; ветровал идентифицирован под номером 246 в спутниковой базе данных по лесным ветровалам европейской части России [11]. М.В. Бобровский и М.Н. Стаменов [12] определили, что ветровалом поврежден 291 участок площадью от 0,04 до 51 га; общая площадь поврежденных лесов 285 га. Лесохозяйственные мероприятия после ветровала в заповеднике не проводились.

Полевые исследования выполняли в 2020 г. на пробной площади 1 [12, табл. 1], заложенной в 2010 г. на участке массового ветровала у деревни Ягодное (53°30'N, 35°35'E); размер участка ветровала 9 га. До ветровала участок представлял собой осиново-широколиственный лес с участием дуба, клена, липы и ели. В 1999 г., по данным лесоустройства, возраст деревьев первого яруса составлял от 50 до 95 лет [12]. Почвы – дерново-подзолы на флювиогляциальных песках (Podzol и Arenosol по классификации WRB [13]).

Полевые исследования включали: 1) переучет валежа (лежащих стволов с диаметром ≥ 5 см) на трансектах, заложенных в 2010 г.; 2) отбор образцов древесины на 5 стадиях разложения из лежащих стволов и на нулевой стадии из стоящих живых деревьев и 3) отбор почвенных проб на массовом ветровале и вне участка ветровала.

Валеж был учтен на 7 трансектах, ориентированных перпендикулярно основному направлению падения деревьев; каждая по 20 м. В точке пересечения трансекты фиксировали вид упавшего дерева, его диаметр и стадию разложения. Последнюю определяли по методу падающего ножа в соответствии с разработанной ранее методикой [14] и с модификациями, предложенными для широколиственных видов [15], а также отдельной диагностикой стадий разложения для участков ствола и для образцов древесины (табл. 1). Образцы отбирали из валежа 7 видов лиственных деревьев: клен остролистный (*Acer platanoides* L.), береза повислая (*Betula pendula* Ehrh.), ясень обыкновенный (*Fraxinus excelsior* L.), осина европейская (*Populus tremula* L.), дуб черешчатый (*Quercus robur* L.), липа мелколистная (*Tilia cordata* Mill.) и вяз шершавый (*Ulmus glabra* Huds.), а также одного хвойного вида дерева ель европейская (*Picea abies* (L.) Karst.). Образцы были взяты без коры с поперечных спилов лежащих стволов не менее чем в трехкратной повторности на вид и стадию разложения (143 образца из 49 лежащих стволов). Образцы на последней стадии отбирали в цилиндрический бюкс путем накрывания субстрата и смещения его на твердую поверхность. Контрольные образцы на нулевой стадии разложения были взяты с помощью торцевой фрезы из 24 стоящих живых деревьев тех же видов. Объем всех образцов фиксировался. Подробная информация о стволах валежин и живых деревьев приведена в работе [17] (см. табл. 1).

На участке ветровала собрано 62 парных почвенных образца из верхних 5 см горизонта А: под лежащими стволами деревьев разных видов и рядом со стволами (не менее чем в трехкратной повторности на вид дерева). Десять контрольных смешанных образцов почвы собраны методом конверта вне ветровального участка, в лесу, окружающем ветровал. В месте отбора образцов определена мощность горизонта А почвенным буром.

Т а б л и ц а 1 [Table 1]

Характеристики стадий разложения древесины (из [14, 15] с модификациями)
 [Scale used for rating log sections and wood samples into different stages of wood decay
 (from [14, 15] with modifications)]

Стадия разложения [Decay stage]	Характеристики участка ствола [Log section characteristics]	Характеристики образца [Wood sample characteristics]
1	Древесина твердая; нож проникает только на несколько миллиметров [Wood hard; pushed knife penetrates only a few mm into wood]	
	Кора почти не повреждена [Bark ± intact]	
2	Древесина довольно твердая; нож проникает на 1–2 см [Wood fairly hard; knife penetrates ca. 1-2 cm into wood]	
	Кора обычно присутствует, местами начинает отваливаться [Bark is usually present; it begins to break down in spots]	
3	Древесина довольно мягкая; нож проникает на 3–5 см; есть небольшие разложившиеся фрагменты [Wood fairly soft; knife penetrates ca. 3-5 cm into wood; small decomposed patches]	
	Верхняя часть ствола сохраняет твердые участки. На нижней части ствола кора в основном отсутствует [Upper trunk with distinctly harder areas. Bark mostly absent on lower trunk]	Образец можно резать ножом [The sample can be cut with a knife]
4	Древесина мягкая; лезвие ножа полностью входит в древесину; древесина связная, но при поднятии рассыпается [Wood soft; knife blade fully penetrates into wood; wood is cohesive, but when lifted, falls apart]	
	Ствол в целом держит форму; в основном без коры; небольшие фрагменты коры сохранены на верхней части ствола [Trunk keeps its shape; usually without bark; only small patches left in upper trunk]	Образец держит форму, но часто распадается при извлечении; легко режется ножом [Sample keeps its shape, but often falls apart when taken out; easy to cut with a knife]
5	Древесина очень мягкая, слабо связная, легко распадается на мелкие фрагменты [Wood very soft and disintegrates easily between fingers]	
	Ствол значительно уменьшился, потерял форму [Trunk considerably shrunken; its shape is lost]	Для отбора образца требуется пинцет или ложка [Tweezers or a spoon are required to take the sample]

В лаборатории образцы древесины были высушены в сушильном шкафу при температуре 60 °С в течение 96 ч (до прекращения потерь в массе) и взвешены. Объемная плотность была рассчитана путем деления сухой массы на объем свежего образца. После измельчения образцов проводили определение содержания (концентрации) элементов: содержания С и N (%) были определены на автоматическом CHNS-анализаторе; Са, К, Mg и Р (мг кг⁻¹ сухой массы) – методом атомно-абсорбционной спектрометрии (ICP-OES). Массовую концентрацию элемента (г м⁻³) рассчитывали путем умножения массовой доли элемента на плотность образца. Запасы элементов на участке ветровала в валеже (кг га⁻¹) оценивали на основе его объема

($\text{м}^3 \text{га}^{-1}$), измеренного на трансектах. Для этого объем валежа, распределенный по видам и стадиям разложения, умножали на среднюю массовую концентрацию элемента, определенную для соответствующего вида соответствующей стадии разложения [16, 17]. Объем валежа ($\text{м}^3 \text{га}^{-1}$) получали путем умножения суммарной площади поперечных сечений отмеченных на трансектах лежащих и зависших стволов на 10^4 м^2 (1 гектар) и делили на 140 – суммарную длину трансект, умноженную на условную ширину трансекты 1 м. Для оценки динамики запасов использовали данные по трансектам 2010 и 2020 гг. Запас элементов в древостое в 2006 г. определяли по объему валежа на трансектах 2010 г. [12], умноженному на массовую концентрацию соответствующего элемента, определенную для живых деревьев. Исходили из предположений, что деревья падали живыми, и объем упавших стволов не сильно изменился за первые 4 года после ветровала [12, 18]. При расчетах дополнительно различали диффузнопорные (*Acer*, *Betula*, *Populus*, *Tilia*) и рингопорные виды (*Fraxinus*, *Quercus*, *Ulmus*) отдела Angiospermae [19]. У видов первой группы сосуды достаточно однородны по диаметру и равномерно распределены в древесине, а у видов второй группы в древесине различаются более крупные сосуды, формирующиеся в начале вегетационного сезона, и более мелкие, формирующиеся летом и осенью [20, 21]. Как показали наши предыдущие исследования, виды этих групп различаются по скорости разложения валежа [17]: она выше у диффузнопорных видов.

Почвенные образцы были высушены до воздушно-сухого состояния и просеяны через сито с диаметром ячеек 0,25; 1 и 2 мм. Для каждого образца были определены плотность сложения, содержания подвижных форм фосфора и калия (P_2O_5 и K_2O фотометрически по Кирсанову), содержание обменных катионов Ca^{2+} и Mg^{2+} [22], содержание углерода и азота (CHNS-анализатор). С целью дополнительной характеристики почвы были также определены рН (водный) и гранулометрический состав методом пипетки с обработкой пирофосфатом натрия [23]. Запасы элементов в минеральной почве (С и N валовые; Р, К, Са и Mg подвижные) оценивали путем умножения доли каждого элемента на плотность образца и на мощность горизонта А. Массовые доли (%) подвижных Са и Mg рассчитывали путем умножения числа миллимолей эквивалентов в 100 г почвы на молярную массу эквивалента (0,02 и 0,012 г ммоль⁻¹ соответственно); массовые доли (мг кг⁻¹) подвижных Р и К рассчитывали через их оксиды путем умножения содержания оксидов в вытяжке на массовые доли элементов (0,44 и 0,83 соответственно) [24]. Динамику почвенных характеристик оценивали путем сравнения содержания и запаса элементов в почвах на участке ветровала и в фоновых почвах, последние предполагали неизменившимися за 14 лет после ветровала.

Статистический анализ выполняли в среде R [25] путем проведения серии однофакторных дисперсионных анализов и оценки ν -критерия [26]. В качестве факторов, влияющих на запас элементов и свойства почвы, рассматривали место взятия пробы (биотоп) – под / рядом с валежом / вне ветровала,

и вид упавшего дерева. Однородность дисперсий проверяли с помощью критерия Левина.

Результаты исследования и обсуждение

Анализ показал, что за 14 лет в ходе деструкции средняя плотность древесины уменьшилась почти в 10 раз относительно исходных значений: от $465 \pm 26 \text{ кг м}^{-3}$ (стандартная ошибка здесь и далее, если не оговорено иначе) у живых деревьев до $53 \pm 3 \text{ кг м}^{-3}$ на пятой стадии разложения. Для обсуждаемых биофильных элементов виды деревьев значительно различались по содержанию и массовой концентрации Mg, Ca, K, а также массовой концентрации N и содержанию C (R^2 от 36 до 15%, $p < 0,001$). Содержание и массовая концентрация Mg были максимальны у клена остролистного и массовая концентрация – у вяза; минимальны оба показателя были у ели и дуба. Минимальные значения Ca также наблюдались у ели и дуба; максимальные значения массовой концентрации – у вяза. Для K максимальные значения были у вяза, а минимальные – у ели; кроме того, у липы содержание K было значительно выше общего среднего значения. Массовая концентрация N была также максимальна у вяза, а минимальна у ели. Содержание C было значительно выше у липы и ели. Стадии разложения древесины были значимым фактором вариации для содержания N, P и Ca (R^2 от 45 до 16%, $p < 0,001$), которые значительно увеличивались на пятой стадии, и тренд был преимущественно линейным, за исключением P, для которого наиболее значимым был квадратичный тренд. Содержание C варьировало между 41 и 52%, по стадиям значительно не менялось и в среднем составляло $45,8 \pm 0,2\%$. N% изменялся от $0,2 \pm 0,02\%$ на начальной стадии до $0,9 \pm 0,08\%$ на пятой стадии. Отношение C/N варьировало от 829 (ель, нулевая стадия) до 16 (вяз, пятая стадия) со средними значениями 286 ± 30 и 75 ± 8 на начальной и последней стадиях соответственно. Массовая концентрация элементов в ходе разложения сначала, как правило, росла, потом уменьшалась по мере потери массы древесины; наиболее яркое возрастание концентраций наблюдалось для Mg, Ca и N (табл. 2).

Переучет валежа на трансектах (рис. 1) показал, что за 14 лет после массового ветровала наблюдалось снижение объема валежа в 1,5 раза (с 463 до $317 \text{ м}^3 \text{ га}^{-1}$) при снижении запасов углерода и азота в 2,7 и 1,7 раза; магния, калия, фосфора и кальция в 1,9; 2,5; 3,4 и 3,5 раза соответственно (табл. 3). Следует отметить, что на трансектах, заложенных в 2010 г., отсутствовал валеж ели, но присутствовал валеж всех других семи видов, встречающихся на участке ветровала. Из них диффузнопорные виды (береза, осина, липа и клен) в 2006 г. содержали в среднем 80% анализируемых биофильных элементов от их запасов в живых деревьях, а в 2020 г. – 70%. Наиболее сильно уменьшились доли азота, углерода и кальция, содержащиеся в диффузнопорных видах. Соответственно, вырос вклад рингопорных видов (дуба, ясеня и вяза) в запасы анализируемых элементов в валеже.

Массовые концентрации элементов (г м^{-3}) в древесное (стадия 0) и валеже разных стадий разложения: среднее значение (ср.) и стандартное отклонение (с.о.)

[Mass concentrations of elements (g cm^{-3}) in living wood (stage 0) and dead wood of different decay stages: mean value and standard deviation, SD]

Виды [Species]	Стадии [Stages]	C		N		Ca		K		Mg		P	
		ср. [mean]	с.о. [SD]										
<i>Acer platanoides</i>	0	254 412	40 344	657,5	217,2	639,4	121,8	496,9	41,3	59,9	11,9	52,0	1,3
	1	199 798	26 051	721,9	117,7	1770,6	624,3	448,2	489,7	383,8	98,9	40,1	15,6
	2	124 769	30 296	873,0	395,2	2218,4	492,0	266,7	285,1	274,6	72,6	43,4	38,3
	3	54 556	6 380	905,9	632,3	558,4	288,5	287,9	74,0	145,9	135,9	35,4	29,2
	4	32 811	4 524	315,0	53,4	430,9	177,4	103,6	64,1	32,2	2,0	23,2	6,0
<i>Betula pendula</i>	5	17 522	1 234	290,3	159,3	744,7	NA	13,4	NA	24,2	NA	13,3	NA
	0	196 196	9 584	734,4	145,4	492,4	310,7	318,0	90,2	67,0	20,0	60,6	33,4
	1	173 290	14 654	1 131,3	544,6	675,7	260,6	529,0	198,0	126,3	73,3	86,1	30,8
	2	125 818	13 064	918,9	387,9	856,4	18,5	472,9	6,0	118,7	4,7	40,2	23,5
	3	97 223	7 830	974,9	768,8	813,3	165,5	355,3	205,6	85,8	15,2	34,0	35,7
<i>Fraxinus excelsior</i>	4	48 010	8 042	669,5	197,4	1150,2	257,5	63,2	4,8	110,6	75,6	50,1	1,0
	5	28 305	2 434	722,7	377,9	557,0	380,0	68,3	44,9	38,8	34,1	24,8	5,9
	0	294 840	29 475	1 229,2	229,3	9275,1	1664,0	1545,9	625,0	253,4	25,6	223,1	28,7
	1	178 262	24 236	967,4	316,0	733,3	419,1	350,8	114,4	101,8	25,4	31,7	4,9
	2	104 952	7 254	671,2	105,7	550,9	239,7	126,6	45,0	36,2	17,9	22,5	17,7
<i>Picea abies</i>	3	77 628	4 732	596,6	112,8	302,1	103,4	66,3	21,0	30,6	16,4	25,1	0,2
	4	43 313	6 734	445,1	313,5	183,9	35,9	27,1	12,7	12,4	6,1	7,7	5,8
	5	31 256	2 371	481,7	313,5	157,1	27,6	25,1	15,2	9,4	6,2	8,6	6,9
	0	142 955	6 181	401,8	222,4	1 251,2	1 521,3	1 643,2	1 800,9	111,1	131,0	1062,9	1448,8
	1	160 802	6 337	710,3	401,3	308,2	3,4	118,6	9,8	28,4	6,9	24,7	11,6
<i>Picea abies</i>	2	110 374	12 980	317,2	97,5	266,7	28,9	27,2	12,1	21,0	1,1	5,9	5,2
	3	81 922	8 581	292,2	105,7	204,5	118,8	40,9	21,5	17,1	3,6	13,3	8,9
	4	51 773	12 851	341,0	174,3	221,4	13,2	70,6	2,6	24,4	1,9	22,2	11,8
	5	23 368	6 079	251,0	127,4	146,1	63,6	16,8	7,5	20,3	11,5	11,4	4,9

	0	148 947	45 479	1002,1	447,4	1307,9	1585,9	557,7	393,5	97,0	56,9	187,6	217,3
<i>Populus tremula</i>	1	166 628	21 019	368,7	123,8	899,9	86,0	364,5	117,1	83,0	60,7	19,5	2,5
	2	94 133	25 301	590,0	312,8	1249,3	900,0	542,5	646,2	174,9	107,3	66,4	73,8
	3	56 016	7 847	705,7	253,3	365,9	53,4	93,0	51,2	34,0	12,4	25,3	20,5
	4	35 907	6 354	436,2	249,7	500,9	274,8	159,6	139,6	48,5	28,1	39,9	24,0
	5	14 839	2 908	303,2	86,7	239,7	86,1	30,2	11,6	19,5	10,4	21,8	10,2
<i>Quercus robur</i>	0	221 385	23 205	918,7	128,0	340,8	184,7	443,8	175,8	34,8	5,8	71,3	46,8
	1	203 132	18 618	2145,9	1092,2	1203,4	1252,0	227,0	29,9	49,7	33,7	53,6	47,5
	2	130 646	NA	1115,4	NA	267,9	NA	282,6	NA	20,9	NA	13,5	NA
	4	47 816	11 238	712,6	285,8	103,5	25,9	123,1	13,5	7,9	1,6	27,0	1,8
<i>Tilia cordata</i>	0	190 301	62 816	891,0	528,1	2312,8	3564,9	551,6	434,5	131,6	161,0	73,0	56,2
	1	163 931	19 154	500,6	82,6	1080,4	677,7	401,3	22,9	64,7	10,2	39,9	8,5
	2	127 207	18 347	773,7	245,9	652,2	168,3	732,4	493,0	87,9	59,9	199,6	213,6
	3	83 821	13 260	519,0	120,6	578,1	260,0	623,2	190,3	77,6	48,6	40,1	29,1
	4	53 907	11 721	341,7	75,3	449,2	428,2	195,1	128,8	40,8	5,6	12,5	2,6
<i>Ulmus glabra</i>	5	24 556	4 657	625,2	214,4	362,3	104,1	53,6	19,3	19,0	2,9	34,9	11,7
	0	253 232	6 841	1449,1	950,4	2517,8	911,8	954,5	146,5	167,2	47,7	136,4	12,8
	1	194 244	17 530	1090,6	245,3	2384,4	13,2	1492,7	643,3	266,5	82,0	102,4	36,4
	2	161 612	23 554	962,8	136,3	1420,1	NA	275,4	NA	215,9	NA	73,1	NA
	3	80 328	2 936	545,9	78,2	458,2	27,3	175,0	22,2	30,0	1,3	22,4	5,9
	4	52 610	11 702	908,2	697,5	899,1	112,6	152,7	16,9	87,0	16,0	63,0	10,4

Примечание. NA указано для вариантов, когда имеется одно значение в группе (вид-стадия).

[Note: NA not available].

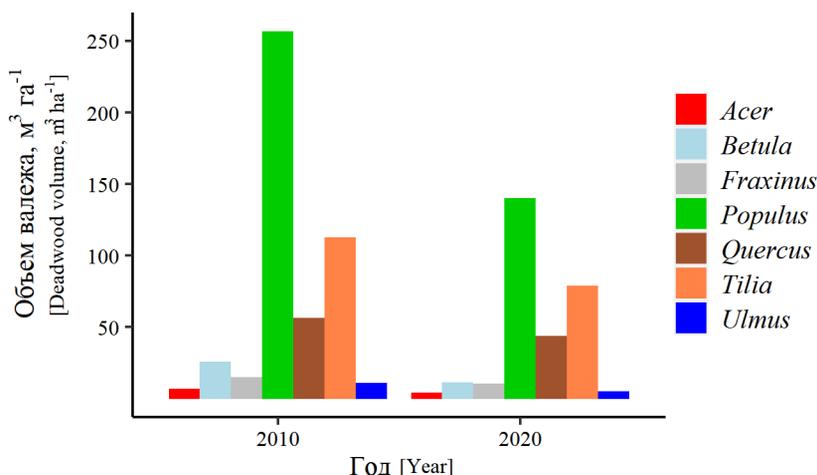


Рис. 1. Объем валежа разных видов на трансектах в 2010 и 2020 гг. на участке массового ветровала 2006 г. в экотопе флювиогляциальных песков в заповеднике «Калужские засеки»
 [Fig. 1. Volume of deadwood of different tree species measured at transects in 2010 and 2020 in the 2006 mass windthrow area on fluvioglacial sands in the Kaluzhskie Zaseki Nature Reserve]

Т а б л и ц а 3 [Table 3]

Оценки запасов элементов (кг га⁻¹) в валежной древесине в разные годы наблюдений и в почве (горизонт А) на участке массового ветровала в экотопе флювиогляциальных песков в заповеднике «Калужские засеки»
 [Estimates of elements stocks (kg ha⁻¹) in dead woods in different years of observations and in soil (A horizon) in the mass windthrow area on fluvioglacial sands in the Kaluzhskie Zaseki Nature Reserve]

Элементы [Elements]	Древесина [Wood]						Гумусовый горизонт почвы [Soil humus horizon]
	2006 г.		2010 г.		2020 г.		
	запас [stock]	дифф. *, % [diff. *, %]	запас [stock]	дифф. *, % [diff. *, %]	запас [stock]	дифф. *, % [diff. *, %]	
Валовый С [Total C]	81 430	78	68 609	81	30 157	63	18 962
Валовый N [Total N]	450	80	325	71	261	61	1536
Ca [#]	786	82	553	81	224	69	589
K [#]	248	79	209	83	100	77	73
Mg [#]	44	85	49	90	23	80	55
P [#]	58	86	24	83	17	83	5

Примечание. * – доля запаса элементов в диффузнопорных видах (*Acer*, *Betula*, *Populus*, *Tilia*); # – валовый запас для древесины и подвижной фракции для почв.
 [Note. * share of elements stocks in diffuse-porous species (*Acer*, *Betula*, *Populus*, and *Tilia*); # total stock for wood and mobile fraction for soil].

В почвенных образцах содержание физического песка (частиц > 0,01 мм) составило 91,8 ± 0,3% (n = 6); pH 5,4 ± 0,07 (n = 72). В образцах, отобранных в разных биотопах (внутри и вне участка ветровала, под лежащими

стволами и рядом с ними), не было выявлено значимых различий в содержании и запасах анализируемых элементов – валовых С, N и подвижных фракций Са, К, Mg и P (табл. 4).

Т а б л и ц а 4 [Table 4]

**Результаты дисперсионного анализа и характеристики почвы на участке
массового ветровала и в фоновом лесу в экотопе флювиогляциальных песков
в заповеднике «Калужские засеки»**

[ANOVA results and soil characteristics in the mass windthrow site and in the surrounding forest
on fluvio-glacial sands in the Kaluzhskie Zaseki Nature Reserve]

Почвенные характери- стики [Soil characteristics]	R^2	p -зна- чение [p -value]	На участке ветровала [Within the windthrow area] ($n = 62$)		Фоновая почва [Surrounding forest] ($n = 10$)		Вся выборка [Total] ($n = 72$)	
			Ср. [Mean]	С. ош. [Standard Error]	Ср. [Mean]	С. ош. [Standard Error]	Ср. [Mean]	С. ош. [Standard Error]
C/N	0,132	0,002	12,2	0,21	14,1	0,62	12,5	0,21
кг С га ⁻¹ (валовый) [kg C ha ⁻¹ , total]	0,004	0,586	18517,6	2245,46	21718,0	4200,26	18962,1	2014,49
кг N га ⁻¹ (валовый) [kg N ha ⁻¹ , total]	0,000	0,933	1541,3	184,61	1501,5	259,40	1535,8	162,48
кг Са га ⁻¹ (подвижный) [kg Ca ha ⁻¹ , mobile]	0,004	0,611	602,4	74,26	503,0	146,87	588,6	66,91
кг К га ⁻¹ (подвижный) [kg K ha ⁻¹ , mobile]	0,016	0,295	76,4	8,06	55,0	6,03	73,4	7,03
кг Mg га ⁻¹ (подвижный) [kg Mg ha ⁻¹ , mobile]	0,003	0,630	56,6	8,05	46,7	11,01	55,3	7,08
кг P га ⁻¹ (подвижный) [kg P ha ⁻¹ , mobile]	0,008	0,458	4,7	0,71	3,4	0,50	4,6	0,62
мг Са кг ⁻¹ (подвижный) [mg Ca kg ⁻¹ , mobile]	0,040	1	1202,1	94,7	786,0	136,3	1144,3	85,2
мг К кг ⁻¹ (подвижный) [mg K kg ⁻¹ , mobile]	0,040	1	155,9	12,0	104,4	9,7	148,8	10,6
мг Mg кг ⁻¹ (подвижный) [mg Mg kg ⁻¹ , mobile]	0,016	1	110,9	10,5	81,9	13,9	106,9	9,3
мг P кг ⁻¹ (подвижный) [mg P kg ⁻¹ , mobile]	0,049	1	8,7	0,6	5,9	0,3	8,3	0,5

Почвенные характеристики [Soil characteristics]	R^2	p -значение [p -value]	На участке ветровала [Within the windthrow area] ($n = 62$)		Фоновая почва [Surrounding forest] ($n = 10$)		Вся выборка [Total] ($n = 72$)	
			Ср. [Mean]	С. ош. [Standard Error]	Ср. [Mean]	С. ош. [Standard Error]	Ср. [Mean]	С. ош. [Standard Error]
C%	0,000	0,940	3,7	0,21	3,6	0,39	3,7	0,19
N%	0,015	0,314	0,3	0,02	0,3	0,03	0,3	0,02
Ca ²⁺ , ммоль экв. /100 г [mmol eqv. / 100 g]	0,040	0,091	6,0	0,47	3,9	0,68	5,7	0,43
Mg ²⁺ , ммоль экв. /100 г [mmol eqv. / 100 g]	0,016	0,286	0,9	0,09	0,7	0,12	0,9	0,08
K ₂ O, мг кг ⁻¹ [mg kg ⁻¹]	0,040	0,092	187,9	14,41	125,7	11,73	179,2	12,75
P ₂ O ₅ , мг кг ⁻¹ [mg kg ⁻¹]	0,049	0,061	19,8	1,32	13,4	0,67	18,9	1,17
Плотность почвы, кг м ⁻³ [Bulk density, kg m ⁻³]	0,000	0,935	807,0	28,7	813,4	73,5	807,9	26,5
Мощность горизонта А, см [Horizon A, cm]	0,009	0,416	6,0	0,4	6,8	0,4	6,1	0,3

Примечание. Ср. – среднее значение, С. ош. – стандартная ошибка.

Средние значения запасов С были выше вне ветровального участка, а средние значения содержания и запасов подвижных форм Са, К, Mg и Р были выше на ветровальном участке. Однако вариация характеристик была так высока, что различия были не значимы. Только отношение С/Н в почвах на ветровале ($12,5 \pm 0,2$) было значимо ниже, чем в фоновых почвах ($14,1 \pm 0,6$). Вид лежащего дерева внутри ветровального участка определял от 20 до 50% вариации общего N, подвижных форм К, Са и Mg (табл. 5). Зависимость почвенных характеристик от видовой принадлежности валежа в основном наблюдалась за счет низких значений всех указанных характеристик в почве, отобранной под и рядом со стволами ели; максимальные значения подвижных Mg и Са наблюдались под и рядом с валежом клена, а К – под и рядом с валежом осины.

Отсутствие значимых различий между свойствами почв на участке ветровала и вне ветровала позволило предположить, что почва на ветровальном участке мало изменилась за 14 лет после ветровала. Как следствие суммарные запасы биофильных элементов в валеже и почве за годы после ветровала уменьшились не так сильно, как их запас в валеже: С, Са и К – в 2 раза, N и Mg – на 10 и 20% соответственно (рис. 2). В стволах деревьев до ветровала содержалось около 80% запасов общего С и 20% запасов общего N; через 14 лет в лежащих стволах эти показатели уменьшились до 60 и 15% (рис. 3). По сравнению с подвижными формами в почве стволы живых деревьев отличались высокой долей общего P (90%), K (80%) и Ca (60%); доля

Mg в стволах составила 40%. В ходе разложения процентная концентрация всех биофильных элементов (кроме С и К) в древесине увеличивалась [16, 17], но плотность древесины уменьшалась, поэтому запасы, соответственно, тоже упали. В целом через 14 лет после ветровала запасы валового N, подвижных форм Са и Mg были выше в почве, чем в валеже, а основным хранилищем С, Р и К оставался валеж.

Т а б л и ц а 5 [Table 5]

Характеристики почв, значительно различающиеся между валежом разных видов, на участке массового ветровала в экотопе флювиогляциальных песков в заповеднике «Калужские засеки»: результаты дисперсионного анализа и средние значения (полужирный шрифт – максимальные, подчеркивание – минимальные значения, значимо различающиеся по ν -критерию)

[Soil characteristics significantly differing by species of downed trees in the mass windthrow area on fluvio-glacial sands in the Kaluzhskie Zaseki Nature Reserve: ANOVA results and mean values (**bold** – maximum, underlining – minimum values significantly differing by ν -test)]

	R^2	p -значе- ние [p -value]	<i>Acer plat-</i> <i>anoides</i> ($n = 6$)	<i>Betula</i> <i>pendula</i> ($n = 10$)	<i>Picea</i> <i>abies</i> ($n = 10$)	<i>Populus</i> <i>tremula</i> ($n = 20$)	<i>Tilia</i> <i>cordata</i> ($n = 12$)
Mg ²⁺ , ммоль экв. /100 г [mmol eqv. / 100 g]	0,50	< 0,001	2,0 ± 0,26	1,3 ± 0,23	<u>0,3 ± 0,06</u>	1,0 ± 0,12	<u>0,5 ± 0,09</u>
Ca ²⁺ , ммоль экв. /100 г [mmol eqv. / 100 g]	0,41	< 0,001	9,7 ± 1,59	8,4 ± 1,22	<u>2,5 ± 0,74</u>	6,7 ± 0,69	<u>3,6 ± 0,58</u>
C/N	0,29	0,002	12,0 ± 0,28	11,6 ± 0,19	14,0 ± 0,65	11,7 ± 0,31	11,9 ± 0,42
N%	0,22	0,015	0,4 ± 0,03	0,4 ± 0,05	<u>0,2 ± 0,02</u>	0,3 ± 0,03	0,3 ± 0,04
K ₂ O, мг кг ⁻¹ [mg kg ⁻¹]	0,20	0,023	177,1 ± 22,9	195,2 ± 19	<u>92,2 ± 15,2</u>	244,6 ± 33,6	177,4 ± 28,8

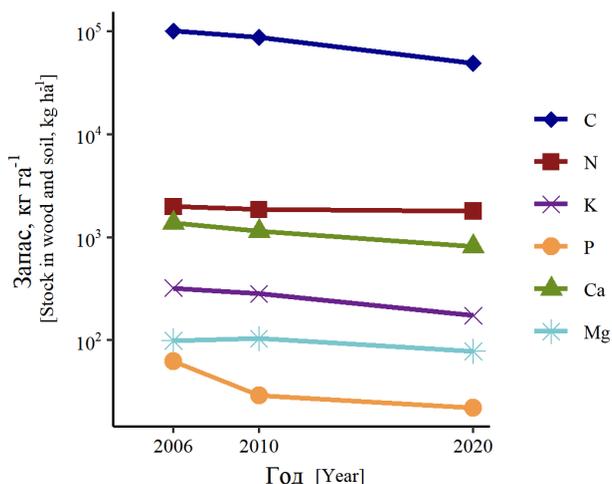


Рис. 2. Суммарный запас биофильных элементов в валеже и почве на участке массового ветровала в экотопе флювиогляциальных песков в заповеднике «Калужские засеки» в год ветровала и спустя 4 и 14 лет после ветровала

[Fig. 2. Total stock of the elements in deadwood and soil in the mass windthrow area on fluvio-glacial sands in the Kaluzhskie Zaseki Nature Reserve in the year of the windthrow and 4 and 14 years after event]

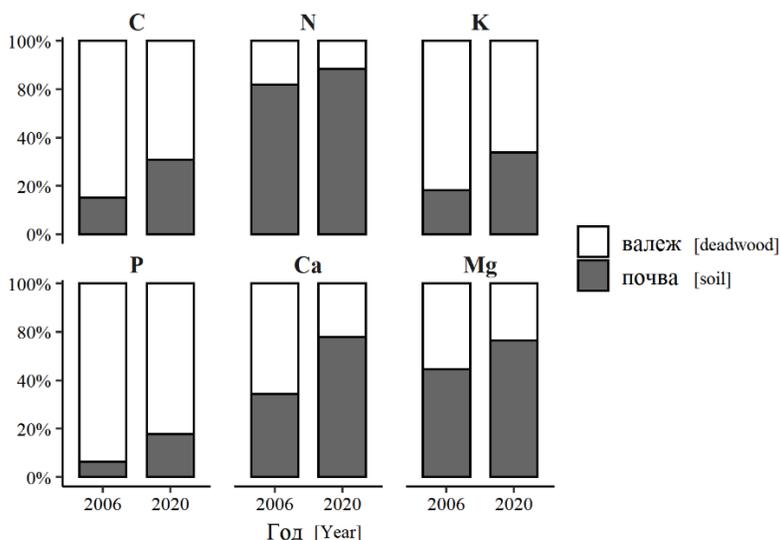


Рис. 3. Процентное соотношение между валежом и почвой по запасу биофильных элементов на участке массового ветровала в экотопе флювиогляциальных песков в заповеднике «Калужские засеки» в год ветровала и спустя 14 лет после ветровала:

С и N валовый; К, Р, Са, Mg – подвижный запас для почв и валовый для валежа
 [Fig 3. Percentage ratio between deadwood and soil by the elements stock in the mass windthrow area on fluvioglacial sands in the Kaluzhskie Zaseki Nature Reserve in the year of the windthrow and 14 years after event: C and N total stock; K, P, Ca, and Mg – mobile stock for soils and total stock for deadwood]

Таким образом, через 14 лет после массового ветровала произошло ожидаемое уменьшение объема, массы валежа и запасов элементов в валеже. Потери массы и запасов всех анализируемых элементов в валеже были заметно выше, чем сокращение его объема: при уменьшении объема в 1,5 раза запасы элементов в валеже уменьшились в 2–3 раза и более. Наши исследования подтвердили выводы, полученные ранее, что для корректной оценки запасов углерода в валеже (так же, как и других элементов) необходимо учитывать стадию разложения валежа и вид упавшего дерева [27–30]. Результаты переучета валежа на трансектах подтвердили более высокую скорость разложения диффузнопорных видов отдела Angiospermae по сравнению с рингопорными видами, что было выявлено нами ранее [17]. Разная скорость разложения валежа деревьев разных групп со временем ведет к увеличению доли запасов элементов, содержащихся в валеже рингопорных видов, на фоне снижения этой доли в валеже диффузнопорных видов. Этот вывод можно использовать при разработке рекомендаций для лесного хозяйства, а именно: для достижения целей углеродного регулирования экономики предпочтительны посадка и сохранение насаждений из рингопорных видов деревьев (дуб, вяз, ясень). Отметим, что трансектный метод учета валежа (line intersect sampling, LIS approach) – учет диаметра ствола, стадии его разложения и вида дерева в точке пересечения линии трансекты – является достаточно простым в применении, но при этом довольно эффективным и

точным. Его предлагают использовать для инвентаризации и мониторинга валежа, оценки различных экосистемных функций лесов не только на локальном, но и на региональном и глобальном уровнях [31, 32].

Примененный нами способ оценки общих запасов элементов в древесине одновременно с оценкой подвижной фракции запасов элементов в почве встречается в литературе: в частности, его использовали Calvaruso et al. [33] и Baek et al. [34] для исследования зависимости между почвенными свойствами и содержанием – запасом биофильных элементов в живых деревьях бука (*Fagus sylvatica* L.) и дуба (*Quercus glauca* Thunb.) соответственно. Одновременные оценки общих запасов углерода и азота в древостое, валеже и почве также выполнялись в последние годы [5, 35, 36]. Оценки запасов углерода в валеже и древостое (без оценок запасов в почве) достаточно часто встречаются в работах [18, 28–30, 37, 38]. Также обычны оценки валовых и подвижных запасов элементов в почве в связи с состоянием растительности [39–43]. Полученные нами оценки содержания и запасов элементов в древостое, валеже и почве в основном близки к опубликованным ранее, при этом можно отметить некоторые особенности.

Наши оценки содержания элементов в живых деревьях близки к литературным по абсолютным значениям. Оценки запасов элементов в древостое, приведенные в литературе, сильно разнятся между собой не только вследствие различия изучаемых экосистем, но и в результате использования различных конверсионных коэффициентов и аллометрических уравнений [5, 33]. Однако порядок величин запасов и соотношения элементов, как полученные нами, так и отмеченные в литературе, совпадают: среди всех исследованных элементов запасы углерода и кальция в древостое максимальны, а запасы магния и фосфора минимальны [33, 34]. В валеже в ходе разложения запасы элементов, как правило, сначала растут вслед за их массовой концентрацией (см. табл. 2), а потом падают. Этот результат отмечен в литературе [37, 44]; его подтверждают и наши исследования: так, запасы Mg в валеже на ветровале оказались выше в 2010 г. по сравнению с 2006 г. (см. табл. 3).

Для почвы отсутствие значимых различий в процентном содержании и запасе элементов между фоновым лесом и участком массового ветровала свидетельствует о достаточно стабильном ее состоянии, о важных буферных свойствах почвы при нарушениях лесных экосистем. Содержания C и N в почве, как и подвижных фракций Ca, K и Mg, были сравнимы с литературными оценками [5, 33–36], хотя наше исследование было проведено на потенциально более бедных песчаных почвах. Бедность субстрата в нашем исследовании проявилась в низком содержании подвижного фосфора; такую особенность песчаных почв отмечают многие исследователи [39–41]. Низкие значения содержания фосфора при нормальных значениях содержания калия отмечены для лесных почв, прошедших через интенсивное сельскохозяйственное использование в прошлом [42, 43], что в целом подтверждается и в нашем случае [45]. Оценки запасов элементов в почве напрямую зависят от плотности почвы и толщины слоя, на которую рассчитывается

запас; наши оценки совпали с оценками, приведенными для лесных почв при сравнимой толщине почвенного слоя 0–5 см [34, 36].

Важно отметить, что существует целый ряд работ, в которых изучается непосредственное влияние валежа на почвенные характеристики. Показано увеличение содержания растворимых форм органического углерода под лежащими бревнами любых стадий разложения [46–48]. Значимое увеличение содержания углерода, азота и других биофильных элементов, возрастание активности почвенных энзимов, микробной активности наблюдается под бревнами на высоких стадиях разложения [4, 49–54]. Мы не наблюдали значимой разницы в свойствах почвенных образцов, отобранных под и рядом с лежащими стволами, хотя средние значения демонстрировали эту разницу. Возможно, причина в том, что мы исследовали почву под и рядом с бревнами, в основном находившимися на третьей стадии разложения (среднее значение стадии $3,1 \pm 0,1$). Вместе с тем на ветровальном участке по сравнению с фоновыми почвами наблюдалось значимое увеличение микробной активности [55], а также уменьшение отношения C/N. Этот факт, как и уменьшение отношения C/N в валеже на поздних стадиях разложения, по сути, свидетельствует о переходе органического вещества из крупных древесных остатков в органическое вещество почвы. Высокие значения подвижных Mg и Ca в почве под стволами и рядом со стволами клена остролистного при максимальной массовой концентрации Mg и высоких значениях Ca в стволах этого вида также косвенно свидетельствуют о непосредственном вкладе валежа в увеличение почвенного богатства. Значимый эффект влияния видовой принадлежности валежа на свойства почв, отмеченный нами, соответствовал результатам, полученным другими авторами [47, 50].

Заключение

За 14 лет после массового ветровала произошло снижение запасов валежа в 1,5 раза при снижении запасов элементов в валеже в 1,7–2,5 раза для N, Mg и K и 2,7–3,5 раза для C, P и Ca. Состояние почв в отношении запасов анализируемых элементов оценено как стабильное. Наше исследование показало, что ветровалы, включая массовые, являются важными элементами естественной динамики лесных экосистем. Совместное изучение процессов разложения валежа и динамики почвенных характеристик, изменений содержания и запасов биофильных элементов в древесине, переходящих в процессе деструкции в подвижные формы почвенного пула, позволяет оценить качество выполнения лесами своих экосистемных функций – регулирующей и поддерживающей [56]. Исследование почвы на участке ветровала и в фоновом лесу, под и рядом с упавшими стволами различных видов деревьев позволяет получить дополнительные сведения о почвенных процессах в спонтанно развивающихся лесных экосистемах. Разницу в скорости потерь углерода и других биофильных элементов диффузнопорными и рингопорными видами деревьев необходимо учитывать в лесном хозяйстве для реализации целей углеродного регулирования экономики: выращивание

рингопорных видов и сохранение их валежа способствует сравнительно долговременному депонированию углерода.

Список источников

1. Thom D., Seidl R. Natural disturbance impacts on ecosystem services and biodiversity in temperate and boreal forests // *Biological Reviews*. 2016. Vol. 91. PP. 760–781. doi: 10.1111/brv.12193
2. Magnússon R.I., Tietema A., Cornelissen J.H.C., Hefting M.M., Kalbitz K. Tamm Review: Sequestration of carbon from coarse woody debris in forest soils // *Forest Ecology and Management*. 2016. Vol. 377. PP. 1–15. doi: 10.1016/j.foreco.2016.06.033
3. Курганова И.Н., Лопес де Гереню В.О., Мякшина Т.Н., Сапронов Д.В., Савин И.Ю., Шорохова Е.В. Баланс углерода в лесных экосистемах южного Подмосквья в условиях усиления засушливости климата // *Лесоведение*. 2016. № 5. С. 332–345.
4. Piaszczyk W., Błońska E., Lasota J. Soil biochemical properties and stabilisation of soil organic matter in relation to deadwood of different species // *FEMS Microbiology Ecology*. 2019. Vol. 95, № 3. fiz011. doi: 10.1093/femsec/fiz011
5. Курганова И.Н., Лопес де Гереню В.О., Ипп С.Л., Каганов В.В., Хорошаев Д.А., Рухович Д.И., Сумин Ю.В., Дурманов Н.Д., Кузяков Я.В. Пилотный карбоновый полигон в России: анализ запасов углерода в почвах и растительности // *Почвы и окружающая среда*. 2022. Т. 5, № 2. e169. doi: 10.31251/pos.v5i2.169
6. Löf M., Brunet J., Hickler T., Birkedal M., Jensen A. Restoring broadleaved forests in southern Sweden as climate changes // *A Goal-Oriented Approach to Forest Landscape Restoration* / ed. by Stanturf J., Madsen P., Lamb D. *World Forests*. 2012. Vol. 16. Springer, Dordrecht. PP. 373–391. doi: 10.1007/978-94-007-5338-9_14
7. Растительность европейской части СССР. Л.: Наука, 1980. 431 с.
8. Попадюк Р.В., Смирнова О.В., Заугольнова Л.Б., Ханина Л.Г., Бобровский М.В., Яницкая Т.О. Заповедник «Калужские засеки» // *Сукцессионные процессы в заповедниках России и проблемы сохранения биологического разнообразия* / ред. О.В. Смирнова, Е.С. Шапошников. СПб.: Российское ботаническое общество, 1999. С. 58–105.
9. Булыгина О.Н., Разуваев В.Н., Трофименко Л.Т., Швец Н.В. Описание массива данных среднемесячной температуры воздуха на станциях России. Свидетельство о государственной регистрации базы данных № 2014621485. URL: <http://meteo.ru/data/156-temperature#описание-массива-данных> (дата обращения: 29.09.2022).
10. Ильин Б.М., Булыгина О.Н., Богданова Э.Г., Веселов В.М., Гаврилова С.Ю. Описание массива месячных суммосадков, с устранением систематических погрешностей осадкомерных приборов. URL: <http://meteo.ru/data/506-mesyachnye-summy-osadkov-s-ustraneniemsistematiceskikh-pogreshnostej-osadkomernykh-priborov> (дата обращения: 25.10.2022).
11. Shikhov A.N., Chernokulsky A.V., Azhigov I.O., Semakina A.V. A satellite-derived database for stand-replacing windthrow events in boreal forests of European Russia in 1986–2017 // *Earth Syst. Sci. Data*. 2020. Vol. 12. PP. 3489–3513. doi: 10.5194/essd-12-3489-2020
12. Бобровский М.В., Стаменов М.Н. Катастрофический ветровал 2006 года на территории заповедника «Калужские засеки» // *Лесоведение*. 2020. № 6. С. 523–536.
13. World Reference Base for Soil Resources. 2006. World Soil Resource Reports No. 103. FAO, Rome.
14. Renvall P. Community structure and dynamics of wood-rotting Basidiomycetes on decomposing conifer trunks in northern Finland // *Karstenia*. 1995. Vol. 35. PP. 1–51.
15. Khanina L.G., Bobrovsky M.V. Value of large *Quercus robur* fallen logs in enhancing the species diversity of vascular plants in an old-growth mesic broad-leaved forest in the Central Russian Upland // *Forest Ecology and Management*. 2021. Vol. 491. 119172. doi: 10.1016/j.foreco.2021.119172

16. Ханина Л.Г., Смирнов В.Э., Бобровский М.В. Элементный состав валежа различных древесных пород и стадий разложения в широколиственном лесу заповедника «Калужские засеки» // Лесоведение. 2023. № 4. С. 353–368. doi: 10.31857/S0024114823040034
17. Khanina L., Bobrovsky M., Smirnov V., Romanov M. Wood decomposition, carbon, nitrogen, and pH values in logs of 8 tree species 14 and 15 years after a catastrophic windthrow in a mesic broad-leaved forest in the East European plain // Forest Ecology and Management. 2023. Vol. 545. 121275. doi: 10.1016/j.foreco.2023.121275
18. Fraver S., Milo A.M., Bradford J.B., D'Amato A.W., Kenefic L., Palik B.J., Woodall C.W., Brissette J. Woody debris volume depletion through decay: implications for biomass and carbon accounting // Ecosystems. 2013. Vol. 16. PP. 1262–1272. doi: 10.1007/s10021-013-9682-z
19. Бенькова В.Е., Швейнгрубер Ф.Х. Анатомия древесины растений России. Берн: Хаупт, 2004. 465 с.
20. Cornelissen J.H.C., Sass-Klaassen U., Poorter L., van Geffen K., van Logtestijn R.S.P., van Hal J. et al. Controls on coarse wood decay in temperate tree species: birth of the LOGLIFE experiment // Ambio. 2012. Vol. 41. PP. 231–245. doi: 10.1007/s13280-012-0304-3
21. Yang S., Sterck F.J., Sass-Klaassen U., Cornelissen J.H.C., van Logtestijn R.S.P., Hefting M., Goudzwaard L., Zuo J., Poorter L. Stem trait spectra underpin multiple functions of temperate tree species // Frontiers in Plant Science. 2022. Vol. 13. 769551. doi: 10.3389/fpls.2022.769551
22. Теория и практика химического анализа почв / под ред. Л.А. Воробьевой. М. : ГЕОС, 2006. 400 с.
23. Теории и методы физики почв / под ред. Е.В. Шеина и Л.О. Карпачевского. М. : Гриф и К, 2007. 616 с.
24. Воробьева Л.А., Ладонин Д.В., Лопухина О.В., Рудакова Т.А., Кирюшин А.В. Химический анализ почв. Вопросы и ответы. М., 2011. 186 с.
25. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. R Development Core Team. Vienna, Austria, 2022.
26. Husson F., Le S., Pages J. Exploratory Multivariate Analysis by Example Using R. London : Chapman & Hall/CRC Press, 2017. 248 p.
27. Замолодчиков Д.Г., Грабовский В.И., Каганов В.В. Натурная и модельная оценки углерода валежа в лесах Костромской области // Лесоведение. 2013. № 4. С. 3–11.
28. Herrmann S., Kahl T., Bauhus J. Decomposition dynamics of coarse woody debris of three important central European tree species // Forest Ecosystems. 2015. Vol. 2. P. 27. doi: 10.1186/s40663-015-0052-5
29. Přivětivý T., Šamonil P. Variation in downed deadwood density, biomass, and moisture during decomposition in a natural temperate forest // Forests. 2021. Vol. 12. 1352. doi: 10.3390/f12101352
30. Petritan I.C., Mihăilă V.-V., Yuste J.C., Bouriaud O., Petritan A.M. Deadwood density, C stocks and their controlling factors in a beech-silver fir mixed virgin European forest // Forest Ecology and Management. 2023. Vol. 539. 121007. doi: 10.1016/j.foreco.2023.121007
31. Woodall C., Monleon V., Fraver S., Russell M., Hatfield M., Campbell J., Domke G. The downed and dead wood inventory of forests in the United States // Sci. Data. 2019. Vol. 6. 180303. doi: 10.1038/sdata.2018.303
32. Knoke T., Kindu M., Schneider T., Gobakken T. Inventory of forest attributes to support the integration of non-provisioning ecosystem services and biodiversity into forest planning—from collecting data to providing information // Current Forestry Reports. 2021. Vol. 7. PP. 38–58. doi: 10.1007/s40725-021-00138-7
33. Calvaruso C., Kirchen G., Laurent S.-A., Redon P.-O., Turpault M.-P. Relationship between soil nutritive resources and the growth and mineral nutrition of a beech (*Fagus*

- sylvatica*) stand along a soil sequence // *Catena*. 2017. Vol. 155. PP. 156–169. doi: 10.1016/j.catena.2017.03.013
34. Baek G., Bae E.J., Kim C. Nutrient stocks of Japanese blue oak (*Quercus glauca* Thunb.) stands on different soil parent materials // *Forest Science and Technology*. 2020. Vol. 16, No. 4. PP. 180–187. doi: 10.1080/21580103.2020.1822924
 35. Wellbrock N., Grüneberg E., Riedel T., Polley H. Carbon stocks in tree biomass and soils of German forests // *Cent. Eur. For. J.* 2017. Vol. 63. PP. 105–112. doi: 10.1515/forj-2017-0013
 36. Hotta W., Morimoto J., Inoue T., Suzuki S.N., Umebayashi T., Owari T., Shibata H., Ishibashi S., Hara T., Nakamura F. Recovery and allocation of carbon stocks in boreal forests 64 years after catastrophic windthrow and salvage logging in northern Japan // *Forest Ecology and Management*. 2020. Vol. 468. 118169. doi: 10.1016/j.foreco.2020.118169
 37. Romashkin I., Shorohova E., Kapitsa E., Galibina N., Nikerova K. Substrate quality regulates density loss, cellulose degradation and nitrogen dynamics in downed woody debris in a boreal forest // *Forest Ecology and Management*. 2021. Vol. 491. 119143. doi: 10.1016/j.foreco.2021.119143
 38. Шорохова Е.В., Капица Е.А., Корепин А.А. Депонирование углерода в коренных и вторичных таежных ельниках Вепского леса // *Леса России: политика, промышленность, наука, образование : материалы VII Всероссийской научно-технической конференции*. СПб. : Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет имени С.М. Кирова, 2022. С. 406–409.
 39. Khanna P.K., Bauhus J., Meiwes K.J., Kohler M., Rumpf S., Schönfelder E. Assessment of changes in the phosphorus status of forest ecosystems in Germany – literature review and analysis of existing data. A report to the German Federal Ministry of Food, Agriculture and Consumer Protection. 2007. Freiberg, Göttingen, Germany. URL: https://www.nwfv.de/fileadmin/nwfv/publikationen/pdf/khanna_2007_assessment_of_changes_in.pdf (access: 29.09.2022).
 40. Никитишен В.И., Личко В.И., Курганова Е.В. Фосфор в агроэкосистемах на серых лесных почвах ополей Центральной России // *Почвоведение*. 2008. № 8. С. 983–996.
 41. Niederberger J., Kohler M., Bauhus J. Distribution of phosphorus fractions with different plant availability in German forest soils and their relationship with common soil properties and foliar P contents // *Soil*. 2019. Vol. 5. PP. 189–204. doi: 10.5194/soil-5-189-2019
 42. Бурдуковский М.Л., Перепелкина П.А. Агроэкологическое состояние почв и восстановление растительности в залежных экосистемах // *Биота и среда природных территорий*. 2022. Т. 10, № 2. С. 28–36.
 43. Eremina D.V., Kayugina S.M. Phosphorus-potassium state as an element of natural fertility of gray forest soils of Western Siberia // *IOP Conf. Ser.: Earth Environ. Sci.* 2022. Vol. 1043. 012017. doi: 10.1088/1755-1315/1043/1/012017
 44. Arnstadt T., Hoppe B., Kahl T., Kellner H., Krüger D., Bauhus J., Hofrichter M. Dynamics of fungal community composition, decomposition and resulting deadwood properties in logs of *Fagus sylvatica*, *Picea abies* and *Pinus sylvestris* // *Forest Ecology and Management*. 2016. Vol. 382. PP. 129–142. doi: 10.1016/j.foreco.2016.10.004
 45. Бобровский М.В. Козельские засеки (эколого-исторический очерк). Калуга : Изд-во Н. Бочкаревой, 2002. 92 с.
 46. Kahl T., Mund M., Bauhus J., Schulze E.-D. Dissolved organic carbon from European beech logs: Patterns of input to and retention by surface soil // *Ecoscience*. 2012. Vol. 19, No. 4. PP. 364–373. doi: 10.2980/19-4-3501
 47. Bantle A., Borken W., Ellerbrock R.H., Schulze E.D., Weisser W.W., Matzner E. Quantity and quality of dissolved organic carbon released from coarse woody debris of different tree species in the early phase of decomposition // *Forest Ecology and Management*. 2014. Vol. 329. PP. 287–294. doi: 10.1016/j.foreco.2014.06.035
 48. Bade C., Jacob M., Leuschner C., Hauck M. Chemical properties of decaying wood in an old-growth spruce forest and effects on soil chemistry // *Biogeochemistry*. 2015. Vol. 122. PP. 1–13. doi: 10.1007/s10533-014-0015-x

49. Błońska E., Kacprzyk M., Spólnik A. Effect of deadwood of different tree species in various stages of decomposition on biochemical soil properties and carbon storage // *Ecological Research*. 2017. Vol. 32. PP. 193–203. doi: 10.1007/s11284-016-1430-3
50. Błońska E., Lasota J., Piaszczyk W. Dissolved carbon and nitrogen release from deadwood of different tree species in various stages of decomposition // *Soil Science and Plant Nutrition*. 2019. Vol. 65, No. 1. PP. 100–107. doi: 10.1080/00380768.2018.1545517
51. Błońska E., Piaszczyk W., Lasota J. Patterns and driving factors of ecological stoichiometry in system of deadwood and soil in mountains forest ecosystem // *Scientific Reports*. 2023. Vol. 13. 5676. doi: 10.1038/s41598-023-32946-1
52. Wambsgans J., Stutz K.P., Lang F. European beech deadwood can increase soil organic carbon sequestration in forest topsoils // *Forest Ecology and Management*. 2017. Vol. 405. PP. 200–209. doi: 10.1016/j.foreco.2017.08.053
53. Yuan J., Hou L., Wei X., Shang Z., Cheng F., Zhang S. Decay and nutrient dynamics of coarse woody debris in the Qinling Mountains, China // *PLoS ONE*. 2017. Vol. 12, No. 4. e0175203. doi: 10.1371/journal.pone.0175203
54. Minnich C., Peršoh D., Poll C., Borken W. Changes in chemical and microbial soil parameters following 8 years of deadwood decay: an experiment with logs of 13 tree species in 30 forests // *Ecosystems*. 2021. Vol. 24. PP. 955–967. doi: 10.1007/s10021-020-00562-z
55. Ханина Л.Г., Бобровский М.В., Смирнов В.Э., Иващенко К.В., Журавлева А.И., Жмайлов И.В. Влияние массового ветровала в широколиственном лесу на свойства песчаных и суглинистых почв // *Математическая биология и биоинформатика : доклады международной конференции / под ред. В.Д. Ляхно. Т. 9. Пушкино : ИМПБ РАН, 2022. Ст. № е46. doi: 10.17537/icmbb22.50*
56. Лукина Н.В. Глобальные вызовы и лесные экосистемы // *Вестник Российской академии наук*. 2020. Т. 90, № 6. С. 528–532.

References

1. Thom D, Seidl R. Natural disturbance impacts on ecosystem services and biodiversity in temperate and boreal forests. *Biological Reviews*. 2016;91: 760–781. doi: 10.1111/brv.12193
2. Magnússon RI, Tietema A, Cornelissen JHC., Hefting MM, Kalbitz K. Tamm Review: Sequestration of carbon from coarse woody debris in forest soils. *Forest Ecology and Management*. 2016;377:1–15. doi: 10.1016/j.foreco.2016.06.033
3. Kurganova IN, Lopes de Gerenju VO, Mjakshina TN, Saprnonov DV, Savin IJu, Shorohova EV. Carbon balance in forest ecosystems of Southern Moscow region under rising aridity of climate. *Lesovedenie*. 2016;5:332–345. In Russian, English summary.
4. Piaszczyk W, Błońska E, Lasota J. Soil biochemical properties and stabilisation of soil organic matter in relation to deadwood of different species. *FEMS Microbiology Ecology*. 2019;95(3):fiz011. doi: 10.1093/femsec/fiz011
5. Kurganova IN, Lopes de Gerenju VO, Ipp SL, Kaganov VV, Horoshaev DA, Ruhovich DI, Sumin JuV, Durmanov ND, Kuzjakov JaV. Pilot carbon polygon in Russia: analysis of carbon stocks in soils and vegetation. *Pochvy i okruzhajushhaja sreda*. 2022;5(2):e169. In Russian, English summary. doi: 10.31251/pos.v5i2.169
6. Löf M, Brunet J, Hickler T, Birkedal M, Jensen A. Restoring broadleaved forests in southern Sweden as climate changes. *A Goal-Oriented Approach to Forest Landscape Restoration / Ed. by Stanturf J, Madsen P, Lamb D. World Forests*. 2012;16:373–391. Springer, Dordrecht. doi: 10.1007/978-94-007-5338-9_14
7. Rastitel'nost' Evropejskoj chasti SSSR [Vegetation of European part of the USSR]. L.: Nauka Publ.; 1980. 431 p. In Russian.
8. Popadjuk RV, Smirnova OV, Zaugol'nova LB, Khanina LG, Bobrovsky MV, Janickaja TO Zapovednik Kaluzhskie zaseki [Kaluzhskie zaseki Nature Reserve]. Sukcessionnye processy v zapovednikah Rossii i problemy sohraneniya biologicheskogo raznoobrazija. Ed

- by O.V. Smirnova, E.S. Shaposhnikov. SPb.: Rossijskoe botanicheskoe obshhestvo. 1999;58–105. In Russian, English summary.
9. Bulygina ON, Razuvaev VN, Trofimenko LT, Shvec NV. Opisanie massiva dannyh srednemesjachej temperatury vozduha na stancijah Rossii [Mean monthly air temperature at meteorostations in Russia]. Svidetel'stvo o gosudarstvennoj registracii bazy dannyh № 2014621485. [Electronic resource]. Available at: <http://meteo.ru/data/156-temperature#описание-массива-данных> (access 29.09.2022)
 10. Il'in BM, Bulygina ON, Bogdanova JeG, Veselov VM, Gavrilova SJu. Opisanie massiva mesjachnyh summosadkov, s ustraneniem sistematicheskikh pogreshnostej osadkomernyh priborov [Monthly precipitation sums, with the elimination of systematic errors in precipitation devices]. [Electronic resource]. Available at: <http://meteo.ru/data/506-mesyachnye-summy-osadkov-s-ustraneniemsistematicheskikh-pogreshnostej-osadkomernykh-priborov> (access 25.10.2022).
 11. Shikhov AN, Chernokulsky AV, Azhigov IO, Semakina AV. A satellite-derived database for stand-replacing windthrow events in boreal forests of European Russia in 1986–2017. *Earth Syst. Sci. Data*. 2020;12:3489–3513. doi: 10.5194/essd-12-3489-2020
 12. Bobrovsky MV, Stamenov MN. An impact of the year 2006 catastrophic windfall on structure and composition of forest vegetation in “Kaluzhskiy Zaseki” Nature Reserve. *Lesovedenie*. 2020;6:523–536. In Russian, English summary
 13. World Reference Base for Soil Resources. 2006. World Soil Resource Reports No. 103. FAO, Rome.
 14. Renvall P. Community structure and dynamics of wood-rotting Basidiomycetes on decomposing conifer trunks in northern Finland. *Karstenia*. 1995;35:1–51.
 15. Khanina LG, Bobrovsky MV. Value of large *Quercus robur* fallen logs in enhancing the species diversity of vascular plants in an old-growth mesic broad-leaved forest in the Central Russian Upland. *Forest Ecology and Management*. 2021;491:119172. doi: 10.1016/j.foreco.2021.119172
 16. Khanina LG, Smirnov VE, Bobrovsky MV. Dead wood elements composition in different tree species and stages of decay in the broad-leaved forests of the Kaluzhskie Zaseki Nature Reserve. *Lesovedenie*. 2023;4:353–368. In Russian, English summary. doi: 10.31857/S0024114823040034
 17. Khanina L, Bobrovsky M, Smirnov V, Romanov M. Wood decomposition, carbon, nitrogen, and pH values in logs of 8 tree species 14 and 15 years after a catastrophic windthrow in a mesic broad-leaved forest in the East European plain. *Forest Ecology and Management*. 2023;545: 121275. doi: 10.1016/j.foreco.2023.121275
 18. Fraver S, Milo AM, Bradford JB, D'Amato AW, Kenefic L, Palik BJ, Woodall CW, Brissette J. Woody debris volume depletion through decay: implications for biomass and carbon accounting. *Ecosystems*. 2013;16:1262–1272. doi: 10.1007/s10021-013-9682-z
 19. Benkova VE, Schweingruber FH. Anatomy of Russian Woods. Bern, Haupt, 2004. 465 p.
 20. Cornelissen JHC, Sass-Klaassen U, Poorter L, van Geffen K, van Logtestijn RSP., van Hal J et al. Controls on coarse wood decay in temperate tree species: birth of the LOGLIFE experiment. *Ambio*. 2012;41:231–245. doi: 10.1007/s13280-012-0304-3
 21. Yang S, Sterck FJ, Sass-Klaassen U, Cornelissen JHC., van Logtestijn RSP, Hefting M, Goudzwaard L, Zuo J, Poorter L. Stem trait spectra underpin multiple functions of temperate tree species. *Frontiers in Plant Science*. 2022;13:769551. doi: 10.3389/fpls.2022.769551
 22. Теорія і практика хімічного аналізу ґрунтів [Theory and practice of chemical analysis of soils]. Ed. by L.A. Vorob'eva. M.: GEOS, 2006. 400 p.
 23. Теорії і методи фізики ґрунтів [Theories and methods of soil physics]. Ed. E.V. Shein and L.O. Karpachevsky. M.: Grif and K, 2007. 616 p.
 24. Vorob'eva L.A., Ladonin D.V., Lopukhina O.V., Rudakova T.A., Kirjushin A.V. Хімічний аналіз ґрунтів. Вопросы і відповіді [Chemical analysis of soils. Questions and answers]. M., 2011. 186 p.

25. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. R Development Core Team. Vienna, Austria, 2022.
26. Husson F, Le S, Pages J. Exploratory Multivariate Analysis by Example Using R. London: Chapman & Hall/CRC Press, 2017. 248 p.
27. Zamolodchikov DG, Grabovsky VI, Kaganov VV. Natural and model assessment of carbon pool in slash of forests in Kostroma Region. *Lesovedenie*. 2013;4: 3–11. In Russian, English summary.
28. Herrmann S, Kahl T, Bauhus J. Decomposition dynamics of coarse woody debris of three important central European tree species. *Forest Ecosystems*. 2015;2:27. doi: 10.1186/s40663-015-0052-5
29. Přivětivý T, Šamonil P. Variation in downed deadwood density, biomass, and moisture during decomposition in a natural temperate forest. *Forests*. 2021;12:1352. doi: 10.3390/f12101352
30. Petritan IC, Mihăilă VV, Yuste JC, Bouriaud O, Petritan AM. Deadwood density, C stocks and their controlling factors in a beech-silver fir mixed virgin European forest. *Forest Ecology and Management*. 2023;539:121007. doi: 10.1016/j.foreco.2023.121007
31. Woodall C, Monleon V, Fraver S, Russell M, Hatfield M, Campbell J, Domke G. The downed and dead wood inventory of forests in the United States. *Sci. Data*. 2019;6:180303. doi: 10.1038/sdata.2018.303
32. Knoke T, Kindu M, Schneider T, Gobakken T. Inventory of forest attributes to support the integration of non-provisioning ecosystem services and biodiversity into forest planning— from collecting data to providing information. *Current Forestry Reports*. 2021;7:38–58. doi: 10.1007/s40725-021-00138-7
33. Calvaruso C, Kirchen G, Laurent SA, Redon P, Turpault MP. Relationship between soil nutritive resources and the growth and mineral nutrition of a beech (*Fagus sylvatica*) stand along a soil sequence. *Catena*. 2017;155:156–169. doi: 10.1016/j.catena.2017.03.013
34. Baek G, Bae EJ, Kim C. Nutrient stocks of Japanese blue oak (*Quercus glauca* Thunb.) stands on different soil parent materials. *Forest Science and Technology*. 2020;16(4):180–187. doi: 10.1080/21580103.2020.1822924
35. Wellbrock N, Grüneberg E, Riedel T, Polley H. Carbon stocks in tree biomass and soils of German forests. *Cent. Eur. For. J.* 2017;63:105–112. doi: 10.1515/forj-2017-0013
36. Hotta W., Morimoto J, Inoue T, Suzuki SN, Umebayashi T, Owari T, Shibata H, Ishibashi S, Hara T, Nakamura F. Recovery and allocation of carbon stocks in boreal forests 64 years after catastrophic windthrow and salvage logging in northern Japan. *Forest Ecology and Management*. 2020;468:118169. doi: 10.1016/j.foreco.2020.118169
37. Romashkin I, Shorohova E, Kapitsa E, Galibina N, Nikerova K. Substrate quality regulates density loss, cellulose degradation and nitrogen dynamics in downed woody debris in a boreal forest. *Forest Ecology and Management*. 2021;491:119143. doi: 10.1016/j.foreco.2021.119143
38. Shorohova EV, Kapitsa EA, Korepin AA. Deponirovanie uglegeroda v korenyh i vtorichnyh taezhnyh el'nikah Vepsskogo lesa [Carbon sequestration in primary and secondary taiga spruce forests of the Veps forest]. In: *Lesa Rossii: politika, promyshlennost', nauka, obrazovanie*. Materialy VII Vserossijskoj nauchno-tehnicheskoy konferencii. Sankt-Peterburg: Sankt-Peterburgskij gosudarstvennyj lesotekhnicheskij universitet imeni S.M. Kirova, 2022:406–409. In Russian.
39. Khanna PK, Bauhus J, Meiwes KJ, Kohler M, Rumpf S, Schönfelder E. Assessment of changes in the phosphorus status of forest ecosystems in Germany – literature review and analysis of existing data. A report to the German Federal Ministry of Food, Agriculture and Consumer Protection. 2007. Freiberg, Göttingen, Germany. [Electronic resource]. Available at: https://www.nw-fva.de/fileadmin/nwfv/publikationen/pdf/khanna_2007_assessment_of_changes_in.pdf (access 29.09.2022)
40. Nikitishen VI, Lichko VI, Kurganova EV. Fosfor v agrojekosistemah na seryh lesnyh pochvah opolij Central'noj Rossii [Phosphorus in agroecosystems on gray forest soils of

- opolies in Central Russia]. *Pochvovedenie – Eurasian Soil Sci.* 2008;8:983–996. In Russian, English Summary.
41. Niederberger J, Kohler M, Bauhus J. Distribution of phosphorus fractions with different plant availability in German forest soils and their relationship with common soil properties and foliar P contents. *Soil.* 2019;5:189–204. doi: 10.5194/soil-5-189-2019
 42. Burdukovskij ML, Perepelkina PA. Agrojekologicheskoe sostojanie pochv i vosstanovlenie rastitel'nosti v zaleznyh jekosistemah [Agroecological state of soils and restoration of vegetation in fallow ecosystems]. *Biota i sreda prirodnyh territorij.* 2022;10(2):28–36. In Russian.
 43. Eremina DV, Kayugina SM. Phosphorus-potassium state as an element of natural fertility of gray forest soils of Western Siberia. *IOP Conf. Ser.: Earth Environ. Sci.* 2022;1043:012017. doi: 10.1088/1755-1315/1043/1/012017
 44. Arnstadt T, Hoppe B, Kahl T, Kellner H, Krüger D, Bauhus J, Hofrichter M. Dynamics of fungal community composition, decomposition and resulting deadwood properties in logs of *Fagus sylvatica*, *Picea abies* and *Pinus sylvestris*. *Forest Ecology and Management.* 2016;382:129–142. doi: 10.1016/j.foreco.2016.10.004
 45. Bobrovsky MV. Kozel'skie zaseki (jekologo-istoricheskij ocherk) [Kozelskie zaseki (ecological and historical essay)]. Kaluga: N. Bochkareva Publishing House, 2002: 92 p. In Russian
 46. Kahl T, Mund M, Bauhus J, Schulze ED. Dissolved organic carbon from European beech logs: Patterns of input to and retention by surface soil. *Ecoscience.* 2012;19(4):364–373. doi: 10.2980/19-4-3501
 47. Bantle A, Borken W, Ellerbrock RH, Schulze ED, Weisser WW, Matzner E. Quantity and quality of dissolved organic carbon released from coarse woody debris of different tree species in the early phase of decomposition. *Forest Ecology and Management.* 2014;329:287–294. doi: 10.1016/j.foreco.2014.06.035
 48. Bade C, Jacob M, Leuschner C, Hauck M. Chemical properties of decaying wood in an old-growth spruce forest and effects on soil chemistry. *Biogeochemistry.* 2015;122:1–13. doi: 10.1007/s10533-014-0015-x
 49. Błońska E, Kacprzyk M, Spólnik A. Effect of deadwood of different tree species in various stages of decomposition on biochemical soil properties and carbon storage. *Ecological Research.* 2017;32:193–203. doi: 10.1007/s11284-016-1430-3
 50. Błońska E, Lasota J, Piaszczyk W. Dissolved carbon and nitrogen release from deadwood of different tree species in various stages of decomposition. *Soil Science and Plant Nutrition.* 2019;65(1):100–107. doi: 10.1080/00380768.2018.1545517
 51. Błońska E, Piaszczyk W, Lasota J. Patterns and driving factors of ecological stoichiometry in system of deadwood and soil in mountains forest ecosystem. *Scientific Reports.* 2023;13:5676. doi: 10.1038/s41598-023-32946-1
 52. Wambsgans J, Stutz KP, Lang F. European beech deadwood can increase soil organic carbon sequestration in forest topsoils. *Forest Ecology and Management.* 2017;405:200–209. doi: 10.1016/j.foreco.2017.08.053
 53. Yuan J, Hou L, Wei X, Shang Z, Cheng F, Zhang S. Decay and nutrient dynamics of coarse woody debris in the Qinling Mountains, China. *PLoS ONE.* 2017;12(4):e0175203. doi: 10.1371/journal.pone.0175203
 54. Minnich C, Peřoh D, Poll C, Borken W. Changes in chemical and microbial soil parameters following 8 years of deadwood decay: an experiment with logs of 13 tree species in 30 forests. *Ecosystems.* 2021;24:955–967. doi: 10.1007/s10021-020-00562-z
 55. Khanina LG, Bobrovsky MV, Smirnov VE, Ivashchenko KV, Zhuravleva AI, Zhmaylov IV. Effects of mass windthrow in broad-leaved forest on characteristics of sandy and loamy soils. In: *Mathematical Biology and Bioinformatics.* Proceedings of the International Conference Ed. by V.D. Lakhno. Pushchino: IMPB RAS. 2022;9:e46. In Russian, English summary. doi: 10.17537/icmbb22.50/
 56. Lukina NV. Global'nye vyzovy i lesnye ekosistemy [Global challenges and forest ecosystems]. *Vestnik Rossijskoj akademii nauk.* 2020;90(6):528–532. In Russian.

Информация об авторах:

Ханина Лариса Геннадьевна – канд. биол. наук, в.н.с. лаборатории вычислительной экологии Института математических проблем биологии РАН – филиала Института прикладной математики им. М.В. Келдыша Российской академии наук (Пушино, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-8937-5938>

E-mail: khanina.larisa@gmail.com

Бобровский Максим Викторович – д-р биол. наук, в.н.с. лаборатории моделирования экосистем Института физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН – обособленного подразделения ФИЦ ПНЦБИ Российской Академии наук (Пушино, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-3379-368X>

E-mail: maxim.bobrovsky@gmail.com

Смирнов Вадим Эдуардович – канд. биол. наук, в.н.с. Центра по проблемам экологии и продуктивности лесов Российской академии наук (Москва, Россия), с.н.с. Института математических проблем биологии РАН – филиала Института прикладной математики им. М.В. Келдыша Российской академии наук (Пушино, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-4918-3939>

E-mail: vesmirnov@gmail.com

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Information about the authors:

Larisa G. Khanina, Cand. Sci. (Biol.), Leading Researcher, Institute of Mathematical Problems of Biology of RAS, branch of the Keldysh Institute of Applied Mathematics (Pushchino, Russia).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-8937-5938>

E-mail: khanina.larisa@gmail.com

Maxim V. Bobrovsky, Doctor Sci. (Biol.), Leading Researcher, Institute of Physicochemical and Biological Problems in Soil Science, Pushchino Scientific Center for Biological Research of RAS (Pushchino, Russia).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-3379-368X>

E-mail: maxim.bobrovsky@gmail.com

Vadim E. Smirnov, Cand. Sci. (Biol.), Leading Researcher, Center for Forest Ecology and Productivity of the Russian Academy of Sciences (Moscow, Russia); Senior Researcher, Institute of Mathematical Problems of Biology of RAS, branch of the Keldysh Institute of Applied Mathematics (Pushchino, Russia).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-4918-3939>

E-mail: vesmirnov@gmail.com

The Authors declare no conflict of interest.

*Статья поступила в редакцию 20.09.2022;
одобрена после рецензирования 01.04.2023; принята к публикации 03.10.2023.*

*The article was submitted 20.09.2022;
approved after reviewing 01.04.2023; accepted for publication 03.10.2023.*

БОТАНИКА

Научная статья
УДК 574.472
doi: 10.17223/19988591/62/3

О разнообразии лишайников псаммофитных травяных сообществ в Южном Нечерноземье России

Евгения Эдуардовна Мучник¹, Вадим Эдуардович Купреев²,
Юрий Алексеевич Семенищенков³

¹ Институт лесоведения РАН, с. Успенское, г. Одинцово, Московская обл., Россия
^{2,3} Брянский государственный университет им. акад. И.Г. Петровского, Брянск, Россия
¹ <https://orcid.org/0000-0002-9150-6044>, emuchnik@outlook.com
² <https://orcid.org/0000-0003-4167-0134>, mimiparcs@gmail.com
³ <https://orcid.org/0000-0002-8640-6225>, yuricek@yandex.ru

Аннотация. Охарактеризовано разнообразие лишайников псаммофитных травяных сообществ в Южном Нечерноземье России. На основе 106 геоботанических описаний, выполненных авторами в Брянской, Калужской и Смоленской областях, произведена оценка индикаторных и диагностических возможностей лишайников при классификации растительности методом Ж. Браун-Бланке. Травяные сообщества, описания которых использованы для анализа, относятся к 3 ассоциациям в составе 3 союзов и 2 порядков класса псаммофитной травяной растительности Европы *Koelerio-Corynephoretea canescentis* Klika in Klika et Novák 1941; 5 неранговым «сообществам» в составе этого же класса, представляющим разные стадии и эколого-географические варианты заселения псаммофитных местообитаний. Эпигейные лишайниковые группировки обследованных псаммофитных сообществ включают 36 видов и проявляют значительное сходство с таковыми в сосновых лесах региона. В подгаежных псаммофитных травяных сообществах видовое богатство лишайников вдвое выше, чем для выборки описаний из зоны широколиственных лесов. В плакорных псаммофитных сообществах широколиственнолесной зоны этот показатель наименьший, а отмеченные виды лишайников в основном эвритопны и широко распространены. Выявлена тенденция к большей азональности эпигейных лишайниковых группировок псаммофитных сообществ широколиственнолесной зоны, тогда как в подтайге состав лишайников таких фитоценозов имеет хорошо выраженные бореальные черты. Небольшое число лишайников проявляют высокую верность к отдельным синтаксонам, определенную на основе показателей постоянства и значений статистического ϕ -коэффициента. Ни один вид не характеризуется его высоким значением, несмотря на высокие показатели константности некоторых видов в отдельных ценофлорах. Поэтому, на наш взгляд, включать перечисленные виды в диагностические комбинации соответствующих синтаксонов нецелесообразно. Методом DCA-ординации продемонстрировано, что градиенты параметров изученных лишайниковых группировок имеют наиболее высокую корреляцию на статистически значимом уровне с комплексным градиентом богатства субстрата минеральным азотом и освещенности.

Ключевые слова: эпигейные лишайники, псаммофитная растительность, синтаксономия

Для цитирования: Мучник Е.Э., Купреев В.Э., Семенищенков Ю.А. О разнообразии лишайников псаммофитных травяных сообществ в Южном Нечерноземье России // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2023. № 62. С. 53–78. doi: 10.17223/19988591/62/3

Original article

doi: 10.17223/19988591/62/3

On the Lichen Diversity of Psammophytic Grass Communities in the Southern Non-Chernozem Zone of Russia

Evgenia E. Muchnik¹, Vadim E. Kupreev², Yuri A. Semenishchenkov³

¹ Institute of Forest Science RAS, Uspenskoye, Odintsovo city,
Moscow region, Russian Federation

^{2,3} Bryansk State University named after Academician I.G. Petrovsky,
Bryansk, Russian Federation

¹ <https://orcid.org/0000-0002-9150-6044>, emuchnik@outlook.com

² <https://orcid.org/0000-0003-4167-0134>, mimiparcs@gmail.com

³ <https://orcid.org/0000-0002-8640-6225>, yuricek@yandex.ru

Summary. The diagnostic role of lichens associated with their indicator properties is reflected at different levels of the syntaxonomical hierarchy of psammophytic grass vegetation. The aims of this article are to characterise the diversity of the lichen groupings of psammophytic grass communities in the Southern Non-Chernozem zone of Russia and to evaluate the indicator and diagnostic capabilities of lichens in the classification of this type of vegetation.

The authors used 106 relevés for the analysis made within Bryansk, Kaluga, and Smolensk oblasts of Russia (between 52°00' and 54°50' N, 30°60' and 36°30' E). The climate of the oblasts is temperate continental with moderately cold winters and moderately warm summers. According to the botanico-geographical zoning, the territory of the study area is divided by conditional boundaries of three sub-provinces: Valdaisk-Onezhskaya (Eurasian taiga zone), where broad-leaved-spruce forests on soddy-podzolic soils are zonal; Polesskaya (Eastern European broad-leaved forest zone) with zonal broad-leaved forests with spruce on soddy-podzolic and gray forest soils; Central Russian (Eastern European broad-leaved forest zone), where broad-leaved forests without spruce on gray forest soils are zonal.

Vegetation classification was implemented using the J. Braun-Blanquet approach. The lichens with a coefficient value above 20 ($p < 0.05$) and constancy above 20% were assigned to the diagnostic species for the syntaxa. The ecological regimes of habitats of communities were assessed using the scales of H. Ellenberg and E. Landolt based on unweighted average values in the JUICE program. DCA-ordination is implemented using the R package (<https://www.r-project.org>) integrated with the JUICE. The correlation of ordination axes with environmental factors was determined using the Kendall correlation coefficient in the PC-ORD 5.0 program. The differences in habitats of the established syntaxa according to the studied environmental factors were assessed by the Kruskal-Wallis test.

The relevés used for the analysis belong to 3 associations within 3 alliances and 2 orders of the class of psammophytic grass vegetation of Europe *Koelerio-Corynephoretea canescentis* Klika in Klika et Novák 1941; and 5 more relevés belong to non-rank 'communities' within the same class representing different stages and ecological and geographical variants of the settlement of psammophytic habitats. The terricolous lichen groupings of the examined psammophytic communities include 36 species and

show considerable similarity with that in the pine forests of the region. The richness in lichens in communities from the subtaiga is twice as high as in the sample of relevés from the broad-leaved forest zone. In watershed psammophytic communities of the broad-leaved forest zone, this indicator is the lowest, and the noted lichen species are mainly eurytopic and widespread. A trend towards a greater azonal nature of the terricolous lichen groupings of psammophytic communities was revealed in the broad-leaved forest zone, while in the southern subtaiga, the composition of lichens of such phytocoenoses has well-defined boreal features. A small number of lichens show high fidelity to individual syntaxa, determined on the basis of constancy indicators and values of the statistical ϕ -coefficient. Not a single species is characterised by its high value, despite the high rates of constancy of some species in certain coenofloras. Therefore, in our opinion, it is inappropriate to include the listed species in the diagnostic combinations of the corresponding syntaxa. Using the DCA-ordination method, it was demonstrated that the gradients of lichen groupings parameters have the highest correlation at a statistically significant level with the complex gradient of the mineral nitrogen richness of the substrate and light.

The article contains 3 Figures, 3 Tables, 54 References.

Keywords: terricolous lichens, psammophytic vegetation, syntaxonomy, Southern Non-Chernozem zone of Russia

For citation: Muchnik EE, Kupreev VE, Semenishchenkov YuA. On the Lichen Diversity of Psammophytic Grass Communities in the Southern Non-Chernozem Zone of Russia. Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. *Biologiya* = Tomsk State University Journal of Biology. 2023;62:53-78. doi: 10.17223/19988591/62/3

Введение

Лишайники являются важнейшей составляющей псаммофитных растительных сообществ, формирующихся на автоморфных подвижных и закрепленных песчаных субстратах. Экологические особенности таких местообитаний состоят в небольшой теплоемкости, высоких теплопроводности и водопроницаемости песка, его низкой водоудерживающей способности и бедности минеральными солями и гумусом. Как правило, перечисленные особенности сочетаются с высокой освещенностью, поэтому в целом местообитания в большинстве случаев можно считать ксерофитными. Экстремальность экологических условий нередко проявляется в пониженной конкуренции со стороны сосудистых растений. Известно, что формирование группировок лишайников и их доминирование характерны для разных стадий восстановительных сукцессий на песках [1–6]. У южной границы подтайги такие направленные изменения растительного покрова в большинстве случаев завершаются восстановлением сосновых лесов [1, 5, 7–15]. Отмечена в литературе и роль лишайников в определении темпов и направления сукцессий, связанная с закреплением субстрата и изменением его физико-химических свойств, созданием так называемой «биологической почвенной корки» (biological soil crust), накоплением органики, удержанием воды, аллелопатическими и фитоценотическими взаимодействиями [1, 4, 7, 15–20].

В Южном Нечерноземье России (ЮНР) мохово-лишайниково-травяные растительные сообщества широко распространены на песках задровых равнин, террас крупных рек, где господствуют сосновые леса союза

Dicrano-Pinion sylvestris (Libb. 1933) W. Mat. 1962 nom. conserv. пропос., на незатапливаемых или краткозаливаемых песчаных гривах в речных поймах, на распаханых, вскрытых, насыпанных при строительстве песках, по песчаным карьерам, на вырубках под линиями электропередачи, авто- и железнодорожным насыпям, зарастающим залежам и пастбищам на песчаных и супесчаных почвах [14]. Несмотря на то, что в литературе ранее были опубликованы геоботанические описания псаммофитной травяной растительности из ЮНР [8, 21–28], неравномерное или неполное выявление видового состава лишайников затрудняет их сравнительный анализ. Как правило, в описаниях указаны наиболее обильные или узнаваемые, а также простые для идентификации в полевых условиях таксоны.

Лишайники нередко используются в качестве индикаторов экологических режимов местообитаний растительности, а также как диагностические таксоны для единиц классификации разного ранга. Согласно актуальной сводке по классификационной системе растительности Европы [29], для европейского класса псаммофитной травяной растительности в сухих олиготрофных местообитаниях умеренной и бореальной зон *Koelerio-Corynephoretea canescentis* Klika in Klika et Novák 1941 диагностическими считаются 25 видов лишайников: *Cetraria aculeata* (Schreb.) Fr., *C. ericetorum* Opiz, *C. islandica* (L.) Ach., *C. muricata* (Ach.) Eckfeldt, *Cladonia arbuscula* s.l., *C. cariosa* (Ach.) Spreng., *C. chlorophaea* s.l., *C. ciliata* Stirt., *C. fimbriata* (L.) Fr., *C. foliacea* (Huds.) Willd., *C. furcata* (Huds.) Schrad., *C. glauca* Flörke, *C. gracilis* (L.) Willd., *C. portentosa* (Dufour) Coem., *C. ramulosa* (With.) J.R.Laundon, *C. rangiferina* (L.) F.H.Wigg., *C. rangiformis* Hoffm., *C. rei* Schaer., *C. scabriuscula* (Delise) Nyl., *C. subulata* (L.) Weber ex F.H.Wigg., *C. uncialis* (L.) Weber ex F.H.Wigg., *C. zopfii* Vain., *Peltigera canina* (L.) Willd., *P. didactyla* (With.) J.R. Laundon, *Trapeliopsis granulosa* (Flörke) Coppins et P. James.

Диагностическая роль лишайников может быть продемонстрирована на конкретных примерах. Так, для представленного в ЮНР союза преимущественно европейских атлантических и субатлантических псаммофитных травяных сообществ *Corynephorion canescentis* Klika 1931 в качестве диагностических в Польше указаны лишайники *Cladonia cervicornis* ssp. *verticillata* (Hoffm.) Flot. (= *C. verticillata* (Hoffm.) Schaer.), *C. coccifera* (L.) Willd., *C. floerkeana* (Fr.) Flörke, *C. macilenta* Hoffm., *C. mitis* Sandst., *C. pleurota* (Flörke) Schaer., *C. uncialis*, *Cetraria aculeata*, *C. muricata*, *Stereocaulon condensatum* Hoffm., *S. incrustatum* Flörke, *S. tomentosum* Fr. [30]. Этот же союз в Чехии диагностируют *Cladonia pocillum* (Ach.) Grognot, *C. uncialis* [31]; в Беларуси – *Cetraria ericetorum* [7]; в Украине – *Cetraria islandica*, *Cladonia arbuscula*, *C. coccifera*, *C. coniocraea* (Flörke) Spreng., *C. furcata*, *C. gracilis*, *C. mitis*, *C. rangiformis*, *Peltigera didactyla*, *P. malacea* [32]; в Словакии [33] лишайники не используются для диагноза союза. В приводимой для России комбинации диагностических видов союза [34] лишайники также отсутствуют, что, возможно, связано с недостатком информации об их представленности в сообществах псаммофитной травяной растительности на территории страны.

Прослеживается региональность и в оценке диагностической ценности отдельных видов лишайников. Так, например, *Cetraria aculeata* при первоначальном диагнозе выбрана характерным и имяобразующим таксоном для широко распространенной в Европе асс. ***Corniculario aculeatae-Corynephorum canescentis*** Steffen 1931 в составе указанного выше союза. При обзоре псаммофитной растительности Чехии в состав региональной комбинации диагностических видов этой ассоциации были введены еще два вида: *Cladonia phyllophora* Hoffm., *C. pocillum* [31]. Данную ассоциацию в Украине диагностируют *Cetraria aculeata*, *Cladonia coniocraea*, *C. furcata*, *C. uncialis* [32]. К числу диагностических в Беларуси был добавлен *Cetraria ericetorum* [7].

Лишайники использованы и для диагноза более дробных единиц («подтип» – «subtype») внутри данной ассоциации в Польше [35]: *Cladonia arbuscula* (Wallr.) Flot. subsp. *mitis* (Sandst.) Ruoss (= *C. mitis*), *C. cervicornis* subsp. *verticillata* (= *C. verticillata*), *Cetraria aculeata* (subtype with *Thymus serpyllum*). В Нидерландах в составе данной ассоциации, которая диагностируется наряду с некоторыми сосудистыми растениями и мохообразными, *Cladonia coccifera*, *C. floerkeana*, *Cladonia portentosa* (Dufour) Follmann (= *Cladonia portentosa*), *Cladonia graclis*, *C. glauca*, *C. zopfii*, *C. cervicornis*, *C. uncialis* subsp. *biuncialis* (Hoffm.) M.Choisy, *Stereocaulon condensatum*, установлена субасс. ***cladonietosum***. Эта субассоциация опознается по обширной группе лишайников: *Cetraria aculeata*, *C. muricata*, *Cladonia arbuscula*, *C. crispata*, *C. grayi* s. l., *C. foliacea*, *C. furcata*, *C. macilenta*, *C. mitis*, *C. pyxidata* (L.) Hoffm., *C. ramulosa*, *C. strepsilis* (Ach.) Grognot, *C. subulata*, *Placynthiella uliginosa* (Schrad.) Coppins et P.James, *Trapeliopsis granulosa* [36].

Следует отметить, что из всех перечисленных выше диагностических видов для разных регионов Европы в ЮНР не отмечены или являются очень редкими *Cetraria aculeata*, *C. muricata*, *Cladonia foliacea*, *C. portentosa*, *C. ramulosa*, *C. zopfii*, *Stereocaulon incrustatum*, *S. tomentosum*. Это вместе с общефлористическими различиями позволяет говорить о значительной хорологической и эколого-флористической дифференциации псаммофитных сообществ, формируемых *Corynephorus canescens* в нашем регионе. Аналогичные закономерности прослеживаются и для других синтаксонов псаммофитной растительности ЮНР.

Не оценивая описанное выше отсутствие у разных авторов единого подхода при диагнозе одних и тех же единиц классификации, можно утверждать, что диагностическая роль лишайников, связанная с их индикаторными свойствами, отражена на разных уровнях синтаксономической иерархии псаммофитной травяной растительности.

Недостаток информации о распространении лишайников в псаммофитных травяных сообществах не позволяет в полной мере провести актуальное флористическое сравнение синтаксономических единиц, установленных на территории России и в Европе. Цель данной статьи – охарактеризовать разнообразие лишайникового компонента псаммофитных травяных сообществ

ЮНР, оценить индикаторные и диагностические возможности лишайников при классификации растительности данного типа.

Материалы и методы

Для анализа использованы 106 геоботанических описаний, выполненных авторами на площадках в 100 м². Обилие-покрытие видов дано по шкале Ж. Браун-Бланке [37]: «г» – очень редки, единично; «+» – разрежены и покрывают менее 1% площадки; «1» – особи многочисленны, но покрывают не более 5% площадки или довольно разрежены, но с такой же величиной покрытия; «2» – 6–25%; «3» – 26–50%; «4» – 50–75%; «5» – более 75%.

Классификация растительности разработана на основе подхода Ж. Браун-Бланке [37] и ранее была опубликована авторами [38]. Сложность классификации псаммофитной растительности связана с разной степенью сформированности общего травяного и мохово-лишайникового покрова в сообществах, а также с нарушениями растительного покрова, приводящими к изменениям структуры доминирования сообществ, неполночленности и внедрению синантропных видов. Часть изучаемых фитоценозов была отнесена нами к неранговым единицам – «сообществам». Это, во-первых, пионерные и, как правило, маловидовые или флористически неполночленные фитоценозы на начальных стадиях сукцессии с участием широко распространенных травянистых псаммофильных олиготрофов. Во-вторых, это монодоминантные сообщества, сформировавшиеся после антропогенного нарушения растительности, например на залежах и вырубках в сосновых лесах; после пожаров, вытаптывания или уплотнения субстрата автотехникой. Названия этих синтаксонов даны по доминирующим видам растений, которые являются дифференцирующими. Неранговые сообщества подчинены классу *Koelerio-Corynephoretea canescentis* на основании присутствия в их ценофлорах блоков его диагностических видов. Авторы синтаксонов указаны в тексте при первом упоминании.

Константность таксонов дана в процентах. Верность их установленным единицам классификации растительности определена с использованием статистического ϕ -коэффициента верности [39]. К верным видам для отдельных синтаксонов отнесены лишайники со значением коэффициента верности выше 20 ($p < 0,05$) и постоянства выше 20%.

Оценка экологических режимов местообитаний сообществ проведена с использованием шкал Х. Элленберга [39] и Э. Ландольта [41] для сосудистых растений на основе невзвешенных средних значений в программе JUICE. DCA-ординация реализована средствами пакета R (<https://www.r-project.org>), интегрированного с программой JUICE. Корреляция осей ординации с экологическими факторами определена с помощью коэффициента корреляции Кендалла в программе PC-ORD 5.0 [42]. Различия местообитаний установленных синтаксонов по исследованным экологическим факторам оценены критерием Краскера–Уоллеса (H) в программе Statistica 10.0. Отнесение видов к экологическим группам по отношению к эдафическим факторам произведено на основе сводки А.Д. Булохова [8].

Сбор лихенологических материалов (более 450 образцов) осуществлялся в пределах описываемых псаммофитных сообществ. Камеральная обработка выполнена с помощью общепринятых лихенологических методов, в том числе метода тонкослойной хроматографии (ТСХ). Анализы содержания в талломах вторичных метаболитов выполнены первым автором и А.Г. Цуриковым на базе Гомельского государственного университета им. Ф. Скорины, Республика Беларусь). Результаты, касающиеся редких видов, частично опубликованы [14, 50]. Идентифицированные образцы размещены, в основном, в гербарии BRSU; образец *Cladonia monomorpha* Aptroot, Sirman et Herk инсерирован в гербарий LE. Под эпигейными лишайниковыми группировками (или лихеногруппировками) в данной работе мы понимаем совокупность видов напочвенных лишайников в обследованных псаммофитных травяных сообществах, недостаточно объемную, чтобы использовать термин «лихенофлора».

Названия сосудистых растений даны в соответствии с базой The Euro+Med PlantBase [43], лишайников – по сводке лишайников Фенноскандии [44].

Природные условия района исследования

Геоботанические описания, использованные для анализа, были выполнены авторами в пределах Брянской, Калужской и Смоленской областей России. Эта территория лежит между 52°00' и 54°50' с.ш., 30°60' и 36°30' в.д. (рис. 1).



Рис. 1. Локализация геоботанических описаний псаммофитной травяной растительности и мест сбора лишайников в Южном Нечерноземье России (обозначены красными пуансонами). Государственные границы показаны желтыми линиями, границы субъектов Российской Федерации – белыми

[Fig. 1. Localization of relevés of psammophytic grass vegetation and lichens collection sites in the Southern Nechernozemye of Russia (indicated by red punches). The state borders are shown by yellow lines, the borders of the subjects of the Russian Federation are white]

Климат региона умеренно континентальный с умеренно холодной зимой и умеренно теплым летом. Среднегодовая температура – от 4,8 °С (северо-запад, Смоленская обл.) до 6,0 °С (юго-восток, Брянская обл.). Среднегодовое количество осадков изменяется от 650 мм (на северо-западе) до 580 мм (на юго-востоке).

Большая часть описаний выполнена на водоразделе двух крупных речных систем: Днепровской (бассейны рр. Десна и Сож) и Волжской (бассейн р. Ока). Отдельные описания сделаны в северо-западной части Смоленской области (Демидовский р-н, Национальный парк «Смоленское Поозерье»), относящейся к бассейну р. Западная Двина.

По ботанико-географическому районированию территория района исследования разделяется условными границами трех подпровинций: Валдайско-Онежской (Евразийская таежная область), где зональными являются широколиственно-еловые леса на дерново-подзолистых почвах; Полесской (Восточноевропейская широколиственнолесная область) с зональными широколиственными лесами с участием ели на дерново-подзолистых и серых лесных почвах; Среднерусской (Восточноевропейская широколиственнолесная область), где зональными являются широколиственные леса без участия ели на серых лесных почвах [45].

Синтаксономическое разнообразие изучаемой растительности

Травяные сообщества, описания которых использованы для анализа, относятся к 3 ассоциациям в составе 3 союзов и 2 порядков класса *Koelerio-Corynephoretea canescentis*, а также 5 неранговых «сообществам» в составе этого же класса, представляющим разные стадии и эколого-географические варианты заселения псаммофитных местообитаний [38]. Далее приводится краткая характеристика установленных синтаксонов.

Асс. *Agrostio vinealis-Corynephorum canescentis* Bulokhov 2001 (порядок *Corynephoralia canescentis* Klika 1934, союз *Corynephorion canescentis* Klika 1931) представляет пионерные псаммофитные травяные сообщества с участием и доминированием *Corynephorus canescens* у восточного предела его ареала на юго-западе России. Они распространены на задровых равнинах и песчаных террасах рек на западе Брянской, юге Смоленской области.

Асс. *Polytricho piliferi-Koelerietum glaucae* Bulokhov 2001 (порядок *Corynephoralia canescentis*, союз *Koelerion glaucae* Volk 1931) объединяет пионерные псаммофитные травяные сообщества с участием и доминированием *Koeleria glauca* в ЮНР. Характерные местообитания фитоценозов ассоциации – речные террасы, задровые равнины, песчаные дюны, песчаные гривы в поймах рек, вскрытые пески, песчаные обочины автомобильных и железных дорог, зарастающие песчаные карьеры и их окраины; спорадически встречаются в пределах всего региона.

Асс. *Jasiono montanae-Festucetum ovinae* Klika 1941 (порядок *Trifolio arvensis-Festucetalia ovinae* Moravec 1967, союз *Hyperico perforati-Scleranthion perennis* Moravec 1967) объединяет псаммофитные травяные

сообщества с участием или доминированием *Festuca ovina* и участием псаммофильных олиготрофных видов разнотравья в Европе. Формируются такие фитоценозы на опушках сухих сосновых лесов на речных террасах, залежах с песчаными и супесчаными почвами. Известны из Брянской, Калужской и Смоленской областей.

Сообщества *Calluna vulgaris* – вторичные псаммофитные кустарничково-травяные фитоценозы. Формируются на песчаных речных террасах и зандровых равнинах на месте сухих зеленомошных и кустарничково-зеленомошных лесов после их вырубki. Представляют собой стадию восстановления сосняков во вторичных «осветленных» местообитаниях с уничтоженными древесным и, частично или полностью, кустарниковым ярусами. Известны из Брянской, Калужской и Смоленской областей.

Сообщества *Calamagrostis epigeios* – вторичные рудерально-псаммофитные маловидовые сообщества на длиннокорневищной стадии зарастания песков с доминированием *Calamagrostis epigeios*. Характерные местообитания – зандровые равнины, речные террасы и песчаные гривы в поймах рек, окраины песчаных карьеров, песчаные насыпи вдоль автомобильных и железных дорог. В большинстве случаев эти сообщества формируются после пожаров на месте псаммофитных травяных фитоценозов разного состава. Известны из Брянской, Калужской и Смоленской областей.

Сообщества *Erigeron canadensis* – пионерные рудерально-псаммофитные маловидовые сообщества с доминированием инвазионного североамериканского вида *Erigeron canadensis*. Такие фитоценозы описаны на окраинах песчаных карьеров, на отвалах песка, песчаных гривах в поймах рек, опушках сухих сосновых лесов. Известны из Брянской области.

Сообщества *Poa compressa* – пионерные рудерально-псаммофитные маловидовые сообщества с участием и доминированием *Poa compressa*. Обычно сообщества формируются на уплотненных, выдуваемых и смытых песчаных грунтах, на окраинах песчаных карьеров, по песчаным гривам в поймах рек, на залежах с песчаными почвами. Известны из Брянской и Смоленской областей.

Сообщества *Polytrichum piliferum* – пионерные псаммофитные маловидовые сообщества с доминированием *Polytrichum piliferum*. Образуются на уплотненных, выдуваемых и смытых песчаных грунтах, на опушках сухих сосновых лесов, на залежах с песчаными почвами. Известны из Брянской, Калужской и Смоленской областей.

Лишайники псаммофитных травяных сообществ

В процессе обследования псаммофитных сообществ в напочвенном покрове отмечены 36 видов лишайников, 28 из которых принадлежат роду *Cladonia*. Значительно менее богаты видами еще 4 рода: *Peltigera* (3), *Cetraria* и *Placynthyella* (по 2), *Stereocaulon* (1). Показательным является высокое сходство эпигейных лишайногруппировок псаммофитной травяной растительности этого региона и сосновых лесов Брянской области, где

выявлены 35 видов напочвенных лишайников из родов *Cladonia* (28 видов), *Peltigera* (3), *Placynthyella* (2), *Cetraria* и *Trapeliopsis* (по 1). Хотя родовые спектры обсуждаемых группировок несколько различны, тем не менее сходство на видовом уровне очень велико: коэффициент Сьеренсена (K_s) [46] составляет 0,85. С хорошо выявленным списком псаммофитных лишайников балтийского побережья Латвии [46], включающим 38 эпигейных видов из родов *Cladonia* (28 видов), *Peltigera* и *Cetraria* (по 4), *Diploschistes*, *Fulgensia* и *Pycnothelia* (по 1), лишайногруппировки псаммофитных сообществ ЮНР проявляют меньшее сходство ($K_s = 0,67$), однако первые места родового спектра занимают в обоих случаях *Cladonia* и *Peltigera* (в Латвии к ним присоединяется и род *Cetraria*). Состав «основных» родов псаммофитных сообществ ЮНР довольно хорошо коррелирует и с таковым для сухих травяных сообществ на песчаных дюнах Куршской и Балтийской кос Калининградской области, где в напочвенном покрове часто формируются подушки из видов р. *Cladonia*, перемежающихся видами р. *Peltigera* [48]. Этот факт, вероятно, свидетельствует о некоторых общих закономерностях развития и таксономической структуры лишайниковых группировок псаммофитных сообществ в значительной мере независимо от климатических условий. Влияние климата балтийского побережья проявляется лишь в некотором увеличении «веса» в родовом спектре рода *Peltigera* и, очевидно, большей доли его представителей в проективном покрытии, что согласуется с высказанным ранее предположением о тяготении семейства Peltigeraceae к суббореальному климату [49].

В списке выявленных видов есть редкие и интересные для ЮНР находки: *Cladonia acuminata* (Ach.) Norrl. (TCX: норстиктовая кислота, атранорин; BRSU L 0001866), *C. decorticata* (Flörke) Spreng (BRSU L 0001867), *C. coccifera* (L.) Willd. (TCX: усниновая кислота, зеорин; BRSU L 0001834, BRSU L 0001865), *C. merochlorophaea* Asahina (TCX: мерохлорофеевая, 4'-0-метилкриптохлорофеевая кислоты; BRSU L 0001863, BRSU L 0001864), *C. monomorpha* Aptroot, Sipman et Herk (TCX: фумарпроцеттаровая кислота; LE L-15030), *Stereocaulon condensatum* Hoffm. (BRSU L 0001467, BRSU L 0001500, BRSU L 0001529, BRSU L 0001572). Особо отметим находки охраняемого в Брянской области *Cetraria islandica* (L.) Ach. [51] в трех новых местонахождениях: на восточной окраине г. Брянска, на опушке сосняка; в Суражском районе, в окрестностях д. Красная Слобода, в пойме р. Ипуть; в Климовском районе, Чуровичском заказнике, на песчаных террасах р. Цата. Однако большинство лишайников обследованных псаммофитных сообществ являются широко распространенными видами, обитающими на почве, моховых дерновинах, древесине или прикомлевых частях деревьев в сосновых и смешанных лесах, на вырубках и пустошах, зарастающих сосной.

Непосредственно в анализируемых геоботанических описаниях отмечены 32 вида лишайников (табл. 1) из родов *Cetraria* (2), *Cladonia* (27) и *Peltigera* (3).

Таблица 1 [Table 1]

**Константность и обилие лишайников в ценофлорах синтаксонов
псаммофитной травяной растительности**
[Constancy and abundance of lichens in the coenoflora
of psammophytic grass vegetation syntaxa]

Синтаксоны [Syntaxa]	1	2	3	4	5	6	7	8	Встречаемость, % от общего числа описаний [Occurrence, % of the total number of relevés]	Среднее покрытие, % [Average coverage, %]	Максимальное покрытие, % [Maximum coverage, %]
Количество описаний [Number of relevés]	22	23	11	16	13	5	9	7			
Количество видов лишайников [Number of lichen species]	10	24	16	18	9	4	1	12			
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<i>Cetraria ericetorum</i> Opiz	5 ^r	14 ^{r+}	29 ^{r1}	5,7	2±0,4	3,0
<i>Cetraria islandica</i> (L.) Ach.	5 ^r	5 ^r	.	6 ^r	.	20 ^r	.	.	3,8	1±0,1	1,0
<i>Cladonia acuminata</i> (Ach.) Norrl.	.	5 ^r	0,9	1±9,8	1,0
<i>Cladonia arbuscula</i> (Wallr.) Flot.	.	5 ^r	0,9	1±9,8	1,0
<i>Cladonia botrytes</i> (K. Hagen) Willd.	.	.	9 ^r	0,9	1±9,8	1,0
<i>Cladonia cariosa</i> (Ach.) Spreng.	.	5 ^r	9 ^r	.	8 ^r	.	.	14 ^r	3,8	1±0,1	2,0
<i>Cladonia cervicornis</i> (Ach.) Flot.	15 ^r	.	.	14 ^r	2,8	1±0,1	1,0
<i>Cladonia chlorophaea</i> (Flörke ex Sommerf.) Spreng.	.	14 ^{r+}	27 ^r	12 ^r	.	.	.	14 ^r	8,5	1±0,4	2,0
<i>Cladonia coniocraea</i> (Flörke) Spreng.	14 ^r	.	9	12 ^{r+}	5,7	1±0,4	2,0
<i>Cladonia cornuta</i> (L.) Hoffm.	14 ^r	14 ^{r+}	18 ^r	18 ^r	10,4	1±0,5	2,0
<i>Cladonia crispata</i> (Ach.) Flot.	.	5	.	12 ^{r+}	2,8	1±0,4	2,0
<i>Cladonia decorticata</i> (Flörke) Spreng.	.	.	.	6 ^r	0,9	1±9,8	1,0
<i>Cladonia deformis</i> (L.) Hoffm.	.	9 ^r	9 ^r	14 ^r	3,8	1±0,3	1,0
<i>Cladonia fimbriata</i> (L.) Fr.	18 ^r	5 ^r	27 ^r	18 ^{r+}	.	20 ^r	.	.	11,3	1±0,4	2,0
<i>Cladonia furcata</i> (Huds) Schrad.	41 ^{r+}	14 ^{r+}	55 ^{r+}	6 ^r	.	20 ^r	.	29 ^r	20,8	1±0,4	2,0
<i>Cladonia gracilis</i> (L.) Willd.	.	32 ^{r+}	27 ^r	13 ^r	8 ^r	.	.	.	13,2	1±0,4	2,0

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<i>Cladonia grayi</i> G. Merr. ex Sandst.	.	5 ^r	0,9	1±9,8	1,0
<i>Cladonia macilentata</i> Hoffm.	.	5 ^r	9 ^r	1,9	1±0,1	1,0
<i>Cladonia merochlorophaea</i> Asahina	.	5 ^r	.	6 ^r	1,9	1±0,1	1,0
<i>Cladonia mitis</i> Sandst.	18 ^{r+}	59^{r-5}	36 ^{r-2}	35 ^{r+}	15 ^r	.	.	71 ^{r-3}	32,1	2±15,0	88,0
<i>Cladonia monomorpha</i> Aptroot, Sipman et Herk	.	5 ^r	0,9	1±9,8	1,0
<i>Cladonia phyllophora</i> Hoffm.	.	.	27 ^r	12 ^r	.	.	.	14	5,7	1±0,5	1,0
<i>Cladonia pleurota</i> (Flörke) Schaer.	.	5 ^r	9 ^r	1,9	1±0,1	1,0
<i>Cladonia pyxidata</i> (L.) Hoffm.	5 ^r	18 ^{r+}	.	6 ^r	8 ^r	.	.	14 ^r	7,5	1±0,5	3,0
<i>Cladonia rangiferina</i> (L.) Hoffm.	5 ^r	5 ^r	.	29²⁴⁹	8 ^r	20 ^r	.	14 ^r	9,4	1±1,3	13,0
<i>Cladonia rei</i> Schaer.	.	9 ^{r+}	27 ^{r-1}	24 ^{r+}	38 ^{r-1}	.	11 ^r	.	13,2	2±0,6	3,0
<i>Cladonia subulata</i> (L.) Weber ex F.H. Wigg.	.	5 ^r	9 ^r	6 ^r	8 ^r	.	.	14 ^r	4,7	1±0,5	1,0
<i>Cladonia uncialis</i> (L.) Weber ex F.H. Wigg.	.	9 ^r	.	6 ^r	2,8	1±9,8	1,0
<i>Cladonia verticillata</i> (Hoffm.) Schaer.	5 ^r	.	9 ^r	1,9	1±0,1	1,0
<i>Peltigera didactyla</i> (With.) J.R. Laundon	8 ^r	.	.	14 ^r	1,9	2±0,4	2,0
<i>Peltigera malacea</i> (Ach.) Funck	.	.	.	6 ^r	0,9	1±9,8	1,0
<i>Peltigera rufescens</i> (Weiss) Humb.	.	18 ^{r+}	3,8	2±0,3	2,0

Примечание [Note]. Константность дана в процентах; верхний индекс – значения обилия по пятибалльной шкале Ж. Браун-Бланке или его диапазон; полужирным шрифтом выделены значения постоянства, соответствующие значениям статистического ϕ -коэффициента верности более 20 ($p < 0,05$) [Constancy is expressed as a percentage; the upper index is the abundance values on a five-point scale of J. Braun-Blanquet or its range; the values of constancy corresponding to the values of the statistical ϕ -fidelity coefficient of more than 20 ($p < 0.05$) are highlighted in bold].

Обозначения синтаксонов [Syntaxa designations]: 1 – acc. [ass.] *Agrostio vinealis-Corynephorum canescentis*, 2 – acc. [ass.] *Polytricho piliferi-Koelerietum glaucae*, 3 – acc. [ass.] *Jasiono montanae-Festucetum ovinae*, 4–8 – неранговые сообщества [non-rank communities]: 4 – *Calluna vulgaris*, 5 – *Calamagrostis epigeios*, 6 – *Erigeron canadensis*, 7 – *Poa compressa*, 8 – *Polytrichum piliferum*.

Наиболее часто встречаемые (отмеченные в более чем 10% описаний) виды: *Cladonia mitis* (32,1%), *C. furcata* (20,8%), *C. gracilis* (13,2%), *C. rei* (13,2%), *C. fimbriata* (11,3%), *C. cornuta* (10,4%). В половине и более сравниваемых выборок отмечены *Cetraria islandica*, *Cladonia cariosa*, *C. chlorophaea*, *C. cornuta*, *C. fimbriata*, *C. furcata*, *C. gracilis*, *C. mitis*, *C. pyxidata*, *C. rangiferina*, *C. rei*.

Наибольшее видовое богатство лишайников (24 вида) отмечено в мхово-лишайниково-злаковых фитоценозах асс. *Polytricho piliferi-Koelerietum glaucae*. Это достаточно закономерно для пионерных сообществ на песчаных субстратах с низким рН и бедностью питательными веществами (особенно азотом и фосфором). Такие условия благоприятны лишь для немногочисленных сосудистых растений – псаммофилов-олиготрофов, изреженный покров которых дает возможность развития криптогамных организмов, в частности мхов и лишайников [52].

Несколько меньшим видовым богатством характеризуются генетически более или менее связанные с опушками или вырубками сосновых лесов сообщества асс. *Jasiono montanae-Festucetum ovinae* (16 видов) и сообщества *Calluna vulgaris* (18 видов). Фактор, благоприятствующий разнообразию лишайников в ценофлорах перечисленных синтаксонов, – наличие диаспор в расположенных поблизости сосновых лесах и на их опушках (характерными лесными видами в сообществах этих ассоциаций являются *Cladonia botrytis*, *C. decorticata*, *C. phyllophora*, *Peltigera malacea*). При этом на продвинутой стадии сукцессии, на которой идет вселение в сообщества (или восстановление после нарушений) лишайников, возрастающее проективное покрытие сосудистых растений и мхов оказывает негативное воздействие на видовое разнообразие эпигейных лишайников.

Количественно равен, но качественно различен видовой состав лишайников асс. *Agrostio vinealis-Corynephorum canescentis* и сообществ *Calamagrostis epigeios*. Последние характеризуются высокими показателями константности *Cladonia rei*, который в центре европейской части России отличается полиморфизмом (морфологическим и химическим) и приуроченностью к рудеральным местообитаниям: обочинам дорог, бровкам карьеров, послепожарным сообществам на песках и супесях. Разнообразие лишайников в сообществах ассоциации с участием или доминированием *Corynephorus canescens* на восточной границе его распространения представляет интерес в сравнении с составом эпигейных лишайников аналогичных сообществ на песчаных дюнах в национальном парке «De Hoge Veluwe» в Нидерландах [53] и Мазурской озерной области на северо-востоке Польши [35].

Списки лишайников обсуждаемых сообществ различны, что объясняется, безусловно, разным климатом и географическим положением территорий, а также, вероятно, распространением обсуждаемого типа сообществ. На градиенте увлажнения климата возрастает таксономическое разнообразие и общее видовое богатство эпигейных лишайников, а в качестве сходной черты можно отметить только высокое участие рода *Cladonia*. Его доля в спектре обсуждаемых сообществ в ЮНР достигает максимума (88,9%), на

северо-востоке Польши составляет 75,0%, а в Нидерландах – 63,6%. Общими для всех территорий являются лишь *Cladonia cervicornis*-группы (incl. *verticillata*) и *C. mitis*. По мере продвижения на запад в списках эпигейных лишайников этих сообществ появляются виды преимущественно океанического распространения: *Cladonia portentosa*, *C. ramulosa*, *C. scabriuscula*, *C. strepsilis*, *C. zopfii* [54], их число достигает максимума в описаниях из Нидерландов. Этих видов нет в обследованных сообществах данной ассоциации в ЮНР, а в более «западных» сообществах отсутствуют *Cetraria ericetorum*, *Cladonia coniocraea*, *C. cornuta*, *C. fimbriata*, *C. rangiferina*, для которых характерно широкое «мультизональное» распространение.

Наименьшее разнообразие лишайников характерно для неранговых сообществ *Erigeron canadensis* и *Poa compressa*. Мелколепестниковые фитоценозы формируются обычно на слабозакрепленных или недавно отсыпанных, вскрытых песках, и, по-видимому, группировки лишайников в них также находятся на стадии формирования. Сообщества с участием мятлика сплюснутого характерны для сильно уплотненных грунтов, интенсивно выдуваемых или смываемых, причем данные особенности субстрата сохраняются длительное время в ходе сукцессии. Достаточно толерантным из лишайников к таким условиям, по-видимому, является только *Cladonia rei*.

В распределении разнообразия эпигейных псаммофильных лишайников по зональным выделам ЮНР наблюдается хорошо выраженная закономерность: высокий показатель видового богатства (36 видов) характерен для описаний псаммофитных сообществ в пределах подтайги (подзоны широколиственно-еловых лесов, Валдайско-Онежская подпровинция). В зоне широколиственных лесов (Полесская и Среднерусская подпровинции) этот показатель падает вдвое (18 видов). При этом в псаммофитных фитоценозах на песчаных террасах р. Десна (Брянская область, зона широколиственных лесов) встречаются 18 видов лишайников, а в плакорных псаммофитных сообществах широколиственнолесной зоны – только 11, в основном широко распространенных эвритопных видов. По-видимому, большей аazonальностью характеризуются лишайниковые группировки псаммофитных сообществ в широколиственнолесной зоне, тогда как в подтайге состав лишайников таких сообществ имеет хорошо выраженные бореальные, «лесные» черты.

Среднее покрытие всех лишайников в пределах массива описаний низкое и составляет 1–2% (соответствует баллам «г» и «+»). Максимального покрытия в отдельных сообществах достигают *Cladonia mitis* (88%) и *C. rangiferina* (13%), нередко локально доминирующие в олиготрофных сосновых лесах, на их опушках и вырубках в сосняках. Можно предположить, что именно эти виды способны в данных условиях составить определенную конкуренцию мхам и сосудистым растениям из-за некоторых экологических и биохимических особенностей. В частности, эти виды могут развиваться на субстратах с довольно широкой амплитудой кислотности: *C. mitis* заселяет почвы, pH которых варьирует в пределах 3,6–6,7, для *C. rangiferina* эти показатели составляют 3,5–6,4. Кроме того, из-за содержащихся в талломах химических соединений (лишайниковых кислот и целлюлозолитических

ферментов) эти виды способны оказывать ингибирующее воздействие на прорастание семян сосны и спор мхов [55].

Анализ диагностической ценности выявленных видов показал, что только небольшое число лишайников проявляют высокую верность к отдельным синтаксонам на статистически значимом уровне. Следуя значениям константности и ϕ -коэффициента, асс. *Polytricho piliferi-Koelerietum glaucae* дифференцируется двумя видами: *C. gracilis* (32^{26,2}) и *C. mitis* (59^{24,6}). Дифференцирующим для асс. *Jasiono montanae-Festucetum ovinae* можно считать *Cladonia furcata* (55^{32,0}). Один вид дифференцирует неранговые сообщества *Calluna vulgaris*, хотя и имеет невысокую константность – *Cladonia rangiferina* (29^{24,9}). Остальные синтаксоны не имеют собственных дифференцирующих видов лишайников. Вопрос включения перечисленных видов в диагностические комбинации соответствующих синтаксонов дискуссионный. Фактически ни один вид не характеризуется высоким значением ϕ -коэффициента (максимальное значение – 32,0), несмотря на высокие показатели константности некоторых видов в отдельных ценофлорах.

Вызывает интерес возможная связь видового богатства и покрытия лишайников с различными экологическими факторами, оценка которых произведена методом экологических шкал Х. Элленберга и Э. Ландольта. Все выявленные различия экологических режимов местообитаний синтаксонов по 7 ведущим факторам статистически значимы (рис. 2). Однако анализ не позволил выявить статистически значимых зависимостей между видовым богатством и покрытием лишайников и значениями по полученным оценкам факторов среды. Это свидетельствует об отсутствии четко экологически детерминированной закономерности в указанных характеристиках лишайниковых сообществ в отношении каждого фактора среды в отдельности.

Однако DCA-ординация продемонстрировала, что большинство синтаксонов хорошо дифференцированы в пространстве ведущих экологических факторов, в котором удалось определить направление векторов, соответствующих градиентам видового богатства и покрытия лишайников (рис. 3, табл. 2, 3).

Сообщества с наибольшим видовым богатством и покрытием лишайников формируются на наиболее бедных минеральным азотом, сухих и хорошо прогреваемых, в большей степени нейтральных субстратах с грубым гранулометрическим составом: асс. *Polytricho piliferi-Koelerietum glaucae* (2) и близкие к ним экологически и флористически сообщества *Polytrichum piliferum* (8). Скорее всего это объясняется слабой конкуренцией со стороны сосудистых растений. Кроме того, богаты видами лишайников и некоторые опушечные и вырубочные сообщества *Calluna vulgaris* (4) на бедных минеральным азотом и наиболее кислых послелесных песках. Вполне объяснимы и низкие значения перечисленных параметров лишайниковых сообществ для остальных неранговых сообществ (5–7), причины чего уже объяснялись выше.

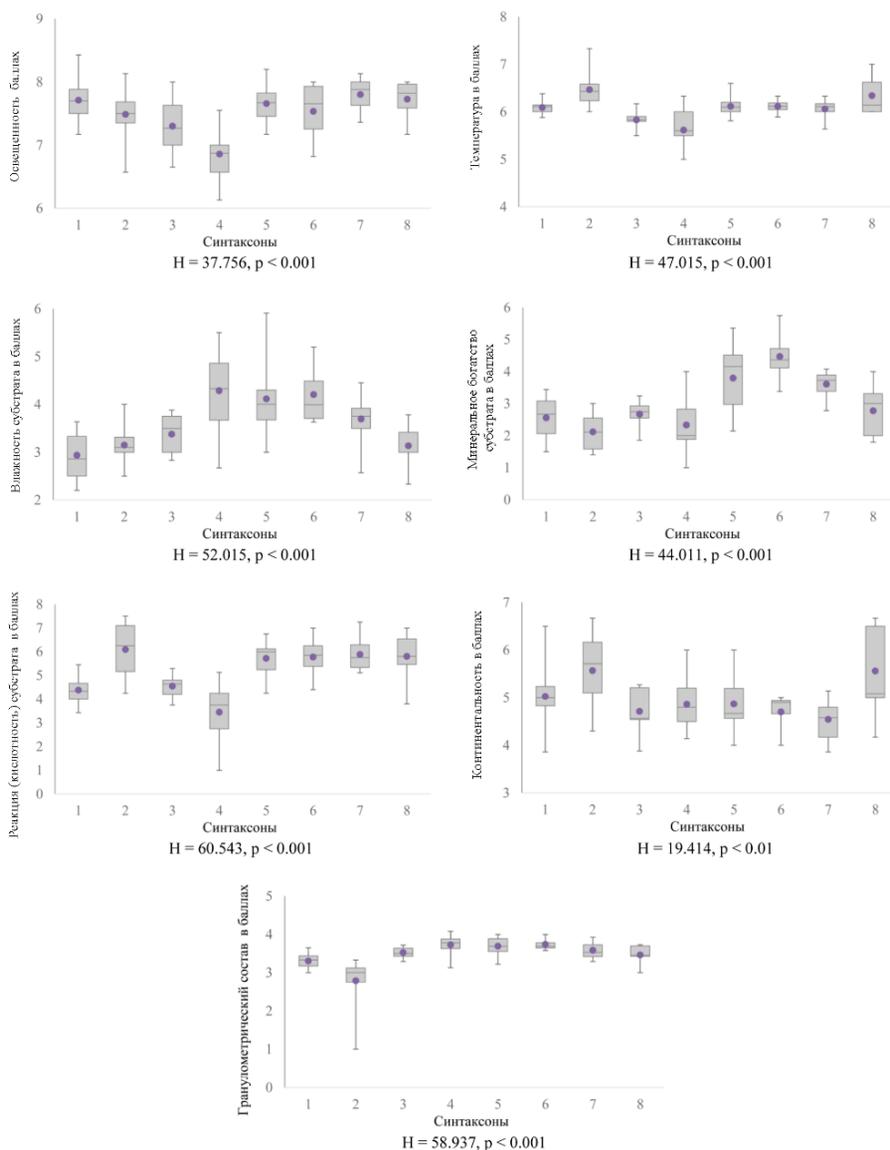


Рис. 2. Режимы местообитаний синтаксонов псаммофитной травяной растительности по ведущим экологическим факторам: освещенности, температуре, влажности, минеральному богатству, реакции (кислотности) субстрата, континентальности (определены по шкалам Элленберга [40]); гранулометрическому составу субстрата (определен по шкале Ландольта [41]). Обозначения синтаксонов те же, что в табл. 1 [Fig. 2. Habitat regimes of psammophytic grass vegetation syntaxa according to the leading environmental factors: light, temperature, substrate moisture, substrate nutrients, substrate reaction (acidity), continentality (determined by the Ellenberg's scales [40]); substrate granulometric composition (determined by the Landolt's scale [41]). The designations of syntaxa are the same, as is in Table 1]

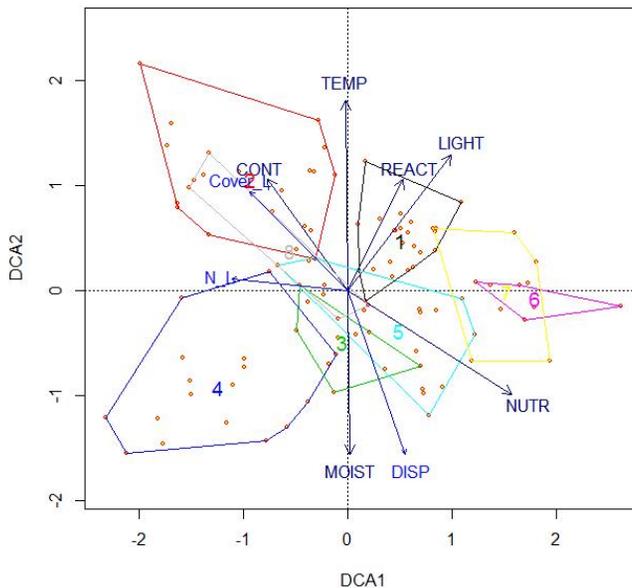


Рис. 3. Диаграмма DCA-ординации синтаксонов псаммофитной травяной растительности ЮНР (оси DCA1, DCA2). Векторы экологических факторов: CONT – континентальность, LIGHT – освещенность, MOIST – влажность субстрата, NUTR – минеральное богатство субстрата, REACT – реакция (кислотность) субстрата, TEMP – температура (определены по шкалам Эллэнберга [39]); DISP – гранулометрический состав субстрата (определен по шкале Ландольта [40]); N_L – число видов лишайников в описании, Cover_L – покрытие лишайников в описании. Обозначения синтаксонов те же, что в табл. 1

[Fig. 3.] Diagram DCA-ordination of psammophytic grass vegetation syntaxa in the Southern Nechernozemye of Russia (axes DCA1, DCA2). Vectors of environmental factors: CONT – continentality, LIGHT – light, MOIST – substrate moisture, NUTR – substrate nutrients, REACT – reaction (acidity) of the substrate, TEMP – temperature (determined by the Ellenberg’s scales [39]); DISP – substrate granulometric composition (determined by the Landolt’s scale [40]); N_L – number of lichen species in relevé, Cover_L – coverage of lichens in the relevé. The designations of syntaxa are the same as in Table 1]

Т а б л и ц а 2 [Table 2]

Численные параметры осей DCA-ординации
[Numerical parameters of DCA-ordination axes]

Оси ординации [Axes of ordination]	1	2	3
Нагрузка на ось [Eigenvalues]	0,54	0,38	0,29
Длина оси [Axis length]	4,95	3,72	3,27

Т а б л и ц а 3 [Table 3]

Корреляция осей DCA-ординации со значениями экологических факторов и параметрами лишайнобиоты
[Correlation of DCA-ordination axes with values of environmental factors and lichenobiota parameters]

Оси ординации [Axes of ordination]	1	2	3
Освещенность [Light]	-0,340	-0,188	-0,05
Температура [Temperature]	-0,036	-0,414	0,052

Оси ординации [Axes of ordination]	1	2	3
Континентальность [Continentality]	0,163	-0,258	-0,074
Влажность субстрата [Substrate moisture]	0,058	0,449	0,302
Реакция субстрата [Substrate reaction]	-0,098	-0,111	0,208
Минеральное богатство субстрата [Substrate nutrients]	-0,402	0,274	0,248
Гранулометрический состав субстрата [Substrate granulometric composition]	-0,068	0,554	0,199
Количество видов лишайников [Number of lichen species]	0,333	-0,083	-0,108
Покрывание лишайников [Lichen coverage]	0,401	-0,160	-0,133

Примечание. Полу жирным шрифтом выделены значения коэффициента корреляции, достоверные при $p < 0,05$.

[*Note* The values of the correlation coefficient that are reliable at $p < 0.05$ are highlighted in bold].

Следует критически отнестись к тому, что сообщества с наибольшим покрыванием лишайников отличаются максимальной континентальностью ценофлоры. Фактически высокие значения по данному фактору связаны с присутствием в этих сообществах ряда южных по происхождению травянистых псаммофилов, являющихся ценообразователями (например, *Jurinea cyanoides*, *Koeleria glauca*), на фоне низкого общего видового богатства фитоценозов.

Ось DCA1 характеризуется наибольшей нагрузкой (см. табл. 2) и отчасти соответствует градиенту богатства субстрата минеральным азотом и освещенности (см. табл. 3). С этой осью высокую корреляцию на статистически значимом уровне имеют и градиенты параметров лишайниковых группировок (см. табл. 3). Ось DCA2 можно интерпретировать как градиент температуры, влажности субстрата и его гранулометрического состава, а также, отчасти, континентальности.

Заключение

Видовой состав эпигейных лишайников псаммофитных сообществ ЮНР включает 36 видов и проявляет закономерно значительное сходство с таковым в сосновых лесах региона. В псаммофитных травяных сообществах подтайги видовое богатство эпигейных лишайников вдвое выше, чем для выборки описаний из зоны широколиственных лесов. В плакорных псаммофитных сообществах широколиственнолесной зоны этот показатель имеет наименьшее значение, а отмеченные виды лишайников в основном эвритопны и являются широко распространенными видами в регионе. По-видимому, большей аazonальностью характеризуются эпигейные лишайниковые группировки псаммофитных сообществ в широколиственнолесной зоне, тогда как в подтайге состав лишайников таких сообществ имеет хорошо выраженные бореальные, «лесные» черты.

Количественное преобладание в родовом спектре рр. *Cladonia* и *Peltigera* таксономически сближает обсуждаемые лишайниковые группировки с таковым песчаных местообитаний балтийского побережья. Из особенностей сообществ приморских местообитаний отметим некоторое повышение позиции рода

Peltigera, «тяготеющего» к более влажному климату. При сравнении видового состава эпигейных лишайников в более или менее равномерно исследованных и описанных сообществах с участием *Corynephorum canescens* в ЮНР на северо-востоке Польши и в Нидерландах прослеживаются тенденции увеличения видового разнообразия лишайниковых группировок на градиенте увлажнения климата с юго-востока на северо-запад и рост во флористических списках количества видов с преимущественно океаническим распространением.

Небольшое число лишайников проявляют высокую верность к отдельным синтаксонам. В соответствии со значениями константности и ф-коэффициента на статистически значимом уровне *Cladonia gracilis* и *C. mitis* дифференцируют асс. *Polytricho piliferi-Koelerietum glaucae*; *C. furcata* – асс. *Jasiono montanae-Festucetum ovinae*, *C. rangiferina* – неранговые сообщества *Calluna vulgaris*. Остальные синтаксоны не имеют собственных дифференцирующих видов лишайников. Ни один вид не характеризуется высоким значением ф-коэффициента, несмотря на высокие показатели константности некоторых видов в отдельных ценофлорах, поэтому, на наш взгляд, включать перечисленные виды в диагностические комбинации соответствующих синтаксонов нецелесообразно.

Проведенный анализ не позволил выявить статистически значимых зависимостей между видовым богатством и покрытием лишайников и значениями по полученным оценкам факторов среды. Таким образом, детерминированные закономерности в указанных характеристиках эпигейных лишайниковых группировок по отношению к каждому фактору среды в отдельности отсутствуют. Градиенты параметров обсуждаемых лишайниковых группировок имеют наиболее высокую корреляцию на статистически значимом уровне с комплексным градиентом богатства минеральным азотом субстрата и освещенности, определенным методом DCA-ординации.

Список источников

1. Сукачев В.Н. Избранные труды в трех томах. Т. 3: Проблемы фитоценологии. Л. : Наука, 1957. 543 с.
2. Юркевич И.Д., Ловчий Н.Ф., Гельтман В.С. Леса Белорусского Полесья (геоботанические исследования). Минск : Наука и техника, 1977. 288 с.
3. Aikio S., Väre H., Strömmer R. Soil microbial activity and biomass in the primary succession of a dry heath forest // Soil Biology and Biochemistry. 2000. № 32 (8–9). PP. 1091–1100. doi: [10.1016/S0038-0717\(00\)00019-5](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(00)00019-5)
4. Bowker M.A. Biological soil crust rehabilitation in theory and practice: an underexploited opportunity // Restoration Ecology. 2007. № 15 (1). PP. 13–23. doi: [10.1111/j.1526-100X.2006.00185.x](https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2006.00185.x)
5. Рахмонов О., Щипек Т. Формирование псаммофитной растительности на антропогенных биотопах внутриматериковых песков южной Польши // Вопросы степеведения. 2010. № 8. С. 96–100.
6. Дулепова Н.А. Флора и растительность развееваемых песков Забайкалья : дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 2014. 243 с.
7. Степанович И.М. О сообществах *Corynephorum canescens* и *Koelerietum glaucae* в бассейне реки Вилии (БССР) // Ботанический журнал. 1988. Т. 73, № 7. С. 998–1011.

8. Булохов А.Д. Травяная растительность Юго-Западного Нечерноземья России. Брянск : Изд. БГУ, 2001. 296 с.
9. Picon-Cochard C., Coll L., Balandier P. The role of below-ground competition during early stages of secondary succession: the case of 3-year-old Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) seedlings in an abandoned grassland // *Oecologia*. 2006. № 148 (3). PP. 373–383.
10. Rūsiņa S. Latvijas mezofīto un kserofīto zālāju daudzveidība un kontaktsabiedrības: Proģocijas darbs. Rīga, 2006. 218 l.
11. Stankevičiūtė J. The succession of sand vegetation at the Lithuanian seacoast // *Bot. Lithuanica*. 2006. № 12 (3). PP. 139–156.
12. Яцына А.П. Современная инвентаризация и флористическая дифференциация напочвенного покрова сосняка лишайникового Беларуси // *Вестник Витебского государственного университета им. П.М. Машерова*. 2011. № 4 (64). С. 45–48.
13. Фучило Я.Д., Рябухин А.Ю., Сбитная М.В., Кайдык В.Ю., Левин С.В. Естественное возобновление сосны обыкновенной в условиях Восточного Полесья Украины // *Лесной журнал*. 2015. № 1. С. 71–77. doi: 10.17238/issn0536-1036.2015.1.71
14. Kupreev V.E., Semenishchenkov Yu.A., Teleganova V.V., Muchnik E.E. Ecological and floristic features of pioneer grass vegetation on automorphic sandy soils as a pine-forest recovery phase in the Southern part of the Nonchernozem zone of Russia // *Contemporary problems of ecology*. 2020. № 13 (1). PP. 26–45. doi: 10.1134/S1995425520010059
15. Природа болотно-лесных систем Карелии и пути их освоения. Петрозаводск : Карельский филиал АН СССР, 1982. 166 с.
16. Онипченко В. Г. Функциональная фитоценология: синэкология растений. М. : Кранд, 2013. 576 с.
17. Bu C., Wu S., Zhang K., Yang Y., Gao G. Biological soil crusts: An eco-adaptive biological conservative mechanism and implications for ecological restoration // *Plant Biosystems*. 2015. № 149 (2). PP. 364–373. doi: 10.1080/11263504.2013.819820
18. De Vasconcelosa T.L., De Oliveiraa A.K., Pereiraa E.C., Da Silva N.H., Vicentec C., Legazc M.-E. The lichen *Cladonia verticillaris* retains and modifies mineral soil particles inside the thallus // *Catena*. 2015. № 135. PP. 70–77. doi: 10.1016/j.catena.2015.07.002
19. Li Y.F., Li Z.W., Jia Y.H., Zhang K. Biological soil crust formation under artificial vegetation effect and its properties in the Mugetan sandy land, northeastern Qinghai-Tibet Plateau // *IOP Conf. Ser.: Earth Environ. Sci.* 2016. № 39. PP. 1–16. doi: 10.1088/1755-1315/39/1/012070
20. Asplund J., Wardle D.A. How lichens impact on terrestrial community and ecosystem properties // *Biol. Rev.* 2017. № 92 (3). PP. 1720–1738. doi: 10.1111/brv.12305
21. Булохов А.Д. Новые ассоциации класса *Trifolio-Geranietea sanguinei* Th. Müller 1961 в Брянской области // *Растительность России*. 2013. № 22. С. 3–10. doi: 10.31111/vegus/2013.22.3
22. Булохов А.Д. Термофильные сообщества железнодорожных насыпей в Южном Нечерноземье России (в пределах Брянской области) // *Бюл. Брянского отделения Русского ботанического общества*. 2017. № 4 (12). С. 16–28. doi: 10.22281/2307-4353-2017-4-16-28
23. Семенищенков Ю.А. Фитоценотическое разнообразие Судость-Деснянского междуречья. Брянск : РИО БГУ, 2009. 400 с.
24. Семенищенков Ю.А., Абадонова М.Н. Псаммофитные сообщества с участием *Koeleria glauca* (Schrad.) DC. (Gramineae) за пределами ареала *Coryphephorus canescens* (L.) Beauv. (Gramineae) в Брянской и Орловской областях // *Ученые записки Орловского гос. ун-та. Сер.: Естественные, технические и медицинские науки*. 2011. № 3. С. 178–187.
25. Кузьменко А.А. Классификация и ординация сообществ псаммофитов междуречья Габья–Десна (в пределах Брянской области) // *Вестник Брянского гос. ун-та. Сер.: Точные и естественные науки*. 2012. № 4. С. 168–171.
26. Кузьменко А.А. Растительность моренных и водно-ледниковых равнин южной окраины Смоленской возвышенности : дис. ... канд. биол. наук. Брянск, 2014. 402 с.

27. Булохов А.Д., Баринова В.И. Растительные сообщества железнодорожных насыпей на участке Брянск-Орловский – Свень // Ученые записки Брянского гос. ун-та. 2019. № 2. С. 41–53.
28. Булохов А.Д., Петренко А.М. Сообщества класса *Koelerio-Corynephoretea* Klika in Klika et Novák 1941 в Брянской области (Россия) // Растительность России. 2017. № 30. С. 29–34. doi: [10.31111/vegus/2017.30.29](https://doi.org/10.31111/vegus/2017.30.29)
29. Mucina L., Bültmann H., Dierßen K., Theurillat J.-P., Raus T., Čarni A., Šumberová K., Willner W., Dengler J., García R.G., Chytrý M., Hájek M., Di Pietro R., Iakushenko D., Pallas J., Daniëls F.J. A., Bergmeier E., Santos-Guerra A., Ermakov N., Valachovič M., Schaminée J.H.J., Lysenko T., Didukh Ya. P., Pignatti S., Rodwell J.S., Capelo J., Weber H.E., Solomeshch A., Dimopoulos P., Aguiar C., Hennekens S.M., Tichý L. Vegetation of Europe: hierarchical floristic classification system of vascular plant, bryophyte, lichen, and algal communities // Appl. Veg. Sci. 2016. № 19. Suppl. 1. PP. 3–264. doi: [10.1111/avsc.12257](https://doi.org/10.1111/avsc.12257)
30. Matuszkiewicz W. Przewodnik do oznaczania zbiorowisk roślinnych Polski (wydanie istotnie zmienione w stosunku do wydania z 1981). Warszawa : PWN, 2001. 536 p.
31. Chytrý M., Sádlo J. *Corniculario aculeatae-Corynephorum canescentis* Steffen 1931. In: Vegetace České republiky. 1. Travinná a keříčková vegetace / ed. by M. Chytrý. Praha : Academia, 2007. PP. 325–328.
32. Prodrome of the vegetation of Ukraine / eds. by D.V. Dubina, T.P. Dzyuba, S.M. Yemelyanova [and others]. Kyiv, 2019. 784 p.
33. Jarolímek I., Šibík J., Hegedúšová K., Janišová M., Kliment J., Kučera P., Májková J., Micháľková D., Sadloňová J., Šibíková J., Škodová I., Uhlířová J., Ujházy K., Ujházyová M., Valachovič M., Zaliberová M. A list of vegetation units of Slovakia. In: Diagnostic, constant and dominant species of the higher vegetation units of Slovakia / eds. by I. Jarolímek, J.P. Šibík. Bratislava : Veda, 2008. PP. 295–329.
34. Ермаков Н.Б. Прოდromу высших единиц растительности России // Современное состояние основных концепций науки о растительности. Уфа : Гилем, 2012. С. 377–483.
35. Juśkiewicz-Swaczyna B. The psammophilous grassland community *Corniculario aculeatae-Corynephorum canescentis* in the Masurian Lake District (NE Poland) // Tuexenia. 2009. № 29. PP. 391–408.
36. Haveman R., Schaminée J.H.J. Inland dune vegetation of the Netherlands // Annali di botanica. Nuva ser. 2003. Vol. III. PP. 117–122.
37. Braun-Blanquet J. Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde. 3. Aufl. Wien ; New York, 1964. 865 p. doi: [10.1007/978-3-7091-8110-2](https://doi.org/10.1007/978-3-7091-8110-2)
38. Купреев В.Э., Семенецков Ю.А. Обзор синтаксонов псаммофитной травяной растительности Южного Нечерноземья России // Растительность России. 2022. № 45. С. 39–73. doi: [10.31111/vegus/2022.45.39](https://doi.org/10.31111/vegus/2022.45.39)
39. Chytrý M., Tichý L., Holt J., Botta-Dukat Z. Determination of diagnostic species with statistical fidelity measures // Journ. Veg. Sci. 2002. № 13 (1). PP. 79–90. doi: [10.1111/j.1654-1103.2002.tb02025.x](https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2002.tb02025.x)
40. Ellenberg H., Weber H.E., Düll R., Wirth W., Paulißen D. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. 2 Aufl. Göttingen, 1992. 258 p.
41. Landolt E. Okologische Zeigerwerte zur Sweizer Flora. Veroff. Geobot. Inst. ETH. Zurich, 1977. H. 64. S. 1–208.
42. McCune B., Mefford M.J. PC-ORD. Multivariate analysis of Ecological Data, Version 5. Gleneden Beach. 2006. 28 p.
43. The Euro+Med PlantBase – the information resource for Euro-Mediterranean plant diversity. URL: <http://www.emplantbase.org/home.html> (date of access: 08.05.2022).
44. Westberg M., Moberg R., Myrdal M., Nordin A., Ekman S. Santesson’s Checklist of Fennoscandian Lichen-Forming and Lichenicolous Fungi. Uppsala University: Museum of Evolution. 2021. 933 p.
45. Растительность европейской части СССР. Л. : Наука, 1980. 429 с.

46. Sørensen T. A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content // Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskab Biologiske Skrifter. 1948. № 5 (4). PP. 1–34.
47. Laime B., Tjarve D. Grey dune plant communities (Koelerio-Corynepherea) on the Baltic coast in Latvia // Tuexenia. 2009. № 29. PP. 409–435.
48. Петренко Д.Е. Лихенофлора песчаных аккумулятивных образований юго-восточного побережья Балтики (на примере Куршской и Балтийской косы Калининградской области) : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Калининград, 2005. 21 с.
49. Цуриков А.Г., Мучник Е.Э. Таксономический анализ лишайнобиоты Беларуси // Ботанический журнал. 2021. Т. 106, № 1. С. 3–21. doi: [10.31857/S0006813621010105](https://doi.org/10.31857/S0006813621010105)
50. Muchnik E.E., Konoreva L.A., Chesnokov S.V., Paukov A.G., Tsurykau A., Gerasimova J.V. New and otherwise noteworthy records of lichenized and lichenicolous fungi from central European Russia // Herzogia. 2019. № 32 (1). PP. 111–126. doi: [10.13158/hea.32.1.2019.111](https://doi.org/10.13158/hea.32.1.2019.111)
51. Красная книга Брянской области / ред. А.Д. Булохов, Н.Н. Панасенко, Ю.А. Семенищенков, Е.Ф. Ситникова. Брянск : РИО БГУ, 2016. 432 с.
52. Nash T.H. Photosynthesis, respiration, productivity and growth // Lichen biology / ed. by T.H. Nash. Cambridge : Cambridge Univ. Press, 1996. PP. 88–120.
53. Hasse T., Daniëls F.J.A. Species responses to experimentally induced habitat changes in a Corynephorus grassland // Jour. of Veg. Sci. 2006. № 17 (2). PP. 135–146. doi: [10.1111/j.1654-1103.2006.tb02433.x](https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2006.tb02433.x)
54. Ahti T., Stenroos S., Moberg R. Nordic Lichen Flora. Vol. 5: Cladoniaceae. Uppsala : Uppsala University, 2013. 117 p.
55. Толпышева Т.Ю. Биотические связи лишайников в лесных и болотных экосистемах : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Петрозаводск, 2005. 69 с.

References

1. Sukachev VN. Izbrannye trudy v trekh tomakh. T. 3. Problemy fitotsenologii [Selected works in three volumes. Vol. 3. Problems of phytocoenology]. Leningrad: Nauka Publ.; 1957. 543 p. In Russian
2. Yurkevich ID, Lovchiy NF, Gel'tman VS. Lesa Belorusskogo Poles'ya (geobotanicheskie issledovaniya) [Forests of the Belarusian Polesye (geobotanical studies)]. Minsk: Nauka i tekhnika Publ.; 1977. 288 p. In Russian
3. Aikio S, Väre H, Strömmer R. Soil microbial activity and biomass in the primary succession of a dry heath forest. *Soil Biology and Biochemistry*. 2000;32(8-9):1091–1100. doi: [10.1016/S0038-0717\(00\)00019-5](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(00)00019-5)
4. Bowker MA. Biological soil crust rehabilitation in theory and practice: an underexploited opportunity. *Restoration Ecology*. 2007;15(1):13-23. doi: [10.1111/j.1526-100X.2006.00185.x](https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2006.00185.x)
5. Rakhmonov O, Shchipek T. Formirovanie psammofitnoy rastitel'nosti na antropogennykh biotopakh vnutrimaterikovykh peskov yuzhnoy Pol'shi [Formation of psammophytic vegetation on anthropogenic biotopes of inland sands of southern Poland]. *Voprosy stepovedeniya*. 2010;8:96-100. In Russian
6. Dulepova NA. *Flora i rastitel'nost' razvevaemykh peskov Zabaykal'ya* [Flora and vegetation of the waving sands of Transbaikalia. CandSci. Dissertation Biology]. Novosibirsk: Ufa Federal Research Centre of the Russian Academy of Sciences; 2014. 243 p. In Russian
7. Stepanovich IM. O soobshchestvakh *Corynephorum canescentis* i *Koelerietum glaucae* v bassejne reki Viliy (BSSR) [About communities *Corynephorum canescentis* and *Koelerietum glaucae* in the basin of the Viliya River (BSSR)]. *Botanicheskiy zhurnal*. 1988;73;7:998-1011. In Russian

8. Bulokhov AD. Travyanaya rastitel'nost' Yugo-Zapadnogo Nechernozem'ya Rossii [Grass vegetation of the South-West Nechernozemye of Russia]. Bryansk: Bryansk State University Publ.; 2001. 296 p. In Russian
9. Picon-Cochard C, Coll L, Balandier P. The role of below-ground competition during early stages of secondary succession: the case of 3-year-old Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) seedlings in an abandoned grassland. *Oecologia* 2006;148(3):373-383.
10. Rūsiņa S. Latvijas mezofīto un kserofīto zālāju daudzveidība un kontaktsabiedrības: Promocijas darbs. Rīga: Latvijas Universitāte; 2006. 218 p. In Latvian
11. Stankevičiūtė J. The succession of sand vegetation at the Lithuanian seacoast. *Bot. Lithuanica*. 2006;12(3):139-156.
12. Yatsyna AP. Sovremennaya inventarizatsiya i floristicheskaya differentsiatsiya napochvennogo pokrova sosnyaka lishaynikovogo Belarusi [Modern inventory and florist differentiation of lichens cover of a pine forest of Belarus]. *Vestnik Vitebskogo gosudarstvennogo universiteta im. P. M. Masherova*. 2011;4(64):45-48. [In Russian]
13. Fuchilo YaD, Ryabukhin AYU, Sbitnaya MV, Kaydyk VYu, Levin SV. Natural regeneration of Scots pine in the conditions of Eastern Polesye of Ukraine. *Lesnoi zhurnal*. 2015;1:71-77. [In Russian] English summary
14. Kupreev VE, Semenishchenkov YuA, Teleganova VV, Muchnik EE. Ecological and floristic features of pioneer grass vegetation on automorphic sandy soils as a pine-forest recovery phase in the Southern part of the Nonchernozem zone of Russia. *Contemporary problems of ecology*. 2020;13(1):26-45. doi: [10.1134/S1995425520010059](https://doi.org/10.1134/S1995425520010059)
15. Priroda bolotno-lesnykh sistem Karelii i puti ikh osvoeniya [The nature of the marsh-forest systems of Karelia and the ways of their development]. Petrozavodsk: Karelskiy filial AN SSSR Publ.; 1982. 166 p. In Russian
16. Onipchenko V. G. Funktsional'naya fitotsenologiya: sinekologiya rasteniy [Functional phytocoenology: synecology of plants]. Moscow: Krasand Publ.; 2013. 576 p. In Russian
17. Bu C, Wu S, Zhang K, Yang Y, Gao G. Biological soil crusts: An eco-adaptive biological conservative mechanism and implications for ecological restoration. *Plant Biosystems*. 2015;149(2):364-373. doi: [10.1080/11263504.2013.819820](https://doi.org/10.1080/11263504.2013.819820)
18. De Vasconcelosa TL, De Oliveiraa AK, Pereiraa EC, Da Silva NH, Vicentec C, Legazc M-E. The lichen *Cladonia verticillaris* retains and modifies mineral soil particles inside the thallus. *Catena*. 2015;135:70-77. doi: [10.1016/j.catena.2015.07.002](https://doi.org/10.1016/j.catena.2015.07.002)
19. Li YF, Li ZW, Jia YH, Zhang K. Biological soil crust formation under artificial vegetation effect and its properties in the Mugetan sandy land, northeastern Qinghai-Tibet Plateau. *IOP Conf. Ser.: Earth Environ. Sci.* 2016;39:1-16. doi: [10.1088/1755-1315/39/1/012070](https://doi.org/10.1088/1755-1315/39/1/012070)
20. Asplund J, Wardle DA. How lichens impact on terrestrial community and ecosystem properties. *Biol. Rev.* 2017;92(3): 1720-1738. doi: [10.1111/brv.12305](https://doi.org/10.1111/brv.12305)
- Bulokhov AD. Novye assotsiatsii klassa *Trifolio-Geranietae sanguinei* Th. Müller 1961 v Bryanskoy oblasti [New associations of the class *Trifolio-Geranietae sanguinei* Th. Müller 1961 in the Bryansk region]. *Rastitel'nost' Rossii*. 2013;22:3-10. doi: [10.31111/vegrus/2013.22.3](https://doi.org/10.31111/vegrus/2013.22.3) In Russian
22. Bulokhov AD. Termofil'nye soobshchestva zheleznodorozhnykh naspey v Yuzhnom Nechernozem'e Rossii (v predelakh Bryanskoy oblasti) [Thermophilic communities of railway embankments in the Southern Nechernozemye of Russia (within the Bryansk region)]. *Byul. Bryanskogo otdeleniya Russkogo botanicheskogo obshchestva*. 2017;4(12):16-28. doi: [10.22281/2307-4353-2017-4-16-28](https://doi.org/10.22281/2307-4353-2017-4-16-28) In Russian
23. Semenishchenkov YuA. Fitotsenoticheskoe raznoobrazie Sudost'-Desnyanskogo mezhdurech'ya [Phytocoenotic diversity of the Sudost'-Desna interfluve] Bryansk: RIO BGU Publ.; 2009. 400 p. In Russian
24. Semenishchenkov YuA, Abadonova MN. Psammophyte communities with *Koeleria glauca* L. (*Gramineae*) out of the border of the *Corynephorus canescens* (*Gramineae*) distribution in Bryansk and Orel regions. *Uch. zap. Orlovskogo gos. un-ta. Ser.: Estestvennye, tekhnicheskie i meditsinskie nauki*. 2011;3:178-187. In Russian English summary

25. Kuz'menko AA. Classification and ordination of communities psammofitov of entre rios Gabya-Desna (within the Bryansk region). *Vestnik Bryanskogo gos. un-ta. Ser.: Tochnye i estestvennye nauki*. 2012;4:168-171. In Russian English summary
26. Kuz'menko AA. *Rastitel'nost' morenykh i vodno-lednikovyykh ravnin yuzhnoy okrainy Smolenskoj vozvys'hennosti* [Vegetation of moraine and fluvio-glacial plains in the southern outskirts of the Smolensk Upland. CandSci. Dissertation Biology]. Bryansk: Bryansk State University; 2014. 402 p. In Russian
27. Bulokhov AD, Barinova VI. Plant communities of railway embankments on the site Bryansk-Orlovsky - Sven' *Uch. zap. Bryanskogo gos. un-ta*. 2019;2:41-53. In Russian English summary
28. Bulokhov AD., Petrenko AM. Communities of the class *Koelerio-Corynephoretea* Klika in Klika et Novák 1941 in the Bryansk region of Russia. *Rastitel'nost' Rossii*. 2017;30:29-34. doi: [10.31111/vegrus/2017.30.29](https://doi.org/10.31111/vegrus/2017.30.29). In Russian English summary
29. Mucina L, Bültmann H, Dierßen K, Theurillat J-P, Raus T, Čarni A, Šumberová K, Willner W, Dengler J, García RG, Chytrý M, Hájek M, Di Pietro R, Iakushenko D, Pallas J, Daniëls FJA, Bergmeier E, Santos-Guerra A, Ermakov N, Valachovič M, Schaminée JHJ, Lysenko T, Didukh YaP, Pignatti S, Rodwell JS, Capelo J, Weber HE, Solomeshch A, Dimopoulos P, Aguiar C, Hennekens SM, Tichý L. Vegetation of Europe: hierarchical floristic classification system of vascular plant, bryophyte, lichen, and algal communities. *Appl. Veg. Sci. 19. Suppl.* 2016;1:3-264. doi: [10.1111/avsc.12257](https://doi.org/10.1111/avsc.12257)
30. Matuszkiewicz W. Przewodnik do oznaczania zbiorowisk roślinnych Polski (wydanie istotnie zmienione w stosunku do wydania z 1981). Warszawa: PWN. 2001. 536 p. In Polish
31. Chytrý M, Sádlo J. *Corniculario aculeatae-Corynephoretum canescentis* Steffen 1931. In: *Vegetace České republiky. 1. Travinná a keříčková vegetace*. Ed. Chytrý M. Praha: Academia. 2007: 325-328.
32. Prodrôme of the vegetation of Ukraine. Eds. Dubina D. V., Dzyuba T. P., Yemelyanova S. M. [and others]. Kyiv. 2019. 784 p.
33. Jarolímek I, Šibík J, Hegedúšová K, Janišová M, Kliment J, Kučera P, Májková J, Michálková D, Sadloňová J, Šibíková J, Škodová I, Uhlířová J, Ujházy K, Ujházyová M, Valachovič M, Zaliberová M. A list of vegetation units of Slovakia. In: *Diagnostic, constant and dominant species of the higher vegetation units of Slovakia*. Eds. Jarolímek I., Šibík J. P. Bratislava: Veda. 2008:295-329.
34. Ermakov NB. Prodróm vysshikh edinits rastitel'nosti Rossii [Prodróm of higher units of the vegetation of Russia]. *Sovremennoe sostoyanie osnovnykh kontseptsiy nauki o rastitel'nosti*. Ufa: Gilem, 2012:377-483.
35. Juškiewicz-Swaczyna B. The psammophilous grassland community *Corniculario aculeatae-Corynephoretum canescentis* in the Masurian Lake District (NE Poland). *Tuexenia* 2009;29:391-408.
36. Haveman R, Schaminée JHJ. Inland dune vegetation of the Netherlands. *Annali di botanica. Nuova ser.* 2003;III:117-122.
37. Braun-Blanquet J. *Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde*. 3. Aufl. Wien; New-York. 1964. 865 p. doi: [10.1007/978-3-7091-8110-2](https://doi.org/10.1007/978-3-7091-8110-2)
38. Kupreev VE., Semenishchenkov YuA. The survey of the psammophilous grass vegetation syntaxa in the Southern Nechernozemye of Russia. *Vegetation of Russia*. 2022;45:39-73. doi: [10.31111/vegrus/2022.45.39](https://doi.org/10.31111/vegrus/2022.45.39)
39. Chytrý M, Tichý L, Holt J, Botta-Dukat Z. Determination of diagnostic species with statistical fidelity measures. *Journ. Veg. Sci.* 2002;13(1):79-90. doi: [10.1111/j.1654-1103.2002.tb02025.x](https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2002.tb02025.x)
40. Ellenberg H, Weber H. E., Düll R., Wirth W., Paulißen D. *Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa*. 2 Aufl. Göttingen. 1992. 258 p. In German
41. Landolt E. *Okologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora*. Veroff. Geobot. Inst. ETH. Zurich. 1977;64:1-208. In German
42. McCune B, Mefford MJ. *PC-ORD. Multivariate analysis of Ecological Data, Version 5*. Gleneden Beach. 2006. 28 p.

43. The Euro+Med PlantBase – the information resource for Euro-Mediterranean plant diversity. URL: <http://www.emplantbase.org/home.html> (date of access 08.05.2022).
44. Westberg M, Moberg R, Myrdal M, Nordin A, Ekman S. Santesson's Checklist of Fennoscandian Lichen-Forming and Lichenicolous Fungi. Uppsala University: Museum of Evolution. 2021. 933 p.
45. Rastitel'nost' Evropeyskoy chasti SSSR [Vegetation of the European part of the USSR]. Leningrad: Nauka Publ.; 1980. 429 p. In Russian
46. Sørensen T. A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content. Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskab Biologiske Skrifter. 1948;5(4):1-34.
47. Laime B, Tjarve D. Grey dune plant communities (Koelerio-Corynepherea) on the Baltic coast in Latvia. *Tuexenia* 2009;29:409-435.
48. Petrenko DE. *Likhenoflora peschanykh akkumulyativnykh obrazovaniy yugo-vostochnogo poberezh'ya Baltiki (na primere Kurshskoy i Baltiyskoy kosy Kaliningradskoy oblasti)* [Lichenoflora of sandy accumulative formations of the southeastern Baltic coast (on the example of the Curonian and Baltic Spit of the Kaliningrad region). CandSci. Dissertation Abstract, Biology]. Kaliningrad: Kaliningrad State University; 2005. 21 p. In Russian
49. Tsurikov AG, Muchnik EE. Taxonomic analysis of lichen biota of Belarus *Botanicheskiy zhurnal*. 2021;106;1:3-21. doi: [10.31857/S0006813621010105](https://doi.org/10.31857/S0006813621010105) In Russian
50. Muchnik EE, Konoreva LA, Chesnokov SV, Paukov AG, Tsurikau A, Gerasimova JV. New and otherwise noteworthy records of lichenized and lichenicolous fungi from central European Russia. *Herzogia*. 2019;32(1):111-126. doi: [10.13158/hea.32.1.2019.111](https://doi.org/10.13158/hea.32.1.2019.111)
51. Krasnaya kniga Bryanskoy oblasti [Red Data Book of the Bryansk region] Red. Bulokhov AD, Panasenko NN, Semenishchenkov YuA, Sitnikova EF. Bryansk: RIO BGU Publ.; 2016. 432 p. In Russian
52. Nash T. H. Photosynthesis, respiration, productivity and growth. In.: Lichen biology. Ed. Nash T. H. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 1996. 88-120.
53. Hasse T, Daniëls FJA. Species responses to experimentally induced habitat changes in a Corynephorus grassland. *Jour. of Veg. Sci.* 2006;17(2):135-146. doi: [10.1111/j.1654-1103.2006.tb02433.x](https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2006.tb02433.x)
54. Ahti T, Stenroos S, Moberg R. Nordic Lichen Flora. Vol. 5. Cladoniaceae. Uppsala: Uppsala University. 2013. 117 p.
55. Tolpysheva TYu. *Bioticheskie svyazi lishaynikov v lesnykh i bolotnykh ekosistemakh* [Biotic relationships of lichens in forest and swamp ecosystems DrSci. Dissertation Abstract, Biology]. Petrozavodsk: Petrozavodsk State University; 2005. 69 p. In Russian

Информация об авторах:

Мучник Евгения Эдуардовна – д-р биол. наук, в.н.с., Институт лесоведения РАН (Успенское, г. Одинцово, Московская обл., Россия).

E-mail: emuchnik@outlook.com

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-9150-6044>

Купреев Вадим Эдуардович – аспирант, Брянский государственный университет им. акад. И.Г. Петровского (Брянск, Россия).

E-mail: mimiparcs@gmail.com

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0003-4167-0134>

Семенецков Юрий Алексеевич – д-р биол. наук, профессор, Брянский государственный университет им. акад. И.Г. Петровского (Брянск, Россия).

E-mail: yuricek@yandex.ru

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-8640-6225>

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Information about the authors:

Evgenia E. Muchnik, Doctor of Biological Sciences, Leading Researcher, Institute of Forest Science, Russian Academy of Sciences (Uspenskoye, Odintsovo sity, Moscow region, Russia).

E-mail: emuchnik@outlook.com

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-9150-6044>

Vadim E. Kupreev, postgraduate student, Bryansk State University named after Acad. I.G. Petrovsky (Bryansk, Russia).

E-mail: mimiparcs@gmail.com

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0003-4167-0134>

Yuri A. Semenishchenkov, Doctor of Biological Sciences, Professor, Bryansk State University named after Acad. I.G. Petrovsky (Bryansk, Russia).

E-mail: yuricek@yandex.ru

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-8640-6225>

The Authors declare no conflict of interest.

*Статья поступила в редакцию 20.05.2022;
одобрена после рецензирования 13.03.2023; принята к публикации 03.10.2023.*

*The article was submitted 20.05.2022;
approved after reviewing 13.03.2023; accepted for publication 03.10.2023.*

ЗООЛОГИЯ

Научная статья
УДК 576.89+594.3
doi: 10.17223/19988591/62/4

Зараженность моллюсков рода *Bithynia* церкариями трематод сем. *Opisthorchiidae* в водоемах бассейна реки Обь (Томская область, Россия)

Анастасия Викторовна Симакова¹, Ирина Борисовна Бабкина²,
Алексей Вадимович Катохин³, Александр Михайлович Бабкин⁴,
Елена Александровна Интересова⁵, Екатерина Васильевна Мракина⁶

^{1, 2, 4, 5, 6} Национальный исследовательский Томский государственный университет,
Томск, Россия

³ Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики,
Сибирское отделение Академии наук, Новосибирск, Россия

⁵ Новосибирский филиал ФГБНУ «ВНИРО» («ЗАПСИБНИРО»),
Новосибирск, Россия

¹ <https://orcid.org/0000-0003-0906-9496>, omikronlab@yandex.ru

² <https://orcid.org/0000-0002-3302-6819>, bibsphera@gmail.com

³ <https://orcid.org/0000-0003-4537-456X>, katokhin@bionet.nsc.ru

⁴ babkin.alex1983@gmail.com

⁵ <https://orcid.org/0000-0002-1148-6283>, interesovaea@yandex.ru

⁶ katerinamrakina@gmail.com

Аннотация. Проведено изучение зараженности моллюсков рода *Bithynia* – первых промежуточных хозяев трематод семейства *Opisthorchiidae* и, в частности, эпидемиологически значимого вида *Opisthorchis felineus* в бассейне Средней Оби (Западная Сибирь, Россия). В результате наших исследований в пойменных водоемах рек Оби и Томи выявлено два вида моллюсков р. *Bithynia* – *B. tentaculata* и *B. troschelii*, средняя численность которых составила 60,1 экз./м² (варьирует от 3 до 110 экз./м²). Соотношение особей двух видов битиниид в популяциях приблизительно равное. Численность моллюсков зависит от типа водоема, изменяется в течение сезона и по годам. Мелкие, заросшие водной растительностью водоемы с заиленным дном наиболее благоприятны для обитания битиниид. Экстенсивность инвазии моллюсков *B. troschelii* церкариями *O. felineus* в целом составила 1,09% (варьирует от 0 до 14,3%), может значительно изменяться в зависимости от водоема, сезона и года наблюдений. Зависимости численности моллюсков в водоеме с уровнем зараженности их церкариями не выявлено. В мае зараженные моллюски не регистрировались, они начали отмечаться только с середины июня. Наблюдается различие по уровню зараженности по годам наблюдений. Следовательно, зараженность зависит от типа водоема, сезона, изменяется она и по годам.

Ключевые слова: *Bithyniidae*, *Opisthorchis felineus*, церкарии, численность, экстенсивность инвазии

Источник финансирования: работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (проект № FSWM-2020-0019).

Для цитирования: Симакова А.В., Бабкина И.Б., Катохин А.В., Бабкин А.М., Интересова Е.А., Мракина Е.В. Зараженность моллюсков рода *Bithynia* церкариями трематод сем. Opisthorchiidae в водоемах бассейна реки Обь (Томская область, Россия) // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2023. № 62. С. 79–93. doi: 10.17223/19988591/62/4

Original article

doi: 10.17223/19988591/62/4

The Infestation of Snails of the Genus *Bithynia* with Cercariae of the Trematodes of the Family Opisthorchiidae in Water Bodies of the Ob River Basin (Tomsk Oblast, Russia)

Anastasia V. Simakova¹, Irina B. Babkina², Alexey V. Katokhin³, Alexander M. Babkin⁴, Elena A. Interessova⁵, Ekaterina V. Mrakina⁶

^{1, 2, 4, 5, 6} National Research Tomsk State University, Tomsk, Russian Federation

³ Federal Research Center Institute of Cytology and Genetics, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russian Federation

⁵ Novosibirsk Branch of Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography ("ZapSibNIRO"), Novosibirsk, Russian Federation

¹ <https://orcid.org/0000-0003-0906-9496>, omikronlab@yandex.ru

² <https://orcid.org/0000-0002-3302-6819>, bibsphera@gmail.com

³ <https://orcid.org/0000-0003-4537-456X>, katokhin@bionet.nsc.ru

⁴ babkin.alex1983@gmail.com

⁵ <https://orcid.org/0000-0002-1148-6283>, interesovaea@yandex.ru

⁶ katerinamrakina@gmail.com

Summary. Gastropods of the family Bithyniidae are common inhabitants of freshwater reservoirs of Western Siberia. They make up to 16% of the biomass of gastropods in the ecosystems of the south of Western Siberia.

In Bithynid snails from the water bodies of this region, 33 species of parthenite trematodes of 15 families were found, of which the greatest medical importance is established in the parasites of the hepatobiliary system of the trematode of the Opisthorchiidae family. The liver fluke *Opisthorchis felineus* (Rivolta, 1884) is the causative agent of a dangerous zoonanthroposis – opisthorchiasis. In Western Siberia, in the basins of the Ob and Irtysh rivers, there is a powerful natural focus of opisthorchiasis. The study of the first intermediate hosts and their infestation with *O. felineus* cercariae is a necessary component in the assessment of the epidemiological situation and in the prevention of opisthorchiasis. It is important to understand the dynamics of opisthorchia infestation of the first intermediate hosts and to analyse the factors influencing their infestation. This work is aimed to study the infection of gastropods of the family Bithyniidae with opisthorchid cercariae, and especially *Opisthorchis felineus* in the middle Ob basin.

The material for the study was collected along the banks of floodplain lakes and the channel of the Ob River basin. For two seasons of 2021–2022, snails of the genus *Bithynia* (2987 specimens) of two species *B. troshelii* (Paasch, 1842) (1558 specimens), *B. tentaculata* (Linnaeus, 1758) (1429 specimens) were collected. Detection and separation of cercariae was carried out by compression, using light microscopy, isolated

cercariae were fixed in 70% ethanol to clarify their systematic status. Cercariae were identified by morphological features. Morphological identification of cercariae of the family Opisthorchiidae was confirmed by molecular genetic methods – PCR diagnostics based on a genetic marker.

As a result of our research, two species of snails of the genus *Bithynia* (*B. tentaculata* and *B. troschelii*) were identified, their average abundance was 60.1 ind. m⁻². In general, no differences in the number of two species of snails in water bodies were found during the period of research.

Trematode cercariae were found in 108 snails specimens; only 17 snails contained *O. felineus*. The general extensiveness of the invasion of snails of the genus *Bithynia* by trematode cercariae accounted for 3.62%, *B. tentaculata* – 3.98%, and *B. troschelii* – 3.27%. Extensiveness of invasion in the two species of snails in general in water bodies varies significantly, as well as the observed differences in the level of infection over the years of observation (Fisher test, $p < 0.05$).

Extensiveness of invasion of snails *B. troschelii* by cercariae *O. felineus* was 1.09% as a whole, varying in different reservoirs. The most infected with *O. felineus* were snails from flowing water bodies (rivers, channels), less infected in lakes that do not have an annual connection with the river, and not infected in continental lakes (Fisher test, $p < 0.05$). The study of the seasonal dynamics of infection of snails showed that in samples from May to mid-June, no infected snails were noted in any of the studied water bodies, snails with cercariae were noted only from the second half of June and in July.

Thus, the snails *Bithynia troschelii*, which are the first intermediate hosts of the trematodes *Opisthorchis felineus*, live in the basin of the middle Ob. The number of snails varies from 3 to 110 ind. m⁻² depending on the reservoir. In general, the prevalence of invasion of snails by *O. felineus* cercariae is low, in different water bodies it varies from 0% to 14.3%. Infestation depends on the type of reservoir, season, and year of observation.

The article contains 3 Figures, 2 Tables, 26 References.

Keywords: Bithyniidae, *Opisthorchis felineus*, cercariae, abundance, extensiveness of invasion

Funding: The work was carried out within the framework of the state task of the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation (project No. FSWM-2020-0019).

For citation: Simakova AV, Babkina IB, Katokhin AV, Babkin AM, Interesova EA, Mrakina EV. The Infestation of Snails of the Genus *Bithynia* with Cercariae of the Trematodes of the Family Opisthorchiidae in Water Bodies of the Ob River Basin (Tomsk Oblast, Russia). *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya* = *Tomsk State University Journal of Biology*. 2023;62:79-93. doi: 10.17223/19988591/62/4

Введение

Брюхоногие моллюски семейства Bithyniidae – обычные обитатели пресноводных водоемов Западно-Сибирской равнины [1, 2]. Они составляют до 16% от биомассы брюхоногих в экосистемах юга Западной Сибири. У битинид из водоемов юга Западной Сибири обнаружено 33 вида партенит трематод 15 семейств (Сербина, 2022), из которых наибольшее медицинское значение имеют паразиты гепатобилиарной системы сем. Opisthorchiidae и особенно кошачья двуустка *Opisthorchis felineus* – возбудитель опасного

зооантропоноза – описторхоза. Экстенсивность инвазии моллюсков, как правило, невелика и зависит в большой степени от близости расположения пойменного водоема к населенному пункту, в водоемах, находящихся на удалении 8–10 км, моллюски не инвазированы [3].

Известно, что мощный природный очаг описторхоза, вызываемого *O. felineus*, находится в Западной Сибири и приурочен к бассейнам рек Оби и Иртыша [4]. Изучение первого промежуточного хозяина и его зараженности церкариями *O. felineus* – необходимая составляющая в оценке эпидемиологической обстановки и в профилактике описторхоза. Важное значение имеют понимание динамики пораженности описторхами первых промежуточных хозяев и анализ факторов, влияющих на их зараженность [5].

Проблема описторхоза для России в настоящее время не только не утратила свое значение, но, напротив, заметно возросла. На территории, охватывающей бассейн Средней Оби, изучение зараженности битинийд церкариями описторхид было приостановлено 40 лет назад (в 1980-х гг.) и возобновлено нами в 2021 г.

Цель работы: изучить зараженность брюхоногих моллюсков сем. *Bithyniidae* церкариями описторхид и особенно *Opisthorchis felineus* в бассейне Средней Оби.

Материалы и методы

Материал для изучения собирали по берегам пойменных озер и проток бассейна р. Обь – 1 – 56°32'41.6" с.ш., 84°8'41.1" в.д. (окрестности с. Мельниково); бассейна р. Томь – 2 – 56°32'39.2", 84°49'38.0" (р. Бурундук, окрестности д. Петрово), 3 – 56°27'6.04" с.ш., 84°55'4.1" в.д. (оз. Боярское), 4 – 56°19'17.2" с.ш., 84°54'29.7" в.д. (пойменное озеро Медвежье, окрестности д. Барабинка), 5 – 56°19'22.6" с.ш., 84°53'29.1" в.д. (пойменное озеро без названия (оз. б/н), окрестности д. Барабинка), 6 – 56°19'12.2" с.ш., 84°57'13.5" в.д. (старица р. Томи, окрестности с. Коларово), 7 – 56°25'51" с.ш., 85°03'34" в.д. (Савинский пруд) (рис. 1).

За два сезона 2021/22 г. нами были собраны моллюски р. *Bithynia* (2 987 экз.) двух видов: *B. troshelii* (Paasch, 1842) (1 558 экз.) и *B. tentaculata* (Linnaeus, 1758) (1 429 экз.).

Сбор битиний проводили при помощи энтомологического сачка диаметром 40 см вдоль берега озер короткими проводками у дна, а также путем ручного сбора моллюсков с листьев высшей водной растительности (телорез *Stratiotes aloides* L., 1753, стрелолист *Sagittaria sagittifolia* L. (1753), аир обыкновенный *Acorus calamus* L., 1753, кувшинка белая *Nymphaea alba* L., 1753 и др.). Наибольшее количество моллюсков отмечено на телорезе. Данные по численности приведены на 1 м².

Идентификацию моллюсков проводили в лабораторных условиях [6, 7]. Обнаружение и выделение церкарий проводили методом компрессии с использованием световой микроскопии, выделенных церкарий фиксировали в 70% этаноле для уточнения их систематического статуса.

Идентификацию церкарий проводили по морфологическим признакам [8].

Ранее было показано, что видовая дивергенция нуклеотидов по маркеру ITS2 (Internal Transcribed Spacer 2) достаточна для того, чтобы с помощью ПЦР отличить *O. felineus* от других видов [9–11]. ДНК из церкарий выделяли индивидуально методом СТАВ [12]. Для проведения ПЦР использовали стандартные наборы для ПЦР. Универсальный для Opisthochiidae обратный праймер ITS2exR (5'-GGAACGACCTGAACACCA-3') в сочетании с видоспецифическим прямым праймером Off (5'-ATGATTTCCCACGCAT-3') давал ПЦР-продукт длиной 408 н. Продукты ПЦР анализировали электрофорезом в 1% агарозном геле. В качестве положительного контроля использовали продукт ПЦР с использованием ДНК, выделенной из взрослых червей *O. felineus*.



Рис. 1. Карта-схема мест сбора моллюсков
[Fig. 1. Schematic map of snails gathering places]

Статистический анализ проводили с использованием статистического программного обеспечения R v4.0.5 [13]. Точный критерий Фишера (Fisher test, $p < 0,05$) использовали для оценки различий зараженности моллюсков в зависимости от места обитания и года сбора, корреляцию Спирмена – для выявления зависимости зараженности и численности моллюсков (cor.test, $p < 0,05$).

Результаты исследования и обсуждение

Во всех исследованных нами пойменных водоемах Шегарского (бассейн Оби) и Томского (бассейн Томи) районов выявлены моллюски сем. Vithyniidae. В материковом водоеме (Савинский пруд) битиниид не обнаружено.

В результате наших исследований выявлено два вида моллюсков р. *Bithynia* – *B. tentaculata* и *B. troschelii*, средняя численность которых составила 60,1 экз./м². Самая высокая численность отмечена в пойменном оз. Медвежье, расположенном в пойме р. Томи на левом берегу в окрестностях с. Барабинка (табл. 1). Для водоемов с высокой численностью моллюсков характерно наличие илистых грунтов, небольшая глубина (1–1,5 м), зарастание поверхности воды водной растительностью 50–80% (ряска, стрелолист, телорез и др.).

Таблица 1 [Table 1]

Численность моллюсков рода *Bithynia* в водоемах бассейна Средней Оби (2021–2022 гг.)
 [The number of snails of the genus *Bithynia* in the water bodies of the middle Ob basin (2021–2022)]

Бассейн [Basin]	Локация [Location]	Год [Year]	Численность битинид на 1 м ² [Number of bithinids per 1 m ²]					
			<i>B. tentaculata</i>		<i>B. troschelii</i>		Всего <i>Bithynia</i> spp.	
			<i>M</i>	<i>m</i>	<i>M</i>	<i>m</i>	<i>M</i>	<i>m</i>
р. Обь [r. Ob]	Озера и старица, окр. с. Мельниково [Lakes and oxbow, environs of the v. Melnikovo]	2021	38,5	22,5	–	–	38,5	22,5
		2022	20	10	6,5	6,5	27	17
р. Томь [r. Tom]	р. Бурундук окр. с. Петрово [r. Burunduk environs of the v. Petrovo]	2021	43	9,54	50	21,22	93,33	28,6
		2022	8	8	11,5	3,5	19,5	11,5
	оз. Боярское [l. Boyarskoe]	2021	–	–	10	–	10	–
	оз. Медвежье (окр. с. Барабинка) [l. Medvezhye (environs of the v. Barabinka)]	2021	57	3	52,5	21,5	109,5	18,5
	оз. б/н, (окр. с. Барабинка) [l. without name (environs of the v. Barabinka)]	2021	43,33	5,61	50,67	5,81	94,67	0,33
		2022	16,5	0,5	41,5	9,5	58	9
	старица окр. с. Коларово [oxbow, environs of the v. Kolarovo]	2022	–	–	3	–	3	–

Примечание. *M* – среднее; *m* – стандартная ошибка среднего.
 [Note. *M* – mean, *m* – standard error of the mean].

Водоемы с относительно небольшой численностью моллюсков – оз. Боярское и старица в окр. с. Коларово, где был обнаружен только один вид моллюсков – *B. troschelii* (см. табл. 1). В этих водоемах наблюдается относительно слабая зарастаемость прибрежной водной растительностью, не

более 10–20%, отсутствие телореза, также у оз. Боярское обрывистые берега, оно относительно глубокое (глубина 2–7 м), в настоящий период не имеет постоянной связи с поймой.

Таблица 2 [Table 2]

Экстенсивность инвазии моллюсков рода *Bithynia* церкариями трематод
[Extensive invasion of snails of the genus *Bithynia* by trematode cercariae]

Водоем [A body of water]	Локация [Location]	Год [Year]	Церкарии трематод разных систематических групп [Cercariae of trematodes of different systematic groups]		Кол-во моллюсков [Number of snails]	Cercariae <i>O. felineus</i>		Кол-во [number] <i>B. tro-schelii</i>
			ЭИ [Ext. of inv.], %	Кол-во зараженных моллюсков [Number of infected snails]		ЭИ [Ext. of inv.], %	Кол-во зараженных моллюсков [Number of infected snails]	
р. Обь [r. Ob]	Озера и старица, окр. с. Мельниково [lakes and oxbow, environs of the v. Melnikovo]	2021	1,28	2	156	0,00	0	0
		2022	1,83	2	109	0,00	0	27
р. Бурундук [r. Burunduk]	Окр. с. Петрово [environs of the v. Petrovo]	2021	5,08	57	1121	0,83	5	603
		2022	4,40	7	159	5,21	5	96
р. Томь [r. Tom]	оз. Боярское [l. Boyarskoe]	2021	0,00	0	10	0,00	0	10
	Оз. Медвежье (окр. с. Барабинка) [l. Medvezhye (environs of the v. Barabinka)]	2021	8,68	19	219	0,95	1	105
	Оз. б/н, (окр. с. Барабинка) [l. without name (environs of the v. Barabinka)]	2021	1,99	17	854	1,09	5	460
		2022	0,85	3	352	0,00	0	250
	Старица (окр. с. Коларово) Коларово [oxbow, environs of the v. Kolarovo]	2022	14,29	1	7	14,29	1	7

В целом за период исследований различий по численности двух видов моллюсков по водоемам не выявлено. Можно отметить изменение численности по годам наблюдения; так, в 2022 г. во всех исследованных водоемах наблюдалось значительное снижение численности по сравнению с 2021 г. в

среднем в 2,5 раза. Изменение численности в разные годы исследования, вероятно, зависит от погодных условий, температуры, степени заливия поймы, осадков и др.

Общая экстенсивность инвазии моллюсков р. *Bithynia* церкариями трематод разных систематических групп составила 3,62%, *B. tentaculata* – 3,98%, *B. troschelii* – 3,27%. Экстенсивность инвазии у двух видов моллюсков в целом по водоемам значительно варьирует, также наблюдаются различия и по уровню зараженности по годам наблюдений (fisher.test, $p < 0,05$) (см. табл. 2).

Всего на зараженность церкариями *O. felineus* было исследовано 2 987 экз. моллюсков, из них в 108 моллюсках обнаружены церкарии трематод, только в 17 моллюсках отмечены *O. felineus* (рис. 2). Экстенсивность инвазии моллюсков *B. troschelii* церкариями *O. felineus* в целом составила 1,09%, отличаясь в разных озерах (см. табл. 2). Высокая ЭИ отмечена в старице в окрестности с. Коларово (правобережье р. Томь) – 14,28% и в р. Бурундук (правобережье р. Томь) – 1,43% (от 0,83 до 5,21%). Корреляции уровня зараженности моллюсков церкариями с численностью моллюсков в водоеме не выявлено.

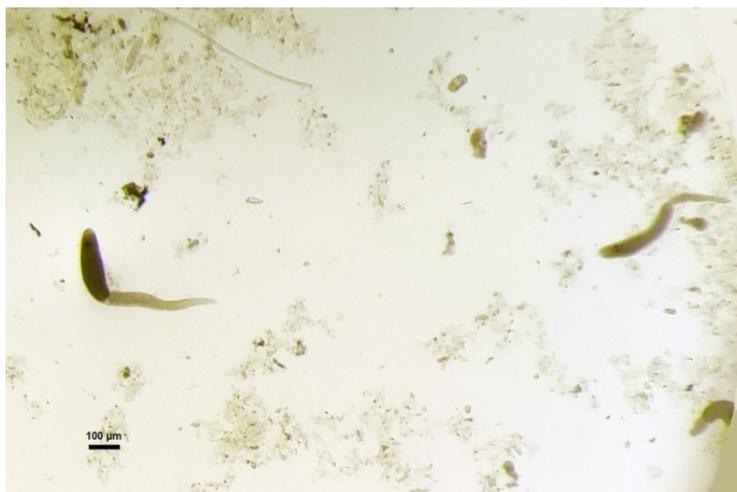


Рис. 2. Церкарии сем. Opisthorchiidae из моллюска *B. troschelii* (р. Бурундук, 2021 г.)
[Fig. 2. Cercariae family Opisthorchiidae from the snails *B. troschelii* (Burunduk river, 2021)]

Морфологическая идентификация церкарий сем. Opisthorchiidae была подтверждена молекулярно-генетическими методами – ПЦР-диагностикой на основе генетического маркера (рис. 3).

На рис. 3 показано, что образцы ДНК, выделенной из церкарий, паразитирующих в *B. tentaculata*, все же дают или слабые неспецифические продукты ПЦР, или продукты, заметно отличающиеся по длине. Очевидно, что это церкарии сем. Opisthorchiidae, возможно, *Metorchis bilis* или другие виды этого семейства, однако эти данные требуют более детального изучения.

Таким образом, можно заключить, что только образцы ДНК церкарий, извлеченных из *B. troschelii*, дают четкий продукт, характерный для ДНК

O. felineus. Наиболее зараженными *O. felineus* оказались моллюски из проточных водоемов (реки, протоки), менее заражены в озерах, не имеющих ежегодную связь с рекой, а в материковых озерах не заражены (Fisher.test, $p < 0,05$).

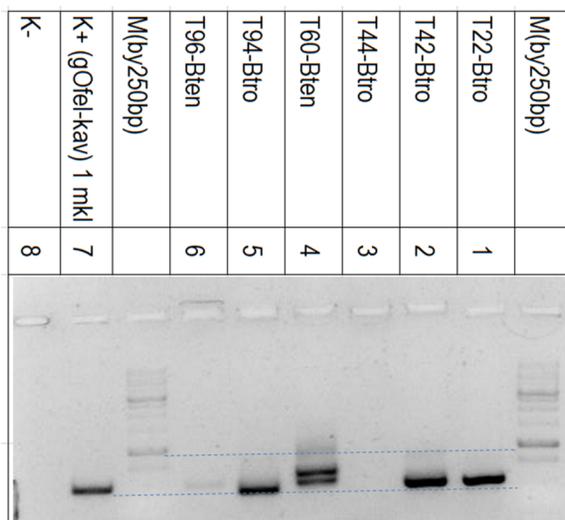


Рис. 3. Гель-электрофорез продуктов ПЦР, полученных с препаратами ДНК церкарий описторхидного типа: 1, 2, 5 – из *B. troschelii* (оз. б/н, левобережная пойма р. Томь);

4, 6 – из *B. tentaculata* (оз. б/н, левобережная пойма р. Томь)

[Fig. 3. Gel electrophoresis of PCR products obtained with DNA preparations of opisthorchid type cercariae. 1, 2, 5 – from *B. troschelii* (lake w/n, left-bank floodplain of the Tom River);

4, 6 – from *B. tentaculata* (lake w/n, left-bank floodplain of the Tom River)]

Изучение сезонной динамики зараженности моллюсков, проведенное нами в период с мая по июль, показало, что в пробах с мая до середины июня ни в одном из исследованных водоемов зараженные моллюски не отмечены, моллюски с церкариями отмечались только со второй половины июня и в июле. Ранее С.А. Безром [3] указывалось на наличие двух пиков выхода церкарий: среднелетний (заражение весной текущего эпидсезона) и в конце мая (возобновление развития перезимовавших партенид), что наблюдалось не каждый год. Нами был отмечен только один пик – среднелетний.

Таким образом, во всех обследованных нами пойменных водоемах бассейна Средней Оби обнаружены моллюски р. *Bithynia*. Численность моллюсков в разных озерах значительно варьировала, также отмечена зависимость от года наблюдений. Зараженность *B. troschelii* церкариями *O. felineus* в целом находится на низком уровне и составляет десятые доли процента, она не связана с численностью моллюсков, однако может значительно изменяться в зависимости от водоема, сезона и года наблюдений.

В водоемах Обь-Иртышского бассейна, в частности в Новосибирской и Томской областях, в качестве промежуточных хозяев описторхид отмечаются, как правило, два вида моллюсков: *B. tentaculata* и *B. troschelii* [14–16].

Ранее установлено, что в пределах небольшого водоема при равных гидрохимических условиях битинииды концентрируются преимущественно на

мелководных участках с илистым и богатым органикой грунтом, на водных растениях, тогда как на дне (при глубине 1 м) бывают очень редки [6]. Кроме того, на численность и зараженность моллюсков трематодами влияют размер водоема, его происхождение и богатство высшей водной растительности по берегам: мелкие, хорошо прогреваемые, образованные и пополняемые в результате весенних разливов пойменные водоемы, богатые высшей водной растительностью (осоки, стрелолист, частуха, кувшинка, рдесты, кубышка, роголистник, элодея, телорез) [17].

В предыдущих исследованиях изучение зараженности битинийд церкариями кошачьей двуустки проводилось в пойме Оби и Иртыша. Показано, что зараженность моллюсков довольно низкая. Так, в верховьях Оби и Иртыша в пределах Алтайского края зараженность моллюсков сем. Bithyniidae достигает 2%, в пределах Новосибирской области – 6,1%, в Омской области в бассейне Иртыша – 0,3–20,2% [18, 19]. В Тюменской области в пойме рек Туры и Пышмы зараженность моллюсков от 4,0 до 9,0% [20]. В ХМАО показатели зараженности также низкие: от 1,4 до 6,7% [21]. В пойме реки Обь (ниже плотины ГЭС около с. Нижняя Ельцовка) зараженность моллюсков партенитами описторхид составляла 1,15% [22].

В.Д. Завойкин с соавт. [23] в результате многолетних динамических наблюдений в гиперэндемичных очагах Среднего Приобья отмечают, что экстенсивность инвазии моллюсков не превышает 3%. По более поздним данным С.А. Беэра [3], в пойменных водоемах в бассейне Средней Оби экстенсивность инвазии была низкая (3,7%), достигая лишь в некоторых биотопах, расположенных вблизи населенных пунктов, 37%, при этом интенсивность инвазии очень высокая (в среднем 8 130 церкарий на моллюска). Коинвазии встречались крайне редко [3, 24]. Согласно нашим исследованиям, ЭИ также была низкая и колебалась от 0,38 до 14,39%.

По данным С.А. Беэра [3], плотность популяции моллюсков в пойменных водоемах Обского бассейна может достигать 8 100 экз./м². В нашем исследовании плотность популяций была значительно ниже и не превышала 100,6 экз./м².

Предыдущие исследования разных видов моллюсков из водоемов поймы верхней Оби показали, что партениты сем. Opisthorchiidae обнаружены в 2002 и 2007 гг. у 0,6% *B. tentaculata*, а у *B. troschelii* партеногенетические стадии описторхид за анализируемые годы отмечены не были. Ранее уровень инвазии битинийд партенитами описторхид в том же месте был равен 0,3% *B. troschelii* и 1,2% *B. tentaculata* [25, 26]. Наши исследования также показали, что оба вида моллюсков р. *Bithynia* являются носителями церкарий описторхид, достоверно церкарии *O. felineus* выявлены только у *B. troschelii*.

Таким образом, полученные нами данные по зараженности битинийд партенитами описторхид сопоставимы с другими исследованиями в Обь-Иртышском бассейне. В большинстве исследованных водоемов Западной Сибири зараженность первых промежуточных хозяев стабильно низкая (от 0,3 до 3%) независимо от численности моллюсков и напряженности очага описторхоза.

Следовательно, экстенсивность инвазии моллюсков *B. troschelii* церкариями *O. felineus* в Томской области значительно варьирует. Высокая

зараженность карповых рыб, по-видимому, связана с максимальной интенсивностью инвазии моллюсков [3] и совпадением мест повышенной концентрации моллюсков и мест обитания карповых рыб.

Заключение

В бассейне Средней Оби обитают моллюски *Bithynia troschelii* (Paasch, 1842), являющиеся первыми промежуточными хозяевами трематод *Opisthorchis felineus*. Численность моллюсков в зависимости от водоема варьирует от 3 до 110 экз./м². В целом экстенсивность инвазии моллюсков церкариями *O. felineus* невысокая, в разных водоемах варьирует от 0 до 14,3%. Зараженность зависит от типа водоема, сезона, изменяется она и по годам.

Список источников

1. Жадин В.И. Моллюски пресных и солоноватых вод СССР. Определители по фауне СССР. М. ; Л. : АН СССР. 1952. 374 с.
2. Сербина Е.А. Численность моллюсков семейства Bithyniidae в водоемах и водотоках Новосибирской области (юг Западной Сибири) // Чтения памяти В.И. Жадина: к 125-летию со дня рождения : тезисы докладов I Всероссийской научной конференции (с международным участием). СПб., 2022. С. 70–71.
3. Бээр С.А. Понятие очаговости при описторхозе // Паразитология. 1982. Т. 16, № 4. С. 274–280.
4. Бээр С.А. Биология возбудителя описторхоза. М. : Товарищество научных изданий КМК, 2005. 336 с.
5. Щербак О.И., Счисленко С.А. Трематоды и трематодозы. Красноярск : Красноярский государственный аграрный университет, 2016. 96 с.
6. Старобогатов Я.И., Загравкин М.Н. Bithynioidea (Gastropoda, Pectinibranchia) фауны СССР // Моллюски : результаты и перспективы их исследований. Л. : Наука, 1987. Вып. 8. С. 150–152.
7. Старобогатов Я.И., Прозорова Л.А., Богатов В.В., Саенко Е.М., Хлебович В.В., Чернышев А.В. Моллюски // Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. СПб. : Наука, 2004. Т. 6. С. 9–492.
8. Бонина О.М., Сербина Е.А. Морфобиологические характеристики церкарий трематод семейств Opisthorchiidae и Notocotylidae // Сибирский вестник сельскохозяйственной науки. 2019. Т. 49, № 6. С. 71–78.
9. Müller B., Schmidt J., Mehlhorn H. PCR diagnosis of infections with different species of Opisthorchiidae using a rapid clean-up procedure for stool samples and specific primers // Parasitology research. 2007. Vol. 100. PP. 905–909.
10. Брусенцов И.И., Катохин А.В., Сахаровская З.В. и др. ДНК-диагностика смешанной инвазии *Opisthorchis felineus* и *Metorchis bilis* с помощью ПЦР // Медицинская паразитология и паразитарные болезни. 2010. № 2. С. 10–13.
11. Kiyani V.S., Bulashev A.K., Katokhin A.V. *Opisthorchis felineus* and *Metorchis bilis* metacercariae in cyprinid fish *Leuciscus idus* in Nura-Sarysu River, Kazakhstan // The Korean journal of parasitology. 2018. Vol. 56, № 3. PP. 267–274.
12. Rusch J.C., Hansen H., Strand D.A. et al. Catching the fish with the worm : a case study on eDNA detection of the monogenean parasite *Gyrodactylus salaris* and two of its hosts, Atlantic salmon (*Salmo salar*) and rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) // Parasites and vectors. 2018. Vol. 11, № 1. PP. 1–12.
13. R Core Team. R: A Language and Environment for Statistical Computing; R Foundation for Statistical Computing: Vienna, Austria, 2021.
14. Сербина Е.А. Систематическое положение моллюсков семейства Bithyniidae (Gastropoda : Prosobranchia) и их распространение в водоемах Новосибирской области // Биологическая наука и образование в педагогических вузах. 2002. Вып. 2. С. 119–122.

15. Романов К.В., Бальшева В.И., Катохин А.В. и др. Молекулярная филогения видов моллюсков семейства *Vithyniidae* на основе митохондриальных и ядерных последовательностей // Фундаментальные и прикладные аспекты современной биологии : Тр. Томского гос. ун-та. Сер. биол. 2010. Т. 275. С. 391–395.
16. Serbina E.A. Bithyniid snails as hosts of Opisthorchiidae and Notocotylidae in the south of Western Siberia, Russia // *Parasitology Research*. 2022. Vol. 121, № 8. PP. 2367–2377.
17. Беспрозванных В.В. Фауна, биология, экология трематод, развивающихся с участием переднежаберных моллюсков Приморского края : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Владивосток, 2015. 39 с.
18. Дроздов В.Н. К изучению фауны моллюсков низовья реки Оми // Известия Омского отделения Географического общества СССР. 1964. № 6 (13). С. 120–123.
19. Федоров В.Г. Зараженность моллюска *Bithynia leachi* церкариями описторхиса в водоемах Верхней Оби // Проблемы природной очаговости гельминтозов человека. 1969. № 4. С. 71–75.
20. Шелиханова Р.М., Павлюков И.А., Майер В.А. Эпидемиологическая оценка ситуации по описторхозу некоторых территорий северо-восточного региона Западной Сибири // Научные основы оздоровительной работы при гельминтозах и некоторых арбовирусных инфекциях. 1989. № 2. С. 311–315.
21. Поцелуев А.Н. Влияние гидрологического режима и факторов деятельности человека на экологию первого промежуточного хозяина возбудителя описторхоза (на примере Обь-Иртышского бассейна) : автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1991. 21 с.
22. Сербина Е.А., Козминский Е.В. Двадцатипятилетняя динамика зараженности бithинид (*Gastropoda*, *Vithyniidae*) описторхидами в пойме Оби (окрестности города Новосибирска) // Концептуальные и прикладные аспекты научных исследований и образования в области зоологии беспозвоночных. Томск, 2020. Вып. 5. С. 300–304. doi: 10.17223/978-5-94621-931-0-2020-78
23. Завойкин В.Д., Беэр С.А., Бочарова Т.А. Сравнительная описторхозная ситуация на крупнейших притоках Оби // Описторхоз человека : материалы научной конференции. Томск, 1979. С. 60–62.
24. Завойкин В.Д., Зеля О.П., Сокерина О.А. Современное состояние проблемы описторхоза в Западной Сибири // Актуальные проблемы инфектологии и паразитологии : материалы I Международной юбилейной конференции. Томск, 2001. С. 99.
25. Сербина Е.А., Юрлова Н.И. Участие *Codiella troscheli* (Mollusca, Prosobranchia) в жизненном цикле *Methorchis albidus* (Trematoda: Opisthorchiidae) // Медицинская паразитология и паразитарные болезни. 2002. № 3. С. 21–23.
26. Сербина Е.А., Бонина О.М. Выявление локальных очагов описторхидозов в пойме реки Обь и в Новосибирском водохранилище. Сообщение 2. Численность переднежаберных моллюсков и их зараженность паргенидами трематод // Российский паразитологический журнал. 2011. № 4. С. 55–59.

References

1. Zhadin VI. Mollyuski presnykh i solonovatykh vod SSSR. Opredeliteli po faune SSSR [Mollusks of fresh and brackish waters of the USSR. Keys to the fauna of the USSR]. Moscow, Leningrad: Izdatel'stvo Akademii Nauk SSSR Publ.; 1952. 374 p. In Russian
2. Serbina EA. Chislenost' mollyuskov semeystva Bithyniidae v vodoemakh i vodotokakh Novosibirskoy oblasti (yug Zapadnoy Sibiri) [The number of mollusks of the family Bithyniidae in water bodies and streams of the Novosibirsk region (south of Western Siberia)]. In: Chteniya pamyati VI Zhadina: k 125-letiyu so dnya rozhdeniya Tezisy dokladov I Vserossiyskoy nauchnoy konferentsii (s mezhdunarodnym uchastiem) [Readings in memory of V.I. Zhadin: to the 125th anniversary of his birth. Abstracts of the I All-Russian Scientific Conference (with international participation)]. 2022. p. 70-71. In Russian
3. Beer SA. Ponyatie ochagovosti pri opistorkhoze [The concept of foci in opisthorchiasis]. *Parazitologiya*. 1982;16(4):274-280. In Russian

4. Beer SA. Biologiya vzbuditelya opisthorkhoza [Biology of the pathogen of opisthorchiasis]. Moscow: Tovarishchestvo nauchnykh izdaniy KMK Publ.; 2005. 336 p. In Russian
5. Shcherbak OI, Schislenko SA. Trematody i trematodozy [Trematodes and trematodoses]. Krasnoyarsk: Krasnoyarskiy gosudarstvennyy agrarnyy universitet Publ.; 2016. 96 p. In Russian
6. Starobogatov YaI, Zatravkin MN. Bithynioidea (Gastropoda, Pectinibranchia) fauny SSSR [Bithynioidea (Gastropoda, Pectinibranchia) of the fauna of the USSR]. In: Mollyuski : rezul'taty i perspektivy ikh issledovaniy [Mollusks : results and prospects of their research]. Leningrad: Nauka Publ.; 1987. p. 150-152. In Russian
7. Starobogatov YaI, Prozorova LA, Bogatov VV, Saenko EM, Khlebovich VV, Chernyshev AV. Mollyuski // Opredelitel' presnovodnykh bespozvonochnykh Rossii i sopredel'nykh territoriy [Key to freshwater invertebrates of Russia and adjacent territories]. Sankt-Peterburg: Nauka Publ.; 2004. Vol. 6. pp. 9-492. In Russian
8. Bonina OM, Serbina EA. Morphobiological characteristics of trematode cercariae of the families Opisthorchiidae and Notocotylidae. *Sibirskiy vestnik sel'skokhozyaystvennoy nauki*. 2019;49(6):71-78. In Russian, English summary. doi: <https://doi.org/10.26898/0370-8799-2019-6-8>
9. Müller B, Schmidt J, Mehlhorn H. PCR diagnosis of infections with different species of Opisthorchiidae using a rapid clean-up procedure for stool samples and specific primers. *Parasitology research*. 2007;100:905-909. doi: [10.3347/kjp.2018.56.3.267](https://doi.org/10.3347/kjp.2018.56.3.267)
10. Brusentsov II, Katokhin AV, Sakharovskaya ZV, Sazonov AE, Ogorodova LM, Fedorova OS, Kolchanov NA, Mordvinov VA. DNK-diagnostics smeshannoy invazii *Opisthorchis felineus* i *Metorchis bilis* s pomoshch'yu PCR [DNA diagnostics of mixed invasion of *Opisthorchis felineus* and *Metorchis bilis* by PCR]. *Meditsinskaya parazitologiya i parazitarnye bolezni*. 2010;(10):10-13. In Russian
11. Kiyan VS, Bulashev AK, Katokhin AV. *Opisthorchis felineus* and *Metorchis bilis* metacercariae in cyprinid fish *Leuciscus idus* in Nura-Sarysu River, Kazakhstan. *The Korean journal of parasitology*. 2018;56(3):267-274. doi: [10.3347/kjp.2018.56.3.267](https://doi.org/10.3347/kjp.2018.56.3.267)
12. Rusch JC, Hansen H, Strand DA, Markussen T, Hytterød S, Vrålstad T. Catching the fish with the worm: a case study on eDNA detection of the monogenean parasite *Gyrodactylus salaris* and two of its hosts, Atlantic salmon (*Salmo salar*) and rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Parasites & vectors*. 2018;11(1):1-12. doi: <https://doi.org/10.1186/s13071-018-2916-3>
13. R Core Team. R: A Language and Environment for Statistical Computing; R Foundation for Statistical Computing: Vienna, Austria, 2021.
14. Serbina EA. Sistematischeskoe polozhenie mollyuskov semeystva Bithyniidae (Gastropoda : Prosobranchia) i ikh rasprostranenie v vodoemakh Novosibirskoy oblasti [The systematic position of mollusks of the family Bithyniidae (Gastropoda : Prosobranchia) and their distribution in the reservoirs of the Novosibirsk region]. *Biologicheskaya nauka i obrazovanie v pedagogicheskikh VUZakh*. 2002;(2):119-123. In Russian
15. Romanov KV, Balysheva VI, Katokhin AV, Mordvinov VA. Molekulyarnaya filogeniya vidov mollyuskov semeystva Bithyniidae na osnove mitokhondrial'nykh i yadernykh posledovatel'nostey [Molecular phylogeny of mollusk species of the family Bithyniidae based on mitochondrial and nuclear sequences]. In: Trudy tomского gosudarstvennogo universiteta Seriya biologicheskaya [Proceedings of the Tomsk State University. Biology Series]. Tomsk; 2010. p. 391-395. In Russian
16. Serbina EA. Bithyniid snails as hosts of Opisthorchiidae and Notocotylidae in the south of Western Siberia, Russia. *Parasitology Research*. 2022;121(8):2367-2377.
17. Besprozvannykh VV. Fauna, biologiya, ekologiya trematod, razvivayushchikhsya s uchastiem perednezhabernykh mollyuskov Primorskogo kraya [Fauna, biology, ecology of trematodes developing with the participation of anteropod mollusks of Primorsky Krai] [DSci. Dissertation Abstract, Biology]. Vladivostok; 2008. 39 p. In Russian
18. Drozdov VN. K izucheniyu fauny mollyuskov nizov'ya reki Omi. *Izvestiya Omskogo otdeleniya geograficheskogo obshchestva SSSR* [To study the mollusk fauna of the lower reaches of the Om' River]. 1964;(6):120-123. In Russian

19. Fedorov VG. Zarazhennost' mollyuska *Bithynia leachi* tserkariyami opistorkhisa v vodoemakh Verkhney Obi [Infection of the *Bithynia leachi* mollusk with opisthorchis cercariae in the reservoirs of the Upper Ob]. *Problemy prirodnoy ochagovosti gel'mintozov cheloveka*. 1969; (4):71-75. In Russian
20. Shelikhanova RM, Pavlyukov IA, Mayer VA. Epidemiologicheskaya otsenka situatsii po opistorkhozu nekotorykh territoriy severo-vostochnogo regiona Zapadnoy Sibiri [Epidemiological assessment of the opisthorchiasis situation in some territories of the north-eastern region of Western Siberia]. *Nauchnye osnovy ozdorovitel'noy raboty pri gel'mintozakh i nekotorykh arbovirusnykh infektsiyakh*. 1989;311-315. In Russian
21. Potseluev AN. *Vliyaniye gidrologicheskogo rezhima i faktorov deyatel'nosti cheloveka na ekologiyu pervogo promezhutochnogo khozyaina vzbudatelya opistorkhoza (na primere Ob'-Irtyskogo basseyna)* [Influence of the hydrological regime and factors of human activity on the ecology of the first intermediate host of the pathogen of opisthorchiasis (on the example of the Ob-Irtysk basin)] [CandSci. Dissertation Abstract, Biology]. Moscow; 1991. 21 p. In Russian
22. Serbina EA, Kozminskiy EV. Twenty-five years dynamics of bitiniid (Gastropoda, Bithyniidae) infection by opisthorchides in the Ob river (of South West Siberia). In: *Kontseptual'nye i prikladnye aspekty nauchnykh issledovaniy i obrazovaniya v oblasti zoologii bespozvonochnykh* [Conceptual and applied aspects of scientific research and education in the field of invertebrate zoology]. Tomsk; 2020. pp. 300-304. In Russian, English summary. doi: [10.17223/978-5-94621-931-0-2020-78](https://doi.org/10.17223/978-5-94621-931-0-2020-78)
23. Zavoykin VD, Beer SA, Bocharova TA. Sravnitel'naya opistorkhoznaya situatsiya na krupneyshikh pritokakh Obi [Comparative opisthorchiasis situation on the largest tributaries of the Ob]. In: *Opistorkhoz cheloveka : materialy nauchnoy konferentsii* [Human opisthorchiasis : materials of the scientific conference]. Tomsk; 1979. pp. 60-62. In Russian
24. Zavoykin VD, Zelya OP, Sokerina OA. Sovremennoe sostoyaniye problemy opistorkhoza v Zapadnoy Sibiri [The current state of the problem of opisthorchiasis in Western Siberia]. In: *Aktual'nye problemy infektologii i parazitologii: Materialy I Mezhdunarodnoy yubileynoy konferentsii* [Actual problems of infectology and parasitology: Materials of the I International Anniversary Conference]. Tomsk; 2001. P. 99. In Russian
25. Serbina EA, Yurlova NI. Uchastie *Codiella troscheli* (Mollusca, Prosobranchia) v zhiznennom tsikle *Methorchis albidus* (Trematoda: Opisthorchidae) [Participation of *Codiella troscheli* (Mollusca, Prosobranchia) in the life cycle of *Metorchis albidus* (Trematoda: Opisthorchidae)]. *Meditsinskaya parazitologiya i parazitarnye bolezni*. 2002;(3):21-23. In Russian
26. Serbina EA, Bonina OM. Vyyavlenie lokal'nykh ochagov opistorkhidozov v poyme reki Ob' i v Novosibirskom vodokhranilishche. Soobshchenie 2. Chislennost' perednezhabernykh mollyuskov i ikh zarazhennost' partenitami trematode [Identification of local foci of opisthorchidosis in the floodplain of the Ob River and in the Novosibirsk reservoir. Message 2. The number of anteropod mollusks and their infection with trematode parthenites]. *Rossiyskiy parazitologicheskii zhurnal*. 2011;(4):55-59. In Russian

Информация об авторах:

Симакова Анастасия Викторовна – д-р биол. наук, доцент, зав. кафедрой зоологии беспозвоночных Биологического института, Национальный исследовательский Томский государственный университет (Томск, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-0906-9496>

E-mail: omikronlab@yandex.ru

Бабкина Ирина Борисовна – канд. биол. наук, доцент кафедры ихтиологии и гидробиологии Биологического института, Национальный исследовательский Томский государственный университет (Томск, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-3302-6819>

E-mail: bibspheara@gmail.com

Катохин Алексей Вадимович – канд. биол. наук, рук. группы молекулярной паразитологии, с.н.с. отдела генетики насекомых, Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики СО РАН (Новосибирск, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-4537-456X>

E-mail: katokhin@bionet.nsc.ru

Бабкин Александр Михайлович – старший преподаватель кафедры ихтиологии и гидробиологии Биологического института, Национальный исследовательский Томский государственный университет (Томск, Россия).

E-mail: babkin.alex1983@gmail.com

Интересова Елена Александровна – д-р биол. наук, доцент кафедры ихтиологии и гидробиологии Биологического института, ФГАОУВО «Национальный исследовательский Томский государственный университет» (Томск, Россия); главный научный сотрудник лаборатории ихтиологии, Новосибирский филиал ФГБНУ «ВНИРО» («ЗАПСИБНИРО») (Новосибирск, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-1148-6283>

E-mail: interesovaea@yandex.ru

Мракина Екатерина Васильевна – студентка Биологического института, ФГАОУВО «Национальный исследовательский Томский государственный университет» (Томск, Россия).

E-mail: katerinamrakina@gmail.com

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Information about the authors:

Anastasia V. Simakova, Doc. Sci. (Biol.), Associate Professor, Head of the Department of Invertebrate Zoology, Biological Institute, National Research Tomsk State University (Tomsk, Russia).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-0906-9496>

E-mail: omikronlab@yandex.ru

Irina B. Babkina, Cand. Sci. (Biol.), Associate Professor of the Department of Ichtiology and Hydrobiology, Biological Institute, National Research Tomsk State University (Tomsk, Russia).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-3302-6819>

E-mail: bibsphera@gmail.com

Aleksey V. Katokhin, Cand. Sci. (Biol.), Head of the Molecular Parasitology group, senior researcher of department of Insect Genetics, FSBSI Federal Research Center Institute of Cytology and Genetics SB FAS (Novosibirsk, Russia).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-4537-456X>

E-mail: katokhin@bionet.nsc.ru

Alexander M. Babkin, Senior lecturer of the Department of Ichtiology and Hydrobiology, Biological Institute, National Research Tomsk State University (Tomsk, Russia).

E-mail: babkin.alex1983@gmail.com

Elena A. Interesova, Doc. Sci. (Biol.), Associate Professor of the Department of Ichtiology and Hydrobiology, Biological Institute, National Research Tomsk State University (Tomsk, Russia); Chief Researcher laboratory of ichthyology, Novosibirsk Branch of Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography ("ZapSibNIRO") (Novosibirsk, Russia).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-1148-6283>

E-mail: interesovaea@yandex.ru

Ekaterina V. Mrakina, student of the Department of Invertebrate Zoology, Biological Institute, National Research Tomsk State University (Tomsk, Russia).

E-mail: katerinamrakina@gmail.com

The Authors declare no conflict of interest.

*Статья поступила в редакцию 19.07.2023;
одобрена после рецензирования 11.09.2023; принята к публикации 03.10.2023.*

*The article was submitted 19.07.2023;
approved after reviewing 11.09.2023; accepted for publication 03.10.2023.*

ЭКОЛОГИЯ

Научная статья

УДК 574.24

doi: 10.17223/19988591/62/5

Совместное влияние метилфарнезоата и концентрации пищи на репродуктивные параметры двух видов ветвистоусых ракообразных рода *Moina*

Елена Николаевна Волкова¹, Егор Сергеевич Задереев^{1,2}

¹ Сибирский федеральный университет, Красноярск, Россия

² Институт биофизики СО РАН, Красноярский научный центр СО РАН,
Красноярск, Россия

¹ volkovaan2008@mail.ru

² <https://orcid.org/0000-0003-2366-8604>, egor@ibp.ru

Аннотация. Метилфарнезоат (МФ) играет роль ювенильного гормона у ветвистоусых ракообразных. Известно, что МФ участвует в регуляции полового размножения самок рачков, в частности, вызывает отрождение самцов и образование требующих оплодотворения покоящихся яиц. При этом как появление в потомстве самцов, так и образование покоящихся яиц у ветвистоусых ракообразных контролируются факторами внешней среды. Совместное действие экзогенного МФ и факторов внешней среды, влияющих на половое размножение ветвистоусых рачков, не исследовалось. В работе оценивали совместное влияние МФ в концентрации 400 нМ и субоптимальной обеспеченности пищей на репродуктивные параметры самок двух видов рода *Moina*. При всех исследованных концентрациях пищи в среде с гормоном у самок наблюдалась более высокая предрасположенность к половому размножению (процент самцов и количество покоящихся яиц в первом потомстве), чем в контроле. В среде с гормоном у самок также наблюдалась пониженная по сравнению с контролем плодовитость, которая практически не увеличивалась с ростом концентрации пищи. Плодовитость самок в контрольной среде росла с увеличением концентрации пищи. Возраст отрождения первой кладки незначительно увеличивался с уменьшением концентрации пищи и существенно возрастал при добавке в среду гормона. Таким образом, под действием МФ самки начинали размножаться позже, снижалась их плодовитость, увеличивалась доля самцов в потомстве и росло количество покоящихся яиц. Наблюдаемые изменения в репродуктивных параметрах самок под действием МФ аналогичны таковым при лимитирующей обеспеченности пищей и приведут к резкому снижению скорости роста популяции.

Ключевые слова: ветвистоусые ракообразные, ювенильный гормон, скорость роста, плодовитость, определение пола

Источник финансирования: работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования РФ (проект № 0287-2021-0019).

Для цитирования: Волкова Е.Н., Задереев Е.С. Совместное влияние метилфарнезоата и концентрации пищи на репродуктивные параметры двух видов ветвистоусых ракообразных рода *Moina* // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2023. № 62. С. 94–108. doi: 10.17223/19988591/62/5

Original article

doi: 10.17223/19988591/62/5

Combined Effect of Methylfarnezoate and Food Concentration on the Reproductive Parameters of Two Cladoceran Species of the Genus *Moina*

Elena N. Volkova¹, Egor S. Zadereev^{1,2}

¹ Siberian Federal University, Krasnoyarsk, Russian Federation

² Institute of Biophysics SB RAS, Krasnoyarsk Science Center SB RAS, Krasnoyarsk, Russian Federation

¹ volkovaan2008@mail.ru

² <https://orcid.org/0000-0003-2366-8604>, egor@ibp.ru

Summary. Cladocera are mass representatives of zooplankton in freshwater ecosystems, which are of great ecological importance. To be aware of the dynamics of cladoceran populations in nature and to control the abundance of animals in artificial conditions, for example, in aquaculture, it is important to understand the reaction of the reproductive system of animals to external stress factors. Adverse environmental conditions trigger a chain of neurohormonal changes that largely determine the rate and type of reproduction (parthenogenesis or sexual reproduction) in Cladocera. With the discovery and isolation of methyl farnezoate (MF), one of the key hormones involved in the regulation of growth and reproduction of crustaceans, it became possible to study the combined endogenous and exogenous effects of this hormone on crustacean reproduction. In this work, we assessed the effect of MF on the reproductive parameters of two species of cladocerans of the genus *Moina* at suboptimal (for these species) food concentrations. As a working hypothesis, it was assumed that the combined effect of the external stress factor and MF would have a more pronounced effect on the growth and reproduction of animals than each of these factors separately.

We used females of two species of cladocerans *Moina brachiata* (Jurine, 1820) and *Moina macrocopa* (Straus, 1918). In all experiments, a non-sterile culture of the green alga *Chlorella vulgaris* was used as a food, and aged tap water - as a culture medium. Animals were grown individually under conditions favourable for parthenogenesis (the volume of cultivation medium was 20 ml per animal, temperature (26°C), and photoperiod (16 hours of light, 8 hours of darkness); the concentration of food was 2*10⁵ cells/ml per day for *M. macrocopa* and 5*10⁵ cells/ml per day for *M. brachiata*). To start the experiment, one-size juvenile females (body length 0.6–0.7 mm) from the first offspring of third-generation crustaceans were placed individually in 40-ml beakers containing 20 ml of the medium. The medium was updated daily. When studying the effect of MF on growth and reproduction, the following food concentrations were used: for *M. brachiata* – 0.1; 1; 2 and 4*10⁵ cells/ml per day; for *M. macrocopa* – 0.5 and 1*10⁵ cells/ml per day. The differences in food concentrations are due to the fact that these two species have a different food threshold, at which females begin to produce resting eggs. For each food concentration, the development of females in the medium with MF and in the control medium was compared. The concentration of MF (Echelon, USA) in the medium was 400 nM. For each exposure, at least 10 animals were tested. The experiments were carried out until the females gave birth to the second offspring. For each female, the day of birth of the first offspring, the type of reproduction (parthenogenetic offspring or resting eggs), the number and sex of the hatched parthenogenetic offspring were recorded. On Day 1 and 4 of the experiment, the linear size of the animals' bodies was measured. Based on the body length, the specific rate of somatic growth of animals was calculated.

Experiments showed that MF stimulated females of both species to sexually reproduce at all tested food concentrations (see the figures). The proportion of males in the parthenogenetic offspring of females of both species for each of the tested food concentrations in the medium with MF was higher than in the control. Both MF and food concentration affected the proportion of females of both species that produced resting eggs. The proportion of females with resting eggs increased with a decrease in food concentration and with the addition of MF to the culture medium. MF and food concentration had a significant effect on fecundity, the age of the first reproduction, and the specific somatic growth rate of females of both study species (see the figures). Both species in the medium with MF gave birth to fewer offspring than in the control, while fecundity increased with increasing food concentration in the medium. In the medium with MF, the females hatched the first clutch later than in the control medium. The age of the first reproduction also increased with a decrease in the concentration of food. Both species in the medium with MF had a lower specific somatic growth rate than in the control, while a significant increase in the specific somatic growth rate with increasing food concentration was recorded only for one of the species. Thus, the study showed that the concentration of the juvenile hormone MF 400 nM in the culture medium leads to a decrease in the specific rate of somatic growth, a delay in the hatching of the first clutch, a decrease in fecundity, an increase in the proportion of males in the offspring, and the production of resting eggs by females of *Moina brachiata* and *Moina macrocopa*. Changes in the studied parameters of growth and reproduction of *Moina brachiata* and *Moina macrocopa* females with a decrease in the food concentration below the optimum had a similar pattern but were less pronounced. The combined effect of MF and low food concentration leads to the strongest changes in the studied parameters of growth and reproduction of the studied females. Such changes will lead to a sharp decline in the population growth rate, which indicates the possibility of controlling the number of natural or laboratory populations of cladocerans by interfering with the signalling pathway of juvenile hormone receptors.

The article contains 3 Figures, 24 References.

Keywords: Cladocerans, juvenile hormone, growth rate, fecundity, sex determination

Funding: This work was partially supported by State Assignment of the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation (project No. 0287-2021-0019).

For citation: Volkova EN, Zadereev ES. Combined effect of methylfarnesoate and food concentration on the reproductive parameters of two cladoceran species of the genus *Moina*. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2023;62:94-108. doi: 10.17223/19988591/62/5

Введение

Ветвистоусые ракообразные – массовые представители зоопланктона в пресноводных экосистемах, имеющие важное экологическое значение. Представители таких родов ветвистоусых, как *Daphnia* и *Moina*, также часто используются в экотоксикологических исследованиях, а в последнее время и в качестве модельных объектов в работах по эволюции и генетике [1]. Важная экологическая роль в природе и широкое использование в лабораторных исследованиях ветвистоусых ракообразных во многом связаны с особенностями их размножения. При благоприятных условиях самки ветвистоусых ракообразных размножаются партеногенезом, отрождая при каждой линьке многочисленных близкородственных самок. Благодаря этому

популяции ветвистоусых достаточно быстро достигают большой численности. При ухудшении условий окружающей среды в потомстве появляются самцы, а позже самки образуют требующие оплодотворения покоящиеся яйца [2].

Рост и размножение ветвистоусых ракообразных во многом контролируются действием ряда эндокринных гормонов [3–4]. Среди наиболее изученных ювенильный гормон метилфарнезоат (МФ). Интерес к исследованию МФ во многом связан с его вовлеченностью в регуляцию полового размножения у ветвистоусых ракообразных. Синтез этого гормона является необходимым условием появления самцов в партеногенетическом потомстве самок [5]. К настоящему времени найдены гены, задействованные в активации его синтеза [6]. При высокой концентрации МФ также способен стимулировать самок ветвистоусых ракообразных к образованию покоящихся яиц [7]. Под влиянием этого гормона также изменяется способность животных накапливать жир в теле, что, в свою очередь, оказывает влияние на их плодовитость [8]. Таким образом, под действием МФ происходят изменения в жизненном цикле рачков (снижение плодовитости, рождение самцов, образование покоящихся яиц), которые снижают скорость роста популяции. То есть понимание взаимосвязей между действием МФ и особенностями размножения ветвистоусых ракообразных крайне важно для предсказания и управления их численностью в природных и искусственных условиях.

Обычно воздействие МФ на параметры роста и размножения ветвистоусых ракообразных исследуют при благоприятных условиях окружающей среды. При этом циклическое размножение ветвистоусых находится под средовым контролем сигнальных факторов. Воздействие таких неблагоприятных факторов, как короткий световой день, низкая температура, недостаток пищи, высокая концентрация продуктов жизнедеятельности, запускает цепочку синтеза МФ в организме [5]. Таким образом, экзогенное воздействие МФ на организм при благоприятных внешних условиях является искусственно созданной комбинацией, не встречающейся в природе. Можно предположить, что при ухудшении условий среды обитания, которые вызывают эндогенный синтез МФ, и одновременном экзогенном применении этого гормона эффекты будут более выражены в силу более высокой концентрации действующего соединения.

В данной работе оценивали действие МФ на репродуктивные параметры двух видов ветвистоусых ракообразных из рода *Moina* при субоптимальных для этих видов концентрациях пищи в среде. В качестве рабочей гипотезы предположено, что совместное действие внешнего стрессового фактора и МФ будет оказывать более выраженное действие на рост и размножение рачков, чем каждый из этих факторов по отдельности.

Материалы и методы

В работе использовали самок двух видов ветвистоусых ракообразных – *Moina brachiata* (Jurine, 1820) и *Moina macrocopa* (Straus, 1918). Покоящиеся яйца *M. brachiata* и *M. macrocopa* с почвой из временного пруда, расположенного рядом с Институтом биологии внутренних вод РАН (с. Борок), любезно предоставил Владимир Чугунов. После выхода животных из покоящихся яиц перед экспериментами их несколько месяцев содержали в лабораторных условиях. Ранее один из соавторов данной работы вместе с коллегами исследовал влияние концентрации корма на рост и размножение этих видов [9–10].

Во всех экспериментах в качестве корма использовали нестерильную культуру зеленой водоросли *Chlorella vulgaris*. Водоросль выращивали в колбах объемом 500 мл в накопительном режиме на среде Тамия (KNO_3 – 5 мг/л, $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ – 2,5 мг/л, KH_2PO_4 – 1,5 мг/л, микроэлементы и Fe в незначительных количествах) при постоянном освещении и аэрации. Перед использованием в качестве корма водоросли центрифугировали при 3 000 об/мин. Полученную концентрированную суспензию хранили в холодильнике и использовали в качестве корма не более 2 недель после центрифугирования. Концентрацию клеток хлореллы в среде после разведения суспензии определяли с помощью счетчика частиц CASY TTC (Германия).

В опытах использовали самок третьего поколения, выращиваемых индивидуально в условиях, благоприятных для партеногенеза (объем среды культивирования – 20 мл на животное, температура – 26 °С, фотопериод – 16 ч свет, 8 ч темнота, концентрация клеток хлореллы в среде – $2 \cdot 10^5$ клеток/мл в сутки для *M. macrocopa* и $5 \cdot 10^5$ клеток/мл в сутки для *M. brachiata*). Ранее исследователями показано [11], что два этих вида моин имеют разный пищевой порог, при котором самки начинают образовывать покоящиеся яйца. Среду культивирования обновляли ежедневно. В качестве среды использовали отстоянную (не менее 24 ч) водопроводную воду (pH – 7,3; жесткость – 62,9 мг-эквивалент CaCO_3 /л; общее содержание катионов – 26,4 мг/л). Ранее исследователями показано [11], что такие условия благоприятны для партеногенетического размножения и не влияют на удельную скорость соматического роста и плодовитость изученных видов рачков.

Для начала эксперимента одноразмерных ювенильных самок (длина тела 0,6–0,7 мм) из первого потомства рачков третьего поколения, культивируемых в описанных выше условиях, помещали индивидуально в 40-миллилитровые стаканы, содержащие 20 мл среды. Условия культивирования (температура, фотопериод) соответствовали описанным выше. Среду обновляли ежедневно. При изучении влияния МФ на рост и размножение использовали следующие концентрации корма: для *M. brachiata* – 0,1; 1; 2 и $4 \cdot 10^5$ клеток/мл в сутки; для *M. macrocopa* – 0,5 и $1 \cdot 10^5$ клеток/мл в сутки. Для каждой концентрации корма сравнивали развитие самок в среде с МФ и в контрольной среде. Концентрация МФ (Echelon, США) в среде составляла 400 нМ. Растворы МФ изначально готовили в этаноле, концентрация этанола в среде

культивирования составляла 0,01%, что не оказывало воздействия на рост и размножение рачков. Концентрация гормона, используемая в данном исследовании, приводила к массовому отрождению самцов у клонов *D. magna* [12–13], а также вызывала отрождение самцов и эпизодическое образование покоящихся яиц у самок *M. macrocopa* [14]. Для каждого воздействия протестировано не менее 10 животных.

Опыты проводили до отрождения самками второго потомства. Для каждой самки фиксировали день отрождения первого потомства, тип размножения (партеногенетические потомки или покоящиеся яйца), количество и пол вылупившихся партеногенетических потомков. В первые и четвертые сутки эксперимента измеряли под бинокулярной лупой ($\times 16$) линейный размер тела животных как расстояние между вершиной головы и концом створок панциря. На основе линейных размеров тела рассчитывали удельную скорость соматического роста животных [15].

Для оценки влияния МФ и концентрации пищи на количество вылупившихся самцов использовали критерий хи-квадрат (Chi-square test). Влияние концентрации корма и МФ на количество самок, образующих покоящиеся яйца, оценивали с помощью обобщенной линейной модели (Generalized Linear Model), предполагая биномиальное распределение. Чтобы проверить влияние концентрации пищи и МФ на плодовитость самок, возраст первого размножения и удельную скорость соматического роста, использовали факторный дисперсионный анализ (factorial ANOVA). Все статистические расчеты проводились в программе STATISTICA 6.0.

Результаты исследования и обсуждение

Для понимания причин изменения численности популяций ветвистоусых ракообразных в природе и для управления численностью в искусственных условиях, например в аквакультуре, важно понимать общие закономерности реакции репродуктивной системы на внешние стрессовые факторы. Неблагоприятные воздействия запускают цепочку нейрогормональных изменений, которые во многом определяют скорость и тип размножения (партеногенез или половое размножение). С открытием и выделением в чистом виде одного из ключевых гормонов, вовлеченных в регуляцию роста и размножения ракообразных, метилфарнезоата, стало возможным исследовать совместное эндогенное и экзогенное воздействие этого гормона на размножение ракообразных. В предыдущих исследованиях проводилась оценка отклика параметров роста и размножения самок *M. macrocopa* и *M. brachiata* на изменение пищевых условий. Выявлено, что данные виды различаются пороговыми концентрациями пищи, при которых у самок снижается скорость соматического роста, и они начинают размножаться позже, снижается плодовитость, в кладках появляются покоящиеся яйца [16]. То есть автомами определены пороговые концентрации пищи, при которых в организме рачков по всей видимости запускается синтез МФ. В данном исследовании

выполнена оценка экзогенного действия МФ на рост и размножение этих видов при субоптимальных и видоспецифичных концентрациях пищи.

МФ стимулировал самок обоих видов к половому размножению при всех протестированных концентрациях пищи (рис. 1). Доля самцов в партеногенетическом потомстве самок обоих видов для каждой из протестированных концентраций пищи в среде с МФ выше, чем в контроле ($p < 0,01$, критерий хи-квадрат). Доля самцов в партеногенетическом потомстве самок *M. brachiata* при воздействии МФ также увеличивалась с уменьшением концентрации пищи ($p < 0,001$, критерий хи-квадрат). В контрольной среде небольшое количество самцов (5%) фиксировалось лишь при самой высокой из протестированных концентраций пищи. В партеногенетическом потомстве самок *M. macroscopa* доля самцов с уменьшением концентрации пищи в контрольной среде увеличивалась ($p < 0,001$, критерий хи-квадрат), в среде с МФ – незначительно уменьшалась ($p = 0,02$, критерий хи-квадрат).

Как МФ, так и концентрация пищи влияли на долю самок обоих видов моин, откладывающих покоящиеся яйца. Доля самок с покоящимися яйцами увеличивалась с уменьшением концентрации пищи ($p < 0,05$, двухфакторный дисперсионный анализ) и при добавке в среду культивирования МФ ($p < 0,01$, двухфакторный дисперсионный анализ).

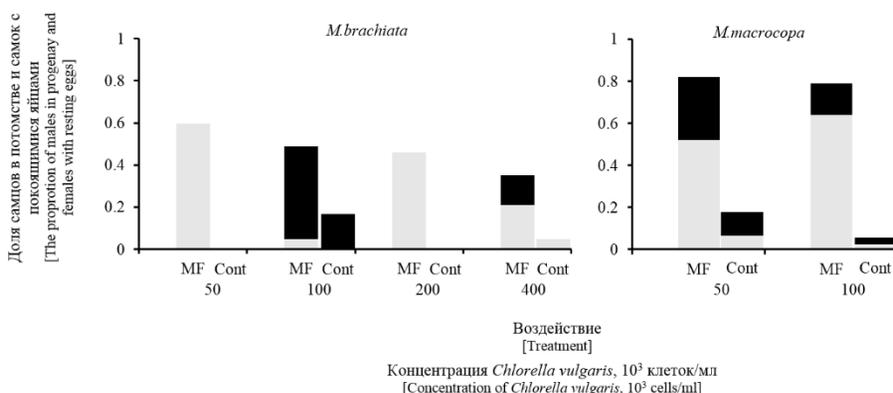


Рис. 1. Доля самцов в партеногенетическом потомстве (серые столбцы) и доля самок *Moina brachiata* и *Moina macroscopa* с покоящимися яйцами (черные столбцы) в среде с добавкой метилфарнезоата (MF) и в контрольной среде (Cont) при разных концентрациях пищи

[Fig. 1. The proportion of males in parthenogenetic progeny (grey bars) and the proportion of females of *Moina brachiata* and *Moina macroscopa* with resting eggs (black bars) in the methylfarnesoate treatment (MF) and control (Cont) with the different food concentrations]

Переход к половому размножению у ветвистоусых ракообразных и связанное с ним резкое уменьшение скорости роста популяции происходят при ухудшении условий среды обитания в виде последовательности событий: появление в партеногенетическом потомстве самцов, появление в кладках у самок покоящихся яиц, требующих оплодотворения. При этом для разных видов и даже популяций одних видов значения неблагоприятных факторов

и их комбинации, вызывающие переход к половому размножению, могут существенно варьировать, что связано с приспособленностью популяций к конкретным условиям среды обитания.

Как видно на примере двух протестированных видов моин, вид *M. brachiata* более чувствителен к пищевым условиям и начинает образовывать покоящиеся яйца при более высоких концентрациях пищи, чем *M. macroscopa*. Для интерпретации результатов, однако, существенно, что для обоих видов склонность к половому размножению резко возрастает при добавке в среду МФ, также она увеличивается с уменьшением концентрации пищи в среде. Несмотря на то, что экзогенная добавка гормона вызывает выраженный эффект, с уменьшением концентрации пищи он увеличивается. То есть можно предположить, что с ростом концентрации гормона доля самцов в потомстве самок и доля самок с покоящимися яйцами будут расти. Действительно, ранее исследователями показано [14], что доля самок *M. macroscopa* с покоящимися яйцами с увеличением содержанием МФ в среде до 1 600 нМ вырастает практически до 100%.

Близкие концентрации МФ, стимулирующие вылупление самцов, получены ранее для других видов ветвистоусых ракообразных. Так, в партеногенетических кладках *Daphnia magna* самцы появляются при концентрации МФ 50 нМ, а при 500 нМ МФ в среде дафнии дают только мужское потомство [12]. При этом действие гормона проявляется в конце цикла развития яичника перед откладкой яиц в выводковую камеру, что хорошо согласуется с данными по времени определения пола в потомстве для других ветвистоусых, например *Moina* [17]. Эндогенный синтез метилфарнезоата необходим и в случае стимуляции производства самцов средовыми стимулами. Например, доля самцов при коротком световом дне в потомстве самок *D. pulex* может уменьшаться или увеличиваться за счет подавления или стимуляции синтеза метилфарнезоата соответствующим ферментом [18].

Метилфарнезоат, видимо, связывается с транскрипционным фактором [19], регулирует транскрипцию ряда генов, в том числе в созревающем ооците [5]. Таким образом, пол потомства предположительно определяется нейроэндокринным сигнальным путем, при котором чувствительные нейроны воспринимают соответствующий средовой стимул, передают сигнал секреторным нейронам, выделяющим нейропептиды, которые регулируют синтез метилфарнезоата из фарнезоевой кислоты ферментом О-метилтрансферазой фарнезоевой кислоты (FAMeT). В свою очередь, метилфарнезоат, связываясь с транскрипционными факторами Met и SRc, регулирует транскрипцию множества генов, в том числе определяющих пол развивающейся особи [20].

Факторный дисперсионный анализ показал значимое влияние МФ и концентрации пищи на плодовитость и возраст отрождения первой кладки (рис. 2), удельную соматическую скорость роста (рис. 3) самок обоих исследованных видов.

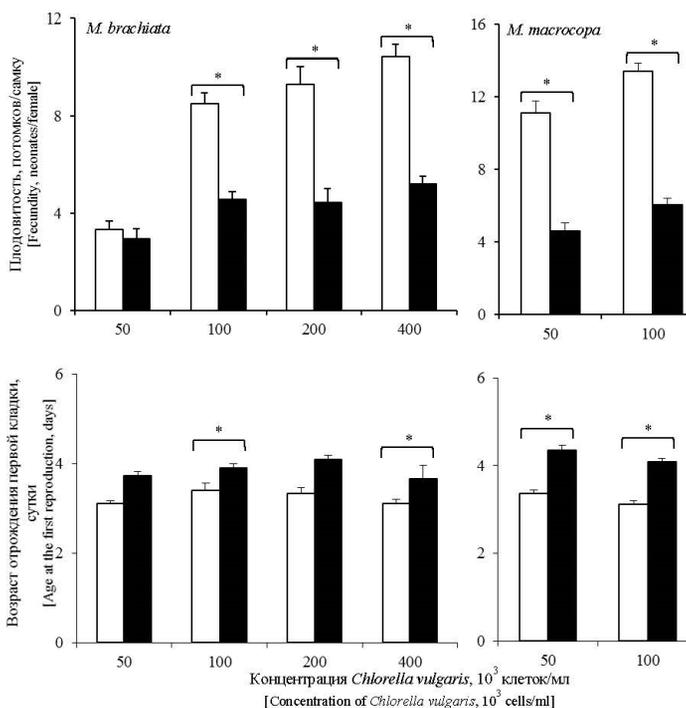


Рис. 2. Плодовитость и возраст отрождения первой кладки (среднее \pm S.E.) самок *Moina brachiata* и *Moina macroscopa* в контрольной среде (белые столбцы) и в среде, содержащей 400 нМ метилфарнезоата (черные столбцы).

* – разница между контрольной средой и средой с МФ достоверна при $p < 0,0001$ [Fig. 2. The fecundity and the age at the first reproduction (mean \pm S.E.) of females of *Moina brachiata* and *Moina macroscopa* in the control (white bars) and 400 nM methylfarnesoate treatment (black bars).

* The difference between control and methylfarnesoate treatment is significant at $p < 0,0001$ (post-hoc Tukey test)

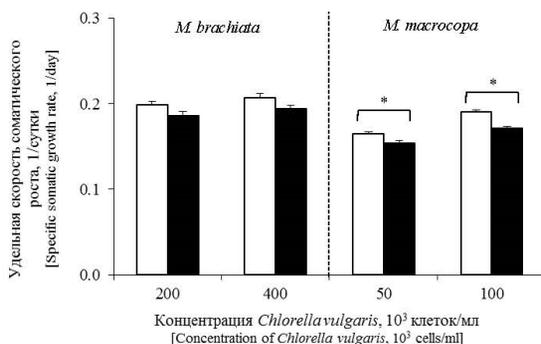


Рис. 3. Удельная скорость соматического роста (среднее \pm S.E.) самок *Moina brachiata* и *Moina macroscopa* в контрольной среде (белые столбцы) и в среде, содержащей 400 нМ метилфарнезоата (черные столбцы). * – разница между контрольной средой и средой с МФ достоверна при $p < 0,0001$

[Fig. 3. The specific somatic growth rate (mean \pm S.E.) of females of *Moina brachiata* and *Moina macroscopa* in the control (white bars) and 400 nM methylfarnesoate treatment (black bars).

* The difference between control and methylfarnesoate treatment is significant at $p < 0,0001$ (post-hoc Tukey test)

Оба вида в среде с МФ отрождали меньше потомков, чем в контроле (*M. brachiata*: $F = 23,59, p < 0,0001$; *M. macroscopa*: $F = 10,95, p < 0,001$), при этом плодовитость увеличивалась с ростом концентрации корма в среде (*M. brachiata*: $F = 71,31, p < 0,0001$; *M. macroscopa*: $F = 154,99, p < 0,0001$) (рис. 2).

В среде с МФ самки отрождали первую кладку позже, чем в контрольной среде (*M. brachiata*: $F = 42,46, p < 0,0001$; *M. macroscopa*: $F = 111,46, p < 0,001$). Возраст отрождения первой кладки также увеличивался с уменьшением концентрации корма в среде (*M. brachiata*: $F = 2,88, p = 0,0385$; *M. macroscopa*: $F = 7,84, p = 0,0057$) (см. рис. 2).

Оба вида в среде с МФ имели меньшую удельную соматическую скорость роста, чем в контроле (*M. brachiata*: $F = 8,13, p = 0,007$; *M. macroscopa*: $F = 35,29, p < 0,0001$), при этом достоверное увеличение удельной соматической скорости роста с возрастанием концентрации корма в среде зафиксировано лишь для одного из видов (*M. macroscopa*: $F = 68,97, p < 0,0001$) (рис. 3).

Ранее в опытах с *M. macroscopa* В.К. Чугунов показал [21], что при концентрации МФ в среде 400 нМ замедляется линейный прирост самок и увеличивается доля самцов в потомстве. В данной работе показано, что самки двух видов моин, подвергшиеся воздействию гормона, не только медленнее растут (см. рис. 3), но также позже приступают к размножению (см. рис. 2). Также зарегистрирован синергетический эффект уменьшения концентрации корма в среде и добавки МФ в среду, который проявлялся в увеличении возраста отрождения первой кладки. Известно, что у насекомых под действием ювенильного гормона в личиночный период ослабевает активность гормона экдизона, стимулирующего рост личинки и ускоряющего ее линьку [22]. МФ у ветвистоусых ракообразных может выполнять те же функции, что и ювенильный гормон у насекомых; когда его концентрация высока, он замедляет развитие животных. В экологии ветвистоусых ракообразных время достижения половой зрелости является одним из ключевых параметров жизненного цикла, оказывающих существенное влияние на динамику популяции [23]. Таким образом увеличение возраста отрождения первой кладки под действием МФ будет способствовать снижению скорости роста популяции.

Характер влияния МФ и концентрации пищи на плодовитость самок двух исследованных видов схож с влиянием на другие параметры жизненного цикла. Как добавка в среду МФ, так и уменьшение концентрации пищи снижали плодовитость. При этом минимальные плодовитости зафиксированы в среде с МФ при наименьшей из протестированных концентраций пищи. Стоит отметить, что плодовитость в среде с МФ даже с ростом концентрации пищи остается достаточно низкой. Недавно исследователи показали [8], что МФ, как и ряд других соединений, оказывающих влияние на эндокринную систему, влияет на накопление жиров, что сказывается на репродуктивном успехе самок *Daphnia magna*. Снижение плодовитости под действием МФ, как и наблюдаемые изменения в других оцениваемых в данной работе параметрах, будут также приводить к снижению скорости роста популяции [24].

Таким образом, показано, что экзогенное воздействие ювенильного гормона метилфарнезоата на параметры роста и размножения самок двух видов ветвистоусых ракообразных рода *Moina* приводит к комплексным эффектам (снижение удельной соматической скорости роста, более позднее отрождение первой кладки, снижение плодовитости, увеличение доли самцов в потомстве, появление покоящихся яиц), которые существенным образом скажутся на численности популяции. Эффекты, зафиксированные при добавке 400 нМ метилфарнезоата в среду культивирования, сходны с таковыми при концентрациях пищи, лимитирующих рост и размножение исследованных видов рачков. Результаты исследования подтверждают, что вещества, вовлеченные в регуляцию эндокринной системы и сигнальный путь рецепторов ювенильных гормонов, будут оказывать существенное воздействие на популяции ветвистоусых ракообразных.

Выводы

1. Концентрация ювенильного гормона метилфарнезоата 400 нМ в среде культивирования самок ветвистоусых рачков *Moina brachiata* и *Moina macroscopa* приводит к снижению удельной скорости соматического роста, задержке в отрождении первой кладки, снижению плодовитости, увеличению доли самцов в потомстве, появлению в первой кладке покоящихся яиц.

2. Изменения в исследованных параметрах роста и размножения самок *Moina brachiata* и *Moina macroscopa* при уменьшении концентрации пищи в среде ниже оптимальной носят схожий характер, но менее выражены.

3. Совместное действие метилфарнезоата и низкой концентрации пищи приводит к наиболее сильным изменениям в исследованных параметрах роста и размножения самок исследованных видов. Подобные изменения приведут к резкому снижению скорости роста популяции, что указывает на возможность контролировать численность природных или лабораторных популяций рачков путем вмешательства в сигнальный путь рецепторов ювенильных гормонов.

Список источников

1. Коровчинский Н.М., Котов А.А., Бойкова О.С., Смирнов Н.Н. Ветвистоусые ракообразные (Crustacea: Cladocera) Северной Евразии. Т. I. М. : Товарищество научных изданий КМК, 2021. 481 с.
2. Alekseev V.R. Diapause in crustaceans: peculiarities of induction // Diapause in Aquatic Invertebrates Theory and Human Use / eds. by V.R. Alekseev, B. De Stasio, J.J. Gilbert. Springer, Dordrecht, 2007. PP. 29–63.
3. Смирнов Н.Н. Современное состояние и перспективы исследований физиологии ветвистоусых ракообразных (Cladocera, Crustacea) // Зоологический журнал. 2016. № 7. С. 788–804.
4. Алексеев В.Р. Физиологические и молекулярно-генетические основы механизма биологического покоя у водных беспозвоночных // Онтогенез. 2010. № 2. С. 83–93.
5. LeBlanc G.A., Medlock E.K. Males on demand: the environmental–neuro–endocrine control of male sex determination in daphnids // FEBS Journal. 2015. № 21. PP. 4080–4093.

6. Toyota K., Miyakawa H., Hiruta C., Furuta K., Ogino Y., Shinoda T., Tatarazako N., Miyagawa S., Shaw J.R., Iguchi T. Methyl farnesoate synthesis is necessary for the environmental sex determination in the water flea *Daphnia pulex* // Journal of Insect Physiology. 2015. Vol. 80. PP. 22–30.
7. Suppa A., Gorbi G., Marková S., Buschini A., Rossi V. Transgenerational effects of methyl farnesoate on *Daphnia pulex* clones: Male and ephippia production and expression of genes involved in sex determination // Freshwater Biology. 2021. № 2. PP. 374–390.
8. Jordão R., Garreta E., Campos B., Lemos M.F., Soares A.M., Tauler R., Barata C. Compounds altering fat storage in *Daphnia magna*. // Science of the Total Environment. 2016. Vol. 545. PP. 127–136.
9. Задереев Е.С., Губанов В.Г., Егоров И.В. Влияние концентрации пищи и воды скопленных на репродуктивные параметры самок *Moina macroscopa* (Crustacea: Cladocera). // Журнал общей биологии. 1998. № 1. С. 45–57.
10. Lopatina T.S., Zadereev E.S. The effect of food concentration on the juvenile somatic growth rate of body length, fecundity and the production of resting eggs by *Moina brachiata* (Crustacea: Cladocera) single females // Журнал Сибирского федерального университета. Серия: Биология. 2012. № 4. С. 427–438.
11. Zadereev E.S., Lopatina T.S. The induction of diapause in *Moina* by species-specific chemical cues. // Aquatic Ecology. 2007. Vol. 41. PP. 255–261.
12. Olmstead A.W., LeBlanc G.A. 2002. The juvenoid hormone methyl farnesoate is a sex determinant in the crustacean *Daphnia magna* // Journal of Experimental Zoology. 2002. Vol. 293. PP. 736–739.
13. Galimov Y., Walsler B., Haag C.R. Frequency and inheritance of non-male producing clones in *Daphnia magna*: evolution towards sex specialization in a cyclical parthenogen? // Journal of Evolutionary Biology. 2011. № 7. PP. 1572–1583.
14. Волкова Е.Н., Задереев Е.С. Влияние метилфарнезоата на смену способа размножения у самок *Moina macroscopa* (Cladocera) // Доклады Академии наук. 2012. № 4. С. 450–453.
15. Лопатина Т.С., Бобровская Н.П., Оськина Н.А., Задереев Е.С. Сравнительное исследование токсического воздействия никеля и кадмия на активные и покоящиеся стадии ветвистоусого рачка *Moina macroscopa* // Журнал Сибирского федерального университета. Биология. 2017. Т. 10, № 3. С. 358–372. doi: 10.17516/1997-1389-0031
16. Лопатина Т.С. Межвидовые различия в реакции на действие пищевой обеспеченности и продуктов жизнедеятельности как основа для совместного обитания двух видов ветвистоусых ракообразных *Moina macroscopa* и *Moina brachiata* : дис. ... канд. биол. наук. Красноярск, 2013. 164 с.
17. Banta A.M., Brown L.A. Control of sex in Cladocera. III. Localization of the critical period for control of sex // Proceedings of the National Academy of Sciences. 1929. № 2. PP. 71–81.
18. Toyota K., Miyakawa H., Yamaguchi K., Shigenobu S., Ogino Y., Tatarazako N., Miyagawa S., Iguchi T. NMDA receptor activation upstream of methyl farnesoate signaling for short day-induced male offspring production in the water flea, *Daphnia pulex* // BMC Genomics. 2015. Vol. 16. P. 186.
19. Miyakawa H., Toyota K., Hirakawa I., Ogino Y., Miyagawa S., Oda S., Tatarazako N., Miura T., Colbourne J.K., Iguchi T. A mutation in the receptor Methoprene-tolerant alters juvenile hormone response in insects and crustaceans // Nature communications. 2013. № 1. PP. 1–7.
20. Галимов Я.Р. Изменчивость признаков, связанных с половым размножением и диапаузой, у планктонного ракообразного *Daphnia magna* straus (Crustacea Cladocera) : автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2016. 22 с.
21. Чугунов В.К. Внутрипопуляционная стимуляция изменения онтогенеза у *Moina macroscopa* (Cladocera, Moinidae) // Доклады Академии наук. 2009. № 1. С. 139–141.

22. Safranek L., Cymborowski B., Williams C.M. Effects of juvenile-hormone on ecdysone-dependent development in the tobacco hornworm // *Biological Bulletin*, 1980. Vol. 158. PP. 248–256.
23. Gliwicz Z.M., Wrzosek D. Predation-mediated coexistence of large- and small-bodied *Daphnia* at different food levels. // *American Naturalist*. 2008. Vol. 172. PP. 358–374.
24. Oda Y., Nakamura H., Tokishita S., Mano H., Chang K.H., Sakamoto M. Phenotypic changes in *Daphnia pulex* under oxygen deficiency, resource limitation and predation risk // *Ecological Research*. 2021. № 3. PP. 533–544.

References

1. Korovchinskiy NM, Kotov AA, Boykova OS, Smirnov NN. *Vetvistousye rakoobraznye (Crustacea: Cladocera) Severnoy Evrazii. [Cladocera of the North Eurasia].* Vol. 1. Moscow: Tovarishchestvo nauchnykh izdaniy KMK Publ., 2021. 481 p. In Russian
2. Alekseev VR. Diapause in crustaceans: peculiarities of induction. In: *Diapause in Aquatic Invertebrates Theory and Human Use.* Alekseev VR, De Stasio B, Gilbert JJ. (Eds.) Springer, Dordrecht, 2007. pp. 29-63.
3. Smirnov NN. The recent state and prospects of studying the Cladocera (Crustacea) physiology. *Zoologicheskij zhurnal*. 2016;7:788-804. In Russian, English summary
4. Alekseev VR. Physiological and Molecular Biological Mechanisms Underlying Diapause in Aquatic Invertebrates. *Russian Journal of Developmental Biology*. 2010;41(2):83-93. doi: [10.1134/S1062360410020013](https://doi.org/10.1134/S1062360410020013). In Russian, English summary
5. LeBlanc GA, Medlock EK. Males on demand: the environmental–neuro-endocrine control of male sex determination in daphnids. *FEBS Journal*. 2015;21:4080-4093. doi: [10.1111/febs.13393](https://doi.org/10.1111/febs.13393)
6. Toyota K, Miyakawa H, Hiruta C, Furuta K, Ogino Y, Shinoda T, Tatarazako N, Miyagawa S, Shaw JR, Iguchi T. Methyl farnesoate synthesis is necessary for the environmental sex determination in the water flea *Daphnia pulex*. *Journal of Insect Physiology*. 2015;80:22-30. doi: [10.1016/j.jinsphys.2015.02.002](https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2015.02.002)
7. Suppa A, Gorbi G, Marková S, Buschini A, Rossi V. Transgenerational effects of methyl farnesoate on *Daphnia pulex* clones: Male and ehippia production and expression of genes involved in sex determination. *Freshwater Biology*. 2021;2:374-390. doi: [10.1111/fwb.13644](https://doi.org/10.1111/fwb.13644)
8. Jordão R, Garreta E, Campos B, Lemos MF, Soares AM, Tauler R, Barata C. Compounds altering fat storage in *Daphnia magna*. *Science of the Total Environment*. 2016;545:127-136. doi: [10.1016/j.scitotenv.2015.12.097](https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2015.12.097)
9. Zadereev ES, Gubanov VG, Egorov IV. The influence of food concentration and "water of aggregation" on the reproductive parameters of *Moina macrocopa* (Crustacea: Cladocera) females. *Zhurnal Obshchey Biologii*. 1998;59(1):45-57. In Russian, English summary
10. Lopatina TS, Zadereev ES. The effect of food concentration on the juvenile somatic growth rate of body length, fecundity and the production of resting eggs by *Moina brachiata* (Crustacea: Cladocera) single females. *Journal of Siberian Federal University. Biology*. 2012;5(4):427-438.
11. Zadereev ES, Lopatina TS. The induction of diapause in *Moina* by species-specific chemical cues. *Aquatic Ecology*. 2007;41:255-261. doi: [10.1007/s10452-006-9062-2](https://doi.org/10.1007/s10452-006-9062-2)
12. Olmstead AW, LeBlanc GA. 2002. The juvenoid hormone methyl farnesoate is a sex determinant in the crustacean *Daphnia magna*. *Journal of Experimental Zoology*. 2002;293:736-739. doi: [10.1002/jez.10162](https://doi.org/10.1002/jez.10162)
13. Galimov Y, Walser B, Haag, CR. Frequency and inheritance of non-male producing clones in *Daphnia magna*: evolution towards sex specialization in a cyclical parthenogen? *Journal of Evolutionary Biology*. 2011;7:1572-1583. doi: [10.1111/j.1420-9101.2011.02288.x](https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2011.02288.x)
14. Volkova EN, Zadereev ES. Effect of Methyl Farnesoate on the Change of the Reproduction Mode in *Moina macrocopa* (Cladocera). *Doklady Biochemistry and Biophysics*. 2012;447:282-285.

15. Lopatina TS, Bobrovskaya NP, Oskina NA, Zadereev ES. Comparative Study of the Toxic Effect of Cadmium and Nickel on the Active and Resting Stages of Cladoceran *Moina macrocopa*. *Journal of Siberian Federal University. Biology*. 2017;10(3):358-372. doi: 10.17516/1997-1389-0031 In Russian, English summary
16. Lopatina TS. Mezhhvidovye razlichiya v reaktsii na deystvie pishchevoy obespechennosti i produktov zhiznedeyatel'nosti kak osnova dlya sovместного obitaniya dvukh vidov vetvistousykh rakoobraznykh *Moina macrocopa* i *Moina brachiata* [Interspecific differences in the response to the effects of food supply and waste products as the basis for the cohabitation of two species of cladoceran crustaceans *Moina macrocopa* and *Moina brachiata*. CandSci. Dissertation, Hydrobiology]. Krasnoyarsk: Siberian Federal University Publ., 2013. 164 p. In Russian.
17. Banta AM, Brown LA. Control of sex in Cladocera. III. Localization of the critical period for control of sex. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 1929;2:71-81.
18. Toyota K, Miyakawa H, Yamaguchi K, Shigenobu S, Ogino Y, Tatarazako N, Miyagawa S, Iguchi T. NMDA receptor activation upstream of methyl farnesoate signaling for short day-induced male offspring production in the water flea, *Daphnia pulex*. *BMC Genom*. 2015;16:186. doi: 10.1186/s12864-015-1392-9
19. Miyakawa H, Toyota K, Hirakawa I, Ogino Y, Miyagawa S, Oda S, Tatarazako N, Miura T, Colbourne JK, Iguchi T. A mutation in the receptor Methoprene-tolerant alters juvenile hormone response in insects and crustaceans. *Nature communications*. 2013;1:1-7. doi: 10.1038/ncomms2868
20. Galimov YR. Izmenchivost' priznakov, svyazannykh s polovym razmnozheniem i diapauzoj, u planktonnogo rakoobraznogo *Daphnia magna* straus (Crustacea Cladocera) [Variability of characters associated with sexual reproduction and diapause in the planktonic crustacean *Daphnia magna* straus (Crustacea Cladocera)] [[CandSci. Dissertation Abstract, Hydrobiology]. Moscow: Koltzov Institute of Developmental Biology of Russian Academy of Sciences Publ., 2016. 22 p. In Russian
21. Tchougounov VK. A pheromone-induced developmental switch in *Moina macrocopa* (Cladocera, Moinidae): the "hunger!" signal forms the dauer stage. *Doklady Biological Sciences*. 2009;425(1):125-127.
22. Safranek L, Cymborowski B, Williams CM. Effects of juvenile-hormone on ecdysone-dependent development in the tobacco hornworm. *Biological Bulletin*. 1980;158:248-256. doi: 10.2307/1540934
23. Gliwicz ZM, Wrzosek D. Predation-mediated coexistence of large- and small-bodied *Daphnia* at different food levels. *American Naturalist*. 2008;172:358-374. doi: 10.1086/589890
24. Oda Y, Nakamura H, Tokishita S, Mano H, Chang KH, Sakamoto M. 2021. Phenotypic changes in *Daphnia pulex* under oxygen deficiency, resource limitation and predation risk. *Ecological Research*. 2021;3:533-544. doi: 10.1111/1440-1703.12216

Информация об авторах:

Волкова Елена Николаевна – инженер кафедры биофизики, Сибирский федеральный университет (Красноярск, Россия).

E-mail: volkovaan2008@mail.ru

Задереев Егор Сергеевич – канд. биол. наук, доцент, в.н.с. лаборатории биофизики экосистем Института биофизики СО РАН, Красноярский научный центр СО РАН (Красноярск, Россия); доцент кафедры биофизики Института фундаментальной биологии и биотехнологии, Сибирский федеральный университет (Красноярск, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-2366-8604>

E-mail: egor@ibp.ru

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Information about the authors:

Elena N. Volkova, Engineer of the Biophysical Chair, Institute of Fundamental Biology and Biotechnology, Siberian Federal University (Krasnoyarsk, Russia).

E-mail: volkovaan2008@mail.ru

Egor S. Zadereev, Cand.Sci. (Biol.), associate professor at the Biophysical Chair, Institute of Fundamental Biology and Biotechnology, Siberian Federal University (Krasnoyarsk, Russian Federation); leading research scientist at the Laboratory of Biophysics of Ecosystems, Institute of Biophysics, Krasnoyarsk Research Center SB RAS (Krasnoyarsk, Russia).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-2366-8604>

E-mail: egor@ibp.ru

The Authors declare no conflict of interest.

*Статья поступила в редакцию 05.07.2023;
одобрена после рецензирования 13.09.2023; принята к публикации 03.10.2023.*

*The article was submitted 05.07.2023;
approved after reviewing 13.09.2023; accepted for publication 03.10.2023.*

Научная статья
УДК [574.5:582.28](262.5+262.54)
doi: 10.17223/19988591/62/6

Влияние абиотических факторов на структуру комплексов грибов в пелагиали Чёрного и Азовского морей летом 2019 г.

Надежда Ивановна Копытина¹, Наталия Юрьевна Родионова²,
Елена Анатольевна Бочарова³

¹ Институт биологии внутренних вод имени И.Д. Папанина РАН,
поселок Борок, Некоузский район, Ярославская область, Россия

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

¹ <https://orcid.org/0000-0002-3201-9334>, kopytina_n@mail.ru

² rodionova153@rambler.ru

³ <https://orcid.org/0000-0001-6378-690X>, bea.medik@mail.ru

Аннотация. В рейсе № 108 научно-исследовательского судна «Профессор Водяницкий» (11.07–3.08.2019 г.) исследованы пелагические экосистемы Чёрного и Азовского морей в пределах экономической зоны Российской Федерации. Для комплексных микологических и гидрохимических анализов взяты 42 пробы воды на 14 станциях Чёрного моря и 20 проб на 10 станциях Азовского моря. Идентифицировано 35 видов грибов из 17 родов, 12 семейств, 11 порядков, 6 классов из отдела Ascomycota и группа неопределённых видов Fungi spp. В Чёрном море выделены 35 видов, в Азовском море – 8. Все виды микромицетов, найденные в Азовском море, обнаружены и в Чёрном. Проведен сравнительный анализ видовой структуры и количественного распределения грибов в зависимости от глубины отбора проб, температуры воды, pH, солёности, концентрации O₂, NO₂⁻, NO₃⁻, NH₄⁺, N_{орг}³⁻, PO₄³⁻, P_{орг}, Si. По станциям исследования вычислены статистически значимые коэффициенты ранговой корреляции Спирмана (ρ_{max} = 0,503–0,513), значения которых обусловили сочетания 4 абиотических переменных: глубина, содержание NO₂⁻, NO₃⁻, Si. Получена прямая пропорциональная зависимость количества видов и численности грибов от глубины и концентрации NO₃⁻ и обратная от NO₂⁻ и Si.

Ключевые слова: морские планктонные грибы, нитриты, нитраты, кремний, глубина, *Alternaria*, *Aspergillus*, *Penicillium*

Благодарности. Авторы выражают благодарность начальнику экспедиции канд. биол. наук, с.н.с. Н.В. Бурдиян и зам. начальника экспедиции д-ру геогр. наук Ю.В. Артамонову за четко налаженную работу коллектива и предоставленные базы данных Vod_91_DATA OUT, полученные с использованием гидролого-гидрохимического зондирующего комплекса Sea-Bird's «911 plus CTD», а также благодарим экипаж судна и коллег из ФГБУН Морского гидрофизического института РАН за квалифицированную помощь в отборе заборных проб.

Источник финансирования: работа выполнена в рамках государственных заданий ФГБУН «Институт биологии внутренних вод имени И.Д. Папанина РАН» № 121051100102-2, а также Федеральный исследовательский центр «Институт биологии южных морей имени А.О. Ковалевского РАН» № 121030300149-0.

Для цитирования: Копытина Н.И., Родионова Н.Ю., Бочарова Е.А. Влияние абиотических факторов на структуру комплексов грибов в пелагиали Чёрного и Азовского морей летом 2019 г. // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2023. № 62. С. 109–128. doi: 10.17223/19988591/62/6

Original article

doi: 10.17223/19988591/62/6

Effects of abiotic factors on the structure of fungal complexes in the pelagial of the Black and Azov Seas in summer 2019

Nadezhda I. Kopytina¹, Nataliya Ju. Rodionova², Elena A. Bocharova³

¹I.D. Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, Borok, Nekouzskii raion, Yaroslavl oblast, Russian Federation

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

¹ <https://orcid.org/0000-0002-3201-9334>, kopytina_n@mail.ru

² rodionova153@rambler.ru

³ <https://orcid.org/0000-0001-6378-690X>, bea.medik@mail.ru

Summary. In cruise 108 of R/V *Professor Vodyanitsky* (11.07-03.08.2019), comprehensive studies of pelagic ecosystems of the Black Sea and the Sea of Azov were carried out within the economic zone of the Russian Federation. The purpose of the work is to study the species composition and spatial distribution of cultivable marine microscopic fungi in relation to the physicochemical factors of seawater. In the Black Sea, 42 water samples were taken at 14 stations and in the Sea of Azov, 20 samples at 10 stations. In the Black Sea, water samples were taken in the surface layer (1 m), in thermocline (a water layer in which the temperature gradient differs sharply from the gradients above and below) and below thermocline. In the Sea of Azov, water samples were taken in the surface (0.5 m) and near-bottom (9–11 m) layers. The effects of the following environmental factors on the structure of fungal complexes were analyzed: depth, water temperature, pH, salinity, concentrations of O₂, NO₂⁻, NO₃⁻, NH₄⁺, N_{opr}⁻, PO₄³⁻, P_{opr}, Si. The data were processed using MS Excel and PRIMER[®] 5.2.8 statistical software package (the functions Similarity, BIOENV, CLUSTER, and MDS). In total, 35 species of fungi from 17 genera, 12 families, 11 orders and 6 classes of phylum Ascomycota were identified, and there was a group of Fungi spp. that were not identified. In the Black Sea, 35 species were identified, in the Sea of Azov, there were 8 species from 5 genera, 4 families, 4 orders, 3 classes, and a group of Fungi spp. All micromycete species found in the Sea of Azov were also present in the Black Sea. The highest frequency of occurrence was noted for the species *Exophiala dermatitidis* (17.0%), *Cladosporium cladosporioides* (23.1%), and *Cladosporium sphaerospermum* (35.4%). The similarity (according to the Bray-Curtis coefficient) of the mycobiota of the seas in terms of quantitative indices of species richness was 37.8%, and 40.0% in terms of the species composition. In the Black Sea, the number of fungal species varied from 25 to 27 in the water layers, with the average abundance ranging from 16643 to 17867 CFU/L. In the Sea of Azov, the number of species varied from 5 (surface layer) to 9 (bottom layer), with the average abundance being in the range of 7100–7500 CFU/L (see Table 2). For the stations of both the Black Sea and the Sea of Azov, coefficients of statistically significant Spearman's correlations were calculated. They were determined by the combinations of 4 variables: sampling

depth and concentrations of NO_2^- , NO_3^- , Si ($\rho_{\max} = 0.503-0.513$). The cluster and non-metric multidimensional scaling (MDS ordination) in two dimensions, based on similarity coefficients for 4 significant factors at the level of $\rho_{\max} = 0.503$, divided the stations into 3 groups. Group I consisted of coastal stations of the Caucasian coast and adjacent open waters, Group II included coastal and seaward marine stations of the northern and central parts of the Black Sea. Group III included all stations of the Sea of Azov. The Bray-Curtis similarity coefficients for the quantitative indicators of the fungal complexes varied from 34.1% (groups I and III) to 52.0% (groups I and II), and for the species structure they varied from 38.7 (groups I and III; 5 common species and the Fungi sp. group) to 58.8% (groups I and II; 14 common species and the Fungi sp. group). Groups I and II are in the Black Sea, their similarity coefficients are greater than 50%, and the habitat conditions are similar. Consequently, the mycocomplexes of these groups are divided conditionally. The MDS analysis yielded a graphical representation of the fungal abundance and the values of the determinant variables in the groups. The dependence of the number of species and the fungal abundance in the mycocomplexes of the groups in the Black Sea and the Sea of Azov on the values of the determinant abiotic variables was established: direct proportionality for depth and NO_3^- and inverse proportionality for NO_2^- and Si. The values of the obtained correlation coefficients are not very high, which indicates that the structure of mycocomplexes was additionally affected by the factors that were not taken into account in our study.

The paper contains 3 Figures, 3 Tables, and 45 References.

Keywords: marine planktonic fungi, nitrite, nitrate, silicate, depth, *Alternaria*, *Aspergillus*, *Penicillium*

Funding: The work was carried out as a part of the state assignment for Papanin Institute for Biology of Inland Waters of the Russian Academy of Sciences (IBIW RAS) No. 121051100102-2 and the state assignment for A.O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS No. 121030300149-0.

Acknowledgments: We thank the expedition leader SRA Dr. N.V. Burdiyan and the deputy expedition leader D.Sc. Yu.V. Artamonov for the well-organized work of the team and providing the dataset Vod_91_DATA OUT obtained using the Sea-Bird 911 plus CTD probe with the functions of measuring thermohaline and hydrochemical parameters. We also express our gratitude to the ship's crew and colleagues from Marine Hydrophysical Institute of the Russian Academy of Sciences for the assistance in taking outboard samples.

For citation: Копытина НИ, Родионова НЮ, Бочарова ЕА. Effects of abiotic factors on the structure of fungal complexes in the pelagial of the Black and Azov Seas in summer 2019. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2023;62:109-128. doi: 10.17223/19988591/62/6

Введение

По состоянию на 15.07.2022 г. зарегистрировано 1 857 видов морских грибов, распределенных по семи отделам (Aphelidiomycota, Ascomycota, Basidiomycota, Blastocladiomycota, Chytridiomycota, Mucoromycota и Microsporidia), 22 классам, 88 отрядам, 226 семействам и 769 родам [1]. Перекрывание видового состава грибов в наземных и морских экосистемах подчеркивает отсутствие основного эволюционного понимания, необходимого для характеристики и определения морских грибов [2]. Из морской воды часто

выделяют представителей родов *Alternaria*, *Aspergillus*, *Trichoderma*, *Arthrinium*, *Cladosporium*, *Penicillium*, *Cystobasidium*, *Exophiala*, *Graphium*, *Lecanicillium*, *Purpureocillium*, *Acremonium*, *Coniothyrium*, *Simplicillium* и *Mucor* [3, 14].

Исследователи отмечают слабую изученность морских планктонных грибов (микопланктона) в прибрежных и открытых водах Мирового океана, а именно видовое разнообразие, горизонтальное, вертикальное и временное распределение, связь с биотическими и абиотическими факторами среды, роль в трофических цепях и круговороте веществ [5–7]. Грибы образуют значительное количество биомассы в морских экосистемах, а в прибрежных водах составляет значительную часть микробной биомассы и часто того же порядка, что и морские прокариоты [8, 9]. По данным разных авторов, в одном миллилитре морской воды присутствуют от 1 до 10^7 пропагул грибов (клетки, дающие начало новому организму: споры, клетки гиф) [5, 10–12]. Исследования микопланктона проводят классическими (культивирование грибов, подсчет грибных структур на фильтрах) [12–15] и генетическими методами [6, 10, 11, 16]. Культуральные методы позволяют выявить небольшую часть видового разнообразия, которое, как правило, ограничивается мицелиальными грибами и дрожжевыми формами из отделов Ascomycota и Basidiomycota [17]. Так, на первых этапах выделения грибов в пелагиали моря большую часть видового разнообразия составляли дрожжи из родов *Rhodotorula*, *Rhodospiridium*, *Metchnikowia*, *Torulopsis*, *Kluveromyces*, *Aureobasidium* и *Cryptococcus* [13, 17, 18].

Молекулярные методы выявили высокое разнообразие микобиоты в морских экосистемах, в том числе много неклассифицированных форм, что указывает на возможное присутствие неизвестного грибкового сообщества в пелагиали океанов [5]. Авторы отмечают доминирование филотипов микромицетов, относящихся к отделам Ascomycota, Basidiomycota и Chytridiomycota, в меньшем количестве Struptomycota и Mucoromycota [2, 5–7], но только половина известных морских видов грибов имеют общедоступный локус ДНК [9]. В прибрежных водах Гавайев из 46 видов, представителей отделов Basidiomycota и Ascomycota, преобладали Basidiomycota ($n = 42$), при этом большинство ($n = 27$) представляли новые филотипы, демонстрирующие менее 98% идентичности гена 18S рРНК с любой последовательностью в GenBank [10]. Существует мнение о том, что небольшое количество проб воды, взятое в открытом океане, при котором грибы выделяют методом культивирования, отрицательно сказывается на выявлении видового разнообразия [2].

Цель – провести сравнительный анализ видовой структуры комплексов морских грибов (микокомплексов) и количественного распределения грибов в пелагиали Чёрного и Азовского морей в зависимости от различных абиотических факторов.

Материалы и методики исследования

Для комплексных микологических и гидрохимических исследований отобраны 42 пробы воды на 14 станциях Чёрного моря и 20 проб на

10 станциях Азовского моря в течение экспедиционного рейса НИС «Профессор Водяницкий» (11.07.–3.08.2019 г., владелец Федеральное бюджетное учреждение науки ФИЦ «Институт биологии южных морей им. А.О. Ковалевского РАН», г. Севастополь) (рис. 1). Образцы воды взяты батометрами, входящими в комплект гидрологического комплекса «Sea-Bird's 911 plus STD», производство США.

В Чёрном море исследования проводили в слоях воды: поверхностном (1 м), термоклина (слой воды, в котором градиент температуры резко отличается от градиентов выше- и нижележащих слоев) и ниже термоклина. В Азовском море – в поверхностном (0,5 м) и придонном горизонтах воды (9–11 м).

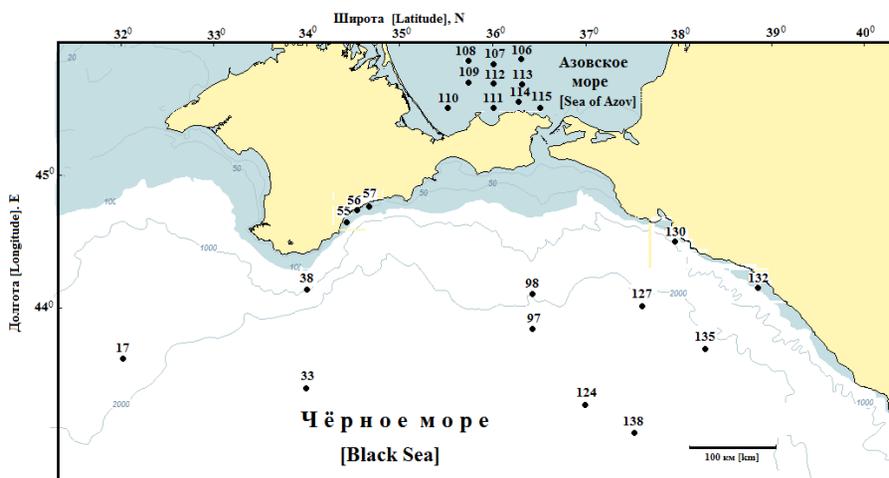


Рис. 1. Схема станций в Чёрном и Азовском морях
[Fig. 1. Scheme of stations in the Black and Azov Seas]

Грибы выделяли на среды: агар Чапека (производитель ООО «НПЦ «Биокомпас-С», г. Углич), агар Сабуро с глюкозой (производитель компания «Биотехновация», г. Электрогорск) по две повторности на каждой среде. Посев образцов воды делали в судовом микробиологическом боксе. Чашки Петри инкубировали в термостате при температуре 18–20 °С в течение 2–3 недель. Грибы идентифицировали по «морфолого-культуральным признакам», применяя работы [19–21] и др. Валидные названия и таксономическая принадлежность грибов соответствуют электронной международной базе данных Index Fungorum [22].

В микологии сообщество грибов, занимающих единое дискретное местообитание, называют микокомплексом. Экологический анализ данных включает: видовой состав, число видов, частоту встречаемости и количество колониеобразующих единиц (КОЕ/л).

Обработка данных проведена с использованием программы MS Excel и пакета статистических программ PRIMER® 5.2.8 (использовали функции Similarity, BIOENV, CLUSTER и MDS). Входным форматом пакета программ PRIMER® 5.2.8 служат матрицы типа пробы×таксоны [23].

Сходство видового состава комплексов грибов по морям, горизонтам воды, выделенным группам оценено по коэффициенту сходства Брэй-Кёртиса, который вычисляется по наличию или отсутствию организма, а численной структуры – на основе матрицы численности микромицетов (Similarity-анализ). BIOENV – результат сопоставления биотической (фиксированной, количество видов и численность грибов, КОЕ/л) и абиотической (вторичной, значения физических и химических параметров воды) матриц сходства для расчета наиболее высоких значений коэффициентов ранговой корреляции Спирмена (ρ_{\max}), которые определяют сочетание параметров воды, в наибольшей степени соответствующих изменению распределения численности и видового состава грибов. CLUSTER – графическая интерпретация кластерного анализа относительного сходства станций (по коэффициенту Брей-Кёртиса). MDS-ординация (Ordination of samples by Multi-Dimensional Scaling) – многомерное масштабирование, графическое представление степени сходства (различия) станций, определяется как расстояние между станциями в многомерном пространстве с последующим наложением их на двухмерное. Статистическая достоверность графического представления выражается показателем «Stress», высоким уровнем достоверности считаются значения в диапазоне от 0,05 до 0,2 [23, 24].

Параллельно учитывались физические и химические параметры воды: глубина, температура, pH, солёность, O_2 , NO_2^- , NO_3^- , NH_4^+ , N_{org} , PO_4^{3-} , P_{org} , Si.

Результаты исследования

Таксономическая структура. Исследованы пелагические экосистемы открытых районов Азовского и Чёрного морей, а также Чёрного моря у берегов Крыма и Кавказа в пределах экономической зоны Российской Федерации. Идентифицировано 35 видов грибов из 17 родов, 12 семейств, 11 порядков, 6 классов из отдела Ascomycota и группа неопределённых видов Fungi spp. В Чёрном море выделены 35 видов, преобладали представители родов *Aspergillus* (11) и *Penicillium* (4). В Азовском море – 8 видов из 5 родов, 4 семейств, 4 порядков, 3 классов и группа Fungi spp., доминировали представители рода *Cladosporium* (3). Все виды микромицетов, найденные в Азовском море, присутствовали и в Чёрном. Наибольшая частота встречаемости отмечена для видов *Exophiala dermatitidis* – 17,0%, *Cladosporium cladosporioides* – 23,1% и *Cladosporium sphaerospermum* – 35,4% (автор и год описания приведены в табл. 1). Сходство (коэффициент Брэй-Кёртиса) микобиоты морей по количественным показателям составляло 37,8%, по видовому составу – 40,0%.

Горизонтальная структура микокомплексов. В Чёрном море по слоям воды отмечены сходные показатели видового богатства грибов (табл. 2). Сходство структуры комплексов по горизонтам воды изменялось: по численной структуре от 46,7 (слои: термоклин и ниже термоклина) до 55,7% (слои: поверхностный и ниже термоклина); по видовой – от 66,7 (слои: поверхностный и термоклин) до 77,8% (слои: поверхностный и ниже

термоклина). В Азовском море также отмечено высокое сходство структуры комплексов грибов поверхностного и придонного горизонта воды, сходство по численной структуре – 65,4%; видовой – 71,4%.

Т а б л и ц а 1 [Table 1]

Таксономический состав и средняя численность (N_{cp} , КОЕ/л) микромицетов в Чёрном и Азовском морях по горизонтам воды
[Taxonomic composition and colony forming units number (N_m , CFU/L) of micromycetes in the Black and Sea of Azov by water horizons]

Море, слой воды [Sea, layer of water] Вид [Species]	Чёрное море [Black sea]			Азовское море [Sea of Azov]	
	Поверх- ность [Surface]	Термо- клин [Thermo- cline]	Ниже тер- моклина [Below the thermocline]	Поверх- ность [Surface]	Придон- ный [Bottom]
Среднее число колониеобразующих единиц (N_{cp} , КОЕ/л) [Average number of colony forming units (N_m , CFU/L)]					
<i>Acremonium alabamense</i> Morgan-Jones 1974	0	133	78	0	0
<i>Acrostalagmus albus</i> Preuss 1851	607	667	192	0	0
<i>Alternaria alternata</i> * <i>Al. chlamydospore</i> ≈ Mouch. 1973	285	67	154	0	0
<i>Alternaria tenuissima</i> (Kunze) Wiltshire 1933	142	0	308	0	0
<i>Aspergillus candidus</i> * Link 1809	71	67	1153	0	0
<i>A. carneus</i> * Blochwitz 1933	0	200	384	0	0
<i>A. flavus</i> * Link 1809	133	267	200	700	200
<i>A. fumigatus</i> * Fresen. 1863	321	333	76	0	0
<i>A. granulatus</i> ≈ Raper and Thom 1944	142	267	0	0	0
<i>A. nidulans</i> ≈(Eidam) G. Winter 1884	286	2333	3 230	0	0
<i>A. restrictus</i> * G. Sm. 1931	267	0	1 153	0	0
<i>Aspergillus</i> spp.	357	0	1 615	1 400	1 100
<i>A. sydowii</i> * (Bainier & Sar- tory) Thom & Church 1926	0	0	770	0	0
<i>A. ustus</i> * (Bainier) Thom and Church 1926	142	1333	0	0	0
<i>A. versicolor</i> * (Vuill.) Tirab. 1908	0	733	76	0	0
<i>Cadophora malorum</i> ≈(Kidd & Beaumont) W. Gams 2000	71	133	0	0	0
<i>Candida albicans</i> (C.P. Robin) Berkhout 1923	71	200	0	0	0
<i>Cephalosporium</i> <i>sphaerospermum</i> Penz. 1882	71	0	1538	0	0
<i>Cladophialophora carrionii</i> #(Trejos) de Hoog, Kwon- Chung & McGinnis 1995	71	67	0	0	0

Море, слой воды [Sea, layer of water] Вид [Species]	Чёрное море [Black sea]			Азовское море [Sea of Azov]	
	Поверх- ность [Surface]	Термо- клин [Thermo- cline]	Ниже тер- моклина [Below the thermocline]	Поверх- ность [Surface]	Придон- ный [Bottom]
<i>Cladosporium algarum</i> ≈ Cooke et Masee 1888	2 142	0	846	0	0
<i>C. cladosporioides</i> *	2 571	2 733	615	0	700
<i>C. herbarum</i> ≈ (Pers.) Link 1816	787	0	230	0	100
<i>Cladosporium</i> sp.	2 286	3 800	1 769	4 700	3 100
<i>Exophiala dermatitidis</i> ≈ (Kano) de Hoog 1977	6 500	267	692	200	300
<i>Fusarium solani</i> (Mart.) Sacc. 1881	214	0	0	0	0
<i>Lasionectopsis spinosa</i> ≈ (Negroni) Lechat & P.-A. Moreau 2019	0	67	0	0	300
<i>Penicillium citrinum</i> *Thom 1910	357	0	1000	0	0
<i>P. decumbens</i> ≈ Thom 1910	0	467	0	0	0
<i>P. paradoxum</i> (Fennell & Raper) Samson, Houbraken, Visagie & Frisvad 2014	0	400	0	0	0
<i>Penicillium</i> sp.	0	67	845	0	800
<i>Phialemonium atrogriseum</i> ≈ (Pan.) Dania García, Per- domo, Gené, Cano and Guarro 2013	500	0	153	0	0
<i>Phialophora</i> sp.	71	67	307	0	0
<i>Trichocladium asperum</i> ≈ Harz 1871	0	0	1538	0	0
<i>Trichophyton</i> <i>mentagrophytes</i> (C.P. Robin) Sabour. 1895	0	20	153	0	0
Fungi spp.	285	400	539	100	900
Число видов	26	25	27	5	9
Средняя численность гри- бов по слоям воды (мин – max), КОЕ·дм ⁻³	17867±4792 3000–53000	16643±4118 3000– 65000	17567±4767 2000– 69000	7100±2038 1000–20000	7500±1887 3000– 22000

Примечание. ± – стандартное отклонение; * – вид гриба с генетически доказанной способностью функционировать в морской среде; ≈ – вид гриба, известный из морских экосистем [1, 12, 25, 26].

[Note. ± – standard deviation (SD); * Terrestrial micromycete species with proven ability to function in the marine environment [Jones 2015]]; ≈ – a species of fungus known from marine ecosystems [1, 12, 25, 26].

Влияние абиотических факторов. По результатам гидрохимических анализов установлено, что содержание всех биогенных элементов в поверхностном деятельном слое вод Чёрного и Азовского морей находилось ниже существующих норм предельно допустимых концентраций (ПДК) для рыбохозяйственных водоемов [27].

По горизонтам воды для рассматриваемых абиотических факторов не были рассчитаны статистически значимые коэффициенты ранговой корреляции Спирмана (ρ_{\max}), которые оказывают ключевое влияние на развитие микобиоты.

По станциям морей сочетание значений четырёх переменных: глубина отбора проб, содержание NO_2^- , NO_3^- , Si – обусловило статистически значимые коэффициенты корреляции Спирмана ($\rho_{\max} = 0,503-0,513$) (табл. 2). Поэтому дальнейший анализ влияния абиотических факторов на структуру комплексов грибов включает только эти переменные. Невысокие коэффициенты корреляции свидетельствуют о воздействии на структуру микокомплексов факторов, не учтенных в нашем исследовании.

Т а б л и ц а 2 [Table 2]

Наиболее высокие значения коэффициента ранговой корреляции Спирмана (ρ_{\max}) для комбинаций из разного числа переменных
[Highest values of the Spearman rank correlation index (ρ_{\max}) for different combination of environmental variables]

Значение [Meaning] ρ_{\max}	Переменные [Variables]	Количество переменных [Number of variables]
0,513	Глубина [Depth], NO_2^-	2
0,512	Глубина [Depth], NO_2^- , NO_3^-	3
0,503	Глубина [Depth], NO_2^- , NO_3^- , Si	4

Кластерный и MDS-анализ станций, выполненные на основе коэффициентов сходства по 4 значимым факторам на уровне $\rho=0,503$, разделили станции на 3 группы. В группу I вошли прибрежные станции Кавказского побережья и прилегающих открытых вод (исключение ст. 135), в группу II – остальные станции северной и центральной части Чёрного моря, в группу III – все станции Азовского моря (рис. 2). Значения ведущих абиотических переменных и показателей видового богатства грибов для станций, объединенных в группы, представлены в табл. 3.

Средние показатели глубины, NO_2^- и Si различались по группам в 2–4,7 раза. Сходство микокомплексов по численной структуре изменялось от 34,1 (группы I и III) до 52,0% (I и II), по видовой структуре – от 38,7 (I и III; 5 общих видов и группа Fungi sp.) до 58,8% (группы I и II; 14 общих видов и группа Fungi sp.). Группы I и II находятся в Чёрном море, значения коэффициентов сходства групп по численной и видовой структуре больше 50%. Следовательно, микокомплексы этих групп разделены условно, что подтверждают значения средних абиотических параметров, показателей видового богатства микобиоты (см. табл. 3), а также MDS-анализ с графическим изображением значений рассматриваемых переменных (рис. 3). В период исследования наблюдали интенсивное перемешивание вод: скорость основного черноморского течения (ОЧТ) по вертикали изменялась от 30 до 60 м/с, а в западной центральной и восточной частях региона южнее ОЧТ отмечали

три крупномасштабные циклонические меандры [28], поэтому значения физических и химических параметров воды были близкими в разных районах Чёрного моря.

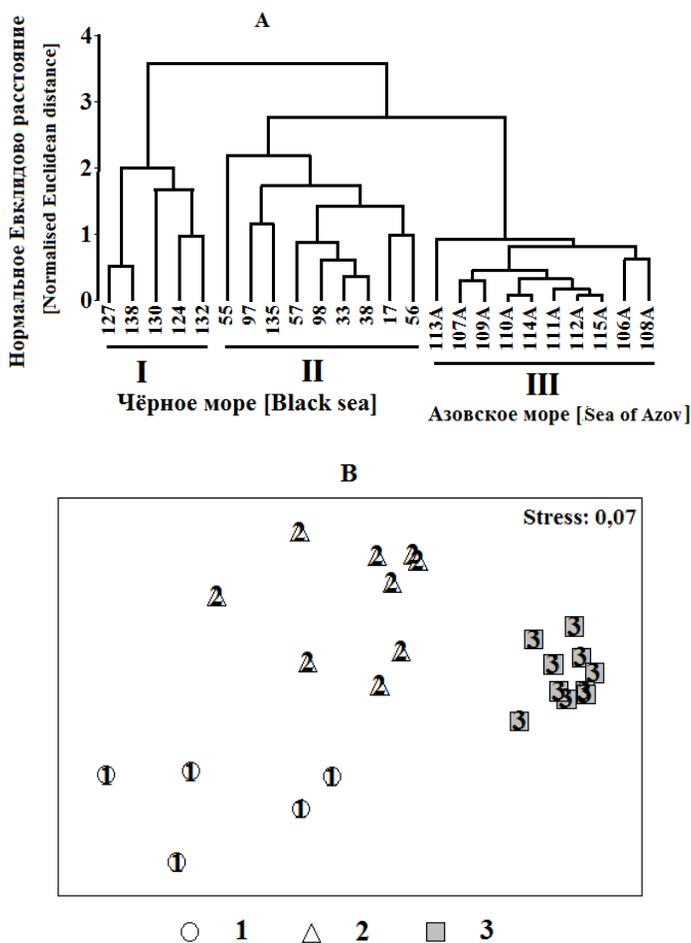


Рис. 2. Дендрограмма группирования (А) и неметрическое многомерное масштабирование в двух измерениях (МДС-ординация) (В) станций Чёрного и Азовского морей на основе относительного сходства по 4 ведущим абиотическим параметрам (глубина отбора проб, содержание NO_2^- , NO_3^- , Si), обуславливающих количественное распределение грибов в пелагиали морей ($\rho = 0,503$).

Примечание. Группа I – станции № 124, 127, 130, 132, 138 (Чёрное море);
группа II – станции № 17, 33, 38, 55–57, 97, 98, 135 (Чёрное море);
группа III – станции № 106А–115А (Азовское море)

[Fig. 2. Dendrogram of grouping (A) and non-metric multidimensional scaling (MDS ordination) in two dimensions (B) of the stations in the Black and Azov Seas based on relative similarity for the four determinant abiotic parameters (sampling depth and concentrations of NO_2^- , NO_3^- , Si) determining the quantitative distribution of fungi in the pelagial of the seas ($\rho = 0.503$).

[Note: Group I – stations № 17, 33, 38, 55–57, 98, (Black Sea); Group II – stations № 97, 127, 130, 132, 135, 138 (Black Sea); Group III – stations № 106A – 115A (Sea of Azov)]

Таблица 3 [Table 3]

Средние значения ведущих абиотических параметров и показателей видового богатства грибов для выделенных групп станций (среднее ± стандартное отклонение (медиана; минимум – максимум))
[Average values of key abiotic parameters, species richness and abundance indicts of fungi from distinguished groups of stations (mean ± standard deviation, (median; minimum – maximum))]

Море, группа [Sea, group]	Чёрное море [Black sea]		Азовское море [Sea of Azov]
	I (ст. 124, 127, 130, 132, 138)	II (ст. 17, 33, 38, 55, 56, 57, 97, 98, 135)	III (106A-115A)
Глубина [Depth], m	14,9±3,1 (15,3; 1,0–40,0)	15,01±3,9 (15,3; 1,0–41,0)	5,1±4,3 (4,0; 1,0–11,0)
NO ₂ ⁻ , mcg/L	0,67±0,20 (0,70; 0,40–0,90)	0,23±0,17 (0,17; 0,05–0,50)	1,35±0,34 (1,33; 0,85–1,85)
NO ₃ ⁻ , mcg/L	2,03±0,53 (1,80; 1,60–2,90)	1,65±1,25 (1,37; 0,43–4,12)	1,62±1,28 (1,40; 0,25–3,70)
Si, mcg/L	112,33±38,57 (95,00; 69,00–156,67)	140,89±34,25 (142,00; 75,00–185,33)	661,65±208,75 (623,00; 335,00–949,50)
Среднее количество видов грибов на станциях [Mean number of species fungi at stations]	8±2 (8; 6–12)	8±2 (9; 4–13)	3±1 (3; 2–5)
Количество видов грибов в группах [Number of species fungi in groups]	22	29	9
Численность грибов в группах, КОЕ/л [The number of fungi in groups (N _m , CFU/L)]	21134±8798 (21333; 10334–34667)	16481±14343 (11000; 3333–47000)	7300±5633 (5000; 2500–21000)

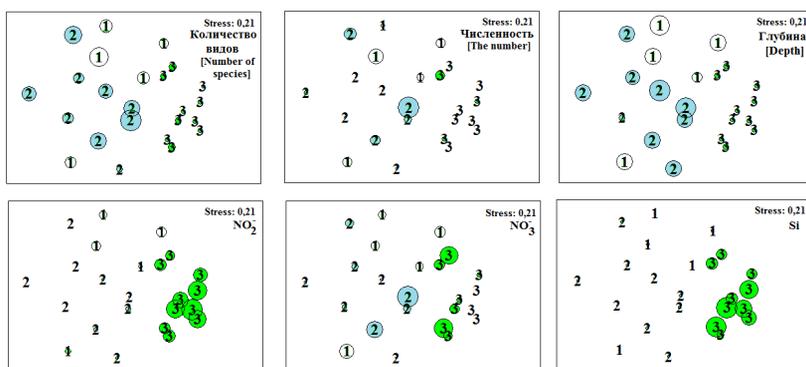


Рис. 3. Неметрическое многомерное масштабирование в двух измерениях (MDS-ординация) численности грибов и концентраций ведущих абиотических переменных в группах станций I–III.

Примечание. 1 – группа станций I; 2 – группа станций II; 3 – группа станций III
[Fig. 3. Non-metric multidimensional scaling (MDS ordination) in two dimensions of the fungal abundance and levels of the most influential abiotic variables in station groups I-III]
[Note. 1 – group of stations I; 2 – group of stations II; 3 – group of stations III]

Обсуждение

Список видов грибов, выделенных в пелагиали Чёрного и Азовского морей представлен широко распространенными терригенными видами грибов, которые относятся к факультативно-морским. Однако многочисленные исследования показывают, что разделение грибов на группы облигатно- и факультативно-морских организмов – формально. В наших исследованиях 22 вида микромицетов (62,68%) ранее были обнаружены в море [1, 12, 25, 26], из них 11 (31,42%) с генетически доказанной способностью функционировать в морской среде [25] (см. табл. 1). Идентифицированные виды микромицетов и представители выделенных родов, известны в Чёрном море: в секторе полуострова Крым, северо-западной части, прибрежных районах Румынии, [12, 29–31], в районе г. Геленджика [32], открытом море [18], исключение – род *Exophiala*. Следовательно, видовой состав грибов, установленный в нашем исследовании, характерен и для других районов моря. Вид *E. dermatitidis* ранее неоднократно выделяли из морских экосистем, он указан в списке морских видов в монографии E.B. Gareth Jones et al. «Classification of marine Ascomycota, Basidiomycota, Blastocladiomycota and Chytridiomycota» [25].

Микобиота Азовского моря эпизодично была исследована Е.А. Кузнецовым, из воды, грунта и прибрежно-водных растений выявлены облигатно-морские представители классов Labyrinthulea (отдел Bigyra), Chytridiomycetes (Chytridiomycota), а также 9 видов из класса Peronosporae (Oomycota), паразитирующих на зелёных нитчатых и диатомовых водорослях, всего 29 видов [33]. В Азовском море мы впервые обнаружили *Aspergillus flavus*, *Cladosporium cladosporioides*, *C. herbarum*, *Exophiala dermatitidis*, *Lasionectopsis spinosa*, эти виды отмечены для пресных и солёных водоемов Понто-Каспийского бассейна [34–36].

Разнообразие и распространение биоты определяют физико-химические свойства конкретной морской экосистемы [37]. Исследования микопланктона, выполненные молекулярными методами, показали, что видовое богатство грибов зависит от температуры воды, инсоляции, солёности, pH, концентрации кислорода, органического и неорганического углерода, неорганических форм азота, фосфора, SiO₄, химического потребления кислорода (ХПК), стока речных вод, близости берега [6, 11, 16, 38], глубины, морских течений и апвеллинга [39]. Температура, pH и нитраты считаются основными факторами, так как установлено их влияние на формирование сообществ микопланктона независимо от места отбора проб [6, 11, 16, 38]. Также выявлено, что механизмы, регулирующие разнообразие микопланктона, могут различаться в прибрежных и открытых водах океана [10]. Из биотических факторов отмечают биомассу фитопланктона, преимущественно диатомовых водорослей, концентрацию хлорофилла-а [11, 38, 39].

В многочисленных работах доказано, что почвенные микромицеты сохраняют жизнеспособность в воде разной солёности и температуры от 8 недель до года [40–43]. В наших исследованиях солёность изменялась от

14,24 до 18,96‰ (17,88±1,23), температура – от 10,14 до 26,59 °С (16,90±5,95), содержание всех биогенных элементов находилось ниже существующих норм ПДК, следовательно, экологическая ситуация не относится к экстремальной.

Установив влияние глубины отбора проб, концентраций NO_2^- , NO_3^- , Si на структуру комплексов микобиоты в исследуемых районах, мы пришли к выводу, что наши данные согласуются с результатами, полученными другими авторами. Глубина – это комплекс взаимосвязанных условий среды, например, с увеличением глубины уменьшаются температура, концентрация O_2 , прозрачность, увеличиваются плотность воды, солёность, поглощение и рассеивание света, поэтому глубина влияет на структуру микокомплексов, а также видовое разнообразие всех организмов.

Грибы используют азот из органических соединений (аминокислоты, белки, пептоны, пептиды), а также соли аммония, аммиак, нитраты, нитриты и атмосферный азот. Большинство грибов используют нитраты, нитриты или азотнокислый аммоний [44, 45]. В Григорьевском лимане и авандельте р. Дунай (северо-западная часть Чёрного моря) установлена прямая пропорциональная зависимость численности пропагул грибов от концентрации NO_3^- и NO_2^- [14]. В Бохайском море найдена прямая зависимость количества оперативно таксономических единиц (ОТЕ или OTU на английском языке) и их численности от концентраций общего и растворимого фосфора, неорганических форм азота и Si, которые также являются ключевыми питательными веществами для роста фитопланктона [7]. В нашем случае получена прямая пропорциональная зависимость количества видов и численности грибов от глубины и NO_3^- , обратная – от NO_2^- и Si.

В Азовском море в период отбора проб наблюдали цветение диатомовых водорослей родов *Skeletonema*, *Cylindrotheca*, *Rhizosoleniineae* и низкую прозрачность воды (до 2,0 м).

Заключение

В микопланктоне морей идентифицировано 35 видов микромицетов: в Чёрном море – 35, преобладали представители родов *Aspergillus* (11) и *Penicillium* (4); в Азовском – 8 видов грибов, доминировали представители рода *Cladosporium* (3). Впервые для Чёрного моря указан вид *Exophiala dermatitidis*. В Азовском море все виды выделены впервые. Условия среды обитания для развития микобиоты были наиболее благоприятны в Чёрном море, об этом свидетельствуют показатели видового богатства грибов. В Чёрном море по горизонтам воды сходство структуры микокомплексов изменялось: по численной структуре от 46,7 до 55,7%; по видовой – от 66,7 до 77,8%. Видовой состав грибов, установленный в нашем исследовании, характерен и для других районов моря. В Азовском море сходство структуры комплексов грибов поверхностного и придонного горизонта воды по численной структуре – 65,4%; видовой – 71,4%. Наиболее выраженное

влияние на структуру микокомплексов Чёрного и Азовского морей оказывало сочетание четырёх абиотических переменных: глубина отбора проб, содержание NO_2^- , NO_3^- , Si (коэффициент корреляции Спирмена $\rho_{\text{max}} = 0,503$). Получена прямая зависимость количества видов и численности грибов от глубины и NO_3^- , обратная – от NO_2^- и Si. Кластерный и MDS-анализ станций, выполненные на основе коэффициентов сходства по 4 значимым факторам на уровне $\rho = 0,503$, разделили станции на 3 группы. В группу I вошли прибрежные станции Кавказского побережья и прилегающих открытых вод (исключение ст. 135), в группу II – остальные станции северной и центральной части Чёрного моря, в группу III – все станции Азовского моря. Выявлено, что микокомплексы групп Чёрного моря разделены условно, это подтверждают значения средних абиотических параметров и показателей видового богатства микобиоты.

Список источников

1. About Marine Fungi. URL: <https://marinefungi.org/> (accessed: 09.01.2023).
2. Brandon T.H., Vonnahme T.R., Peng X., Jones E.B. G., Heuzé C. Global diversity and geography of planktonic marine fungi // *Botanica Marina*. 2019. Vol. 63, № 2. PP. 121–139. doi: [10.1515/bot-2018-0113](https://doi.org/10.1515/bot-2018-0113)
3. Vera J., Gutiérrez M.H., Palfner G., Pantoja S. Diversity of culturable filamentous Ascomycetes in the eastern South Pacific Ocean off Chile // *World Journal of Microbiology & Biotechnology*. 2017. Vol. 33, № 8. P. 157. doi: [10.1007/s11274-017-2321-7](https://doi.org/10.1007/s11274-017-2321-7)
4. Pham T.T., Dinh K.V., Nguyen V.D. Biodiversity and enzyme activity of marine fungi with 28 new records from the tropical coastal ecosystems in Vietnam // *Mycobiology*. 2021. Vol. 49, № 6. PP. 559–581. doi: [10.1080/12298093.2021.2008103](https://doi.org/10.1080/12298093.2021.2008103)
5. Wang X., Singh P., Gao Z., Zhang X., Johnson Z.I., Wang G. Distribution and diversity of planktonic fungi in the west Pacific warm pool // *PLoS One*. 2014. Vol. 9, № 7. P. e101523. doi: [10.1371/journal.pone.0101523](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0101523)
6. Taylor J.D., Cunliffe M. Multi-year assessment of coastal planktonic fungi reveals environmental drivers of diversity and abundance // *The ISME Journal*. 2016. Vol. 10, № 9. PP. 2118–2128. doi: [10.1038/ismej.2016.24](https://doi.org/10.1038/ismej.2016.24)
7. Wang Y., Sen B., He Y., Xie N., Wang G. Spatiotemporal distribution and assemblages of planktonic fungi in the coastal waters of the Bohai sea // *Frontiers in Microbiology*. 2018. Vol. 9. P. 584. doi: [10.3389/fmicb.2018.00584](https://doi.org/10.3389/fmicb.2018.00584)
8. Gutiérrez M.H., Pantoja S., Tejos E., Quiñones R.A. The role of fungi in processing marine organic matter in the upwelling ecosystem off Chile // *Marine Biology*. 2010. Vol. 158, № 1. PP. 205–219. doi: [10.1007/s00227-010-1552-z](https://doi.org/10.1007/s00227-010-1552-z)
9. Hassett B.T., Borrego E.J., Vonnahme T.R., Rämä T., Kolomiets M.V., Gradinger R. Arctic marine fungi: biomass, functional genes, and putative ecological roles // *The ISME Journal*. 2019. Vol. 13. PP. 1484–1496. doi: [10.1038/s41396-019-0368-1](https://doi.org/10.1038/s41396-019-0368-1)
10. Gao Z., Johnson Z.I., Wang G. Molecular characterization of the spatial diversity and novel lineages of mycoplankton in Hawaiian coastal waters // *The ISME Journal*. 2010. Vol. 4, № 1. PP. 111–120. doi: [10.1038/ismej.2009.87](https://doi.org/10.1038/ismej.2009.87)
11. Wang Y., Sen K., He Y., Xie Y., Wang G. Impact of environmental gradients on the abundance and diversity of planktonic fungi across coastal habitats of contrasting trophic status // *Science of the Total Environment*. 2019. Vol. 683. PP. 822–833. doi: [10.1016/j.scitotenv.2019.05.204](https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.05.204)
12. Копытина Н.И. Микобиота пелагиали Одесского региона северо-западной части Чёрного моря // *Вестник Томского государственного университета. Биология*. 2020. № 52. С. 140–163. doi: [10.17223/19988591/52/8](https://doi.org/10.17223/19988591/52/8)

13. Крисс А.Е. Морская микробиология (глубоководная). М. : Изд-во АН СССР, 1959. 455 с.
14. Копытина Н.И. Абиотические условия распределения спорангий высших морских грибов в разных водных массах северо-западной части Черного моря // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа. 2007. № 15. С. 459–464.
15. Копытина Н.И., Тарасюк И.В. Водные грибы пелагиали авандельты реки Дунай // Микробиология і біотехнологія. 2010. № 1. С. 37–43.
16. Banos S., Gysi D.M., Richter-Heitmann T., Glöckner F.O., Boersma M., Wiltshire K.H., Gerdtts G., Wichels A., Reich M. Seasonal dynamics of pelagic mycoplanktonic communities: interplay of taxon abundance, temporal occurrence, and biotic interactions // *Frontiers in microbiology*. 2020. Vol. 11. P. 1305. doi: [10.3389/fmicb.2020.01305](https://doi.org/10.3389/fmicb.2020.01305)
17. Sen K., Sen B., Wang G. Diversity, abundance, and ecological roles of planktonic fungi in marine environments // *Journal of fungi* (Basel, Switzerland). 2022. Vol. 8, № 5. P. 491. doi: [10.3390/jof8050491](https://doi.org/10.3390/jof8050491)
18. Meyers S.P., Ahearn D.G., Roth F.J. Mycological investigations of the Black Sea // *Bulletin of Marine Science*. 1967. Vol. 17, № 3. PP. 576–596.
19. Билай В.И., Коваль Э.З. Аспергиллы : Определитель. Киев : Наукова думка, 1988. 202 с.
20. *Clinical fungi atlas of clinical fungi* / ed. by G.S. De Hoog, J. Guarro, J. Gené, M.J. Figueras. Utrecht : CBS; Spain : Reus, 2000. 1126 p.
21. Refai M., Abo H. El-Yazid, Tawakkol W. Monograph on the genus *Penicillium*. 2015. 157 p.
22. Index Fungorum. URL: <http://www.indexfungorum.org/names/Names.asp> (accessed: 01.10.-09.02.2023).
23. Clarke K.R., Gorley R.N., Somerfield P.J., Warwick R.M. Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation. 3rd ed. PRIMER-E : Plymouth, 2014. 262 p.
24. Петров А.Н., Неврова Е.Л., Малахова Л.В. Многомерный анализ распределения бентосных диатомовых (*Bacillariophyta*) в поле градиентов абиотических факторов в Севастопольской бухте (Чёрное море, Крым) // *Морской экологический журнал*. 2005. Т. 4, № 3. С. 65–77.
25. Jones E.B.G., Suetrong S., Sakayaroj J., Bahkali A.H., Abdel-Wahab M.A., Boekhout T., Pang K.-L. Classification of marine Ascomycota, Basidiomycota, Blastocladiomycota and Chytridiomycota // *Fungal Diversity*. 2015. Vol. 73. PP. 1–72. doi: [10.1007/s13225-015-0339-42](https://doi.org/10.1007/s13225-015-0339-42)
26. Копытина Н.И., Бочарова Е.А. Fouling communities of microscopic fungi on various substrates of the Black Sea // *Biosystems Diversity*. 2022. Vol. 29, № 4. PP. 345–353. doi: [10.15421/012144](https://doi.org/10.15421/012144)
27. Приказ Минсельхоза России от 13 декабря 2016 г. № 552 «Об утверждении нормативов качества воды водных объектов рыбохозяйственного значения, в том числе нормативов предельно допустимых концентраций вредных веществ в водах водных объектов рыбохозяйственного значения» (с изменениями на 10.03.2020).
28. Федирко А.В., Артамонов Ю.В., Скрипалева Е.А., Никольский Н.В. Пространственные особенности гидрологической структуры вод северной части Черного моря по данным измерений в 108-м рейсе НИС «Профессор Водяницкий» // *Моря России: исследования береговой и шельфовой зон : тезисы докладов Всероссийской научной конференции (XXVIII Береговая конференция)*. Севастополь, 2020. С. 192–194.
29. Артемчук Н.Я. Микофлора морей СССР. М. : Наука, 1981. 190 с.
30. Áras M., Hulea A. *Mycromyceta* // *Analele universitatii “Ovidius” Constanta. Seria Biologie–Ecologie*. 1998. Vol. 2. PP. 7–9.
31. Копытина Н.И., Дудка И.А. Таксономическое разнообразие микобиоты прибрежных вод Крыма (Чёрное море) // *Морской биологический журнал*. 2016. Т. 1, № 2. С. 27–38. doi: [10.21072/mbj.2016.01.2.03](https://doi.org/10.21072/mbj.2016.01.2.03)

32. Бубнова Е.Н. Грибы прибрежной зоны Чёрного моря в районе Голубой бухты (восточное побережье, окрестности г. Геленджика) // Микология и фитопатология. 2014. Т. 48, вып. 1. С. 20–30.
33. Кузнецов Е.А. Грибы Азовского моря // Проблемы литодинамики и экосистем Азовского моря и Керченского пролива : тезисы докладов международной научно-практической конференции / под ред. Г.Г. Матишова. Ростов н/Д, 2004. С. 47–49.
34. Семёнова Т.А. Микобиота водоемов среднего Поволжья : дис. ... канд. биол. наук. М. : Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, 1994. 145 с.
35. Ghorbani-Choboghlo H., Khosravi A.R., Sharifzadeh A., Taghavi M., Darvishi S., Ashrafi Tamami I., Erfanmanesh A. Gastrointestinal microflora of captured stellate sturgeon (*Acipenser stellatus*, Pallas, 1771) from Southeast Caspian Sea, Iran // Iranian Journal of Fisheries Sciences. 2014. Vol. 13, № 2. PP. 319–329. doi: [10.22092/IJFS.2018.114359](https://doi.org/10.22092/IJFS.2018.114359)
36. Копытина Н.И. Водные микроскопические грибы Понто-Каспийского бассейна (чек-лист, синонимика) / под ред. Л.И. Рябушко. Воронеж : Ковчег, 2018. 292 с. doi: [10.21072/978-5-6042082-0-5](https://doi.org/10.21072/978-5-6042082-0-5)
37. Mitchell J.I., Zuccaro A. Sequences, the environment and fungi // Mycologist. 2006. Vol. 20, № 2. PP. 62–74. doi: [10.1016/j.mycol.2005.11.004](https://doi.org/10.1016/j.mycol.2005.11.004)
38. Duan Y., Xie N., Song Z., Ward C.S., Yung C.-M., Hunt D.E., Johnson Z.I., Wang G. A High-resolution time series reveals distinct seasonal patterns of planktonic fungi at a temperate coastal ocean site (Beaufort, North Carolina, USA) // Applied and Environmental Microbiology. 2018. Vol. 84, № 21. PP. e00967–18. doi: [10.1128/AEM.00967-18](https://doi.org/10.1128/AEM.00967-18)
39. Priest T., Fuchs B., Amann R., Reich M. Diversity and biomass dynamics of unicellular marine fungi during a spring phytoplankton bloom // Environmental Microbiology. 2021. Vol. 23, № 1. PP. 448–463. doi: [10.1111/1462-2920.15331](https://doi.org/10.1111/1462-2920.15331)
40. Алтон Л.В. Выживаемость некоторых видов рода *Fusarium* в морской и речной воде // Микология и фитопатология. 1985. Т. 19, вып. 3. С. 193–199.
41. Алтон Л.В. Жизнеспособность различных культур микроскопических грибов дерново-подзолистой почвы при различных температурах морской и речной воды // Микробиология. 1983. Т. 52, № 3. С. 482–486.
42. Kis-Papo T., Oren A., Wasser S.P., Nevo E. Survival of filamentous fungi in hypersaline Dead Sea water // Microbial Ecology. 2003 Vol. 45, № 2. PP. 183–190. doi: [10.1007/s00248-002-3006-8](https://doi.org/10.1007/s00248-002-3006-8)
43. El-Meleigy M.A., Hoseiny E.N., Ahmed S.A., Al-Hoseiny A.M. Isolation, identification, morphogenesis and ultrastructure // Journal of Applied Sciences in Environmental Sanitation. 2010. Vol. 5, № 2. PP. 201–212.
44. Беккер З.Э. Физиология и биохимия грибов. М. : Изд-во Моск. ун-та, 1988. 230 с.
45. Wegley L., Edwards R., Rodriguez-Brito B., Liu H., Rohwer F. Metagenomic analysis of the microbial community associated with the coral *Porites astreoides* // Environmental Microbiology. 2007. Vol. 9, № 11. PP. 2707–2719. doi: [10.1111/j.1462-2920.2007.01383.x](https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2007.01383.x)

References

1. About Marine Fungi. [Electronic resource]. Available at: <https://marinefungi.org/> (accessed 09.01.2023)
2. Brandon T.H., Vonnahme T.R., Peng X., Jones E.B. G., Heuzé C. Global diversity and geography of planktonic marine fungi. *Botanica Marina*. 2019; 63(2): 121-139. doi: [10.1515/bot-2018-0113](https://doi.org/10.1515/bot-2018-0113)
3. Vera J, Gutiérrez MH, Palfner G, Pantoja S. Diversity of culturable filamentous Ascomycetes in the eastern South Pacific Ocean off Chile. *World Journal Microbiol Biotechnol*. 2017;33(8):157. doi: [10.1007/s11274-017-2321-7](https://doi.org/10.1007/s11274-017-2321-7)
4. Pham TT, Dinh KV, Nguyen VD. Biodiversity and Enzyme Activity of Marine Fungi with 28 New Records from the Tropical Coastal Ecosystems in Vietnam. *Mycobiology*. 2021;49(6):559-581. doi: [10.1080/12298093.2021.2008103](https://doi.org/10.1080/12298093.2021.2008103)

5. Wang X, Singh P, Gao Z, Zhang X, Johnson ZI, Wang G. Distribution and diversity of planktonic fungi in the West Pacific Warm Pool. *PLoS One*. 2014;9(7):e101523. doi: [10.1371/journal.pone.0101523](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0101523)
6. Taylor JD, Cunliffe M. Multi-year assessment of coastal planktonic fungi reveals environmental drivers of diversity and abundance. *The ISME Journal*. 2016;10(9):2118-2128. doi: [10.1038/ismej.2016.24](https://doi.org/10.1038/ismej.2016.24)
7. Wang Y, Sen B, He Y, Xie N, Wang G. Spatiotemporal Distribution and Assemblages of Planktonic Fungi in the Coastal Waters of the Bohai Sea. *Frontiers in Microbiology*. 2018;9:584. doi: [10.3389/fmicb.2018.00584](https://doi.org/10.3389/fmicb.2018.00584)
8. Gutiérrez MH, Pantoja S, Tejos E, Quiñones RA. The role of fungi in processing marine organic matter in the upwelling ecosystem off Chile. *Marine Biology*. 2010;158 (1): 205-219. doi: [10.1007/s00227-010-1552-z](https://doi.org/10.1007/s00227-010-1552-z)
9. Hassett B.T., Borrego E.J., Vonnahme T.R., Rämä T., Kolomiets M.V., Gradinger R. Arctic marine fungi: biomass, functional genes, and putative ecological roles. *The ISME Journal*. 2019;13:1484–1496. doi: [10.1038/s41396-019-0368-1](https://doi.org/10.1038/s41396-019-0368-1)
10. Gao Z, Johnson ZI, Wang G. Molecular characterization of the spatial diversity and novel lineages of mycoplankton in Hawaiian coastal waters. *The ISME Journal*. 2010;4(1):111-120. doi: [10.1038/ismej.2009.87](https://doi.org/10.1038/ismej.2009.87)
11. Wang Y, Sen K, He Y, Xie Y, Wang G. Impact of environmental gradients on the abundance and diversity of planktonic fungi across coastal habitats of contrasting trophic status. *Science of the Total Environment*. 2019;683:822-833. doi: [10.1016/j.scitotenv.2019.05.204](https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.05.204)
12. Kopytina NI. Mycobiota of the pelagic zone of Odessa region in the northwestern Black Sea. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2020;52:14-163. In Russian, English summary. doi: [10.17223/19988591/52/8](https://doi.org/10.17223/19988591/52/8)
13. Kriss AE. Morskaya mikrobiologiya (glubokovodnaya) [Marine Microbiology (deep-sea)]. Moscow: Izdatel'stvo AN USSR; 1959. 455 p. In Russian.
14. Kopytina NI. Abioticheskie usloviya raspredeleniya propagul vysshikh morskikh gribov v raznykh vodnykh massakh severo-zapadnoy chasti Chernogo morya [Abiotic conditions of distribution of propagules of higher marine fungi in different water masses of the northwestern part of the Black Sea]. *Ekologicheskaya bezopasnost' pribrezhnoy i shel'fovoy zon i kompleksnoe ispol'zovanie resursov shel'fa*. 2007;15:459-464. In Russian.
15. Kopytina NI, Tarasyuk IV. Vodnye griby pelagiali avandel'ty reki Dunay [Aquatic fungi pelagiales avandelts of the Danube river]. *Mikrobiologiya i biotekhnologiya*. 2010;1:37-43. In Russian.
16. Banos S., Gysi DM, Richter-Heitmann T, Glöckner FO, Boersma M, Wiltshire KH, Gerdt G, Wichels A, Reich M. Seasonal Dynamics of Pelagic Mycoplanktonic Communities: Interplay of Taxon Abundance, Temporal Occurrence, and Biotic Interactions. *Frontiers in microbiology*. 2020;11:1305. doi: [10.3389/fmicb.2020.01305](https://doi.org/10.3389/fmicb.2020.01305)
17. Sen K, Sen B, Wang G. Diversity, Abundance, and Ecological Roles of Planktonic Fungi in Marine Environments. *Journal of fungi (Basel, Switzerland)*. 2022;8(5):491. doi: [10.3390/jof8050491](https://doi.org/10.3390/jof8050491)
18. Meyers SP, Ahearn DG, Roth FJ. Mycological investigations of the Black Sea. *Bulletin of Marine Science*. 1967;17(3):576-596.
19. Bilay VI, Koval' EZ. Aspergilly : Opredelitel' [Aspergillus : The Determinant]. Kyiv: Naukova dumka; 1988. 202 p. In Russian.
20. Clinical fungi Atlas of clinical fungi / De Hoog GS, Guarro J, Gené J, Figueras MJ editors. Utrecht: CBS; Spain: Reus; 2000. 1126 p.
21. Refai M, Abo H El-Yazid, Tawakkol W. Monograph On The genus Penicillium. 2015. 157 p.
22. Index Fungorum. [Electronic resource]. Available at: <http://www.indexfungorum.org/names/Names.asp> (accessed 01.10.-09.02.2023)

23. Clarke KR, Gorley RN, Somerfield PJ, Warwick RM. Change In Marine Communities: An Approach to Statistical Analysis and Interpretation, 3rd edition PRIMER-E : Plymouth; 2014. 262 p.
24. Petrov AN, Nevrova EL, Malakhova LV. Mnogomernyy analiz raspredeleniya bentosnykh diatomovykh (Bacillariophyta) v pole gradientov abioticheskikh faktorov v Sevastopol'skoy bukhte (Chernoe more, Krym) [Multivariate analysis of benthic diatoms distribution across the multidimensional space of the environmental factors gradient in Sevastopol Bay (the Black Sea, Crimea)]. *Marine ecological journal*. 2005;4(3):65-77. In Russian.
25. Jones EBG, Suetrong S, Sakayaroj J, Bahkali AH, Abdel-Wahab MA, Boekhout T, Pang K-L. Classification of marine Ascomycota, Basidiomycota, Blastocladiomycota and Chytridiomycota. *Fungal Diversity*. 2015;73:1-72. doi: [10.1007/s13225-015-0339-4](https://doi.org/10.1007/s13225-015-0339-4)
26. Kopytina NI, Bocharova EA. Fouling communities of microscopic fungi on various substrates of the Black Sea. *Biosystems Diversity*. 2022;29(4): 345-353. doi: [10.15421/012144](https://doi.org/10.15421/012144)
27. Prikaz Minsel'khoza Rossii ot 13 dekabrya 2016 g. № 552 "Ob utverzhdenii normativov kachestva vody vodnykh ob"ektov rybokhozyaystvennogo znacheniya, v tom chisle normativov predel'no dopustimyykh kontsentratsiy vrednykh veshchestv v vodakh vodnykh ob"ektov rybokhozyaystvennogo znacheniya" (s izmeneniyami na 10.03.2020) [Order of the Ministry of Agriculture of the Russian Federation No. 552 dated December 13, 2016 "On Approval of water Quality Standards for water bodies of Fishery Significance, including standards for maximum permissible concentrations of harmful substances in the waters of water bodies of fishery significance" (as amended on 03/10/2020)]. In Russian.
28. Fedirko AV, Artamonov YuV, Skripaleva EA, Nikol'skiy NV. Prostranstvennyye osobennosti gidrologicheskoy struktury vod severnoy chasti chernogo morya po dannym izmereniy v 108-m reyse NIS "Professor Vodyanitskiy" V knige: *Morya Rossii: issledovaniya beregovoy i shel'fovoy zon*. Tezisy dokladov Vserossiyskoy nauchnoy konferentsii (XXVIII beregovaya konferentsiya). Sevastopol'2020. pp. 192-194. In Russian.
29. Artemchuk NYa. Mikoflora morey SSSR [Mycoflora of the seas of the USSR]. Moscow : Nauka Publ.; 1981. 190 p. In Russian.
30. Âpas M, Hulea A. Mycomyceta. *Analele Universitatii "Ovidius" Constanta – Seria Biologie – Ecologie*. 1998;2:7-9.
31. Kopytina NI, Dudka IA. The taxonomic diversity of mycobiota in the coastal waters of Crimea (the Black Sea). *Marine Biological Journal*. 2016;1(2):27-38. doi: [10.21072/mbj.2016.01.2.03](https://doi.org/10.21072/mbj.2016.01.2.03). In Russian.
32. Bubnova EN. Griby pribrezhnoy zony Chernogo morya v rayone Goluboy bukhty (vostochnoe poberezh'e, okrestnosti g. Gelendzhika) [Fungi of Blue Bay (Black sea, eastern coast near town Gelendzhik)]. *Mikologiya i fitopatologiya*. 2014;48(1):20-30. In Russian.
33. Kuznetsov EA. Griby Azovskogo moray [Kuznetsov EA. Mushrooms of the Sea of Azov]. In: "*Problems of lithodynamics and ecosystems of the Azov sea and Kerch strait*". Tezisy dokladov mezhdunarodnoy nauchno-prakticheskoy konferentsii [Problems of lithodynamics and ecosystems of the Sea of Azov and the Kerch Strait / Matishova GG editor. (Rostov-on-Don, Russia, 8-9 June, 2004)]. Rostov-on-Don : CBBP; 2004. pp. 47-49. In Russian
34. Semenova TA. *Mikobiota vodoemov srednego Povolzh'ya* [Mycobiota of reservoirs of the Middle Volga region. CandSci. Dissertation, Mycology]. Moscow : MV Lomonosov Moscow State University Publ., 1994. 145 p. In Russian.
35. Ghorbani-Choboghlo H, Khosravi AR, Sharifzadeh A, Taghavi M, Darvishi S, Ashrafi Tamami I, Erfanmanesh A. Gastrointestinal microflora of captured stellate sturgeon (*Acipenser stellatus*, Pallas, 1771) from southeast Caspian sea, Iran. *Iranian Journal of Fisheries Sciences*. 2014;13(2):319-329. doi: [10.22092/IJFS.2018.114359](https://doi.org/10.22092/IJFS.2018.114359)
36. Kopytina NI. Vodnye mikroskopicheskie griby Ponto-Kaspiyskogo basseyna (chek-list, sinonimika) [Aquatic microscopic fungi of the Ponto-Caspian basin (checklist,

- synonymy)]. Ryabushko LI editor. Voronezh : Kovcheg Publ.; 2018. 292 p. In Russian. English summary. doi: [10.21072/978-5-6042082-0-5](https://doi.org/10.21072/978-5-6042082-0-5)
37. Mitchell JI, Zuccaro A. Sequences, the environment and fungi. *Mycologist*. 2006;20(2):62-74. doi: [10.1016/j.mycol.2005.11.004](https://doi.org/10.1016/j.mycol.2005.11.004)
 38. Duan Y, Xie N, Song Z, Ward CS, Yung C-M, Hunt DE, Johnson ZI, Wang G. A High-Resolution Time Series Reveals Distinct Seasonal Patterns of Planktonic Fungi at a Temperate Coastal Ocean Site (Beaufort, North Carolina, USA). *Applied and Environmental Microbiology*. 2018;84(21):e00967–18. doi: [10.1128/AEM.00967-18](https://doi.org/10.1128/AEM.00967-18)
 39. Priest T, Fuchs B, Amann R, Reich M. Diversity and biomass dynamics of unicellular marine fungi during a spring phytoplankton bloom. *Environmental Microbiology*. 2021;23(1):448-463. doi: [10.1111/1462-2920.15331](https://doi.org/10.1111/1462-2920.15331)
 40. Alton LV. Survival of some *Fusarium* species in sea and river water. *Mycology and Phytopathology*. 1985;19(3):193-199. In Russian.
 41. Alton LV. The viability of microscopic fungal cultures from soddy-podzolic soil at different temperatures of sea and river water. *Microbiology*. 1983;3: 482-486. In Russian.
 42. Kis-Papo T, Oren A, Wasser SP, Nevo E. Survival of filamentous fungi in hypersaline Dead Sea water. *Microbial Ecology*. 2003;45(2):183-190. doi: [10.1007/s00248-002-3006-8](https://doi.org/10.1007/s00248-002-3006-8)
 43. El-Meleigy MA, Hoseiny EN, Ahmed SA, Al-Hoseiny AM. Isolation, identification, morphogenesis and ultrastructure. *Journal of Applied Sciences in Environmental Sanitation*, 2010;5(2):201-212.
 44. Bekker ZE. Физиология и биохимия грибов [Physiology and biochemistry of fungi]. Moscow : Moscow University Press; 1988. 230 p. In Russian.
 45. Wegley L, Edwards R, Rodriguez-Brito B, Liu H, Rohwer F. Metagenomic analysis of the microbial community associated with the coral *Porites astreoides*. *Environmental Microbiology*. 2007;9(11):2707-2719. doi: [10.1111/j.1462-2920.2007.01383.x](https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2007.01383.x)

Информация об авторах:

Копытина Надежда Ивановна – канд. биол. наук, с.н.с. лаборатории микробиологии, Институт биологии внутренних вод имени И.Д. Папанина РАН (Россия, 152742, поселок Борок, 109, Некоузский район, Ярославская область).

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-3201-9334>

E-mail: kopytina_n@mail.ru

Родионова Наталия Юрьевна – м.н.с. отдела аквакультуры и морской фармакологии, Институт биологии южных морей имени А.О. Ковалевского РАН (Севастополь, Россия).

E-mail: rodionova153@rambler.ru

Бочарова Елена Анатольевна – канд. мед. наук, доцент, н.с. отдела биотехнологии и фиторесурсов, Институт биологии южных морей имени А.О. Ковалевского РАН (Севастополь, Россия).

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0001-6378-690X>

E-mail: bea.medik@mail.ru

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Information about the authors:

Nadezhda I. Kopytina, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher microbiology laboratory, Papanin Institute for Biology of Inland Waters of Russian Academy of Sciences (IBIW RAS) (Yaroslavl, Russia).

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-3201-9334>

E-mail: kopytina_n@mail.ru

Nataliya Ju. Rodionova, Junior Researcher of Department of Aquaculture and Marine Pharmacology Kovalevsky Institute of Biology of Southern Seas of Russian Academy of Sciences (IBSS) (Sevastopol, Russia).

E-mail: rodionova153@rambler.ru

Elena A. Bocharova, Cand. Sci. (Med.) docent, Researcher of Department of Biotechnology and Phytoresources, Kovalevsky Institute of Biology of Southern Seas of Russian Academy of Sciences (IBSS) (Sevastopol, Russia).

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0001-6378-690X>

E-mail: eabocharova.inbum@gmail.com

The authors declare no conflict of interest.

*Статья поступила в редакцию 30.11.2022;
одобрена после рецензирования 15.02.2023; принята к публикации 03.10.2023.*

*The article was submitted 30.11.2022;
approved after reviewing 15.02.2023; accepted for publication 03.10.2023.*