

**ВЕСТНИК
ТОМСКОГО
ГОСУДАРСТВЕННОГО
УНИВЕРСИТЕТА
БИОЛОГИЯ**

Tomsk State University Journal of Biology

Научный журнал

2023

№ 63

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); **Афанасев 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); **Лунашин 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); **Пердиссес 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 05.12.2023 г. Формат 70×108^{1/16}. Усл. печ. л. 12. Тираж 50 экз. Заказ № 5716. Цена свободная. Дата выхода в свет 28.12.2023 г.

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

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

Founder – Tomsk State University

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

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

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

Language: Russian, English

Publications are on non-commercial basis (FREE)

Open access

Publication timeframe: 3-6 months

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

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

Contact the Journal

Tomsk State University, Institute of Biology, 36 Lenin Ave., Tomsk 634050, Russian Federation

<http://journals.tsu.ru/biology/en/>

EDITORIAL COUNCIL

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

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

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

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

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

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

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

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

Ivanov 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]

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

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

Passed for printing 05.12.2023. Format 70×108¹/₁₆. Conventional printed sheets 12. Circulation is 50 copies. Orders No 5716. Open price. Date of publication 28.12.2023.

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

Мильхеев Е.Ю., Чимитдоржиева Г.Д., Балданов Н.Д. Элементный состав и структурные особенности гуминовых кислот пойменных почв дельты реки Селенга (Забайкалье, Россия)	6
Polyakov V.I., Abakumov E.V., Petrov A.A. Physico-chemical and electrical properties of Cryosols in the Lena River Delta	24

БОТАНИКА

Андропова Е.В., Ковалева А.А. Качество и изменчивость морфометрических параметров семян у <i>Dactylorhiza urvilleana</i> (Steudel) Baumann et Kuenkele (Orchidaceae)	43
Volobuev S.V., Shakhova N.V. <i>In vitro</i> assessment of ligninolytic and cellulolytic activities for 14 <i>Agaricomycetes</i> species, new to Bryansk Oblast (European Russia)	59
Кудашова Н.Н., Вайшля О.Б., Гашков С.И., Карбышева К.С. <i>Phallus ultraduplicatus</i> в Томской области	77
Чупина И.С., Королюк А.Ю. Флористическая дифференциация луговой растительности лесостепной зоны Приобского плато	92

ЗООЛОГИЯ

Григорян Н.М., Оганисян В.С., Балаян К.В., Галстян А.Г. Видовой состав, морфологические и эколого-биологические особенности минирующих мух (Diptera: Agromyzidae) в Нагорном Карабахе	109
--	-----

ЭКОЛОГИЯ

Соколов Д.А., Гуркова Е.А., Осинцева М.А., Бурова Н.В. Органическое вещество почв отвалов угольных предприятий Сибири: количественная и качественная оценка	132
--	-----

TABLE OF CONTENTS

AGROCHEMISTRY & SOIL SCIENCE

Milkheev EYu, Chimitdorzhieva GD, Baldanov ND. Elemental composition and structural features of humic acids from floodplain soils of the Selenga River delta (Transbaikalia, Russia)	6
Polyakov VI, Abakumov EV, Petrov AA. Physico-chemical and electrical properties of Cryosols in the Lena River Delta	24

BOTANY

Andronova EV, Kovaleva AA. The Quality and Variability of Morphometric Parameters of Seeds in <i>Dactylorhiza urvilleana</i> (Steudel) Baumann et Kuenkele (Orchidaceae)	43
Volobuev SV, Shakhova NV. <i>In vitro</i> assessment of ligninolytic and cellulolytic activities for 14 <i>Agaricomycetes</i> species, new to Bryansk Oblast (European Russia)	59
Kudashova NN, Vaishlya OB, Gashkov SI, Karbysheva KS. <i>Phallus ultraduplicatus</i> Tomsk Oblast	77
Chupina IS, Korolyuk AYu. Floristic Differentiation of Meadow Vegetation Plant Species in the Forest-Steppe Zone of the Priobskoye Plateau	92

ZOOLOGY

Grigoryan NM, Hovhannisyan VS, Balayan KV, Galstyan HG. Species composition, morphological and eco-biological features of mining flies (Diptera: Agromyzidae) in Nagorno Karabakh Republic	109
---	-----

ECOLOGY

Sokolov DA, Gurkova EA, Osintseva MA, Burova NV. Organic matter in soil of coal mine dumps in Siberia: quantitative and qualitative assessment	132
---	-----

АГРОХИМИЯ И ПОЧВОВЕДЕНИЕ

Научная статья

УДК 631.42

doi: 10.17223/19988591/63/1

Элементный состав и структурные особенности гуминовых кислот пойменных почв дельты реки Селенга (Забайкалье, Россия)

Евгений Юрьевич Мильхеев¹, Галина Доржиевна Чимитдоржиева²,
Нимбу Доржижапович Балданов³

^{1,2} *Институт общей и экспериментальной биологии СО РАН, Улан-Удэ, Россия*

³ *Бурятская ГСХА им. В.П. Филиппова, Улан-Удэ, Россия*

¹ *evg-milh@rambler.ru*

² *galdorj@gmail.com*

³ *nimbu_bald@mail.ru*

Аннотация. Проведено исследование элементного состава и структуры гуминовых кислот пойменных почв дельты р. Селенга, впадающей в оз. Байкал. Территория исследований представляет собой лугово-болотный дельтовый ландшафт в лесостепной зоне. Здесь почвы и растительность являются природными биофильтрами. На генезис почв крупной дельты влияют биоклиматические условия, режим грунтовых вод и состав аллювиальных отложений. Индикатором суммы всех этих процессов является состав гумуса и гуминовых кислот почв дельты. В качестве объектов исследований выбраны аллювиальные (луговые, лугово-болотные, луговые солончаковатые) почвы, по классификации WRB – Fluvisols. Данные ЯМР-спектроскопии показали, что гуминовые кислоты аллювиальной луговой почвы более обогащены ароматическими фрагментами, чем гуминовые кислоты лугово-болотных и луговых солончаковатых почв. Несколько большая степень ароматичности в аллювиальной луговой и лугово-болотной почве связана с экологическими условиями и компонентным составом предшественников гумификации. Возрастание доли алифатических структур и снижение доли ароматических фрагментов в составе препаратов ГК луговой солончаковой почвы позволяют судить об упрощении строения гуминовой кислоты. Грунтовое увлажнение в совокупности с засолением заметно снижает скорость трансформации почвенного ОВ и приводит к увеличению доли неокисленных алифатических фрагментов.

Ключевые слова: Fluvisols, аллювиальные почвы, гумусовые вещества, ¹³C ЯМР-спектроскопия

Источник финансирования: Полевые исследования выполнены в рамках государственного задания Института общей и экспериментальной биологии СО РАН № 121030100228-4.

Для цитирования: Мильхеев Е.Ю., Чимитдоржиева Г.Д., Балданов Н.Д. Элементный состав и структурные особенности гуминовых кислот пойменных почв дельты реки Селенга (Забайкалье, Россия) // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2023. № 63. С. 6–23. doi: 10.17223/19988591/63/1

Original article

doi: 10.17223/19988591/63/1

Elemental composition and structural features of humic acids from floodplain soils of the Selenga River delta (Transbaikalia, Russia)

Evgeniy Yu. Milkheev¹, Galina D. Chimitdorzhieva², Nimbu D. Baldanov³

^{1, 2} *Institute of General and Experimental Biology SB RAS, Ulan-Ude, Russian Federation*

³ *Buryat State Agricultural Academy named after V.R. Filippova,
Ulan-Ude, Russian Federation*

¹ *evg-milh@rambler.ru*

² *galdorj@gmail.com*

³ *nimbu_bald@mail.ru*

Summary. Humic acids (HA) play a multifunctional role in the environment, controlling the biogeochemical carbon cycle, the cycle of macro- and microelements, providing nutrients and biostimulants for plant growth, are responsible for soil structure formation, and reduce the effect of toxic substances. Due to the structural heterogeneity of soil organic matter, it is very difficult to determine the composition and properties of humic acids. Currently, NMR spectroscopy is the most effective analytical method for obtaining information on the chemical composition and structure of OM.

Thus, the problem of studying the composition and structural features of humic acids isolated from the floodplain soils of the Selenga River delta, which are the youngest and most vulnerable areas of the land, is very relevant and practically not reflected in publications.

The study was conducted in the delta of the Selenga River (the world's largest freshwater delta) located in the central zone of the southeastern coast of Lake Baikal. It is a foothill tectonic depression with an area of 1,120 km² filled with deltaic, alluvial and dealluvial sediments. Its territory is located within the Kabansky district of the Republic of Buryatia and is characterized by a significant diversity of environmental conditions due to the complexity of the geomorphological structure and different degrees of hydromorphism.

Extraction of HA preparations and their purification were performed by standard methods by extraction with 0.1 n sodium hydroxide solution after preliminary decalcification. Elemental analysis of isolated HA preparations was determined on automatic elemental analyzer "CHNS/O-2400 series II" PerkinElmer (USA). Nuclear magnetic resonance spectra ¹³C-NMR were taken on spectrometer "Avance 300 MHz" Bruker (Germany) with working frequency 100.53 MHz using solid-phase CP-MAS technique.

The humus horizons of the floodplain soils of the Selenga (meadow-marsh, meadow, meadow-saline) according to the WRB classification - Fluvisols, were used as research objects. The average elemental composition of humic acids of the studied soils is rather similar. The carbon content varies in the range 37.4-43.8 mol %, hydrogen 32.3-35.0, oxygen 21.1-25.0, and nitrogen 2.2-2.6. The increase of carbon content and decrease of hydrogen amount in the studied HAs in the transition from Mollic Fluvisols (Salic) to Mollic Fluvisols is explained by the increase of condensation degree, which corresponds to the ecological conditions of soil formation and hydromorphic degree.

In general, the HAs of Mollic Fluvisols are more enriched in aromatic fragments than those of Gleyic Fluvisols and Mollic Fluvisols (Salic). It is a more "mature" product of humification. Lower degree of aromaticity as expected in HA Mollic Fluvisols (Salic). This result is supported by the H/C values, which are obtained from elemental

composition data and indicates a higher content of less decomposed hydrophilic structures.

Studies have shown that general principles of soil structure and content of elements (C, H, O, and N) in soils do not change under the influence of bioclimatic conditions, groundwater regimes, and sediment composition. But when the soil is exposed to groundwater combined with salinization, the rate of OM transformation decreases and leads to an increase in the proportion of unoxidized aliphatic fragments.

The article contains 2 Figures, 3 Table and 51 References.

Keywords: Fluvisols, alluvial soils, humic substances, ^{13}C NMR-spectroscopy

Funding: Field research was performed within the framework of the state assignment of the Institute of General and Experimental Biology SB RAS No. 121030100228-4..

For citation: Milkheev EYu, Chimitdorzhieva GD, Baldanov ND. Elemental composition and structural features of humic acids from floodplain soils of the Selenga River delta (Transbaikalia, Russia). *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2023;63:6-23. doi: 10.17223/19988591/63/1

Введение

Гумусовые вещества (**ГВ**) являются доминирующими компонентами органического вещества (**ОВ**) большинства минеральных почв (60–80%) и играют ключевую роль в экологической устойчивости благодаря их вкладу в биологические, химические и физические свойства почвы. ГВ образуются в результате разложения и последующей полимеризации органических остатков растительного и животного происхождения, что приводит к образованию гетерогенных супрамолекулярных частиц с большой молекулярной массой [1], содержащих различные функциональные группы, состав и свойства которых различаются в зависимости от источника ОВ и биоклиматических условий [2]. Происхождение, состав и структурные особенности ГВ до сих пор являются предметом интенсивных дискуссий и даже споров [3–8]. С физико-химической точки зрения ГВ представляют собой молекулярные агрегаты, состоящие из сахаров, жирных кислот, полипептидов, алифатических цепей и ароматических колец [9], по [10] описываются как континуум биомолекул на разных стадиях деградации.

В основу классификации ГВ положено их различие, связанное с извлечением специфических соединений из природных объектов теми или иными растворителями. По общепринятой классификации гуминовые вещества делят на гуминовые кислоты (**ГК**) (растворимы в щелочных растворах), фульвокислоты (растворимы во всем диапазоне pH) и гумины (нерастворимы во всем диапазоне pH). Эти фракции значительно различаются по размеру молекулы и содержанию функциональных групп; основными функциональными группами являются карбоксильные и фенольные, а также небольшое количество группы аминокислот [11].

ГК играют многофункциональную роль в окружающей среде, контролируя биогеохимический цикл углерода, цикл макро- и микроэлементов, обеспечивая питательными веществами и биостимуляторами рост растений,

отвечают за структурообразование почв, снижают действие токсичных веществ [12]. Существовая в почвах тысячи лет, ГК придают им стабильность, своеобразную буферность, определенный биохимический фон [13].

Важным шагом к пониманию реакционной способности, свойств и функций ГК является определение их состава и функциональных групп, что чрезвычайно сложно из-за структурной неоднородности почвенного ОВ. Для исследования структуры ГК используются различные методы, включая химическое и термическое разложение, спектроскопические методы [14, 15]. Хотя химические и термические методы могут дать структурную информацию о субъединицах и их структуре, эти данные могут быть нерепрезентативными, их трудно напрямую связать с исходной структурой почвенного ОВ. Многие спектроскопические методы, такие как инфракрасная, флуоресцентная, и спектроскопия ядерного магнитного резонанса (ЯМР), применялись к ГК [16, 17]. Показано [18–20], что неразрушающие спектроскопические анализы, такие как ЯМР-спектроскопия, являются лучшим выбором в сравнении с деструктивными подходами. Они позволяют получать более полную и корректную структурную информацию как в качественном, так и в количественном аспектах. Это особенно ценно при анализе препаратов различных фракций органического вещества почв, поскольку дает возможность использовать образец в дальнейших исследованиях.

По сравнению с другими спектроскопическими методами твердофазная ^{13}C -ЯМР позволяет получить всестороннюю количественную и структурную информацию из ГК и, возможно, является одним из самых мощных методов для всесторонней характеристики сложных органических веществ [21, 22]. В настоящее время ЯМР-спектроскопия является наиболее эффективным аналитическим методом получения информации о химическом составе и структуре ОВ, позволяющим расширить наши представления о молекулярной структуре ГК [23].

Дельта р. Селенги – самая крупная пресноводная дельта, не имеющая аналогов в своем морфологическом ряду. От других дельт ее отличают сейсмическая активность территории, пресноводный характер вод, континентальность климата. Значимость результатов исследований предопределяется тем, что оз. Байкал имеет статус объекта мирового природного наследия ЮНЕСКО, а дельта р. Селенги рассматривается как естественный природный фильтр. Аккумулятивная направленность почвообразовательных процессов в дельте, высокая биопродуктивность и разнообразие должны были привести к образованию органического вещества, отличного от пойменных почв. Разнообразие экологических условий обуславливает формирование в дельте различных типов почв и растительных сообществ. Современные дельта и пойма заняты в основном аллювиальными почвами, древняя дельта в Калтусном тектоническом прогибе – болотными низинными почвами, плиоцен-плейстоценовые озерно-речные террасы – почвами подтайги. Основная часть дельты покрыта луговой растительностью, представляющей наиболее ценные сельскохозяйственные угодья, используемые под сенокосы и пастбища.

Большинство исследований в дельте посвящено географическим закономерностям формирования почв, биогеохимическим особенностям и микробиологическим исследованиям [24–28]; состав и структурные особенности гуминовых кислот не исследовались. Одной из наиболее сложных проблем изучения органического вещества и гумусовых веществ является исследование их молекулярной структуры. Использование современных инструментальных высокоточных физико-химических методов анализа, дающих обширную информацию о химической природе органических веществ, значительно расширяет наше понимание состава и свойств органического вещества почв [29–33].

Бассейн реки расположен в трансграничном регионе, испытывающем возрастающую антропогенную нагрузку от городов, сельскохозяйственных угодий, промышленных производств, горнодобывающей отрасли и т.д., что приводит к загрязнению речной воды, перемещающейся вниз по течению к устьевой части вместе со взвешенным, влекомым и растворенным веществами. Последним звеном в бассейновой цепочке выступает дельта реки, которая служит геохимическим барьером на пути миграции веществ вместе со стоком реки [34] и играет ключевую роль в экологии оз. Байкал.

В связи с этим целью настоящего исследования является изучение высокомолекулярных органических соединений, таких как ГК, выделенных из гумусового горизонта пойменных почв Селенгинского дельтового района, с использованием ^{13}C -ядерного магнитного резонанса. Изучение структуры ГК по ЯМР спектрам, наряду с результатами элементного анализа, необходимо для оценки экологического состояния и прогнозирования их устойчивости в условиях усиливающегося антропогенного влияния.

Объекты и методики исследования

Исследования проводили в дельте р. Селенга, расположенной в центральной зоне юго-восточного побережья оз. Байкал. Она представляет собой предгорную тектоническую впадину площадью 1 120 км², заполненную аллювиальными и делювиальными отложениями. Её территория находится в пределах Кабанского района Республики Бурятия и характеризуется значительным разнообразием экологических условий, сложностью геоморфологического строения и разной степенью гидроморфности. Карта-схема района исследования приведена на рис. 1.

Климат района резко континентальный, несколько смягченный влиянием оз. Байкал. Годовая сумма осадков достигает 400 мм, основная их часть выпадает во второй половине лета. Среднегодовая температура –1°C, средняя температура января –25°C, июля – +21°C. Коэффициент континентальности в межгорных впадинах Забайкалья достигает 85–90, а на побережье Байкала снижается до 67–73 [35]. Относительная мягкость климата благоприятно сказывается на продуктивности фитоценозов и процессах гумусообразования. Грунтовые воды в пойме залегают на глубине 0,5–3 м, в надпойменных террасах – на глубине 8–15 м. Дренарованность территории

дельты Селенги и промывка подтопляемых зон байкальскими водами ограничивает возможность засоления почв. Тем не менее благодаря засушливому весенне-раннелетнему периоду встречается аккумуляция веществ на испарительном барьере [36].

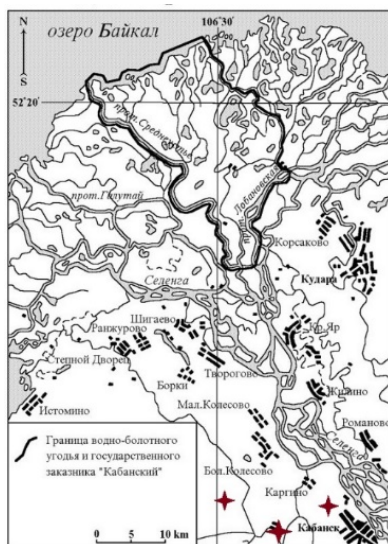


Рис. 1. Карта-схема района исследования – дельты р. Селенги

[Fig. 1. Schematic map of the study area - Selenga River delta]

Выделяют три высотных уровня в дельте: первый – это внешняя периферическая часть с отметками 455,5–457,5 м над ур. м. с притеррасными понижениями. Высокие острова дельты и центральная пойма с отметками 457,5–460,0 м составляют второй и третий уровни – высокая пойма с 460,0–464,0 м [36]. Вследствие разнорельефности они имеют различные гидрологические режимы. Каждому уровню свойствен своеобразный рельеф, который обуславливает неоднородности почвенного покрова. На высоких островах преобладает грунтовое увлажнение, в центральной пойме в засушливые периоды почвы отрываются от грунтовых вод, а почвы высокой поймы развиваются преимущественно под влиянием атмосферного увлажнения.

Изучены пойменные почвы дельты Селенги: аллювиальные лугово-болотные, аллювиальные луговые и аллювиальные луговые солончаковатые по классификации WRB – Fluvisols [37], а также выделенные из гумусовых горизонтов этих почв гуминовые препараты. Ниже охарактеризуем изученные почвы.

Разрез 1 (52°00'N 106°32'E) заложен в центральной пойме в 1 км от ст. Тимлюй Кабанского района на слабонаклонной равнине под злаково-разнотравно-осоковым сообществом. Почва имеет профиль (глубины в см): AU(0-29)–C(ca)~(30–70+). Почва аллювиальная луговая среднесуглинистая

(Mollic Fluvisols по WRB). В настоящее время эти почвы не затопляются паводковыми водами, а увлажняются атмосферными осадками.

Разрез 2 (52°01'N 106°35'E) заложен около с. Закалтус под осоково-разнотравными сообществом. Профиль: AU(0–27)–AUg(28–49)–Cg[~](50–90). Почва аллювиальная лугово-болотная среднесуглинистая (Gleyic Fluvisols по WRB). Формируется в условиях длительного поверхностного и грунтового увлажнения с практически постоянной капиллярной каймой у поверхности, периодически затопляется.

Разрез 3 (52°03'N 106°37'E) заложен в 2 км от с. Кабанск под злаково-разнотравно-хвощовым сообществом на высокой пойме. Профиль: AU_s(0–14)–AUg(15–40)–C(ca)[~](41–70). Почва аллювиальная луговая солончаковая среднесуглинистая (Mollic Fluvisols (Salic) по WRB).

Водные вытяжки из почв для определения сухого остатка готовили в соотношении почва к воде, равном 1:5. Содержание хлорид-иона измеряли меркурометрическим методом, сульфат-иона – турбидиметрическим, ионов натрия и калия – пламенной фотометрией, кальция и магния – атомной абсорбцией, сухой остаток – методом выпаривания и просушивания в сушильном шкафу при температуре 105°C [38].

Выделение препаратов ГК из гумусового горизонта и их очистку проводили стандартными методами [39] экстракцией 0,1 н. раствором гидроксида натрия после предварительного декальцирования. Препараты ГК очищали путем переосаждения 20%-ным раствором HCl до величины pH 1,5–2,0 и многократного центрифугирования. Осадок промывали 0,1 н HCl, затем дистиллированной водой, высушивали и растирали до состояния пудры.

Элементный анализ выделенных препаратов ГК был проведен на автоматическом элементном анализаторе «CHNS/O-2400 series II» PerkinElmer (США). Спектры ядерно-магнитного резонанса ¹³C-ЯМР были сняты на спектрометре «Avance 300 MHz» Вюккер (Германия) с рабочей частотой 100,53 МГц с использованием твердофазной методики CP-MAS. Химические сдвиги представлены относительно тетраметилсилана со сдвигом 0 ppm, в качестве стандарта использовали пик адамантана (в слабом поле) при 38,48 ppm. Для количественной обработки применяли численное интегрирование по областям, соответствующим расположению функциональных групп и молекулярных фрагментов. Для оценки количественных параметров ГК использовали соотношение ароматических и алифатических фрагментов в гуминовых кислотах (AR:AL). Сигналы, обусловленные ароматическими атомами углерода, учитывали в области 95–165 ppm, алифатическими – в области 0–95 ppm. Относительное содержание ароматических атомов углерода или общая ароматичность $fa = AR / (AR + AL)$ [19]. Степень окисленности определяли по формуле:

$$\omega = 2Q_o - Q_h / Q_c,$$

где Q_o, Q_h и Q_c – число атомов кислорода, водорода и углерода в молекуле [40].

Результаты исследования и обсуждение

Морфология и свойства пойменных дельтовых почв определяются взаимодействием аллювиальных и собственно почвообразовательных процессов. Аллювиальные почвы пойм и дельт наследуют от отлагаемого аллювия гранулометрический и минералогический составы, в значительной степени влияющие на состав органического вещества почв, обеспеченность их элементами питания. Параметры аллювиальных отложений определяются положением отдельных частей поймы по отношению к руслу реки, а также характером почв и пород водосборной территории.

Характерной особенностью гранулометрического состава пойменных почв дельты является высокая степень сортированности с преобладанием мелкого песка и крупной пыли. Эти качества обуславливают усиление испарительного эффекта в условиях грунтового питания, неустойчивость агрегатов, быстрый отрыв почв от грунтовых вод и переход почв в посталлювиальную стадию. Своеобразие дельты Селенги, связанное с ультрапресностью вод оз. Байкал, заключается в преобладании почв с реакцией среды близкой к нейтральной и слабощелочной. Повышенное содержание плотного остатка (0,67%) в водной вытяжке исследуемых почв обнаруживает наличие испарительного барьера, в результате чего реакция среды становится щелочной сначала в верхних горизонтах профиля, затем по всему профилю и, на отдельных участках приводит к накоплению водорастворимых солей в поверхностном горизонте в количестве, позволяющем отнести их к солончаковым (табл. 1). Ионный состав водной вытяжки свидетельствует о сульфатно-натриевом типе засоления, что обусловлено высокоминерализованными почвенно-грунтовыми водами.

Таблица 1 [Table 1]

Некоторые химические свойства аллювиальных почв дельты р. Селенги
[Some chemical properties in Fluvisols of the Selenga River delta]

Горизонт [Horizon]	Глубина, см [Depth, cm]	pH водн [pH _{H2O}]	Сорг, % [Organic carbon, %]	Сумма токсичных солей, % [Total toxic salts, %]	Степень засоления [Salinity degree]
<i>Аллювиальная луговая</i> [Mollic Fluvisols]					
AU	0–29	7,5±0,2	4,04±0,3	0,132±0,009	Нет засоления
<i>Аллювиальная лугово-болотная</i> [Gleyic Fluvisols]					
AU	0–27	6,8±0,2	2,43±0,1	0,157±0,011	Нет засоления
<i>Аллювиальная луговая солончаковатая</i> [Mollic Fluvisols (Salic)]					
AUs	0–14	8,3±0,2	2,49±0,2	0,670±0,015	Среднезасоленные

Отмеченная тенденция к засолению является отличительной чертой дельтовых почв и не характерна для поймы Селенги [41]. Засоленные щелочные и оторфованные кислые почвы в отличие от дельт рек, впадающих в северные и южные моря, широкого распространения в современной дельте не имеют.

Элементный состав гуминовых кислот. Элементный состав ГК, представленный в атомных процентах (табл. 2), по сравнению с почвами других территорий [12, 42, 43] характеризуется пониженным содержанием углерода и несколько повышенным – водорода и кислорода. Закономерное возрастание содержания углерода и снижение количества водорода в исследуемых ГК при переходе от луговых солончаковых к луговым почвам объясняется нарастанием степени конденсированности, что соответствует экологическим условиям почвообразования и степени гидроморфности. Показатель Н/С является климатогенно обусловленным, имеющим свои пределы при разном сочетании теплообеспеченности и увлажнённости, его значения специфичны для почв Западной Сибири, Горного Алтая, Урала и Поволжья [43].

Отношение Н/С уменьшается от луговой к солончаковой почве, что служит доказательством медленного увеличения обуглероженности ГК и снижения степени их гидрогенезации.

Таблица 2 [Table 2]

**Элементный состав гуминовых кислот и степень их окисленности
в аллювиальных почвах дельты р. Селенги**
[Elemental composition of humic acids and their oxidation degree
in Fluvisols of the Selenga River delta]

Почва [Soil]	Атомные, % [Atomic, %]				Атомные отношения [Atomic relations]			ω*
	C	H	N	O	H/C	O/C	C/N	
Аллюви- альная лу- говая (n=5) [Mollic Fluvisols]	43,8 ±0,7	32,3 ±0,3	2,4 ±0,2	21,1 ±0,3	0,7	0,4	17,9	0,2
Аллюви- альная лу- гово-болот- ная (n=5) [Gleyic Fluvisols]	41,1 ±0,1	33,9 ±0,1	2,2 ±0,1	22,6 ±0,3	0,8	0,5	18,7	0,3
Аллюви- альная со- лончакова- тая (n=5) [Mollic Fluvi- sols (Salic)]	37,4 ±0,5	35,0 ±0,4	2,6 ±0,1	25,0 ±0,4	0,9	0,7	14,4	0,4

* Степень окисленности [Degree of oxidation].

Отношение C/N, свидетельствующее об обогащенности ОВ азотом, в изученных препаратах ГК сужается в луговой солончаковой почве, что является результатом особых условий гумусообразования, связанных с засолением. В них снижаются уровень потенциального плодородия и доступность макро- и микроэлементов для растений, а также ухудшаются водно-физические свойства почв. ГК из гумусово-аккумулятивного горизонта данных почв обогащены не только азотом, здесь же и самая высокая доля водорода, что свидетельствует об относительной незрелости этих кислот и значительном участии периферических фрагментов в их структуре.

ГК из аллювиальных лугово-болотных почв менее обогащены азотом, чем ГК аллювиальных луговых почв, при этом они более гидрогенизированы и несколько более окислены, что на фоне уменьшения содержания углерода свидетельствует о большей развитости периферической части молекул. Между тем нельзя делать вывод о развитии именно алифатических компонентов, так как данные элементного состава указывают на преобладание углеводных, алкильных и полисахаридных фрагментов. Повышенная степень окисленности ГК также свидетельствует о развитии периферических, в основном карбоксильных групп. В целом установленные уровни содержания углерода и азота в составе ГК исследуемых почв близки к средним показателям ГК почв различных природных зон, определенным для выборок большого объема [16, 44].

Структурный состав ГК. Для оценки связи между элементным составом и структурными особенностями ГК нами проанализированы спектры ^{13}C -ЯМР препаратов ГК исследуемых почв (рис. 2), идентифицированы следующие области: алифатическая (0–95 ppm), ароматическая (95–165 ppm), области карбоксилов, эфиров и амидов (эти функциональные группы могут быть связаны как с алифатической, так и с ароматической компонентой ГК) (165–185 ppm) и карбонилы (185–200 ppm), что свидетельствует о большой сложности строения ГК и полифункциональных свойствах, обуславливающих их активное участие в почвенных процессах.

Оценка относительного содержания атомов углерода основных функциональных групп и структурных фрагментов в препаратах ГК аллювиальных почв проведена нами интегрированием линий поглощения в соответствующих диапазонах химических сдвигов (табл. 3).

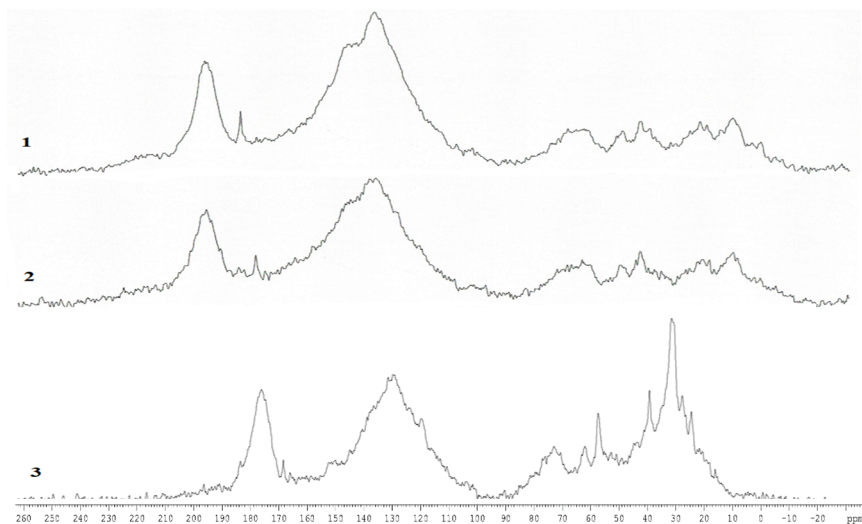


Рис. 2. Спектры ^{13}C -ЯМР гуминовых кислот: 1 – аллювиальная луговая; 2 – аллювиальная лугово-болотная; 3 – аллювиальная луговая солончаковатая

[Fig. 2. ^{13}C -NMR spectra of humic acids: 1 - Mollic Fluvisols; 2 - Gleyic Fluvisols; 3 - Mollic Fluvisols (Salic)]

В алифатической области во всех спектрах ГК присутствуют CH_2 -алкильные фрагменты, сосредоточенные в области 30–50 ppm и характеризующиеся наибольшей устойчивостью к трансформации среди алифатических компонентов. Считается, что высокая доля атомов алифатических фрагментов связана с накоплением продуктов растительного происхождения – воско-мол, гликолипидов, кутина, жирных кислот [45]. В ГК луговых солончаковых почв он наиболее выражен, скорее всего из-за объема и состава органических остатков, так и специфическими биохимическими условиями их разложения.

Во всех спектрах ГК присутствуют отчетливые пики в диапазоне 45–65 ppm, данный диапазон связан с метоксильными группами, обусловленными присутствием лигниновых и аминокислотных фрагментов [46]. Сильные сигналы в области 65–95 ppm относятся к углероду $\text{CH}(\text{OH})$ групп и принадлежат к целлюлозным или другим углеводным фрагментам [47].

Таблица 3 [Table 3]

Содержание структурных фрагментов гуминовых кислот аллювиальных почв дельты р. Селенги по данным ЯМР ^{13}C , %
[Content of structural fragments of humic acids in Fluvisols of the Selenga River delta according to ^{13}C NMR data, %]

Почва [Soil]	Химический сдвиг, ppm [Chemical shift]						AR/AL	fa, %
	0–45	45–65	65–95	95–165	165–185	185–200		
Аллювиальная луговая [Mollic Fluvisols]	12,3	6,5	8,5	55,1	15,5	2,1	2,0	66,9
Аллювиальная лугово-болотная [Gleyic Fluvisols]	12,6	8,4	8,1	53,7	17,2		1,8	64,8
Аллювиальная луговая солончаковая [Mollic Fluvisols (Salic)]	28,5	16,9		39,3	13,3	2,0	0,9	41,3

Примечание. AR/AL – сигналы от ^{13}C ароматических структур (AR) суммированы по областям 165–95 ppm, алифатических структур (AL) – 95–0 ppm [Signals from ^{13}C aromatic structures (AR) were summarized in the 165–95 ppm region and aliphatic structures (AL) in the 95–0 ppm region]; fa – степень ароматичности [Degree of aromaticity].

В области ароматических фрагментов наиболее широкие пики приходятся на C, H-замещенные ароматические фрагменты (110–130 ppm), что характерно в большей степени для почв под луговой растительностью. Пики при 147–149 ppm (область резонирования связей ароматической природы) обусловлены соединениями лигнинового происхождения [48], такие пики скорее всего обусловлены высоким содержанием целлюлозолигнинного комплекса в растительности Забайкалья [49]. ЯМР-спектры ГК аллювиальной луговой почвы имели более интенсивные сигналы в этой области по сравнению с луговой солончаковой почвой.

В области 172–174 ppm, присутствует сигнал, относимый к углероду карбоксильных групп; он также может принадлежать и карбонил группе

амидов и полипептидов [50]. Атомы углерода хинонных фрагментов и карбонильных групп альдегидов и кетонов вносят свой вклад в слабые сигналы в области 185–200 ppm; незначительное их содержание, вероятно, связано с невысокой скоростью разложения органического вещества в этих почвах в результате неблагоприятных водно-физических условий (переувлажнение), которые снижают активность почвенных микроорганизмов. Засоление также отрицательно влияет на многие почвенные организмы, ограничивая доступность воды в результате низкого осмотического потенциала в почве и ионной токсичности [51].

Полученные данные о составе ГК позволяют заключить, что изменения элементного состава сопровождаются изменениями состава и структурных особенностей гуминовых кислот. В целом ГК аллювиальной луговой почвы более обогащена ароматическими фрагментами, чем ГК лугово-болотных и луговых солончаковых почв. Она представляет собой более «зрелый» продукт гумификации. Для сравнения степени ароматичности (fa) структурных фрагментов ГК аллювиальных почв было использовано соотношение углерода ароматических структур к углероду алифатических цепей AR (165–95 ppm)/AL (95–0 ppm), которое отражает гидрофобно-гидрофильный баланс в ГК. Данное соотношение увеличилось более чем в два раза при переходе от аллювиальной луговой солончаковой к аллювиальной луговой. Меньшая степень ароматичности у препарата ГК луговой солончаковой почвы, что также подтверждает значения Н/С полученные по данным элементного состава, и указывает на большее содержание в нем менее разложенных гидрофильных структур (в первую очередь целлюлозных остатков).

Заключение

Формирование в поймах р. Селенги аллювиальных почв с разным содержанием С, Н, О, N и с различными функциональными группами в гуминовых кислотах обусловлено биоклиматическими условиями, связанными с длительным нахождением их в мерзлотном состоянии, режимом грунтовых вод, составом отложений, видовым составом растений. Несколько большая степень ароматичности в аллювиальной луговой и лугово-болотной почве связана с экологическими условиями и химическим составом предшественников гумификации. Возрастание доли алифатических структур и снижение доли ароматических фрагментов в составе препаратов ГК луговой солончаковой почвы позволяют говорить об упрощении строения гуминовой кислоты. Грунтовое увлажнение в совокупности с засолением заметно снижает скорость трансформации почвенного ОВ и приводит к увеличению доли неокисленных алифатических фрагментов. Значительная доля реакционно способных функциональных групп в составе ГК придает почвам высокую адсорбционную способность и является определяющим фактором при рассмотрении их в качестве биогеохимических природных барьеров в дельте.

Список источников

1. Martin M.V., Gebuhr C., Daniel O., Wiltshire K.H. Characterization of a humic acid extracted from marine sediment and its influence on the growth of marine diatoms // *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. 2014. Vol. 94 (5). PP. 895–906. doi: 10.1017/S0025315414000368
2. Fernandes A.N., Giovanela M., Esteves V.I. Elemental and spectral properties of peat and soil samples and their respective humic substances // *J. Mol. Str.* 2010. Vol. 971. PP. 33–38. doi: 10.1016/j.molstruc.2010.02.069
3. Nebbioso A., Piccolo A. Molecular characterization of dissolved organic matter (DOM): a critical review // *Anal. Bioanal. Chem.* 2013. Vol. 405. PP. 109–124. doi: 10.1007/s00216-012-6363-2
4. Schaeffer A., Nannipieri P., Kästner M. et al. From humic substances to soil organic matter–microbial contributions. In honour of Konrad Haider and James P. Martin for their outstanding research contribution to soil science // *J Soils Sediments*. 2015. Vol. 15. PP. 1865–1881. doi: 10.1007/s11368-015-1177-4
5. Hayes M.H.B., Swift R.S. An appreciation of the contribution of Frank Stevenson to the advancement of studies of soil organic matter and humic substances // *J Soils Sediments*. 2018. Vol. 18. PP. 1212–1231. doi: 10.1007/s11368-016-1636-6
6. Kleber M., Lehmann J. Humic substances extracted by alkali are invalid proxies for the dynamics and functions of organic matter in terrestrial and aquatic ecosystems // *J. Environ. Qual.* 2019. Vol. 48. PP. 207–216. doi: 10.2134/jeq2019.01.0036
7. Dou S., Shan J., Song X., Cao R., Wu M., Li C., Guan S. Are humic substances soil microbial residues or unique synthesized compounds? A perspective on their distinctiveness // *Pedosphere*. 2020. Vol. 30(2). PP. 159–167. doi: 10.1016/S1002-0160(20)60001-7
8. Nobili M., Bravo C., Chen Y. The spontaneous secondary synthesis of soil organic matter components: a critical examination of the soil continuum model theory // *Appl. Soil Ecol.* 2020. Vol. 154. p. 103655. doi: 10.1016/j.apsoil.2020.103655
9. Simpson A.J., Kingery W.L., Hayes M.H., Spraul M., Humpfer E., Dvortsak P., Kerssebaum R., Godejohann M., Hofmann M. Molecular structures and associations of humic substances in the terrestrial environment // *Naturwissenschaften*. 2002. Vol. 89. PP. 84–88. doi: 10.1007/s00114-001-0293-8
10. Lehmann J., Kleber M. The contentious nature of soil organic matter // *Nature*. 2015. Vol. 528. PP. 60–68. doi: 10.1038/nature16069
11. Rigobello E.S., Dantas A.D.B., Di Bernardo L., Vieira E.M. Influence of the apparent molecular size of aquatic humic substances on colour removal by coagulation and filtration // *Environmental Technology*. 2011. Vol. 32. PP. 1767–1777. doi: 10.1080/09593330.2011.555423
12. Орлов Д.С. Гумусовые кислоты почв и общая теория гумификации. М. : Изд-во МГУ, 1990. 324 с.
13. Дергачева М.И. Методы почвоведения в археологических исследованиях. Новосибирск : Новосибирский гос. ун-т, 2007. 96 с.
14. Hatcher P.G., Dria K.J., Kim S., Frazier S.W. Modern analytical studies of humic substances // *Soil Sci.* 2001. Vol. 166. PP. 770–794. doi: 10.1097/00010694-200111000-00005
15. Leenheer J.A. Systematic approaches to comprehensive analyses of natural organic matter // *Ann. Environ. Sci.* 2009. Vol. 3. PP. 1–130.
16. Stevenson F.J. Humus chemistry: genesis, composition, reactions. New York : John Wiley and Sons, 1994. 512 p.
17. Claridge T.D.W. High-resolution NMR techniques in organic chemistry. Amsterdam : Elsevier Ltd., 2016. 541 p.
18. Hedges J.I., Eglinton G., Hatcher P.G., Kirchman D.L., Arnosti C., Derenne S., Evershed R.P., Kögel-Knabner I., De Leeuw J.W., Littke R., Michaelis W., Rullkotter J. The molecularly-uncharacterized component of nonliving organic matter in natural environments // *Org. Geochem.* 2000. Vol. 31. PP. 945–958. doi: 10.1016/S0146-6380(00)00096-6

19. Калабин Г.А., Каницкая Л.В., Кушнарев Д.Ф. Количественная спектроскопия ЯМР природного органического сырья и продуктов его переработки. М. : Химия, 2000. 408 с.
20. Чуков С.Н. Структурно-функциональные параметры органического вещества почв в условиях антропогенного воздействия. СПб. : Изд-во СПбГУ, 2001. 216 с.
21. Mao J., Cao X., Olk D.C., Chu W., Schmidt-Rohr K. Advanced solid-state NMR spectroscopy of natural organic matter // *Progress in Nuclear Magnetic Resonance Spectroscopy*. 2017. Vol. 100. PP. 17–51. doi: 10.1016/j.pnmrs.2016.11.003
22. Чуков С.Н., Лодыгин Е.Д., Абакумов Е.В. Использование ^{13}C ЯМР-спектроскопии в исследовании органического вещества почв (обзор) // *Почвоведение*. 2018. № 8. С. 952–964.
23. Kogel-Knabner I., Rumpel C. Advances in Molecular Approaches for Understanding Soil Organic Matter Composition, Origin, and Turnover: A Historical Overview // *Adv. Agron*. 2018. Vol. 149. PP. 1–48. doi: 10.1016/bs.agron.2018.01.003
24. Гынинова А.Б., Корсунов В.М. Почвы Селенгинского дельтового района Прибайкалья // *Почвоведение*. 2006. № 3. С. 273–281.
25. Макушкин Э.О. Сравнительная оценка гумусного состояния почв пастбищ и фоновых участков дельты р. Селенга // *Агрохимия*. 2015. № 12. С. 28–36
26. Макушкин Э.О., Сорокин Н.Д., Корсунов В.М. Состояние микробных сообществ почв в различных условиях их поемности в дельте Селенги. Улан-Удэ : Изд-во БНЦ СО РАН, 2007. 160 с.
27. Сорокин Н.Д., Макушкин Э.О., Корсунов В.М., Афанасова Е.Н., Шахматова Е.Ю. Микробные комплексы гидроморфных почв дельты Селенги (Байкальский регион) // *Почвоведение*. 2006. № 7. С. 855–860.
28. Шахматова Е.Ю., Макушкин Э.О., Корсунов В.М. Особенности химического состава почвенно-грунтовых вод пойменных почв дельты Селенги (Байкальский регион) // *Почвоведение*. 2009. № 6. С. 674–679.
29. Polyakov V., Abakumov E., Lodygin E., Vasilevich R., Lapidus A. Distribution of Molecular Weight of Humic Substances Isolated from Soils of Tallgrass Temperate Rainforests (Chernevaya Taiga) // *Agronomy*. 2022. Vol. 12 (8). P. 1760. doi: 10.3390/agronomy12081760
30. Abakumov E.V., Polyakov V.I., Chukov S.N. Approaches and Methods for Studying Soil Organic Matter in the Carbon Polygons of Russia (Review) // *Eurasian Soil Science*. 2022. Vol. 55 (7). PP. 849–860. doi: 10.1134/S106422932207002X
31. Lodygin E., Abakumov E. The Impact of Agricultural Use of Retisols on the Molecular Structure of Humic Substances // *Agronomy*. 2022. Vol. 12 (1). P. 144. doi: 10.3390/agronomy12010144
32. Polyakov V., Loiko S., Istigechev G., Lapidus A., Abakumov E. Elemental and molecular composition of humic acids isolated from soils of tallgrass temperate rainforests (Chernevaya taiga) by ^1H - ^{13}C HECTCOR NMR spectroscopy // *Agronomy*. 2021. Vol. 11 (10). P. 1998. doi: 10.3390/agronomy11101998
33. Polyakov V.I., Chegodaeva N.A., Abakumov E.V. Molecular and elemental composition of humic acids isolated from selected soils of the Russian Arctic // *Vestnik Tomskogo Gosudarstvennogo Universiteta, Biologiya*. 2019. Vol. 47. PP. 6–21. doi: 10.17223/19988591/47/1
34. Chalov S., Thorslund J., Kasimo N., Aybullatov D., Ilyicheva E., Karthe D., Kositsky A., Lychagin M., Nitttrouer J., Pavlov M., Pietron J., Shinkareva G., Tarasov M., Garmaev E., Akhtman Y., Jarsjo E. The Selenga River delta: a geochemical barrier protecting Lake Baikal waters // *Regional Environmental Change*. 2016. PP. 1–15.
35. Жуков В. М. Климат Бурятской АССР. Улан-Удэ : Бурят. кн. изд-во, 1960. 188 с.
36. Гынинова А.Б., Шоба С.А., Балсанова Л.Д., Гынинова Б.Д. Почвы дельты реки Селенги (генезис, география, геохимия). Улан-Удэ : Изд-во БНЦ СО РАН, 2012. 344 с.

37. IUSS Working Group WRB World Reference Base for Soil Resources 2014, update 2015. International Soil Classification System for Naming Soils and Creating Legends for Soil Maps. World Soil Resources Reports No. 106. Rome: FAO, 2015. 192 p.
38. Агрохимические методы исследования почв. М. : Наука, 1975. 656 с.
39. Орлов Д.С., Гришина Л.А. Практикум по химии гумуса. М. : Изд-во Моск. ун-та, 1981. 273 с.
40. Orlov D.S. Humic Substances of Soils and General Theory of Humification. 1st ed. London, UK : Taylor & Francis, 1995. 325p.
41. Убугунова В. И., Убугунов Л.Л., Корсунов В.М., Балабко П.Н. Аллювиальные почвы речных долин бассейна р. Селенги. Улан-Удэ : Изд-во БНЦ СО РАН, 1998. 290 с.
42. Кленов Б.М. Устойчивость гумуса автоморфных почв Западной Сибири. Новосибирск : Изд-во СО РАН, 2000. 173 с.
43. Дергачева М.И., Некрасова О.А., Оконешникова М.В., Васильева Д.И., Гаврилов Д.А., Очур К.О., Ондар Е.Э. Соотношение элементов в гуминовых кислотах как источник информации о природной среде формирования почв // Сибирский экологический журнал. 2012. № 5. С. 643–647.
44. Орлов Д.С., Бирюкова О.Н., Суханова Н.И. Органическое вещество почв Российской Федерации. М. : Наука, 1996. 256 с.
45. Winkler A., Haumaier L., Zech W. Insoluble alkyl carbon components in soils derive mainly from cutin and suberin // Org. Geochem. 2005. Vol. 36 (4). PP. 519–529. doi: 10.1016/j.orggeochem.2004.11.006
46. Knicker H., Hilscher A., González-Vila F.J., Almendros G. A new conceptual model for the structural properties of char produced during vegetation fires // Org. Geochem. 2008. Vol. 39(8). PP. 935–939. doi: 10.1016/j.org-geochem.2008.03.021
47. Simpson A.J., Simpson M.J. Nuclear magnetic resonance analysis of natural organic matter. Biophysico-chemical processes involving natural nonliving organic matter in environmental systems / eds. by N. Senesi, B. Xing, P.M. Huang. New Jersey : John Wiley & Sons Inc., 2009. PP. 589–650.
48. Ковалева Н.О., Ковалев И.В. Лигниновые фенолы в почвах как биомаркеры палеорастительности // Почвоведение. 2015. № 9. С. 1073–1086. doi: 10.7868/S0032180X15((09)0063
49. Чимитдоржиева Г.Д. Особенности органического вещества криогенных почв // Почвоведение. 1991. № 11. С. 125.
50. Лодыгин Е.Д., Безносиков В.А., Василевич Р.С. Молекулярный состав гумусовых веществ тундровых почв (¹³C-ЯМР-спектроскопия) // Почвоведение. 2014. № 5. С. 546–552. doi: 10.7868/S0032180X14010079
51. Ибраева М.А., Шаухарова Д.Е., Джуманова М. Влияние засоления почв на микробиологическую активность // Почвоведение и агрохимия. 2020. № 2. С. 71–78.

References

1. Martin MV, Gebuhr C, Daniel O, Wiltshire KH. Characterization of a humic acid extracted from marine sediment and its influence on the growth of marine diatoms. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. 2014;94(5):895-906. doi: 10.1017/S0025315414000368
2. Fernandes AN, Giovanela M, Esteves VI. Elemental and spectral properties of peat and soil samples and their respective humic substances. *J. Mol. Str.* 2010;971:33-38. doi: 10.1016/j.molstruc.2010.02.069
3. Nebbioso A, Piccolo A. Molecular characterization of dissolved organic matter (DOM): a critical review. *Anal. Bioanal. Chem.* 2013;405:109-124. doi: 10.1007/s00216-012-6363-2
4. Schaeffer A, Nannipieri P, Kästner M. et al. From humic substances to soil organic matter–microbial contributions. In honour of Konrad Haider and James P. Martin for their outstanding research contribution to soil science. *J Soils Sediments*. 2015;15:1865-1881. doi: 10.1007/s11368-015-1177-4

5. Hayes MHB, Swift RS. An appreciation of the contribution of Frank Stevenson to the advancement of studies of soil organic matter and humic substances. *J Soils Sediments*. 2018;18:1212-1231. doi: 10.1007/s11368-016-1636-6
6. Kleber M, Lehmann J. Humic substances extracted by alkali are invalid proxies for the dynamics and functions of organic matter in terrestrial and aquatic ecosystems. *J. Environ. Qual.* 2019;48:207-216. doi: 10.2134/jeq2019.01.0036
7. Dou S, Shan J, Song X, Cao R, Wu M, Li C, Guan S. Are humic substances soil microbial residues or unique synthesized compounds? A perspective on their distinctiveness. *Pedosphere*. 2020;30(2):159-167. doi: 10.1016/S1002-0160(20)60001-7
8. Nobili M, Bravo C, Chen Y. The spontaneous secondary synthesis of soil organic matter components: a critical examination of the soil continuum model theory. *Appl. Soil Ecol.* 2020;154:103655. doi: 10.1016/j.apsoil.2020.103655
9. Simpson AJ, Kingery WL, Hayes MH, Spraul M, Humpfer E, Dvortsak P, Kerssebaum R, Godejohann M, Hofmann M. Molecular structures and associations of humic substances in the terrestrial environment. *Naturwissenschaften*. 2002;89:84-88. doi: 10.1007/s00114-001-0293-8
10. Lehmann J, Kleber M. The contentious nature of soil organic matter. *Nature*. 2015;528:60-68. doi: 10.1038/nature16069
11. Rigobello ES, Dantas ADB, Di Bernardo L, Vieira EM. Influence of the apparent molecular size of aquatic humic substances on colour removal by coagulation and filtration. *Environmental Technology*. 2011;32:1767-1777. doi: 10.1080/09593330.2011.555423
12. Orlov DS. Gumusovye kisloty pochv i obshchaya teoriya gumifikatsii [Soil humic acids and the general theory of humification]. Moscow: MGU Publ.; 1990. 324 p. In Russian
13. Dergacheva MI. Metody pochvovedeniya v arkheologicheskikh issledovaniyakh [Methods of soil science in archaeological research]. Novosibirsk: Novosibirskiy gos. un-t Publ.; 2007. 96 p. In Russian
14. Hatcher PG, Dria KJ, Kim S, Frazier SW. Modern analytical studies of humic substances. *Soil Sci*. 2001;166:770-794. doi: 10.1097/00010694-200111000-00005
15. Leenheer JA. Systematic approaches to comprehensive analyses of natural organic matter. *Ann. Environ. Sci.* 2009;3:1-130.
16. Stevenson FJ. Humus chemistry: genesis, composition, reactions. New York: John Wiley and Sons; 1994. 512 p.
17. Claridge TDW. High-resolution NMR techniques in organic chemistry. Amsterdam: Elsevier Ltd.; 2016. 541 p.
18. Hedges JI, Eglinton G, Hatcher PG, Kirchman DL, Arnosti C, Derenne S, Evershed RP., Kögel-Knabner I, De Leeuw JW, Littke R, Michaelis W, Rullkotter J. The molecularly-uncharacterized component of nonliving organic matter in natural environments. *Org. Geochem*. 2000;31:945-958. doi: 10.1016/S0146-6380(00)00096-6
19. Kalabin GA, Kanitskaya LV, Kushnarev DF. Kolichestvennaya spektroskopiya YaMR prirodnogo organicheskogo syr'ya i produktov ego pererabotki [Quantitative NMR spectroscopy of natural organic raw materials and products of their processing]. Moscow: Khimiya Publ.; 2000. 408 p. In Russian
20. Chukov SN. Strukturno-funktsional'nye parametry organicheskogo veshchestva pochv v usloviyakh antropogennogo vozdeystviya [Structural and functional parameters of soil organic matter under anthropogenic impact]. Saint Petersburg: SPbGU Publ.; 2001. 216 p. In Russian
21. Mao J, Cao X, Olk DC, Chu W, Schmidt-Rohr K. Advanced solid-state NMR spectroscopy of natural organic matter // *Progress in Nuclear Magnetic Resonance Spectroscopy*. 2017;100:17-51. doi: 10.1016/j.pnmrs.2016.11.003
22. Chukov SN, Lodygin ED, Abakumov EV. Application of ¹³C NMR spectroscopy to the study of soil organic matter: A review of publications. *Eurasian Soil Science*. 2018;51(8):889-900.
23. Kogel-Knabner I, Rumpel C, Advances in Molecular Approaches for Understanding Soil Organic Matter Composition, Origin, and Turnover: A Historical Overview. *Adv. Agron*. 2018;149:1-48. doi: 10.1016/bs.agron.2018.01.003

24. Gyninova AB, Korsunov VM. The soil cover of the Selenga delta area in the Baikal region. *Eurasian Soil Science*. 2006;39(3):243-250.
25. Makushkin EO. The Comparative Estimation of the Humus State of Soils on Pascual and Base-Line Areal of Selenga River Delta. *Agrochemistry*. 2015;12:28-36.
26. Makushkin EO., Sorokin ND, Korsunov VM. Sostoyaniye mikrobykh soobshchestv pochv v razlichnykh usloviyakh ih poemnosti v del'te Selengi. Ulan-Ude: BNC SO RAN Publ., 2007. 160 p. In Russian
27. Sorokin ND, Afanasova EN, Makushkin EO, Korsunov VM., Shakhmatova E.Yu. Microbial complexes of hydromorphic soils in the Selenga River delta (Baikal region). *Eurasian Soil Science*. 2006;(39)7:765-770.
28. Shakhmatova EYu, Makushkin EO, Korsunov VM. Specific features of the chemical composition of groundwater in floodplain soils of the Selenga River delta (lake Baikal region). *Eurasian Soil Science*. 2009;(42)6:623-628.
29. Polyakov V, Abakumov E, Lodygin E, Vasilevich R, Lapidus A. Distribution of Molecular Weight of Humic Substances Isolated from Soils of Tallgrass Temperate Rainforests (Chernaya Taiga). *Agronomy*. 2022;12(8):1760. doi: 10.3390/agronomy12081760
30. Abakumov EV, Polyakov VI, Chukov SN. Approaches and Methods for Studying Soil Organic Matter in the Carbon Polygons of Russia (Review). *Eurasian Soil Science*. 2022;55(7):849-860. doi: 10.1134/S106422932207002X
31. Lodygin E, Abakumov E. The Impact of Agricultural Use of Retisols on the Molecular Structure of Humic Substances // *Agronomy*. 2022;12(1):144. doi: 10.3390/agronomy12010144
32. Polyakov V, Loiko S, Istigechev G, Lapidus A, Abakumov E. Elemental and molecular composition of humic acids isolated from soils of tallgrass temperate rainforests (Chernaya taiga) by ¹H-¹³C HECTCOR NMR spectroscopy // *Agronomy*. 2021. 11(10), 1998. doi: 10.3390/agronomy11101998
33. Polyakov VI, Chegodaeva NA, Abakumov EV. Molecular and elemental composition of humic acids isolated from selected soils of the Russian Arctic. *Vestnik Tomskogo Gosudarstvennogo Universiteta. Biologiya*. 2019;47:6-21. doi: 10.17223/19988591/47/1
34. Chalov S, Thorslund J, Kasimo N, Aybullaev D, Ilyicheva E, Karthe D, Kositsky A, Ly-chagin M, Nittrover J, Pavlov M, Pietron J, Shinkareva G, Tarasov M, Garmaev E, Akhtman Y, Jarsjo E. The Selenga River delta: a geochemical barrier protecting Lake Baikal waters. *Regional Environmental Change*. 2016;1-15.
35. Zhukov VM. Klimat Buryatskoy ASSR [The climate of the Buryat ASSR]. Ulan-Ude: Buryat. kn. Publ.; 1960. 188 p. In Russian
36. Gyninova AB, Shoba SA, Balsanova LD, Gyninova BD. Pochvy del'ty reki Selengi (genesis, geografiya, geokhimiya) [Soils of the Selenga River Delta (genesis, geography, geochemistry)]. Ulan-Ude: BNTs SO RAN Publ.; 2012. 344 p. In Russian
37. IUSS Working Group WRB World Reference Base for Soil Resources 2014, update 2015. International Soil Classification System for Naming Soils and Creating Legends for Soil Maps. World Soil Resources Reports No. 106. Rome: FAO; 2015. 192 p.
38. Agrohimiicheskiye metody issledovaniya pochv. M.: Nauka Publ., 1975. 656 p. In Russian
39. Orlov D, Grishina LA. Praktikum po khimii gumusa [Workshop on chemistry of humus]. Moscow: Mosk. un-t Publ.; 1981. 273 p. In Russian
40. Orlov DS. Humic Substances of Soils and General Theory of Humification, 1st ed.; Taylor & Francis: London, UK, 1995; 325 p.
41. Ubugunova VI, Ubugunov LL, Korsunov VM, Balabko PN. Allyuvial'nye pochvy rechnykh dolin basseyna r. Selengi [Alluvial soils of river valleys in the Selenga River Basin]. Ulan-Ude: BNTs SO RAN Publ.; 1998. 290 p. In Russian
42. Klenov BM. Ustoychivost' gumusa avtomorfnykh pochv Zapadnoy Sibiri [Stability of humus of automorphic soils of Western Siberia]. Novosibirsk: SO RAN Publ.; 2000. 173 p. In Russian
43. Dergacheva MI, Nekrasova OA, Okoneshnikova MV, Vasil'yeva DI, Gavrilov DA, Ochur KO, Ondar YeE. Sootnosheniye elementov v guminovykh kislotakh kak istochnik pochvy o prirodnoy srede obrazuyushchey pochvu [Ratio of elements in humic acids as a source of information on environment formation soil]. *Siberian Ecological Journal*. 2012;5:643-647.

44. Orlov DS, Biryukova ON, Sukhanova NI. Organicheskoye veshchestvo pochv Rossiyskoy Federatsii [Organic matter of soils of the Russian Federation]. M.: Nauka Publ., 1996. 256 p.
45. Winkler A, Haumaier L, Zech W. Insoluble alkyl carbon components in soils derive mainly from cutin and suberin. *Org. Geochem.* 2005;36(4):519-529. doi: 10.1016/j.orggeochem.2004.11.006
46. Knicker H, Hilscher A, González-Vila FJ, Almendros G. A new conceptual model for the structural properties of char produced during vegetation fires. *Org. Geochem.* 2008;39(8):935-939. doi: 10.1016/j.org-geochem.2008.03.021
47. Simpson AJ, Simpson MJ. Nuclear magnetic resonance analysis of natural organic matter. Biophysico-chemical processes involving natural nonliving organic matter in environmental systems / Eds.: N. Senesi, B. Xing, P.M. Huang. John Wiley & Sons Inc. New Jersey, 2009. PP. 589-650.
48. Kovaleva NO, Kovalev IV. Lignin phenols in soils as biomarkers of paleovegetation. *Eurasian Soil Science.* 2015;48:946-958. doi: 10.1134/S1064229315090057
49. Chimitdorzhieva GD. Particular qualities of organic matter in cryogenic soils. *Eurasian Soil Science.* 1991;11:125.
50. Lodygin ED, Beznosikov VA, Vasilevich RS. Molecular composition of humic substances in tundra soils (¹³C-NMR spectroscopic study). *Eurasian Soil Science.* 2014;47:400-406. doi 10.1134/S1064229314010074
51. Ibraeva MA, Shaukharova DE, Dzhumanova M. Effect of soil salinity on microbiological activity. *Eurasian Soil Science and Agrochemistry.* 2020;2:71-78.

Информация об авторах:

Мильхеев Евгений Юрьевич – канд. биол. наук, н.с. лаборатории биохимии почв, Институт общей и экспериментальной биологии СО РАН (Улан-Удэ, Россия)

E-mail: evg-milh@rambler.ru

Чимитдоржиева Галина Доржиевна – д-р с.-х. наук, профессор, в.н.с. лаборатории биохимии почв, Институт общей и экспериментальной биологии СО РАН (Улан-Удэ, Россия)

E-mail: galdorj@gmail.com

Балданов Нимбу Доржижапович – канд. биол. наук, доцент, зав. кафедрой мелиорации и охраны земель, Бурятская государственная сельскохозяйственная академия имени В.Р. Филиппова (Улан-Удэ, Россия).

E-mail: nimbu_bald@mail.ru

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Information about the authors:

Evgeniy Yr. Milkheev, Cand. Sci. (Biol), Researcher, Laboratory of Soil Biochemistry, Institute of General and Experimental Biology, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences (Ulan-Ude, Russian Federation).

E-mail: evg-milh@rambler.ru

Galina D. Chimitdorzhieva, Dr. Sci. (Agr.), Professor, Leading Researcher, Laboratory of Soil Biochemistry, Institute of General and Experimental Biology, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences (Ulan-Ude, Russian Federation).

E-mail: galdorj@gmail.com

Nimbu D. Baldanov, Cand. Sci. (Biol.), Head. Department of Land Reclamation and Protection, Federal State Budgetary Educational Institution of Higher Education Buryat State Agricultural Academy named after V.R. Filippova (Ulan-Ude, Russian Federation).

E-mail: nimbu_bald@mail.ru

The Authors declare no conflict of interest.

Статья поступила в редакцию 28.05.2022;
одобрена после рецензирования 09.10.2023; принята к публикации 11.12.2023.

The article was submitted 28.05.2022;
approved after reviewing 09.10.2023; accepted for publication 11.12.2023.

Original article

UDC 631.48

doi: 10.17223/19988591/63/2

Physico-chemical and electrical properties of Cryosols in the Lena River Delta

Vyacheslav I. Polyakov¹, Evgeny V. Abakumov², Alexey A. Petrov³

^{1,2} St. Petersburg State University, St. Petersburg, Russian Federation

¹ Arctic and Antarctic Research Institute, St. Petersburg, Russian Federation

³ North-Eastern Federal University, Yakutsk, Russian Federation

¹ <http://orcid.org/0000-0001-6171-3221>, v.polyakov@spbu.ru

² <http://orcid.org/0000-0002-5248-9018>, e_abakumov@mail.ru

³ <https://orcid.org/0000-0002-8536-4078>, petrov_alexey@mail.ru

Summary. Vertical electrical sounding method is an express and most accurate method for measuring and analysing the resistivity through the soil profile. As a result of climate change, permafrost is melting, which leads to a significant transformation of landscapes, both natural and anthropogenically transformed. In the vulnerable environments of the Arctic region (long recovery after anthropogenic impact), this method allows to determine the active layer thickness and the heterogeneity in the soil structure without disturbing of the soil cover. This method is based on the measurement of electrical resistivity in the soil, the data obtained were processed in the form of one dimensional model. In the course of field research, the heterogeneous islands of the Lena River Delta were investigated. Complex soil investigations using the method of vertical electrical sensing allows to fully assess the most important properties of cryogenic soils formed in the delta complex of the Lena River. As a result of the work, the modeled boundaries of the active layer were determined, which were confirmed during the laying of soil transects, as well as the main physical and chemical parameters of soils. During the vertical electrical sounding observation an inhomogeneity in the distribution of resistivity under a drained lake was found, which may correspond to the presence of a talik or a layer of salt unfrozen water in a permafrost. Due to the change in the soil horizons, there is a sharp change in the electrical resistivity indicator occur, which corresponds to the change from soil to frozen rock.

The paper contains 6 Figures, 3 Tables and 37 References.

Keywords: vertical electrical sounding, permafrost-affected soils, electrical resistivity, Arctic

Funding: This work was supported by the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation in accordance with agreement № 075-15-2022-322 date 22.04.2022 on providing a grant in the form of subsidies from the Federal budget of Russian Federation. The grant was provided for state support for the creation and development of a World-class Scientific Center “Agrotechnologies for the Future”. The article in honor of the 300th anniversary of St. Petersburg State University.

For citation: Polyakov VI, Abakumov EV, Petrov AA. Physico-chemical and electrical properties of Cryosols in the Lena River Delta. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya* = *Tomsk State University Journal of Biology*. 2023;63:24-42. doi: 10.17223/19988591/63/2

Научная статья

doi: 10.17223/19988591/63/2

Физико-химические и электрические свойства криоземов в дельте реки Лены

**Вячеслав Игоревич Поляков¹, Евгений Васильевич Абакумов²,
Алексей Анатольевич Петров³**

^{1, 2} Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия

³ Северо-Восточный федеральный университет, Якутск, Россия

¹ <http://orcid.org/0000-0001-6171-3221>, v.polyakov@spbu.ru

² <http://orcid.org/0000-0002-5248-9018>, e_abakumov@mail.ru

³ <https://orcid.org/0000-0002-8536-4078>, petrov_alexey@mail.ru

Аннотация. Метод вертикального электрического зондирования является экспрессным и наиболее точным методом измерения и анализа удельного сопротивления в профиле почвы. В результате изменения климата происходит таяние многолетнемерзлой породы, что приводит к значительной трансформации ландшафтов, как естественных, так и антропогенно-преобразованных. В уязвимых условиях Арктического региона (длительное восстановление после антропогенного воздействия) данный метод позволяет определить границу активного слоя и неоднородность структуры почвы без нарушения почвенного покрова. Данный метод основан на измерении удельного электрического сопротивления в почве; полученные данные обрабатывались в виде одномерных моделей. В ходе полевых исследований были исследованы острова дельты р. Лены. Проведение комплексных почвенных исследований с использованием метода вертикального электрического зондирования позволяет в полной мере оценить важнейшие свойства криогенных почв, формирующихся в дельтовом комплексе р. Лены. В результате работ определены смоделированные границы активного слоя, которые были подтверждены при закладке почвенных разрезов, а также основные физико-химические параметры почв. В ходе наблюдений вертикального электрического зондирования была обнаружена неоднородность в распределении удельного сопротивления под дренированным озером, что может соответствовать наличию талика или слоя соленой незамерзшей воды. В связи со сменой почвенных горизонтов происходит резкое изменение показателей электрического сопротивления, что соответствует переходу от почвы к мерзлой породе.

Ключевые слова вертикальное электрическое зондирование, многолетнемерзлые почвы, удельное электрическое сопротивление, Арктика, криоземы

Для цитирования: Polyakov V.I., Abakumov E.V., Petrov A.A. Physico-chemical and electrical properties of Cryosols in the Lena River Delta // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2023. № 63. С. 24–42. doi: 10.17223/19988591/63/2

Introduction

Permafrost-affected soils occupy an area of more than 8.6 million km² in the Northern hemisphere [1-2]. A characteristic feature of permafrost-affected soils are the presence of ice, which is often found in the form of a permafrost table and cryogenic process (turbation, cracking) [3]. Permafrost layer acts as a geochemical barrier that leads to stagnation of water, especially in the summer months,

causing a decrease in the amount of oxygen in the soil (redoximorphic conditions) [4]. Arctic soils are quite vulnerable to the disturbance of the soil cover [5]. It leads to the development of permafrost processes in the soil and degradation of landscapes affected by permafrost [6]. The most common method of soil cover analysis is the research of a soil section, which provides complete information on the structure of the soil cover. To determine the active layer thickness, a soil probe is also used, its length is usually up to 1.5 m, it practically does not disturb the soils, but at the same time does not provide information about the structure of the soil profile [5-6]. Soils in polar deserts can show signs of waterlogging and gley conditions due to waterlogging as a result of melting of ice. In permafrost-affected soils, the absence of horizontal layers may be observed [7]. This process is known as cryoturbation and leads to mixing of soil material, involutions, migration of dissolved organic matter, frost heaving, separation of coarse inclusions from fine-grained soil, cracks and patterned soil [8].

One of the effective and informative method for analyzing soil cover, determining the active layer thickness and water table is the method of vertical electrical sounding (VES) [9-10]. For the first time, the method of VES was used in the work of Parasnin [11], which noted the simplicity of use of such a technique in electrical exploration. The use of VES has recently been discussed by A.I. Pozdnyakov, his work led to a comprehensive understanding of the nature of stationary electric fields in soils, grounds and landscapes [9, 12]. Due to VES investigation as a non-intrusive method, it is possible to carry out an express survey of soil-permafrost strata in order to establish the thickness of the active layer, the depth of the upper layer of permafrost and clarify the structure of the stratum of permafrost [5, 13-14]. This method is also actively used in the urban environment, it allows to quickly and accurately determine the risks of flooding, without disturbance of the soil cultural layer [9, 12, 15-16]. The method is applicable to compilation of landscape maps in the field of agricultural complex based on soil organic matter (SOM) content, cation exchange capacity and texture class [9]. In the Arctic zone, due to the presence of a layer of permafrost, SOM indicators, cation exchange capacity, texture class do not provide much information about the profile structure, due to the relatively high electrical resistivity (ER) of frozen rocks [6]. In the polar zone, the indicator of ER in the soil has been insufficiently studied. The main areas of research were carried out in the European part of Russia, Western Siberia, Svalbard archipelago and the Antarctic Peninsula [6, 12, 17-18]. Further study of induced electric fields will make it possible to study the detailed structure of soils, the redistribution of substances in the soil cover, their course and intensity [9, 16]. As a result of climate change, cities located in the area of permafrost are at risk due to soil subsidence and possible flooding, therefore expanding the study of natural electric fields in soils is a powerful tool for preventing damage and ensuring public safety [5, 19]. This method makes it possible to study saline, flooded, agrotechnical and drained soils [16, 20]. Based on these works, relationships were established between the content of organic matter, texture class, and the cation exchange capacity [15]. Recently, the VES method is used in the conditions of occurrence of permafrost, since it is suitable for

determining the active layer thickness [21]. Geophysical methods in comparison with traditional soil excavations have a number of advantages, such as coverage of a large area and low impact on the soil cover [5-6,14]. In the Arctic zone, in context of investigations of Cryosols and permafrost-affected soils, geophysical methods are mainly used to study the thickness of the occurrence of permafrost and the shapes and sizes of taliks under thermokarst lakes and rivers [5-6]. Soils in the area of occurrence of permafrost are quite different in the context of ER, the ER here ranges from 1000-5000 to 10^5 - 10^6 Ohm m, while soils not affected by cryogenic processes have a resistivity approximately 1000 Ohm m, depending on the structure and degree of moisture [6, 17]. Thus, the aim of this work is to use VES to study the vertical stratification of strata on various islands of the Lena River Delta. To achieve the aim of work, the following tasks were set:

- to measure the active layer thickness of the Lena River Delta by traditional methods;
- to investigate the electrical resistivity and constructing profile curves of apparent electrical resistivity of different soil horizons;
- to analyze the active layer thickness according to VES method in various landscape of the Lena River Delta.

Materials and methods

Study area. The Lena River Delta is the largest northern delta in the world, which is located in the Arctic zone and has an area of about 30,000 km² [22-23]. Due to such a huge area and location, it has a significant impact on the water regime of the Arctic Ocean. The delta was formed as a result of river activity: sediment transport, erosion, abrasion under the influence of sea level fluctuations [23]. The Lena River Delta is covered with tundra vegetation of various types [24]. The main components are lichens, mosses, grasses and some types of shrubs [25]. The Lena River delta is separated from the mainland by the Primorsky Ridge and the Chekanovsky Ridge [23]. Thus, the Delta of the Lena River has been formed in a lowland and heavily watered.

The Lena River Delta is located in a zone with an arctic continental climate. The average annual air temperature is -13 °C, the average January temperature drops to -32 °C, the average July temperature is 6.5 °C. The duration of the period with snow cover is 250–270 days. Most of the land is characterized by the presence of permafrost at a depth of about 50-60 cm [24-25].

Sampling strategy. The sampling and classification procedure of soils and soil horizons was carried out according to the standard procedure [26]. To analyze the physicochemical properties of the soil sections were prepared.

During the field work, two islands were explored - Kurungnakh and Samoylov. The exploration was performed in August 2020. Samoylov Island covers an area of about 5 km². The western part is formed by recent channel and aeolian processes. The eastern part is represented by ice veins and small thermokarst lakes. Kurungnakh Island is located near the top of the Lena River Delta and is washed away by the Olenek Channel [23]. The Kurungnakh island consist from

the ice complex (IC) deposits and underlying sands from the surface [27]. One of the investigated areas of the Kurungnakh Island is represented by a drained lake that began to form over the past hundred years (Figure 1).

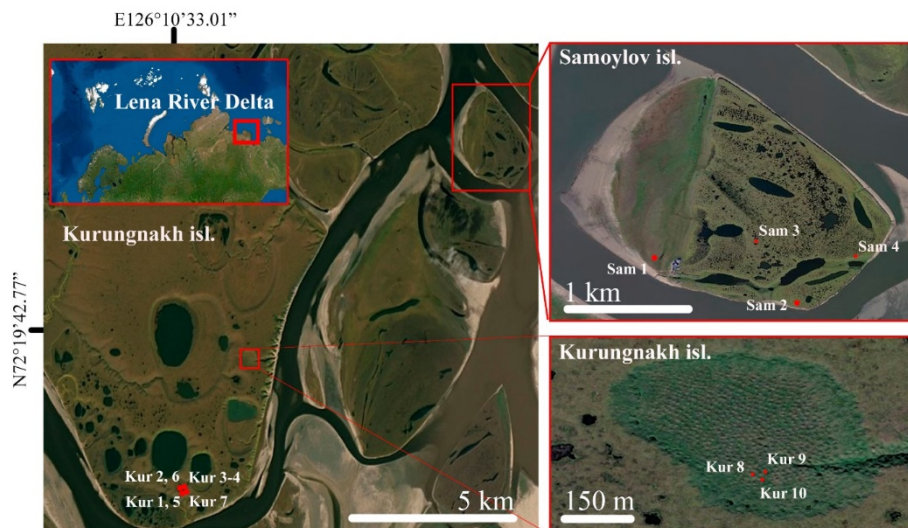


Fig. 1. The study area. Lena River Delta. Source: ESRI: Geographic information system company (West Redlands, California, United States of America)

Vertical electronic sounding method. Measurements of the ER of soil and ground layers were carried out using a portable LandMapper ERM-02 (Penza, Russia) device. This device is widely used in near-surface (up to 2 m) soil surveys, as it allows to determine heterogeneities of various soil properties (salinity, stoniness, texture, contamination with oil products, depth of groundwater occurrence, as well as the boundary of the active layer). Measurements were carried out with grounding into the day soil surface. In our study, the resistivity measurements were performed using four-electrode (AB + MN) arrays of the AMNB configuration with use of the Schlumberger geometry, with amperage 7 mA [6]. The results of field measurements were recalculated according to the method of A.I. Pozdnyakov [9, 16] in accordance with the geometric coefficients (K) for different depths and spacing of electrodes AB and MN:

$$K = 3.14 * (AB/2 + MN/2) * (AB/2 - MN/2) / (2 * MN/2) \quad (1)$$

where, ABMN – space between electrodes.

Specific ER (Ωm) was calculated using the formula:

$$Ra = K * (\Delta U / I) \quad (2)$$

where, K - geometric coefficients, ΔU - voltage in mV, I – amperage mA.

The device scheme is shown in Figure 2.

The results of field measurements were recalculated according to the methodology proposed by A.I. Pozdnyakov [12]. Zondip software (ZondIP ver.7) was used to analyze VES data. It was used to obtain inverted 1D images. This is due

to the fact that the main task was to determine active layer thickness in various natural conditions (flooded, non-flooded, periodically flooded territories), and to consider the heterogeneity of the structure of soil profiles developing under cryogenic conditions. The distance of the MN electrodes was the same in all studies (10 cm). According to the A.I. Pozdnyakov on small research areas (up to 5 m), we can use the distance MN equal to 10 cm, and not increase it. The distance AB varied depending on the terrain conditions in the studied areas (the presence of ponds, small lakes, as well as hills).

Laboratory method. Soil samples were air-dried (24 hours, 20 °C), ground, and passed through 2 mm sieve. Chemical analyses were performed using classical methods: C and N content were determined using an element analyzer (EA3028-HT EuroVector, Pravia PV, Italy), pH in water suspensions using a pH meter (pH-150M Teplopribor, Moscow, Russia). The particle-size distribution analysis was carried out according to the Kachinsky method, which is the Russian analogue of analysis by Bowman and Hutka [28].

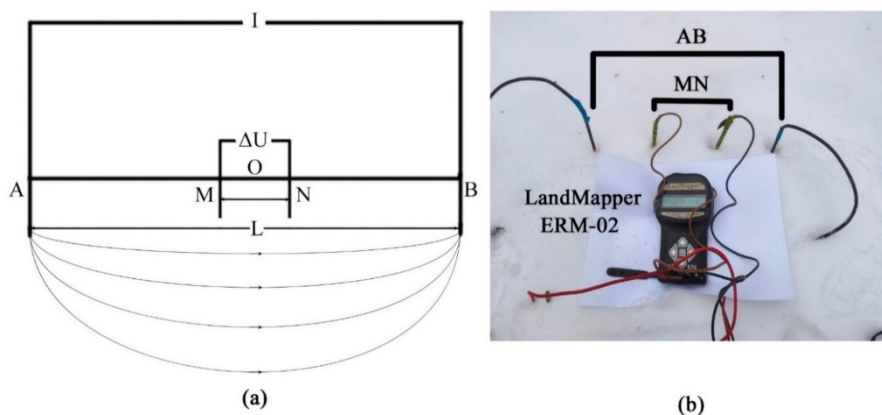


Fig. 2. (a) Schematic of the four-electrode measuring configuration. (b) field observation.

ABMN - the place where the electrodes are installed; ΔU - voltage in mV;

I - amperage in mA; L is the distance between the electrodes AB; O is the distance between the MN electrodes

Results

Physico-chemical characteristics of soil. The studied soils have been classified as Cryosol [26]. In the studied soils, the thickness of active layer is up to 1 meter, and in most of the soils there are signs of cryoturbation, which is present in the mixing of soil horizons under the influence of cryogenic processes [29]. Due to the close presence of permafrost, stagnic conditions are formed in soils, this is presented in the formation of ferruginous nodules, and the migration of iron and aluminum oxides along the soil profile [1]. The description of studied soils is presented in Table 1.

Table 1

Description of soil cover from the Lena River Delta

Soil ID	Horizon	Depth, cm	Description	Coordinates	Soil name
Samoylov island					
Sam 1	Ah	0-22	Organomineral horizon with the accumulation of organic matter	N 72°22'15.7" E 126°28'11.5"	Umbric Cryosol
	A/C	22-29	Stratified soil horizon, with layers with different particle-mass distribution		
	A/Cg	29-60	Stratified soil horizon with iron spots and Fe-Al migration		
Sam 2	Oe	0-9	Moderatly decomposed organic matter	N 72°22'11.4" E 126°31'06.5"	Folic Cryosol
	Bg	9-38	Mineral horizon with iron spots and Fe-Al migration		
Sam 3	Oe	0-5	Moderatly decomposed organic matter	N 72°22'21.8" E 126°29'38.5"	Folic Cryosol
	Bg@	5-29	Mineral horizon with a sign of cryoturbation		
Sam 4	Oe	0-8	Moderatly decomposed organic matter	N 72°17'20.2" E 126°11'00.2"	Folic Cryosol
	Bg@	8-32	Mineral horizon with a sign of cryoturbation		
Kurungnakh island					
Kur 1	Oe	0-4	Moderatly decomposed organic matter	N 72°17'21.1" E 126°10'48.9"	Folic Cryosol
	Bg@	4-27	Mineral horizon with with iron spots, Fe-Al migration and sign of cryoturbation		
Kur 2	Oe	0-3	Moderatly decomposed organic matter	N 72°17'25.5" E 126°10'54.9"	Folic Cryosol
	Bg	3-29	Mineral horizon with iron spots and Fe-Al migration		
Kur 3	Oe	0-10	Moderatly decomposed organic matter	N 72°17'26.3" E 126°11'03.2"	Folic Cryosol
	Bg@	10-20	Mineral horizon with iron spots, Fe-Al migration and sign of cryoturbation		
Kur 4	Oe	0-11	Moderatly decomposed organic matter	N 72°17'29.2" E 126°11'10.6"	Folic Cryosol
	Bg@	11-29	Mineral horizon with iron spots, Fe-Al migration and sign of cryoturbation		
Kur 5	Oe	0-8	Moderatly decomposed organic matter	N 72°17'23.1" E 126°10'51.5"	Folic Cryosol
	Bg@	8-39	Mineral horizon with a sign of cryoturbation		
Kur 6	Oe	0-5	Moderatly decomposed organic matter	N 72°17'20.8" E 126°10'46.9"	Foile Cryosol
	Bg@	5-40	Mineral horizon with a sign of cryoturbation		
Kur 7	Oe	0-3	Moderatly decomposed organic matter	N 72°17'20.2" E 126°11'00.2"	Folic Cryosol
	Bg@	3-51	Mineral horizon with iron spots, Fe-Al migration and sign of cryoturbation		
Kur 8	Ah	0-30	Organomineral horizon with the accumulation of organic matter	N 72°19'17.8" E 126°15'10.9"	Umbric Cryosol
	Bgb	30-50	Mineral horizon with a sign of cryoturbation and buried organic matter		

Soil ID	Horizon	Depth, cm	Description	Coordinates	Soil name
Kur 9	Ahg	0-25	Organomineral horizon with the accumulation of organic matter, iron spots and Fe-Al migration	N 72°19'17.9" E 126°15'13.8"	Umbric Cryosol
	Bgb	25-40	Mineral horizon with a sign of cryoturbation and buried organic matter		
Kur 10	Ah@	0-50	Organo-mineral horizon with iron spots and Fe-Al migration and buried organic matter	N 72°19'18.0" E 126°15'15.1"	Umbric Cryosol

From the data obtained, relatively young areas (first terrace) of the Lena River Delta (flooded and drained) are associated with an active soil-forming process, which is presented in the formation of the Umbric horizon. The zonal areas on the islands of Samoylov and Kurungnakh are represented by typical Follic Cryosols, their development is associated with the formation of a moss cover and the development of active cryogenic processes. The thickness of such soils is much less than in flooded areas (approximately is 30-40 cm), this is due to the development of a moss cover, it acts as a temperature regulator and prevents the degradation of permafrost in the soil. Areas subject to periodic flooding process have a significantly greater thickness of the active layer, this is due to the active influence of the river on this territory. Such area is quite different from the zonal landscape, it's presented by different vegetation, the particle-size distribution is represented by the sand fraction and accumulation of humified organic matter (Table 2). Soil sections are shown in Figure 3.

The physicochemical characteristics of the studied soils are presented in Table 2.

The pH value varies within a wide range from 4.5 to 7.2. The most acidic condition is associated with zonal variants of soil formation, humification of organic substances, the precursors of which were mosses and lichens, leads to acidification and activates the process of migration of aluminum and iron along the soil profile. In areas that are subject to periodic flooding process, the pH level shifts to neutral. The Lena River in the downstream erodes carbonate rocks, which in dissolved form can accumulate in the river delta, which serves as a place of accumulation for various elements [26]. The carbon content is highest in the upper humus horizons, as well as in the Oe horizons, which consist of moderate decomposed organic remains. The nitrogen content is relatively low, which is typical for the Arctic soil, since the precursors of humification contain a small amount of nitrogen, which passes into the soil [30, 31]. In areas subject to flooding process, the nitrogen content is higher, this is the result of the formation of legumes and the fixation of nitrogen from the atmosphere. Flooded areas are characterized by the predominance of the sand fraction, which accumulates during periodic flooding. Zonal soils are characterized by a relatively high content of the dust fraction in relation to the flooded areas, this is due to the processes of physical, chemical and biological weathering [32].

Electrical parameters of cryogenic soils in the Lena River Delta. During the field work, measurements of the ER of soils were carried out (Table 3).

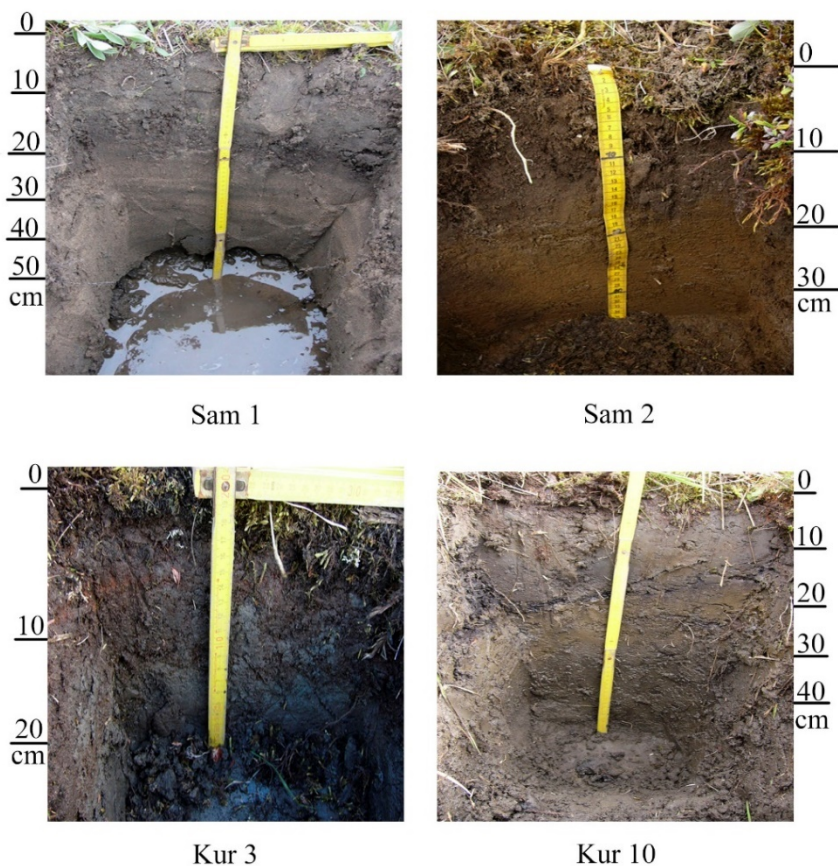


Fig. 3. Studied soil profiles. Soil ID correspond to Table 1

Table 2

Physicochemical parameters of the studied soils in the Lena River Delta

Soil ID	Depth, cm	pH (H ₂ O)	C, g*kg ⁻¹ *	N, g*kg ⁻¹ *	Particle-size distribution		
					Clay	Silt	Sand
Samoylov island							
Sam 1	0-22	7.2	3.4	0.01	3	22	75
	22-29	7.1	2.8	0.41	5	12	83
	29-60	5.4	2.7	0.55	18	12	70
Sam 2	0-9	6.2	3.3	0.01	n.d.	n.d.	n.d.
	9-38	7.1	1.2	0.01	3	23	74
Sam 3	0-5	5.7	2.4	0.01	n.d.	n.d.	n.d.
	5-29	6.4	0.8	0.01	6	10	84
Sam 4	0-8	6.1	2.1	0.01	n.d.	n.d.	n.d.
	8-32	6.9	0.9	0.01	1	25	74
Kurungnakh island							
Kur 1	0-4	5.8	2.3	0.43	n.d.	n.d.	n.d.
	4-27	4.5	0.4	0.01	15	42	43

Soil ID	Depth, cm	pH (H ₂ O)	C, g*kg ⁻¹ *	N, g*kg ⁻¹ *	Particle-size distribution		
					Clay	Silt	Sand
Kur 2	0-3	5.9	2.5	0.01	n.d.	n.d.	n.d.
	3-29	5.4	0.5	0.01	14	31	55
Kur 3	0-10	5.8	3.1	0.01	n.d.	n.d.	n.d.
	10-20	5.3	0.9	0.01	10	70	20
Kur 4	0-11	5.7	2.7	0.11	n.d.	n.d.	n.d.
	11-29	5.5	0.6	0.22	2	47	51
Kur 5	0-8	5.5	2.8	0.13	n.d.	n.d.	n.d.
	8-39	5.4	0.3	0.01	3	35	62
Kur 6	5-40	5.3	1.1	0.01	3	32	65
Kur 7	0-3	5.7	2.4	0.04	n.d.	n.d.	n.d.
	3-51	5.4	1.2	0.2	14	29	57
Kur 8	0-30	6.4	2.6	0.8	8	28	64
	30-50	5.9	1.3	0.3	10	19	71
Kur 9	0-25	6.6	2.7	0.6	18	40	42
	25-40	5.8	1.8	0.06	20	41	39
Kur 10	0-50	5.7	2.2	0.05	6	70	24

Table 3

Electric resistivity of studied soil profiles

VERS section name	P-modelled resistivity (Ohm*m)	Z-bottom layer depth (m)	Field permafrost table (m)
Sam 1	3.23	0.00	
	263.7	0.087	
	9.15	0.17	
	11237.88	0.24	
	3732.79	0.32	
	567214.03	0.72	0.60
Sam 2	11.36	0.00	
	504.99	0.22	0.38
Sam 3	7.80	0.00	
	259.14	0.15	0.29
	101.52	0.47	
	745181.07	1.12	
Sam 4	8.36	0.00	
	103.35	0.15	
	51.81	0.47	0.32
	1000252.88	1.12	
Kur 1	8.27	0.00	
	1367.79	0.12	
	99.09	0.32	0.27
	264.12	0.59	
Kur 2	60.9	0.00	
	3095.02	0.22	0.29
Kur 3	10.28	0.00	
	291.07	0.22	0.20
Kur 4	2.09	0.00	
	277.34	0.15	
	101.85	0.23	0.29
	284.44	0.71	

VERS section name	P-modelled resistivity (Ohm*m)	Z-bottom layer depth (m)	Field permafrost table (m)
Kur 5	11.28	0.00	
	85.86	0.14	
	35.19	0.45	0.39
	343846.02	1.07	
Kur 6	9.56	0.00	
	24.70	0.19	
	87.21	0.34	
	43.67	0.47	0.40
	1078191.49	1.12	
Kur 7	11.37	0.00	
	68.70	0.11	
	33.61	0.27	
	67.16	0.32	
	30.84	0.37	
	955297.70	1	0.51
Kur 8	13.34	0.00	
	57.99	0.19	
	16.35	0.27	
	43.71	0.32	
	22736.28	0.37	
	28.40	0.45	0.50
	2021.77	1.12	
Kur 9	8.51	0.00	
	13.47	0.21	
	19661.74	0.32	
	505.94	0.37	
	25411.83	0.45	0.40
	179.51	0.71	
	1114.82	1.41	
Kur 10	9.36	0.00	
	8.43	0.19	
	12329.10	0.27	
	3760.75	0.32	
	15569.81	0.42	0.50
	6726.78	0.71	
	134701.62	1.41	

The measurements extended to a depth of 1–5 m. The results of VES investigation obtained in the field were further processed in the form of a one-dimensional model (resistivity – depth axis) (Figures 4-6).

The data obtained for the resistivity values within the permafrost strata revealed several trends. The main trend is that ER increases with depth. At the same time, on the border with permafrost, there is a significant increase in ER from hundreds to thousands of Ohm*m. The increase in ER in the profiles of permafrost soils is associated with the presence of ice in the profile [6, 12].

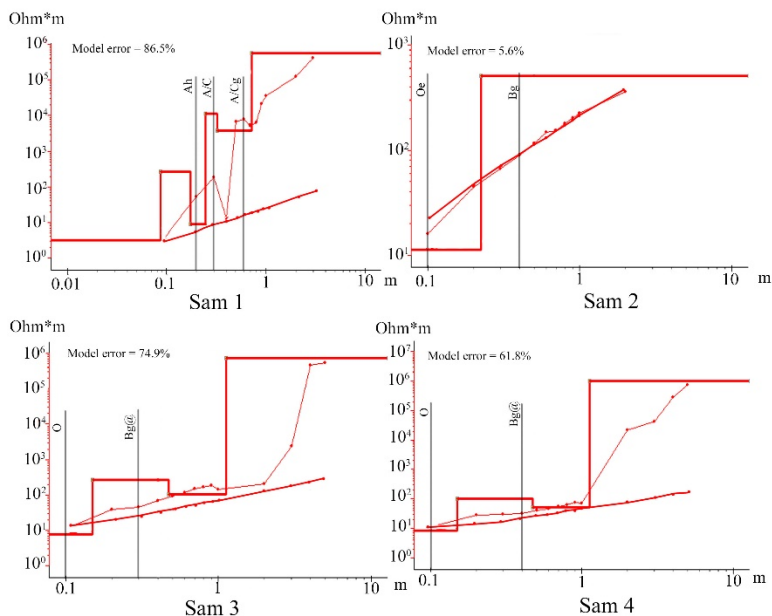


Fig. 4. Profile distribution of ER in soils on Samoylov Island. Vertical scale: ER values (Ohm*m); horizontal scale: AB/2 distance (m)

Figure 4 shows the graphs of ER on Samoylov Island. The Sam 1 profile is characterized by the presence of several peaks in the soil profile, which are associated with the processes of flooding and deposition of fresh organomineral material (Fig. 4). The highest ER value is noted at a depth of 72 cm, which is slightly deeper than the depth of permafrost found during field work. This can be interpreted as an increase in permafrost homogeneity. The upper boundary of the permafrost found in the field work is under the water layer, which leads to the formation of pores and cracks, but with depth the number of pores decreases and the ER increases. For zonal variants of soil formation (Sam 2 - Sam 4), which are not influenced by the flooded process, a sharp increase in the value of ER is characteristic when passing from soil to permafrost, which is presented in the obtained graphs. A characteristic feature of permafrost-affected soils is the presence of a dynamic active layer thickness, which corresponds to freezing/thawing processes in a soil at different times of the year (maximum in late August-early September). On Samoylov Island, from the graphs obtained, we can determine the change in conditions at a depth of about 110 cm (Sam 3 - Sam 4), these profiles are not subjected to the flooded process. Samoylov Island is a relatively young formation in the Lena River Delta and is confined to the Holocene period. The data obtained well corresponds with the data from Western Siberia (Yamal Peninsula, Gydan), the increase in the ER was confirmed by the obtained soil sections and corresponded to the active layer thickness [6, 19]. On the Yamal Peninsula, the distribution of ER varies from several to tens of thousands, this is caused by the peculiarities of permafrost formation, which can have pores and stratify [5].

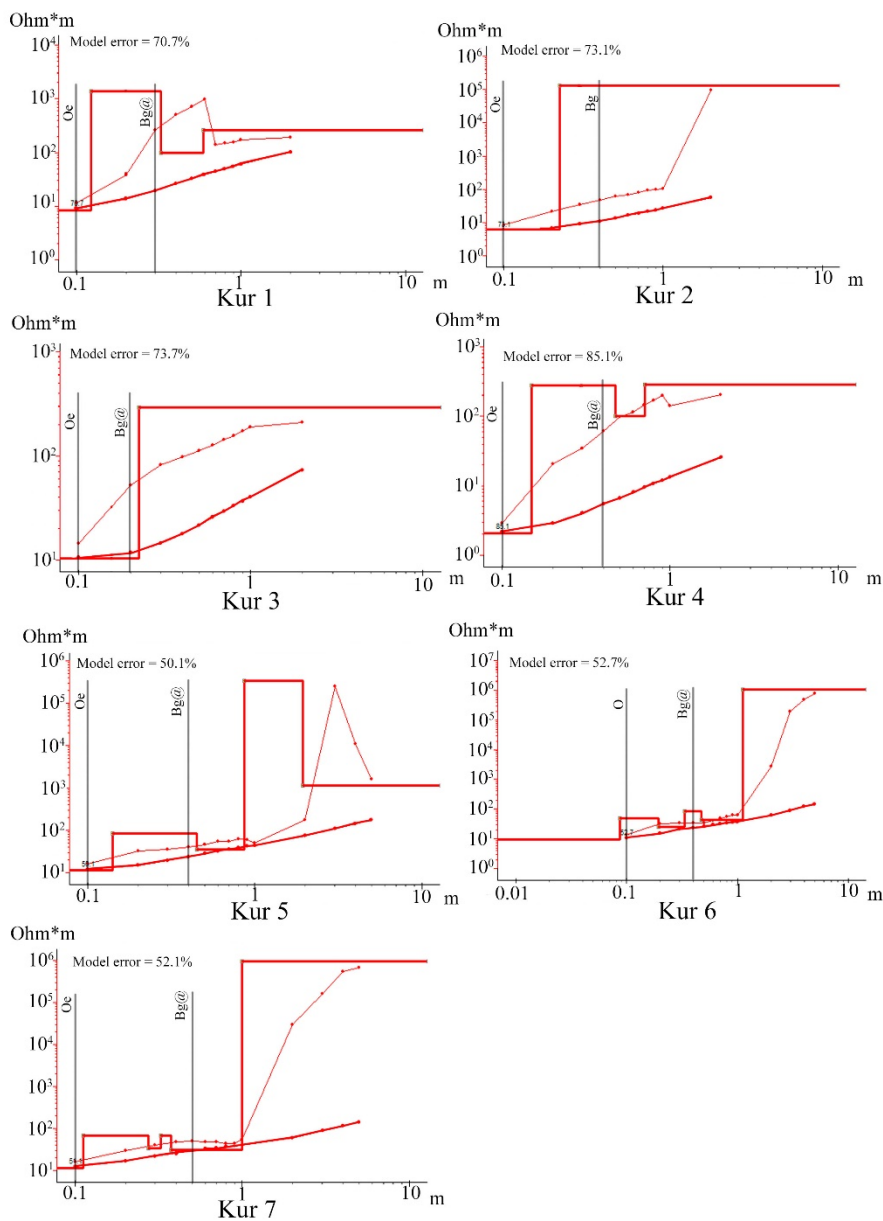


Fig. 5. Profile distribution of ER in soils on Kurungnakh Island. Vertical scale: ER values (Ohm*m); horizontal scale: AB/2 distance

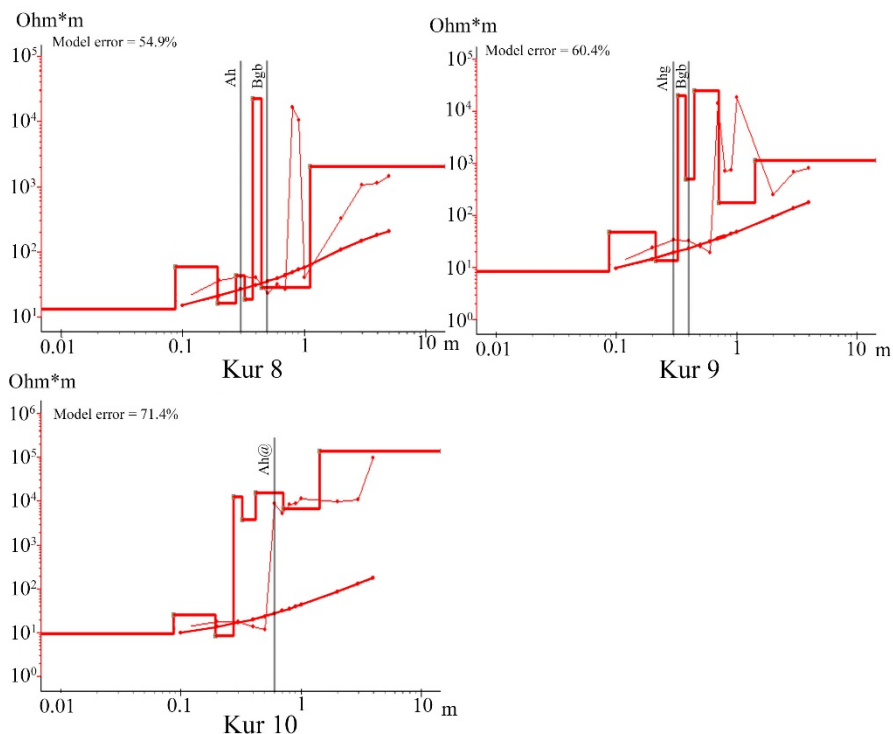


Fig. 6. Profile distribution of ER in the soils of a drained lake on Kurungnakh Island.
Vertical scale: ER values (Ohm*m); horizontal scale: AB/2 distance

Kurungnakh Island was formed during the Late Pleistocene and is characterized by inhomogeneous structure. From the surface, the island is composed of modern soils and is underlain by deposits of IC, which reaches several tens of meters and is underlain by ancient siltstones.

Figure 5 shows the obtained VES graphs, all the graphs obtained clearly show the permafrost layer, which corresponds to the boundary found when the soil section was placed. In the profiles Kur 4 - Kur 7, there is a sharp increase in resistivity at a depth of 90-110 cm. These profiles are located at the bottom of the alas and the obtained data may correspond to the upper boundary of the IC. Alases appear in the landscapes of the permafrost zone due to an increase in the volume of suprapermafrost waters. Soil sections Kur 1 - Kur 3 correspond to the tops of the alas, in that soils water does not stagnate and less protected from the wind, therefore they have a relatively close occurrence of permafrost border.

According to ER distribution and field determination of the active layer thickness, the model depths of permafrost distribution were established by ZondIP. They coincide with most of the studied soils, except for the Sam 3 and Kur 7 profiles. This may be due to the permafrost parameters (presence of cracks and pores in the frozen rocks). Another reason may be the presence of layers saturated with poorly decomposed organic residues, which is quite a characteristic feature

in the Lena River delta. The other studied profiles are characterized by the presence of the upper permafrost edge, which is less dense than the underlying permafrost, which has higher ER values.

Kurungnakh Island has a rather complex structure, degradation of the IC and coastal erosion, leading to the formation of a rather dissected relief. As a result of coastal erosion, about hundreds years ago, the lake was degraded, and at the moment hilly landscapes (the height of the mounds up to 3-4 m) with grass vegetation are formed in the place. The resulting VES profiles are shown in Figure 6.

On the graphs obtained, we can distinguish the permafrost border, which corresponds to the boundary found during the formation of soil sections, about 50 cm. Then, there is a sharp decrease in the electrical resistivity in the profiles Kur 8 and Kur 9, which are associated with the top of the heaving mound. This anomaly may be the result of the presence of a talik under a drained lake, which was observed before by Olenchenko [21]. At the same time, an increase in resistivity inside the active layer is noted, which corresponds to the occurrence of buried organic matter. Thus, the study of the vertical heterogeneity of the soil layer made it possible to establish the depth of presence of the permafrost layer, to reveal the nature of the change in the resistivity value in the soil layer.

Discussion

The 1D VES method has been effectively used to study cryogenic soils in the (Yamal Nenets Autonomous Okrug (YNAO), according to a study by Abakumov and Tomashunas [5], it was found that the 1D VES method effectively allows determining the active layer thickness by increasing the ER based on changing thawing/freezing conditions. In addition to 1D, 2D and 3D models are used for spatial analysis of natural and anthropogenic objects. Great interest in the use of geophysical research is focused on the Polar Regions [33]. Similar studies were carried out to study the permafrost-affected soils of Spitsbergen [13]. In their study, Gibas et al. notes that the DC (direct current) resistivity sounding method is an effective and convenient method for studying moraine ridges in the preglacial zone. The obtained data on the location of ice cores can be used to predict the transformation of the landscape under conditions of climate change. Geophysical study of mountainous areas has been going on for a long time, because these areas are the most dangerous in terms of landscape changes as a result of permafrost degradation. Thus, in the Alps, Hauck and Mühl [34] used DC resistivity tomography to determine the structure of permafrost. The use of 2d models makes it possible to determine with high accuracy the occurrence of ice wedges in soils affected by permafrost. Scandroglio et al. [35] used long-term data obtained according to 2d and 3d electrical resistivity tomography and thus built a 4d model of the degradation of the Alpien permafrost zone. The data obtained over the past 13 years have shown how the transformation of the landscape took place in the zone of occurrence of permafrost rocks. The obtained data with a high degree of reliability will help in forecasting creeping, rockfalls and slides in the alpine zone.

In the Lena River delta, taliks under the river channel, as well as thermokarst lakes, are of the greatest interest for geophysical research [21]. Thus, using the 2d and 3d VES methods, a talik under a drained lake on Kurungnakh Island was investigated. This modeling is well suited for the study of large objects, the thickness of bottom sediments, the zone of thermal influence of water bodies, as well as the structure under the lake and under the river channel. To determine the active layer thickness, mechanical methods are used as well, the use of a steel probe, and preparation of soil sections [36]. These methods undoubtedly make it possible to determine the upper layer of permafrost, but at the same time, the soil section violates the soil cover of the territory; polar ecosystems are especially vulnerable, since it takes longer to restore the soil cover than in other climatic zones. The use of a probe avoids significant disturbances to the soil cover. But with the annual survey of the monitoring site, the temperature regime of the soil is disturbed, which leads to the degradation of permafrost. Cryogenic soils and grounds are complex heterogeneous environments, so the application of classical concepts of current conductivity in such systems is inapplicable for them. Cryogenic soils of the Lena River delta are formed in conditions of great influence of both cryogenic (heaving, cryogenic mass exchange, ice formation) and river processes, which lead to frequent change of soil-forming rocks (interlacing of sandy, sandy loam, loamy and clayey sediments within one profile). Such shifts lead to rather sharp changes in resistivity. This can be observed in soils from Samoylov Island, as well as on Kurungnakh Island (drained lake). The data obtained by us agree with the data of Frolov (1998), high resistivity of frozen rocks is caused by the formation of a large number of pores in alluvial soils of the Lena River delta, the resistivity of coarse-grained sands can reach 10^6 Ohm m, which is associated with the formation of schlier cryogenic textures, ice complex, and massive ice with the inclusion of organomineral matter [37]. In Olenchenko et al. [21] also noted that the electrical resistivity under the drained lake on Kurungnakh Island can reach up to 105 Ohm*m, which is confirmed in this work. The abrupt increase in resistivity can be caused by changes in the variations of particle-size distribution, freezing conditions, the appearance of melt water at the boundary with the permafrost, as well as talik zones, may indicate a sharp decrease in resistivity in the studied profiles.

Conclusions

For the first time, the VES method was used to study direct current electric fields in the ground of the permafrost zone of the Lena River Delta. It was found that in the cryogenic soils of the Lena River Delta, the ER parameter increases with depth, the maximum values correspond to the boundary of the permafrost. It was noted that on various islands of the Lena River Delta, a permafrost table, which is not affected by thawing processes has been observed. This boundary is characterized by maximum values of ER ($> 10000 \Omega\text{m}$). An atypical distribution of electric fields was noted under a drained lake on Kurungnakh Island, this may be due to the presence of a talik under the lake. In the soils on the islands of the first terrace (Samoylov), the thickness of the active layer is greater (up to 60 cm),

this is due to the warming effect of the river. The permafrost table, is observed on the studied islands within the range (100-120 cm).

References

1. Zubrzycki S, Kutzbach L, Grosse G, Desyatkin A, Pfeiffer EM. Organic carbon and total nitrogen stocks in soils of the Lena River Delta. *Biogeosciences*. 2013;10(6):3507-3524. doi: 10.5194/bg-10-3507-2013
2. Zubrzycki S, Kutzbach L, & Pfeiffer EM. Permafrost-affected soils and their carbon pools with a focus on the Russian Arctic. *Solid Earth*. 2014;5(2):595-609. doi: 10.5194/se-5-595-2014
3. Jones A, Stolbovoy V, Tarnocai C, Broll G, Spaargaren O, Montanarella L. Soil Atlas of the Northern Circumpolar Region, European Commission. Publications Office of the European Union, Luxembourg; 2010. 144 p.
4. Makeev O. Kriologiya pochv [The soil cryology]. Moscow: Russian Academy of Science; 2019. 461 p. In Russian.
5. Abakumov E, Tomashunas V. Electric resistivity of soils and upper permafrost layer of the Gydan Peninsula. *Polarforschung*. 2016;86:27-34. doi: 10.2312/polarforschung.86.1.27
6. Abakumov E, Tomashunas V, Alekseev I. Resistance profiles of frozen soils North-Western Siberia according to the data vertical electric sounding. *Eurasian Soil Sci*. 2017;9:1113-1121. doi: 0.1134/S1064229317090010
7. Rogov V, Konistsev V. Vliyaniye kriogeneza na glinistyye mineraly [The influence of cryogenesis on clay materials]. *Earth's cryosphere*. 2008;12(1):51-59. In Russian.
8. Beyer L, Sorge C, Blume HP, Schulten HR. Soil organic matter composition and transformation in gelic histosols of coastal continental Antarctica. *Soil Biology and Biochemistry*. 1995;27(10):1279-1288.
9. Pozdnyakov A, Eliseev P, Pozdnyakov A. Electrophysical approach to assessment of some elements of culture and fertility of light soils humid zone. *Eurasian Soil Sci*. 2015;7:832-842. doi: 10.1134/S1064229315050063
10. van Overmeeren RA, Ritsema IL. Continuous vertical electrical sounding. *First Break*. 1988;6(10):313-324. doi: 10.3997/1365-2397.1988017
11. Parasnis DS. Theory and practice of electric potential and resistivity prospecting using linear current electrodes. *Geoexploration*. 1965;3(1):3-69. doi: 10.1016/0016-7142(65)90028-1
12. Pozdnyakov A. Electrical parameters of soils and pedogenesis. *Eurasian Soil Sci*. 2008;10:1188-1197. doi: 10.1134/S1064229308100062
13. Gibas J, Rachlewicz G, Szczuciński W, Stosowanej G, Nauk W, Ślaski U. Application of DC resistivity soundings and geomorphological surveys in studies of modern Arctic glacier marginal zones, Petuniabukta, Spitsbergen. *Polish Polar Research*. 2005;26(4):239-258.
14. Parnikoza I, Abakumov E, Korsun S, Klymenko I, Netsyk M, Kudinov A, Kozeretska I. Soils of the Argentine Islands, Antarctica: Diversity and Characteristics. *Polarforschung*. 2016;86(2):83-96. doi: 10.2312/polarforschung.86.2.83
15. Corwin DL, Lesch SM. Application of soil electrical conductivity to precision agriculture: theory, principles, and guidelines. *Agron. J*. 2003;95:455-471. doi: 10.2134/agronj2003.0455
16. Pozdnyakov L. Estimation of the biological activity of peat soils from the specific electrical resistance. *Eurasian Soil Sci*. 2008;10:1077-1082. doi: 10.1134/S1064229308100098
17. Alekseev I, Abakumov E. Vertical electrical sounding of soils and permafrost of marine terraces of Gronfjord (Svalbard archipelago). *Czech Polar Reports*. 2016;3:210-220. doi: 10.5817/CPR2016-2-19
18. Evin M, Fabre D, Johnson PG. Electrical Resistivity Measurements on the Rock Glaciers of Grizzly Creek, St Elias Mountains, Yukon. *Permafrost and Periglacial Processes*. 1997;8(2):179-189.

19. Alekseev I, Kostecki J, Abakumov E. Vertical electrical resistivity sounding (VERS) of tundra and forest tundra soils of Yamal region. *International Agrophysics*. 2017;31:1-8. doi: 10.1515/intag-2016-0037
20. Smernikov S, Pozdnyakov A, Shein E. Assessment of Soil Flooding in Cities by Electrophysical Methods. *Eurasian Soil Sci*. 2008;10:1198-1204. doi: 10.1134/S1064229308100074
21. Olenchenko V, Tsibizov L, Kartozia A, Esin E. Elektrotomografiya chashi drenirovannogo termokarstovogo ozera na o. Kurungnakh v del'te r. Leny [Electrical resistivity tomography of drained thermokarst lake basin on Kurungnakh island in the Lena river delta]. *Problemy Arktiki i Antarktiki*. 2019;65:92-104.
22. Bolshiyarov D, Grigoriev M, Maksimov G, Straus J, Schneider W, Pushina Z, Petrov A. Pervichnyye rezul'taty bureniya 66-metrovoy skvazhiny na ostrove Samoylovskom v del'te r. leny v 2018 g. [Primary Results Of The 66-Meters Borehole Drilling At Samoylov Island In The Lena River Delta]. Paper presented at the Rel'yef i chetvertichnyye obrazovaniya Arktiki, Subarktiki i Severo-Zapada Rossii. AARI; 2020. 24-31 pp.
23. Bolshiyarov DY, Makarov AS, Schneider V, Stoof G. Proiskhozhdeniye i razvitiye del'ty Leny. [Origin and Development of the delta Lena River]. St. Petersburg: AARI; 2015. 268 p.
24. Boike J, Kattenstroth B, Abramova K, Bornemann N, Chetverova A, Fedorova I, Hubberten HW. Baseline characteristics of climate, permafrost and land cover from a new permafrost observatory in the Lena River Delta, Siberia (1998-2011). *Biogeosciences*. 2013;10(3):2105-2128. doi: 10.5194/bg-10-2105-2013
25. Boike J, Nitzbon J, Anders K, Grigoriev M, Bolshiyarov D, Langer M, Kutzbach L. A 16-year record (2002-2017) of permafrost, active-layer, and meteorological conditions at the Samoylov Island Arctic permafrost research site, Lena River delta, northern Siberia: an opportunity to validate remote-sensing data and land surface, snow, and permafrost models. *Earth Syst. Sci. Data*. 2019;11(1):261-299. doi: 10.5194/essd-11-261-2019
26. WRB. IUSS Working Group WRB World Reference Base for Soil Resources 2014; 2015. 203 p.
27. Polyakov V, Abakumov E. Stabilization of organic material from soils and soil-like bodies in the Lena River Delta (13C-NMR spectroscopy analysis). *Spanish Journal of Soil Science*. 2020;10(2):170-190. doi: 10.3232/SJSS.2020.V10.N2.05
28. Bowman G, Hutka J. Particle Size Analysis. In N. McKezie, K. Coughlan, & H. Cresswell (Eds.), *Soil Physical Measurement and Interpretation for Land Evaluation*. Victoria: CSIRO Publishing; 2002. 224-239 pp.
29. Szymański W, Skiba M, Wojtuń B, Drewnik M. Soil properties, micromorphology, and mineralogy of Cryosols from sorted and unsorted patterned grounds in the Hornsund area, SW Spitsbergen. *Geoderma*. 2015;253-254:1-11. doi: 10.1016/j.geoderma.2015.03.029
30. Abakumov EV, Rodina OA, Eskov AK. Humification and Humic Acid Composition of Suspended Soil in Oligotrophic Environments in South Vietnam. *Applied and Environmental Soil Science*. 2018;1026237. doi: 10.1155/2018/1026237
31. Beznosikov VA, Lodygin ED. Vysokomolekulyarnyye organicheskiye soyedineniya v pochvakh. [High-molecular organic substances in soils]. *Izvestiya Komi nauchnogo tsentra URO RAN*. 2010;1:24-30. In Russian
32. Konistsev V, Rogov V. Mikromorfologiya kriogennykh pochv [Micromorphology of cryogenic soils]. *Pochvovedeniye*. 1977;2:119-125. In Russian
33. Scott WJ, Sellmann PV, Hunter J. Geophysics in the study of permafrost. *Geotechnical and Environmental Geophysics-Investigations in Geophysics*. 1990;5(2):355-384. doi: 10.1190/1.9781560802785.ch13
34. Hauck C, Mühl D. Using DC Resistivity Tomography to Detect and Characterise Mountain Permafrost. Paper presented at the 61st EAGE Conference and Exhibition, Helsinki, Finland; 1999. 4 p.
35. Scandroglio R, Draebing D, Offer M, Krautblatter M. 4D quantification of alpine permafrost degradation in steep rock walls using a laboratory-calibrated electrical

- resistivity tomography approach. *Near Surface Geophysics*. 2021;19(5):625-625. doi: 10.1002/nsg.12149
36. Kaverin D, Pastukhov A, Mazhitova GG. Temperature regime of tundra soils and underlying permafrost (Northeastern European Russia). *Kriosfera Zemli*. 2014;18:23-31.
37. Frolov AD. Elektricheskiye i uprugie svoystva merzlykh porod i l'dov. [Electrical and elastic properties of frozen rocks and ice]. Pushchino: OSTI PSC RAS; 1998. 515 p.

Information about the authors:

Vyacheslav I. Polyakov, Master of Sci. (biol), Junior Scientist, Department of Applied Ecology, Saint Petersburg State University, St. Petersburg, Russian Federation.

ORCID iD: <http://orcid.org/0000-0001-6171-3221>

E-mail: v.polyakov@spbu.ru

Evgeny V. Abakumov, Dr. Sci. (biol), Professor, Department of Applied Ecology, Saint Petersburg State University, St. Petersburg, Russian Federation.

ORCID iD: <http://orcid.org/0000-0002-5248-9018>

E-mail: e_abakumov@mail.ru

Alexey A. Petrov, PhD (biol), Senior Scientist, Cryogenic soil laboratory, North-Eastern Federal University in Yakutsk, Yakutsk, Republic of Sakha (Yakutia), Russian Federation.

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-8536-4078>

E-mail: petrov_alexey@mail.ru

The Authors declare no conflict of interest.

Информация об авторах:

Поляков Вячеслав Игоревич, магистр (биол), младший научный сотрудник кафедры прикладной экологии биологического факультета, Санкт-Петербургский государственный университет (Санкт-Петербург, Россия).

ORCID iD: <http://orcid.org/0000-0001-6171-3221>

E-mail: v.polyakov@spbu.ru

Абакумов Евгений Васильевич, д-р биол. наук, профессор кафедры прикладной экологии биологического факультета, Санкт-Петербургский государственный университет (Санкт-Петербург, Россия).

ORCID iD: <http://orcid.org/0000-0002-5248-9018>

E-mail: e_abakumov@mail.ru

Петров Алексей Анатольевич, канд. биол. наук, старший научный сотрудник лаборатории криогенных почв, Северо-Восточный федеральный университет (Якутск, Россия).

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-8536-4078>

E-mail: petrov_alexey@mail.ru

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

*The article was submitted 09.03.2023;
approved after reviewing 29.09.2023; accepted for publication 11.12.2023.*

*Статья поступила в редакцию 09.03.2023;
одобрена после рецензирования 29.09.2023; принята к публикации 11.12.2023.*

БОТАНИКА

Научная статья

УДК 581.48+58.02

doi: 10.17223/19988591/63/3

Качество и изменчивость морфометрических параметров семян у *Dactylorhiza urvilleana* (Steudel) Baumann et Kuenkele (Orchidaceae)

Елена Валентиновна Андропова¹, Алина Александровна Ковалева²

^{1,2} Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург, Россия

¹ <https://orcid.org/0000-0003-3918-2094>, elena_andronova@binran.ru

² AKovaleva@binran.ru

Аннотация. Приведены результаты изучения процента завязывания плодов, качества и изменчивости морфометрических параметров семян у *Dactylorhiza urvilleana* (Orchidaceae), культивируемых в условиях открытого грунта БИН РАН, в зависимости от их календарного возраста и метеорологических условий года репродукции. Сравнивались данные с 2015 по 2022 г., полученные с использованием одних и тех же растений, выращенных в культуре *in vitro* из семян репродукции 2009 г. и высаженных на постоянное место в 2014 г. Показано, что завязывание плодов при свободном опылении варьировалось от 32 до 48%. Длина семян изменялась от $490,17 \pm 6,35$ до $918,60 \pm 15,14$ мкм, ширина – от $129,73 \pm 2,93$ до $220,48 \pm 2,97$ мкм, длина зародыша – от $149,56 \pm 2,54$ до $251,42 \pm 2,15$ мкм, а ширина – от $85,25 \pm 1,70$ до $154,21 \pm 1,59$ мкм в зависимости от года репродукции. Максимальные морфометрические параметры семян наблюдались в 2015 г., а минимальные – в 2021 г. В 2015 г. отмечена максимальная (92,9%), а в 2021 г. – минимальная (43,7%) доля выполненных полноценных семян. На основе полученных данных сделан вывод о том, что на снижение размеров семян и увеличение доли нежизнеспособных семян у изучаемых растений в 2021 г. повлияла высокая температура, которая сочеталась с минимальным количеством осадков в периоды цветения и формирования плодов.

Ключевые слова: орхидные, интродукция, завязывание плодов, морфометрия семян, гетерогенность семян, факторы, снижающие качество семян

Источник финансирования: работа выполнена в рамках госзадания БИН РАН «Поливариантность морфогенетических программ развития репродуктивных структур растений, естественные и искусственные модели их реализации» (2019–2023 гг.) № 122011900036-5.

Благодарности: авторы выражают благодарность А. Пожидаеву за содействие и помощь при культивировании растений.

Для цитирования: Андропова Е.В., Ковалева А.А. Качество и изменчивость морфометрических параметров семян у *Dactylorhiza urvilleana* (Steudel) Baumann et Kuenkele (Orchidaceae) // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2023. № 63. С. 43–58. doi: 10.17223/19988591/63/3

The Quality and Variability of Morphometric Parameters of Seeds in *Dactylorhiza urvilleana* (Steudel) Baumann et Kuenkele (Orchidaceae)

Elena V. Andronova¹, Alina A. Kovaleva²

^{1, 2} Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences,
St. Petersburg, Russian Federation

¹ <https://orcid.org/0000-0003-3918-2094>, elena_andronova@binran.ru

² AKovaleva@binran.ru

Summary. The purpose of the study is to analyse the quality and variability of the morphometric parameters of seeds of the same group of *Dactylorhiza urvilleana* plants, depending on the increase in their calendar age and the year of reproduction.

Experimental plants grown from seed (collected in 2009) using in vitro culture. The plants were planted in a permanent place in open ground conditions in the BIN RAS in 2014. Seed studies were carried out from 2015 to 2022. The samples were a mixture of seeds (from 400 and more) from mature fruits of several plants. Morphological analysis of seeds and data documentation were performed using an Axioplan 2 MOT Microscope (Zeiss) with an AxioCam MRc 5 video camera (Zeiss) and Axio-Vision 4.8 software (Zeiss). Microsoft Office Excel 2010 and Statistica 12.0 were used for statistical data processing.

In this research, it was revealed that the percentage of fruit set in free pollination ranged from 32 to 48%. Its value in some years was higher than it was noted in the places of natural growth (24–40%). It was shown that the morphometric parameters of the seeds varied significantly in different years of reproduction: the length of the seeds varied from $490.17 \pm 6.35 \mu\text{m}$ to $918.60 \pm 15.14 \mu\text{m}$, the width from $129.73 \pm 2.93 \mu\text{m}$ to $220.48 \pm 2.97 \mu\text{m}$, embryo length from $149.56 \pm 2.54 \mu\text{m}$ to $251.42 \pm 2.15 \mu\text{m}$, and width from $85.25 \pm 1.70 \mu\text{m}$ to $154.21 \pm 1.59 \mu\text{m}$. Taking into account the literature data, it was concluded that in *D. urvilleana* from different places of growth, the length and width of the seeds change in a very wide values range – 2.6 and 2.1 times, respectively. The embryos in the present study were smaller (the length 0.33–0.85 times and the width 0.40–0.96 times) than in seeds from natural habitats in the Krasnodar Krai. However, they were larger than the embryos in the seeds of *D. urvilleana* from Turkey. The data indicate a high variability of the morphometric parameters of seeds in this species at the population level. It is shown that the sizes of seeds depend on the year of reproduction, the largest sizes were the seeds of 2015 collection, and the smallest in 2021. The share of viable seeds was maximum in 2015 and amounted to 92.9%, and the minimum in 2021 was 43.7%. Although the size of seeds decreased, and the proportion of non-viable seeds increased as the age of the plants increased, this relation cannot be considered definitively proven, since, in recent years, the weather conditions were the least favorable for the development of the studied plants. Comparison of the vegetation rhythm of *D. urvilleana* plants in open ground conditions at the BIN RAS and weather conditions (average monthly temperature and average monthly precipitation) during the years of study allows concluding that a decrease in seed size and an increase in the proportion of non-viable seeds in 2021 was influenced by high temperature which was combined with a minimum amount of precipitation during flowering and fruit formation (See Fig. 2).

The article contains 2 Figures, 2 Tables and 34 References.

Keywords: orchid, introduction, fruit set, seed morphometry, seed heterogeneity, factors that reduce seed quality

Funding: The present study was carried out within the framework of the institutional research project of the Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences “The diversity of morphogenetic programs of plants reproductive structures development, natural and artificial models of their realization” (2019–2023) No. 122011900036-5.

Acknowledgments: The authors express their gratitude to A. Pozhidaev for assistance in cultivating plants.

For citation: Andronova EV, Kovaleva AA. The Quality and Variability of Morphometric Parameters of Seeds in *Dactylorhiza urvilleana* (Steudel) Baumann et Kuenkele (Orchidaceae). *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya* = *Tomsk State University Journal of Biology*. 2023;63:43-58. doi: 10.17223/19988591/63/3

Введение

Репродуктивный успех вида определяет его стратегию выживания и зависит от плодовитости особей – от количества и качества производимых диаспор [1]. В качестве метода количественной оценки репродуктивного успеха конкретного вида орхидных используют такие показатели, как число завязавшихся плодов и число семян в плодах. Качество семян орхидных, т.е. их жизнеспособность, оценивают на основе морфологического анализа, а также в тесте на прорастание в культуре *in vitro*.

Как известно, в плодах орхидных формируется от сотен до нескольких тысяч мелких пылевидных семян, тем самым, для всех представителей семейства характерна высокая семенная продуктивность [2–6]. Как правило, в плодах большинства орхидных к моменту диссеминации содержится от 80 до 98% жизнеспособных семян [6–12]. Однако для небольшого числа представителей показано, что к моменту диссеминации от 50 до 100% становятся нежизнеспособными из-за гибели зародышей на ранних стадиях их развития [13–16]. Таким образом, высокая семенная продуктивность, характерная для орхидных, может сопровождаться низкой или даже нулевой реальной семенной продуктивностью из-за формирования семян низкого качества.

В агротехнологиях и ботаническом ресурсоведении, как правило, используют крупные семена, так как считается, что они наиболее жизнеспособные, а мелкие семена выбраковывают. Таким образом, размер семян имеет большое значение в семеноведении для оценки их качества. В отличие от общепринятого мнения, в случае орхидных нельзя относить к жизнеспособным только крупные семена. Как известно, у орхидных гетерогенность семян по размерам определяет их аэродинамические различия [17, 18]. Формирование в разные годы только мелких или только крупных семян может определять различную репродуктивную стратегию вида – расселение диаспор на удаленные или близкие от материнского растения территории. Изменчивость семян орхидных играет важную роль в их жизни, и ее следует учитывать при разработке методик сохранения редких видов [19, 20].

Реализация репродуктивного потенциала определяется в каждой экологической ситуации процессами, которые контролируют образование жизнеспособных семян из семянпочек, а затем формирование из них сеянцев [21]. Семенная продуктивность зависит от таких факторов, как стерильность пыльцы, аберрантные семязачатки, дефицит опылителей, нарушение оплодотворения и эмбриогенеза, метеорологические условия и т.д. [22–24]. Соотношение причин, приводящих к формированию семян низкого качества и снижению реальной семенной продуктивности, может существенно меняться в разные годы и притом неодинаково у разных видов [25]. Репродуктивный успех популяций дополнительно сопряжен с возрастным и жизненным состоянием особей [1]. Таким образом, при разработке методик семенного размножения редких видов орхидных необходимо учитывать не только изменчивость размеров семян и их жизнеспособность, но и факторы, которые их обуславливают. Цель настоящего исследования – провести анализ качества и изменчивости морфометрических параметров семян одной и той же группы растений *Dactylorhiza urvilleana*, в зависимости от увеличения их календарного возраста и погодных условий года репродукции.

Материалы и методы

D. urvilleana относится к редким видам [26]. В России в природных условиях встречается только на северном макросклоне Большого Кавказского хребта и в западной его части, на юге Краснодарского и Ставропольского краев, в Республиках Кабардино-Балкарская, Северная Осетия-Алания, Чеченская, Ингушетия, Адыгея и Дагестан. Вне России отмечен в Закавказье и в горах Юго-Западной Азии [27].

В работе исследовали семена растений *D. urvilleana*, которые были выращены из семян с использованием культуры *in vitro*. Растения находятся в условиях интродукции в северо-западном регионе России, содержатся в открытом грунте (гряды, без полива) на территории Ботанического института РАН.

В настоящем исследовании анализировались семена из плодов растений, у которых известен точный календарный возраст. Растения, которые составляли экспериментальную группу, имели одинаковый возраст, который можно вычислить от года сбора семян и от момента их проращивания в культуре *in vitro* (2009 г.), от момента высадки в почву (2011 г.) и от момента высадки на постоянное место в открытый грунт (2014 г.).

Исследования семян проводили с 2015 по 2022 г. Выборки представляли собой смесь зрелых семян из всех плодов нескольких растений (табл. 1). Морфологический анализ семян и документацию данных проводили с использованием микроскопа Axioplan-2 mot (Zeiss) с видеокамерой AxioCam MRc 5 (Zeiss) и программой AxioVision 4.8 (Zeiss). Число семян без зародыша в выборках от 400 штук и выше подсчитывали в нескольких полях зрения микроскопа (табл. 1). Анализировали среднюю длину, ширину и соотношение этих параметров у семени и у зародыша, выборки составляли более 60 штук.

Подготовительную обработку и анализ данных осуществляли в приложении Microsoft Office Excel 2010. Попарные сравнения дисперсий выборок проводили на основании двухвыборочного F-теста, сравнение средних проводили на основании двух выборочных t-тестов для одинаковых или для разных дисперсий.

Таблица 1 [Table 1]

Число особей *Dactylorhiza urvilleana*, с которых были собраны семена, число семян и число полей зрения микроскопа для анализа выборок
[Number of *Dactylorhiza urvilleana* specimens from which seeds were collected, number of seeds, and number of microscope fields for analysis of samples]

Год [Year]	Число растений, шт. [Number of plants, psc.]	Выборки при морфологическом анализе семян [Samples in the morphological analysis of seeds]				
		Общая вы- борка семян, шт. [General sample of seeds, psc.]	Без зародыша [Without embryo]			
			Число се- мян, шт. [Number of seeds, psc.]	Число полей зрения [Number of fields of view]	Число семян в одном поле зрения, шт. [Number of seeds in one field of view, psc.]	
					min	max
2015	4	736	52	16	0	17
2017	—	432	41	22	0	20
2019	10	517	152	21	6	60
2021	19	3534	1989	48	22	100
2022	34	2250	579	19	16	47

Примечание. «—» — нет данных.

[Note. «—» - no data].

Результаты исследования и обсуждение

В условиях открытого грунта БИН РАН особи *D. urvilleana* цветут в мае–июне. Число цветков в годы наблюдения было в 2015 г. $29,75 \pm 6,49$ шт.; в 2019 г. – $60,30 \pm 12,50$; в 2021 г. – $72,68 \pm 7,30$; в 2022 г. – $52,88 \pm 3,82$ шт. Завязывание плодов в 2015 г. составило $48,13 \pm 13,93$; в 2019 г. – $43,00 \pm 4,38$; в 2021 г. – $32,44 \pm 2,40$; в 2022 г. – $36,19 \pm 2,61\%$.

Согласно литературным данным, в природных местонахождениях Краснодарского края в Сочинском Причерноморье завязывание плодов у *D. urvilleana* варьировалось от $23,9 \pm 3,2$ до $37,9 \pm 4,9\%$ [28], в окрестностях Камышановой поляны (Апшеронский район) – $39,7 \pm 3,51\%$ [29], в окрестностях п. Верхнебаканская (Атакайская щель) Новороссийского района в 2009 г. – $30,6 \pm 4,0\%$, и у разных растений варьировало от 0 до 74%. В случае особей *D. urvilleana*, произрастающих на территории БИН РАН, процент завязывания плодов при свободном опылении в некоторые годы был выше, чем это отмечалось для растений в местах естественного произрастания.

Размеры семян, собранных в разные годы с одной и той же группы растений *D. urvilleana*, произрастающих на одном и том же месте, существенно различались. Их длина варьировала от $490,17 \pm 6,35$ до $918,60 \pm 15,14$ мкм, а ширина – от $129,73 \pm 2,93$ до $220,48 \pm 2,97$ мкм. Семена *D. urvilleana* в

условиях интродукции в БИН РАН имели максимальные размеры в 2015 г., а минимальные – в 2021 г. Индекс семени был минимальный в 2019 г. (табл. 2).

Согласно литературным данным, изменчивость морфометрических параметров семян у *D. urvilleana* может проявляться в довольно широком диапазоне. Так, размеры семян *D. urvilleana* в Турции составили: длина – $699,23 \pm 12,02$ мкм, ширина – $201,41 \pm 6,04$ мкм, индекс – 3,0 [30]. В окр. Камышановой поляны (Краснодарский край): длина – $860,00 \pm 3,00$ мкм, ширина – $180,00 \pm 2,00$ мкм, индекс отношения длины к ширине – 4,7 [29]. Семена растений *D. urvilleana*, собранные в 2015–2019 гг. в нескольких местонахождениях (окр. пос. Воронцовка, в заброшенном саду в верховьях р. В. Хоста, окр. пос. Красная Воля, окр. пос. Хлебороб Адлерского района) были значительно крупнее семян и из Турции, и из другого местонахождения Краснодарского края (окр. Камышановой поляны). Их длина составила $1285,00 \pm 38,37$ мкм, ширина – $277,93 \pm 7,60$ мкм, отношение длины к ширине – 4,7 [28]. В целом сравнение параметров семян показало, что длина семян может различаться в 1,5–1,8 раза, а ширина – в 1,4–1,5 раза. Эти данные согласуются с результатами исследования по другим видам орхидных, которые также иллюстрируют варьирование параметров семян в разных популяциях, а также в одних и тех же популяциях, но в разные годы репродукции [6–12, 14, 16, 31–33].

Т а б л и ц а 2 [Table 2]

**Размеры зародышей и семян из плодов *Dactylorhiza urvilleana*,
собранных в разные годы**

[Embryo and seed sizes from *Dactylorhiza urvilleana* fruits collected in different years]

Год [Year]	<i>n</i>	Длина [Length] <i>M</i> ± <i>mM</i>	min	max	<i>Cv</i>	<i>n</i>	Ши- рина [Width] <i>M</i> ± <i>mM</i>	min	max	<i>Cv</i>	Индекс [Index]
Семя [Seed]											
2015	67	918,60 ±15,14	493,10	1078,30	13,49	90	211,37 ±3,70	140,84	286,32	16,63	4,3
2017	114	861,48 ±13,74	393,22	1195,80	17,03	187	220,48 ±2,97	106,23	323,32	18,42	3,9
2019	299	603,07* ±10,62	297,80	1092,80	30,46	341	183,60 ±2,95	53,71	316,26	29,66	3,3
2021	227	490,17 ±6,35	290,44	845,68	19,53	234	129,73 ±2,93	53,29	234,39	34,54	3,8
2022	742	611,15* ±6,30	231,32	1133,70	27,98	856	167,51 ±1,70	36,90	309,68	29,58	3,6
Зародыш [Embryo]											
2015	92	234,08 ±2,46	169	286,41	10,10	93	128,99* ±1,70	81,93	179,27	12,73	1,8
2017	183	251,42 ±2,15	160	325,98	11,58	184	154,21 ±1,59	84,15	209,20	13,96	1,6
2019	200	222,24 ±2,42	135	307,58	15,42	205	123,99* ±1,80	59,14	183,11	20,80	1,8

Год [Year]	<i>n</i>	Длина [Length] <i>M</i> ± <i>mM</i>	min	max	<i>Cv</i>	<i>n</i>	Ши- рина [Width] <i>M</i> ± <i>mM</i>	min	max	<i>Cv</i>	Индекс [Index]
2021	117	149,56 ±2,54	86	228,11	18,37	130	85,25 ±1,70	42,27	130,89	22,44	1,8
2022	760	189,32 ±1,09	66	299,91	16,99	765	114,56 ±0,83	43,60	197,40	19,99	1,7

Примечание. *M* – среднее арифметическое, *mM* – стандартная ошибка средней арифметической, мкм; *n* – выборки семян, шт; индекс семени – соотношение длины к ширине. Различия между выделенными «*» парами средних значений статистически не значимы, при $p < 0,05$. Между всеми остальными попарно сравниваемыми значениями различия существенны при $p < 0,05$.

[Note. *M* - Arithmetic mean, *mM* - Standard error of the mean, in microns; *n* - Seed samples, psc.; seed index - ratio of length to width. Differences between the selected "*" pairs of mean values are not statistically significant, at $p < 0.05$. Between all other pairwise compared values, the differences are significant, at $p < 0.05$].

Средние значения длины и ширины семян из настоящего исследования при интродукции в первые 2 года изучения входили в интервал варьирования параметров семян из мест естественного произрастания. В последние 3 года эти параметры семян имели более низкие значения.

Длина зародыша в семенах *D. urvilleana* в настоящем исследовании варьировала от $149,56 \pm 2,54$ до $251,42 \pm 2,15$ мкм, а ширина – от $85,25 \pm 1,70$ до $154,21 \pm 1,59$ мкм. Зародыши максимального размера содержались в семенах *D. urvilleana* 2017 г., а минимального – в 2021 г. репродукции. Индекс зародыша варьировал от 1,6 до 1,8 (см. табл. 2).

Размеры зародыша длина/ширина в семенах *D. urvilleana*, по данным М.К. Akbulut и G. Şenel составили $153,52 \pm 4,00/66,88 \pm 3,39$ мкм [30], по данным Е.А. Аверьяновой – $295,96 \pm 8,94/206,39 \pm 5,77$ мкм [28], а Е.А. Переборы – $450,00 \pm 3,00/160,00 \pm 0,00$ [29]. Соотношение длины к ширине зародыша для местонахождений из Краснодарского края составило от 1,5 [28] до 2,8 [29]; для семян из Турции – 2,41 [30].

Зародыши из настоящего исследования были более мелкие (длина в 0,33–0,85 раза, а ширина в 0,40–0,96 раза), чем в семенах из мест естественного произрастания *D. urvilleana* в Краснодарском крае, но крупнее, чем в семенах из Турции.

Результаты исследований показали варьирование числа полноценных семян у *D. urvilleana* в зависимости от года наблюдения (рис. 1).

В ряде работ при анализе выборок семян орхидных из одних и тех же популяций, но в разные годы, показано, что на семенную продуктивность орхидных оказывают влияние погодные условия [6, 9, 31–33]. Так, на основании многолетних наблюдений выявлено, что реальная семенная продуктивность *Dactylorhiza traunsteineri* в республике Коми положительно связана с уровнем влагообеспеченности текущего вегетационного периода [32], а также, на примере *Dactylorhiza incarnata* ssp. *cruenta*, выявлена зависимость семенной продуктивности от температуры в период цветения и плодоношения, а также от суммы активных температур ($>10^{\circ}\text{C}$) всего летнего

периода [6]. На примере изучения семян *Platanthera bifolia* и *Cypripedium guttatum*, собранных в разные годы из одних и тех же популяций, было выявлено, что более мелкие семена формировались в более холодные годы и, наоборот, более крупные семена – в более теплые годы. Авторы подчеркивают, что на морфометрические параметры семян особенно существенное влияние имела температура в период цветения и плодоношения растений [9]. Авторы также считают, что образование большего числа семян в коробочке при уменьшении их размера, является общей тенденцией орхидных, произрастающих на севере. Эта особенность обеспечивает репродуктивный успех орхидных в суровых природно-климатических условиях [6].

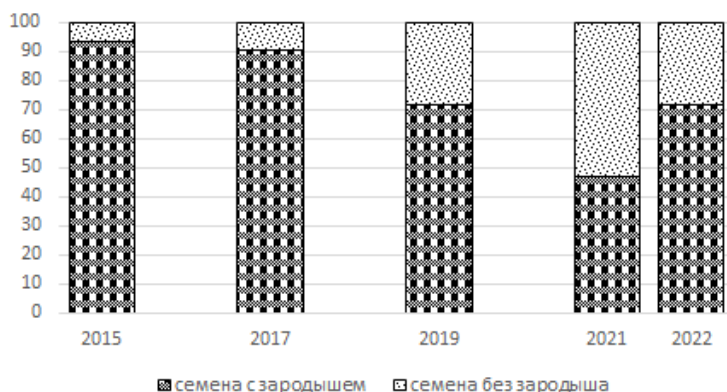


Рис. 1. Соотношение между количеством семян без зародыша и с зародышем в плодах *Dactylorhiza urvilleana*, собранных в разные годы. По оси y – процент семян, по оси x – год репродукции. Выборки см. в табл. 1

[Fig. 1. Correlation between the number of seeds without embryo and with embryo in fruits of *Dactylorhiza urvilleana* collected in different years. On the y axis - the percentage of seeds, on the x axis - the year of reproduction. Samples, see table 1]

Было проведено сопоставление ритмов вегетации изучаемой группы *D. urvilleana* в условиях открытого грунта в БИН РАН и погодных условий региона (средняя месячная температура и среднее месячное количество осадков [34]) в конкретные годы проведения исследования, в которые анализируемые параметры семян максимально различались (рис. 2).

Максимальные размеры семян и зародыша, а также максимальная доля полноценных семян у изучаемых растений были отмечены в 2015 г., а минимальные – в 2021 г.

В связи с отсутствием данных по ритму вегетации в 2015 г. для сравнения использованы данные по 2017 г., так как в этот год показатели близки к максимальным. С апреля по август 2017 г. среднемесячные температуры были более низкими по сравнению с 2021 и 2022 гг. Хотя среднемесячное количество осадков в мае 2017 г. было ниже, чем в остальные сравниваемые годы, это не должно было оказать влияние на вегетацию растений, так как в мае почва обычно насыщена водой после таяния снега. В июне, июле и

августе 2017 г. выпало большее количество осадков по сравнению с 2021 и 2022 гг. В 2017 г. размеры семян были близкими к максимальным, а доля нежизнеспособных семян была близкой к минимальной.

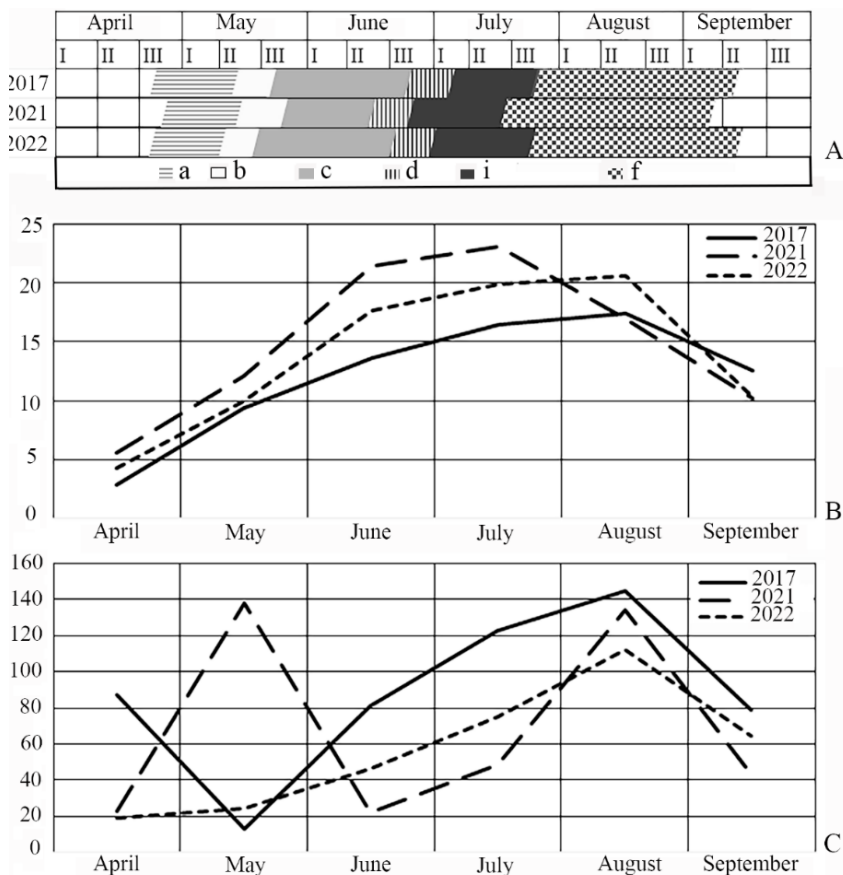


Рис. 2. А – Ритм вегетации растений *Dactylorhiza urvilleana* в условиях открытого грунта БИН РАН по декадам месяцев с апреля по сентябрь в 2017, 2021 и 2022 гг., по оси х – стадии вегетации: а – вегетация, б – бутонизация, с – цветение, d – завязывание плодов, i – созревание плодов, f – окончание вегетации; В – среднемесячные температуры в регионе в 2017, 2021 и 2022 гг., по оси у – температура в градусах, по оси х – месяцы года; С – среднемесячные суммы осадков в регионе в 2017, 2021 и 2022 гг., по оси у – количество осадков в мм, по оси х – месяцы года

[Fig. 2. A - Vegetation rhythm of *Dactylorhiza urvilleana* plants in open ground BIN RAS for decades of months from April to September in 2017, 2021 and 2022, along the x axis - vegetation stages: a - vegetation, b - budding, c - flowering, d - fruit set, i - fruit ripening, f - end of vegetation; B - average monthly temperatures in the region in 2017, 2021, 2022, along the y axis - temperature in degrees, along the x axis - months of the year; C - average monthly precipitation in the region in 2017, 2021, 2022, along the y axis - the amount of precipitation in mm, along the x axis - the months of the year]

2021 г. характеризовался высокой температурой с апреля по июль, в тот период времени, когда происходили основные процессы – вегетация,

бутонизация, цветение, завязывание и развитие плодов. Кроме высокой температуры воздуха, июнь и июль отличались наименьшим количеством осадков, именно тогда, когда наблюдалось цветение изучаемых растений, завязывание и созревание плодов (см. рис. 2).

Как оказалось, в 2021 г. среднемесячная температура в мае была 12,1°C, что близко к климатической норме, в июне – 21,4°C, в июле – 23,1°C, что значительно выше климатической нормы Санкт-Петербурга – 15,8 и 18,8°C, соответственно. В 2021 г. среднемесячная сумма осадков в мае была 137,7 мм, что почти в 3 раза превысило климатическую норму, в июне среднемесячная сумма осадков была 22,1 мм, это в 3,2 раза меньше нормы, а в июле – 48,8 мм, что в 2 раза ниже климатической нормы. Этот год отличался превышающим норму количеством осадков в мае, когда почва и так насыщена влагой после таяния снега. В то время как июнь и июль 2021 г. были наиболее жаркими и засушливыми по сравнению с остальными сравниваемыми годами. Период бутонизации в 2021 г. начался позже, а период цветения был короче, чем в 2017 и 2022 гг. Как следствие, репродуктивный период от бутонизации до созревания плодов в 2021 г. закончился примерно на 10 дней раньше, чем в другие годы. Основная часть этого периода, а именно цветение и плодоношение, совпала с периодом высоких температур и минимального количества осадков. Вероятно, климатические условия в период цветения и формирования семян повлияли на морфометрические параметры семян и на нежизнеспособность семян, поскольку именно в 2021 г. отмечены наименьшие морфометрические параметры и более высокая доля нежизнеспособных семян.

Наши данные подтверждают, что неблагоприятные условия именно в период цветения и формирования плодов могут привести к развитию семян более мелкого размера и к увеличению доли нежизнеспособных диаспор. Однако в настоящем исследовании, в отличие от данных, имеющих в литературе [6, 9], на снижение размеров и долю жизнеспособных семян повлияла не низкая, а, наоборот, высокая температура, которая сочеталась с минимальным количеством осадков.

На то, что репродуктивный успех популяций дополнительно сопряжен с возрастным и жизненным состоянием особей популяции, указывается в разных литературных источниках [1, 23]. Наибольшего уровня семенная продуктивность достигает в период зрелого генеративного состояния [23], т.е. она увеличивается с возрастом растений. Поскольку стратегия репродукции проявляет себя в изменении не только числа производимых диаспор, но и их размеров [1], можно предположить, что размеры семян и их качество также могут меняться в зависимости от возраста особи. Это предположение отчасти подтверждается результатами сравнительного анализа семян, сформировавшихся в разные годы у одной и той же особи *Dactylorhiza fuchsia* [16]. Как оказалось, в последний год репродукции у него сформировалось большое число мелких жизнеспособных семян. Можно предположить, что их роль – дать сеянцы, которые заменят материнское растение после его естественного отмирания. Мелкие семена не способны распространяться на

большие расстояния и опадут на «проверенной» благоприятной для произрастания растений этого вида территории. В приведенном случае изменения параметров и качества семян можно рассматривать как механизм повышения реальной семенной продуктивности у изученной особи при достижении ею определенного онтогенетического возраста.

В настоящем исследовании анализировались семена из плодов растений, у которых известен точный календарный возраст. На первый взгляд кажется, что по мере увеличения возраста растений размеры их семян уменьшались, а доля нежизнеспособных семян увеличивалась. Однако следует обратить внимание на то, что сезонное развитие растений более старшего возраста в 2021 и 2022 гг. протекало при критически неоптимальных погодных условиях по сравнению с 2015–2019 гг. Поэтому в настоящее время высказать окончательную точку зрения о том, что имеет место изменчивость изученных параметров семян у *D. urvilleana* в зависимости от возраста растений, не представляется возможным, но и отрицать вероятность такой зависимости также нельзя.

Заключение

Анализ качества и изменчивости морфометрических параметров семян *D. urvilleana*, культивируемых в условиях открытого грунта БИН РАН, сопоставление ритмов вегетации растений и погодных условий (средняя месячная температура и среднее месячное количество осадков) в годы проведения исследования (2015–2022 гг.) позволяют сделать вывод о том, что существенное снижение размеров выполненных семян и существенное увеличение доли нежизнеспособных семян могут наблюдаться именно в те годы репродукции, когда цветение и формирование плодов у растений протекают в условиях сочетания двух факторов – критически высокой температуры и критически низкого количества осадков.

Список источников

1. Злобин Ю.А. Репродуктивный успех // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. СПб. : Мир и семья, 2000. Т. 3: Системы репродукции. С. 251–258.
2. Arditti J. Factors affecting the germination of orchid seeds // The Botanical Review. 1967. Vol. 33, № 1. PP. 1–97.
3. Arditti J. Fundamentals of orchid. New York ; Singapore, 1992. 891 p.
4. Назаров В.В. Репродуктивная биология орхидных Крыма : дис. ... канд. биол. наук. СПб., 1995. 294 с.
5. Sonkoly J., Vojtkó A., Tökölly J., Török P., Sramkó G., Illyés Z., Molnár V.A. Higher seed number compensates for lower fruit set in deceptive orchids // Journal of Ecology. 2016. Vol. 104 (2). PP. 343–351. doi: 10.1111/1365-2745.12511
6. Кириллова И.А., Кириллов Д.В. Репродуктивный успех *Dactylorhiza incarnata* ssp. *cruenta* (Orchidaceae) на северном пределе ареала // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2020. № 49. С. 25–49. doi: 10.17223/19988591/49/2
7. Широков А.И., Крюков Л.А., Коломейцева Г.Л. Морфометрический анализ семян некоторых видов орхидных Нижегородской области // Вестник Тверского

- государственного университета. Сер.: Биология и экология. 2007. Вып. 4, № 8 (36). С. 205–208.
8. Шибанова Н.Л., Долгих Я.В. Морфометрическая характеристика семян и реальная семенная продуктивность редких видов орхидных Предуралья // Вестник Пермского университета. 2010. Вып. 2. С. 4–6.
9. Кириллова И.А., Кириллов Д.В. Репродуктивная биология *Platanthera bifolia* (L.) Rich. (Orchidaceae) на северной границе ареала (Республика Коми) // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2017. № 38. С. 68–88. doi: 10.17223/19988591/38/4
10. Кривошеев М.М., Ишмуратова М.М., Суюндуков И.В. Показатели семенной продуктивности некоторых видов орхидей (Orchidaceae Juss.) Южного Урала, рассчитанные с применением программы ImageJ // Вестник Нижегородского университета им. Н.И. Лобачевского. 2014. № 3, ч. 3. С. 49–57.
11. Сидоров А.В., Сечин Е.Н., Маракаев О.А. Репродуктивный потенциал *Epipactis hel-leborine* (L.) Crantz (Orchidaceae) в разных условиях вегетации // Научные ведомости Белгородского государственного университета. Сер. Естественные науки. 2015. № 9(206). Вып. 31. С. 23–28. doi: http://123456789/19461
12. Хомутовский М.И. Особенности семенной продуктивности *Cephalanthera longifolia* (L.) Fritsch (Orchidaceae Juss.) на трансформированных территориях в Калужской области // Известия Самарского научного центра РАН. 2015. Т. 17, № 4 (4). С. 658–663.
13. Черевченко Т.М., Кушнир Г.П. Орхидеи в культуре. Киев : Наукова думка, 1986. 198 с.
14. Виноградова Т.Н., Пегова А.Н., Осипьянц А.И., Пугачева П.В., Савченко А.С. Потенциальная всхожесть, индивидуальная и географическая изменчивость семян пальчатокоренника мясо-красного – *Dactylorhiza incarnata* (L.) Soß // Биологический вестник Харьковского национального университета. 2003. Т. 7, № 1. С. 64–66.
15. Andronova E.V., Kovaleva A.A., Evdokimova E.E., Nazarov V.V., Semeonov A.V. Fruitage and seed viability of *Orchis purpurea* (Orchidaceae) at the northeast limit of distribution // The International Journal of Plant Reproductive Biology. 2020. Vol. 12, № 1. PP. 56–66.
16. Андропова Е.В. Летальные аномалии строения и развития зародыша у *Dactylorhiza fuchsii* (Orchidaceae) // Ботанический журнал. 2011. Т. 96, № 7. С. 858–863.
17. Arditi J., Ghani A.K.A. Numerical and physical properties of orchid seeds and their biological implications // New Phytologist. 2000. Vol. 145. PP. 367–421. doi: 10.1046/j.1469-8137.2000.00587.x
18. Diantina S., McGill C., Millner J., Nadarajan J., Pritchard H.W., McCormick A.C. Comparative Seed Morphology of Tropical and Temperate Orchid Species with Different Growth Habits // Plants. 2020. № 9 (161). PP. 1–11.
19. Verma J., Sharma K., Thakur K., Sembi J.K., Vij S.P. Study on seed morphometry of some threatened Western Himalayan orchids // Turkish Journal of Botany. 2014. № 38. PP. 234–251. doi: 10.3906/bot-1307-14
20. Calevo J., Giovannini A., Cornara L., Peccenini S., Monroy F. *Orchis patens* Desf.: Seed morphology of an endangered Mediterranean orchid // Plant Biosystems. 2017. № 151. PP. 770–774. doi: 10.1080/11263504.2017.1297335
21. Марков М.В. Популяционная биология растений : учеб. пособие. М. : Тов-во науч. изд. КМК, 2012. 387 с.
22. Левина Р.Е. Репродуктивная биология семенных растений. Обзор проблемы. М. : Наука, 1981. 96 с.
23. Найда Н.М. Семенная продуктивность видов рода *Symphytum* L. (Boraginaceae) // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 3: Системы репродукции. СПб. : Мир и семья, 2000. С. 262–266.

24. Gundel P.E., Garibaldi L.A., Martinez-Ghersa M.A., Ghersa C.M. Trade-off between seed number and weight: influence of a grass – endophyte symbiosis // Basic and Applied Ecology. 2012. № 13. PP. 32–39. doi: 10.1016/j.baae.2011.10.008
25. Заугольнова Л.Б., Жукова А.А., Комарова А.С., Смирнова О.В. Ценопопуляции растений. М. : Наука, 1988. 184 с.
26. Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). М. : Товарищество науч. изданий КМК, 2008. С. 320–321.
27. Вахрамеева М.Г., Варлыгина Т.И., Татаренко И.В. Орхидные России (биология, экология, охрана). М. : Товарищество научных изданий КМК, 2014. 437 с.
28. Аверьянова Е.А. Орхидные низкогорий сочинского причерноморья: биология, распространение, охрана : дис. ... канд. биол. наук. М. : ГБС РАН, 2021. 224 с.
29. Перебора Е.А. Экология орхидных Северо-Западного Кавказа. Краснодар : КубГАУ, 2011. 441 с.
30. Akbulut M.K., Şenel G. The seeds micromorphology and morphometry of certain *Dactylorhiza* (Orchidaceae) species distributed in Turkey // Rend. Fis. Acc. Lincei. 2016. № 27. PP. 679–686. doi: 10.1007/s12210-016-0549-z
31. Güler N. Seed micromorphology of *Orchis* Tourn. ex L. (Orchidaceae) and allied genera growing in Edirne province, Turkey // PhytoKeys. 2016. № 68. PP. 9–25. doi: 10.3897/phytokeys.68.8746
32. Kirillova I.A., Kirillov D.V. Impact of weather conditions on seasonal development, population structure and reproductive success on *Dactylorhiza traunsteineri* (Orchidaceae) in the Komi Republic (Russia) // Nature Conservation Research. 2020b. Vol. 5 (Suppl. 1). PP. 77–89. doi: 10.24189/ncr.2020.016
33. Кириллова И.А., Кириллов Д.В. Репродуктивный успех орхидных на северном пределе их распространения (Северо-Восток Европейской России) // Nature Conservation Research. Заповедная наука. 2021. № 6 (1). С. 17–27. doi: 10.24189/ncr.2021.014
34. ФГБУ «Северо-Западное управление по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды». URL: <http://www.meteo.nw.ru/articles/index.php?id=2> (дата обращения: 30.11.2022).

References

1. Zlobin YA. Reproductive success // Embryology of flowering plants. Terminology and concepts. V. 3. Reproductive systems. Batygina TB, editor. St. Petersburg: World and family Publ.; 2000. pp. 251-258. In Russian
2. Arditti J. Factors affecting the germination of orchid seeds. *The Botanical Review*. 1967;33(1):1-97.
3. Arditti J. Fundamentals of orchid. New York, Singapore: Academic Press.; 1992. 891 p.
4. Nazarov VV. *Reproduktivnaya biologiya orkhidnykh Kryma* [Reproductive Biology of Crimean orchids. CandSci. Dissertation, Biology]. St. Petersburg: Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences; 1995. 294 p. In Russian
5. Sonkoly J, Vojtkó A, Tökölyi J, Török P, Sramkó G, Illyés Z, Molnár VA. Higher seed number compensates for lower fruit set in deceptive orchids. *Journal of Ecology*. 2016;104(2):343-351. doi:10.1111/1365-2745.12511
6. Kirillova IA, Kirillov DV. Reproductive success of *Dactylorhiza incarnata* ssp. *cruenta* (Orchidaceae) at the northern limit of the range. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2020a; 49(2):25-49. In Russian, English summary. doi: 10.17223/19988591/49/2
7. Shirokov AI, Krukov LA, Kolomeytseva GL. Morphometric analysis of seed variability of some orchid in Nizhny Novgorod region. *Bulletin of Tver State University. Series: Biology and Ecology*. 2007; 4(8(36)):205-208. In Russian, English summary
8. Shibanova NL, Dolgikh YV. Morphometric characteristics of seeds and the real seed productivity of orchid rare species in the Urals. *Bulletin of Perm University. Biology*. 2010; 2:4-6. In Russian, English summary

9. Kirillova IA, Kirillov DV. Reproductive biology of *Platanthera bifolia* (L.) Rich. (Orchidaceae) on the northern border of the range (Komi Republic). *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2017;38(4):68-88. In Russian, English summary. doi: 10.17223/19988591/38/4
10. Krivosheev MM, Ishmuratova MM, Suyundukov IV. Indicators of seed productivity of some orchid species (Orchidaceae Juss.) of the Southern Urals, calculated using the ImageJ program. *Vestnik of Lobachevsky state university of Nizhni Novgorod*. 2014;3(3):49-57. In Russian, English summary
11. Sidorov AV, Sechin EN, Marakaev OA. Reproductivnyy potentsial *Epipactis helleborine* (L.) Crantz (Orchidaceae) v raznykh usloviyakh vegetatsii [Reproductive potential of *Epipactis helleborine* (L.) Crantz (Orchidaceae) in different vegetation conditions]. *Nauchnye vedomosti Belgorodskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya: estestvennye nauki*. 2015; 9(206(31)):23-28. In Russian. doi: http://123456789/19461
12. Khomutovskiy MI. Features of seed productivity of *Cephalanthera longifolia* (L.) Fritsch (Orchidaceae Juss.) in the transformed territories in the Kaluga region. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra RAN*. 2015;17 (4(4)): 658-663. In Russian, English summary
13. Cherevchenko TM, Kushnir GP. Orkhidei v kul'ture [The Orchids in culture]. Kiev: Naukova dumka Publ., 1986. 198 p. In Russian
14. Vinogradova TN, Pegova AN, Osip'yants AI, Pugacheva PV, Savchenko AS. Potentsial'naya vskhozhest', individual'naya i geograficheskaya izmenchivost' semyan pal'chatokorennika myaso-krasnogo – *Dactylorhiza incarnata* (L.) Soó [Potential germination, individual and geographical variability of the seeds of *Dactylorhiza incarnata* (L.) Soó]. *Biologicheskyy vestnik Khar'kovskogo natsional'nogo universiteta*. 2003;7(1):64–66. In Russian
15. Andronova EV, Kovaleva AA, Evdokimova EE, Nazarov VV, Semeonov AV. Fruitage and seed viability of *Orchis purpurea* (Orchidaceae) at the northeast limit of distribution. *The International Journal of Plant Reproductive Biology*. 2020;12(1):56-66.
16. Andronova EV. Lethal anomalies of the structure and development of the embryo in *Dactylorhiza fuchsii* (Orchidaceae). *Botanicheskyy zhurnal*. 2011;96(7):858-863. In Russian, English summary
17. Arditti J, Ghani AKA. Numerical and physical properties of orchid seeds and their biological implications. *New Phytologist*. 2000; 145:367-421. doi: 10.1046/j.1469-8137.2000.00587.x
18. Diantina S, McGill C, Millner J, Nadarajan J, Pritchard HW, McCormick AC. Comparative Seed Morphology of Tropical and Temperate Orchid Species with Different Growth Habits. *Plants*. 2020; 9(161):1-11
19. Verma J, Sharma K, Thakur K, Sembi JK, Vij SP. Study on seed morphometry of some threatened Western Himalayan orchids. *Turkish Journal of Botany*. 2014; 38:234-251. doi: 10.3906/bot-1307-14
20. Calevo J, Giovannini A, Cornara L, Peccenini S, Monroy F. *Orchis patens* Desf.: Seed morphology of an endangered Mediterranean orchid. *Plant Biosystems*. 2017; 151:770-774. doi: 10.1080/11263504.2017.1297335
21. Markov MV. Populyatsionnaya biologiya rasteniy [Population biology of plants]. Moscow: Tovarischestvo nauchnykh izdaniy KMK Publ.; 2012. 387 p. In Russian
22. Levina RE. Reproductivnaya biologiya semennykh rasteniy. Obzor problem [Reproductive Biology of Angiosperms]. Moscow: Nauka Publ.; 1981. 96 p. In Russian
23. Nayda NM. Seed productivity of *Symphytum* L. species (Boraginaceae) // Embryology of flowering plants. Terminology and concepts. V. 3. Reproductive systems. Batygina TB, editor. St. Petersburg: World and family Publ.; 2000. pp. 262-266. In Russian
24. Gundel PE, Garibaldi LA, Martinez-Ghersa MA, Ghersa CM. Trade-off between seed number and weight: influence of a grass – endophyte symbiosis. *Basic and Applied Ecology*. 2012; 13:32-39. doi: 10.1016/j.baec.2011.10.008

25. Zaugolnova LB, Zhukova AA, Komarova AS, Smirnova OV. Tsenopopulyatsii rasteniy [Cenopopulations of plants (essays on population biology)]. Moscow: Nauka Publ.; 1988. 184 p. In Russian
26. Krasnaya Kniga Rossiyskoy Federatsii (rasteniya i griby). Ministerstvo prirodnkh resursov i ekologii RF i Rosprirodnadzora [Red data book of nature of the Russian Federation (Plants and Fungi). Ministry of Natural Resources and Ecology of the Russian Federation and Rosprirodnadzor]. Moscow. 2008. pp. 320–321. In Russian
27. Vakhrameeva MG, Varlygina TI, Tatarenko IV. Orchids of Russia (biology, ecology and protection). Moscow: KMK Scientific Press.; 2014. 437 p. In Russian
28. Aver'yanova EA. Orkhidnye nizkogoriy sochinskogo prichernomor'ya: biologiya, rasprostraneniye, okhrana [Orchid lowlands of the Sochi Black Sea region: biology, distribution, protection. CandSci. Dissertation, Biology]. Moscow: Tsitsin Main Botanical Garden of the Russian Academy of Sciences. 2021. 224 p. In Russian
29. Perebora EA. Ekologiya orkhidnykh Severo-Zapadnogo Kavkaza [Ecology of orchids of the North-West Caucasus]. Krasnodar: Kubanskiy gosudarstvennyy agrarnyy universitet Publ.; 2011. 441 p.
30. Akbulut MK, Şenel G. The seeds micromorphology and morphometry of certain *Dactylorhiza* (Orchidaceae) species distributed in Turkey. *Rend. Fis. Acc. Lincei*. 2016; 27:679-686. doi: 10.1007/s12210-016-0549-z
31. Güler N. Seed micromorphology of *Orchis* Tourn. ex L. (Orchidaceae) and allied genera growing in Edirne province, Turkey. *PhytoKeys*. 2016; 68:9-25. doi: 10.3897/phytokeys.68.8746
32. Kirillova IA., Kirillov DV. Impact of weather conditions on seasonal development, population structure and reproductive success on *Dactylorhiza traunsteineri* (Orchidaceae) in the Komi Republic (Russia). *Nature Conservation Research*. 2020b; 5(Suppl.1):77-89. doi: 10.24189/ncr.2020.016
33. Kirillova IA., Kirillov DV. Reproductive success of orchids at the northern border of their distribution areas (north-east of european Russia). *Nature Conservation Research*. 2021;6(1):17-27. In Russian. doi: 10.24189/ncr.2021.014
34. FGBU «Severo-Zapadnoe upravlenie po gidrometeorologii i monitoringu okruzhayushchey sredy» [Federal State Budgetary Institution "North-Western Department for Hydrometeorology and Environmental Monitoring"]. Available at: <http://www.meteo.nw.ru/articles/index.php?id=2> (accessed 30.11.2022)

Информация об авторах:

Андропова Елена Валентиновна – канд. биол. наук, с.н.с. Лаборатории эмбриологии и репродуктивной биологии, Ботанический институт им. В.Л. Комарова Российской академии наук (Санкт-Петербург, Россия).

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0003-3918-2094>

E-mail: elena_andronova@binran.ru

Ковалева Алина Александровна – м.н.с. Лаборатории эмбриологии и репродуктивной биологии, Ботанический институт им. В.Л. Комарова Российской академии наук (Санкт-Петербург, Россия).

E-mail: AKovaleva@binran.ru

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Information about the authors:

Elena V. Andronova, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Laboratory of Embryology and Reproductive biology, Komarov Botanical Institute Russian Academy of Science (St.-Petersburg, Russian Federation).

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0003-3918-2094>

E-mail: elena_andronova@binran.ru

Alina A. Kovaleva, Junior Researcher, Laboratory of Embryology and Reproductive biology, Komarov Botanical Institute Russian Academy of Science (St.-Petersburg, Russian Federation).

E-mail: AKovaleva@binran.ru

The Authors declare no conflict of interest.

*Статья поступила в редакцию 07.12.2022;
одобрена после рецензирования 09.03.2023; принята к публикации 11.12.2023.*

*The article was submitted 07.12.2022;
approved after reviewing 09.03.2023; accepted for publication 11.12.2023.*

Original article

UDC 57.084.1:577.15:579.222.3:582.287

doi: 10.17223/19988591/63/4

***In vitro* assessment of ligninolytic and cellulolytic activities for 14 *Agaricomycetes* species, new to Bryansk Oblast (European Russia)**

Sergey V. Volobuev¹, Nataliya V. Shakhova²

^{1,2} Komarov Botanical Institute RAS, St. Petersburg, Russian Federation

¹ <https://orcid.org/0000-0003-1217-5548>, sergvolobuev@binran.ru

² <https://orcid.org/0000-0002-8733-2168>, nshakhova@binran.ru

Summary. Xylotrophic basidiomycete fungi take a unique place in the functional structure of forest ecosystems because, on the one hand, they possess an extensive complex of enzymes involved in lignin modification and degradation, and, on the other hand, they synthesize enzymes capable of cellulose decomposition. Two groups of wood-destroying fungi are widely known in this respect – brown-rot fungi producing cellulolytic enzymes and white-rot fungi possessing not only cellulases but also ligninolytic oxidative enzymes. Currently, the physiology, biochemistry and genetics of basidial fungi are being actively researched. Thanks to the intensive development of bioinformatics resources, the transcriptomes, proteomes and secretomes of higher fungi are being analysed. At all three levels, both the biochemical mechanisms of degradation of different wood types by basidiomycetes are being studied and the spectrum of enzymes of the lignocellulolytic complex involved in these processes is being revealed. However, despite the identified general regularities, the specific mechanism of wood degradation is determined by individual peculiarities of fungal enzyme systems engaged in this process. The demand for lignocellulolytic complex enzymes for biotechnology purposes continues to grow steadily, since in addition to their ability to modify complex organic polymers, these enzymes break down a wide range of substrates of both natural and anthropogenic origin. New biotechnologically promising producers of ligninases and cellulases with high biodegradation potential are constantly searched for.

In this work, we present data on 14 species of xylotrophic basidiomycete fungi new to Bryansk Oblast, including little-known species *Conferticium ravum*, *Phlebia tremelloidea*, *Physisporinus crocatus*, with information on woody substrates and habitats occupied within the territory of the Bryanskiy Les State Nature Reserve, as well as data on general distribution and finds of these species in adjacent regions. Among hosts for revealed species of wood-inhabiting fungi, the main forest-forming trees such as *Betula pendula*, *Picea abies*, *Pinus sylvestris*, *Populus tremula*, and *Quercus robur* are noted. The majority of fungal cultures are obtained from basidiospores and basidiomata grown on coniferous wood. Herbarium specimens of the identified species are catalogued and stored in the Mycological Herbarium of the Komarov Botanical Institute RAS (LE), and fungal strains are deposited in the Komarov Botanical Institute Basidiomycetes Culture Collection (LE-BIN, St. Petersburg, Russia).

All collected specimens and pure cultures of studied aphyllorhizoid fungi are determined and verified based on both microscopic features and molecular genetic data. Physiological and biochemical characterization, including assessment of their growth rate and detection of enzymatic activity by rapid screening, was given for 16 strains of wood-dwelling fungi. The linear growth rate was measured by culturing pure cultures on standard MEA medium. The activities of ligninolytic and cellulolytic enzyme complexes were registered using the application method that is widely applied for the primary biochemical screening of strains in many culture collections worldwide.

The agarized medium containing ABTS (2,2'-azino-bis 3-ethylbenzothiazoline-6-sulfonic acid) was used for detection of oxidative enzyme activity while the cellulase activity was studied on the agarized medium with CMC (carboxymethyl cellulose). The strain LE-BIN 4006 of *Phlebia tremelloidea* showed high ligninolytic and cellulolytic potential and rapid colony growth rate. This strain can be recommended for further biotechnological applications. The strains LE-BIN 4422 of *Emmia latemarginata* and LE-BIN 3999 of *Phanerochaete livescens* demonstrated high cellulolytic complex enzyme activity despite the detected medium colony growth rate and medium oxidative enzyme activity. Thus, based on the screening results, three strains of fungi belonging to the order *Polyporales* have been identified as being of practical interest for use in biotechnological delignification and remediation processes. The importance of screening studies on active enzymatic producers among not only widespread taxa, but also by including rare and little-collected species of fungi are demonstrated.

The article contains 2 figures, 1 table, 48 references.

Keywords: Basidiomycota; biodiversity; cellulases; DNA barcodes; ligninases; pure culture; xylotrophic fungi

Fundings: The field work was carried out within the framework of the institutional research project No. 122011900033-4 "Biodiversity, ecology, structural and functional features of fungi and fungus-like protists" of the Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences. The molecular work was supported by the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation (agreement No. 075-15-2021-1056) and was performed using the equipment of the Core Facility Centre "Cell and Molecular Technologies in Plant Science" at the Komarov Botanical Institute RAS (St. Petersburg).

Acknowledgments: The authors are grateful to Elena F. Sitnikova (deputy director of the Bryanskiy les State Nature Reserve) for help with the organisation of field studies.

For citation: Volobuev SV, Shakhova NV. *In vitro* assessment of ligninolytic and cellulolytic activities for 14 *Agaricomycetes* species, new to Bryansk Oblast (European Russia). *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2023;63:59-76. doi: 10.17223/19988591/63/4

Научная статья

doi: 10.17223/19988591/63/4

Оценка *in vitro* лигнинолитической и целлюлолитической активности 14 видов *Agaricomycetes*, новых для Брянской области (Европейская Россия)

Сергей Викторович Волобуев¹, Наталия Витальевна Шахова²

^{1,2} Ботанический институт им. В.Л. Комарова Российской академии наук, Санкт-Петербург, Россия

¹ <https://orcid.org/0000-0003-1217-5548>, sergvolobuev@binran.ru

² <https://orcid.org/0000-0002-8733-2168>, nshakhova@binran.ru

Аннотация. Ксилотрофные базидиальные грибы занимают уникальное место в функциональной структуре лесных экосистем, поскольку, с одной стороны, обладают обширным комплексом ферментов, участвующих в модификации и деградации лигнина, а с другой стороны, синтезируют ферменты, способные разлагать целлюлозу. В этом отношении широко известны две группы

дереворазрушающих грибов – грибы бурой гнили, продуцирующие целлюлолитические ферменты, и грибы белой гнили, обладающие не только целлюлазами, но и лигнинолитическими окислительными ферментами. В настоящее время активно изучаются физиология, биохимия и генетика базидиальных грибов. Благодаря интенсивному развитию биоинформационных ресурсов анализируются транскриптомы, протеомы и секретомы высших грибов. На всех трех уровнях изучаются как биохимические механизмы деградации базидиомицетами различных древесных пород, так и выявляется спектр ферментов лигноцеллюлолитического комплекса, участвующих в этих процессах. Однако, несмотря на выявленные общие закономерности, конкретный механизм разрушения древесины определяется индивидуальными особенностями ферментных систем грибов, участвующих в этом процессе. Спрос на ферменты лигноцеллюлозного комплекса для целей биотехнологии продолжает неуклонно расти, поскольку помимо способности модифицировать сложные органические полимеры эти ферменты разлагают широкий спектр субстратов как природного, так и антропогенного происхождения. В настоящее время продолжается поиск новых биотехнологически перспективных продуцентов лигниназ и целлюлаз, обладающих высоким биodeградационным потенциалом.

В данной работе представлены сведения о 14 новых для Брянской области видах ксилотрофных базидиомицетов, в том числе малоизвестных видах *Conferticum ravum*, *Phlebia tremelloidea*, *Physisporinus crocatus* и информация о занимаемых древесных субстратах и местообитаниях на территории государственного природного заповедника «Брянский лес», а также данные об общем распространении и находках этих видов в соседних регионах. Среди древесных субстратов для выявленных видов деревообитающих грибов отмечены основные лесообразующие породы – *Betula pendula*, *Picea abies*, *Pinus sylvestris*, *Populus tremula*, *Quercus robur*. Большинство культур грибов получено из базидиоспор и базидиом, собранных на древесине хвойных пород. Гербарные образцы идентифицированных видов каталогизированы и хранятся в Микологическом гербарии Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (LE), а штаммы грибов депонированы в Коллекции культур базидиомицетов Ботанического института им. В.Л. Комарова (LE-BIN, Санкт-Петербург, Россия).

Все собранные образцы и чистые культуры изученных афиллофороидных грибов определены и верифицированы на основе как микроскопических признаков, так и молекулярно-генетических данных. Для 16 штаммов дереворазрушающих грибов дана физиолого-биохимическая характеристика, включающая оценку скорости их роста и выявление ферментативной активности методом экспресс-скрининга. Линейную скорость роста определяли путем культивирования чистых культур на стандартной среде МЕА. Активность лигнинолитических и целлюлолитических ферментных комплексов регистрировали с помощью метода, широко применяемого для первичного биохимического скрининга штаммов во многих мировых коллекциях культур. Для выявления окислительной активности ферментов использовали агаризованную среду, содержащую ABTS (2,2'-азино-бис 3-этилбензотиазолин-6-сульфокислота), а целлюлазную активность изучали на агаризованной среде с добавлением карбоксиметилцеллюлозы. Штамм LE-BIN 4006 *Phlebia tremelloidea* показал высокий лигнинолитический и целлюлолитический потенциал и быструю скорость роста колоний. Этот штамм может быть рекомендован для дальнейшего биотехнологического использования. Штаммы LE-BIN 4422 *Emmia latemarginata* и LE-BIN 3999 *Phanerochaete livescens* продемонстрировали высокую активность ферментов целлюлолитического комплекса, несмотря на среднюю скорость роста колоний и среднюю активность окислительных ферментов. Таким образом, на основе результатов скрининга выявлены три штамма грибов из порядка *Polyporales*, представляющие практический интерес для использования в биотехнологических процессах делигнификации и

ремедиации. Показана значимость скрининговых исследований активных продуцентов ферментов не только среди широко распространенных таксонов, но и за счет включения редких и малоизученных видов грибов.

Ключевые слова: Basidiomycota, биоразнообразие, целлюлазы, ДНК-штрих-коды, лигниназы, чистая культура, ксилотрофные грибы

Источник финансирования: Полевые исследования проводились в рамках государственного задания Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН по теме научного проекта № 122011900033-4 «Биоразнообразие, экология, структурные и функциональные особенности грибов и грибоподобных протистов». Молекулярные работы были поддержаны Министерством науки и высшего образования РФ (Соглашение № 075-15-2021-1056) и выполнены с использованием оборудования Центра коллективного пользования научным оборудованием «Клеточные и молекулярные технологии изучения растений и грибов» Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (Санкт-Петербург).

Благодарности: Авторы выражают признательность заместителю директора государственного природного заповедника «Брянский лес» Елене Федоровне Ситниковой за помощь в организации полевых исследований.

Для цитирования: Volobuev S.V., Shakhova N.V. *In vitro* assessment of ligninolytic and cellulolytic activities for 14 *Agaricomycetes* species, new to Bryansk Oblast (European Russia) // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2023. № 63. С. 59–76. doi: 10.17223/19988591/63/4

Introduction

Basidial fungi are an important part of forest communities due to their involvement in the biodegradation of plant residues and the production of a unique set of biologically active substances. The lignocellulosic biomass of woody plants is known to consist of three main components: cellulose (40-60%), hemicellulose (20-40%) and lignin (10-25%) [1]. Wood decomposition is largely driven by xylotrophic *Agaricomycetes*, an essential group of wood-inhabiting fungi with a peculiar range of ligninolytic and cellulolytic enzyme complexes.

The extracellular enzyme systems of basidial fungi include a spectrum of multiple forms of oxidoreductases that interact with lignocellulose (heme-containing, flavin-containing and copper-containing enzymes). The exogenous enzymes of the ligninolytic complex represented by laccases (EC 1.10.3.2), lignin peroxidases (EC 1.11.1.14), versatile peroxidases (EC 1.11.1.16), and manganese peroxidases MnP (EC 1.11.1.13) are key agents in the process of lignin modification, the most resistant to chemical and microbiological destruction of wood biopolymer [2, 3]. White-rot basidiomycete fungi perform decomposition of lignin *via* formation of radicals by oxygen (laccase) or hydrogen peroxide (some peroxidases) [4].

Cellulose degradation in the plant cell wall is carried out by endocellulases (EC 3.2.1.4), exocellulases (cellobiohydrolases, EC 3.2.1.91; glucanohydrolases, EC 3.2.1.74), and beta-glucosidases (EC 3.2.1.21). The functional role of cellulolytic enzymes secreted by lignicolous fungi is the hydrolytic degradation of the main wood polysaccharides (cellulose, hemicellulose) to oligo-, di- and monosaccharides [5]. Cellulose and hemicellulose are decomposed

predominantly by brown-rot fungi, but also by wood-destroying white-rot fungi and soft-rot ones [6].

Different species of xylotrophic fungi produce both single enzymes and multi-enzyme compositions. Indeed, white rot basidiomycetes are capable of producing multiple laccase isoenzymes (i.e., products of different non-allelic genes) that can perform different functions. Currently, studies are carried out not only to characterise laccases isolated from different fungal species, but also comparative investigations of laccase isoenzymes obtained from the same fungus to establish the range of biological functions of this group of enzymes [7]. In recent years, the study of the regulation mechanisms of laccase and peroxidase gene expression has gained interest due to the need to understand the physiological role of various isoforms produced by fungi. At present, the general mechanisms of transcriptional regulation of oxidative enzymes are not completely clear. Some authors suggest that the existence of numerous genes producing isoforms is a consequence of the diversity of physiological functions performed by laccases and peroxidases throughout the fungal life cycle (delignification, fruiting body development, pathogenesis, pigment formation during the period of asexual reproduction, competitive interactions, etc.) [8-10].

Isolation and study of laccase isoforms with new physicochemical properties can help us not only in understanding physiological regulatory mechanisms of biosynthesis of these enzymes, but also in their application for biotechnological purposes. Therefore, the role of individual enzymes and multienzyme complexes in the processes of biotransformation and biodegradation of lignocellulosic substrate remains a subject of study for the last several decades.

Since the enzyme assemblages of the lignocellulolytic complex probably reflect the adaptation of *Agaricomycetes* to unique ecological niches, this group of fungi has enormous potential for applications in various industries [11-15, et al.]. The search for wood-inhabiting fungi with high lignin- and cellulolytic potential for practical purposes is conducted in two interrelated directions: revealing new fungal producers with high enzymatic activity and the subsequent selection of highly effective inducers and promoters of these enzymes [16].

This article aims to investigate the enzymatic potential of xylotrophic basidiomycete fungi registered for the first time for Bryansk Oblast, including rare species, and focuses on the selection of the most promising strains for use in biotechnological processes.

Materials and methods

Data sampling. Basidiocarps of lignicolous aphyllophoroid fungi were collected at different types of forests on the territory of the Bryanskiy Les State Nature Reserve (Bryansk Oblast, European part of Russia) during route surveys in 2015–2021. For each sample, the category of the colonized substrate, tree species, forest community type, date of collection and geographical coordinates were noted. The geographical coordinates of studied localities were measured by the Garmin 64st GPS navigator.

Morphological identification of fruit bodies. Microscopic identification of dried fungal specimens were performed using a AxioScope A1 microscope (Carl Zeiss, Germany), a LOMO Mikmed-6 microscope (Russia) with a standard set of chemicals (5% KOH, Melzer's reagent, 0.1% Cotton Blue) based on key monographs on European poroid and corticioid fungi [17-19] as well as some modern taxonomy articles. The names of the fungal species are given according to the Index Fungorum database [20].

Isolation and verification of fungal pure cultures. The isolation of *Agaricomycetes* in pure culture by solid-phase cultivation, as well as the subsequent microscopic characterisation of the isolates, was carried out according to the previously described techniques [21, 22].

Fungal genomic DNA was amplified directly from 14-day-old pure cultures, which were grown on standard MEA medium (1.5% w/v malt extract "Conda" (Madrid, Spain), pH 5.8, and 2% w/v agar "Difco" (Kansas City, MO, USA)) in the dark at 25°C, with the Phire Plant Direct PCR Master Mix Kit (Thermo Fisher Scientific, Lithuania). A complete ITS1–5.8S–ITS2 region of nrDNA was amplified by the primer pair ITS1F/ITS4B [23, 24]. PCR products were purified using the CleanMag DNA (Evrogen, Moscow, Russia) purification kit, and then sequenced with the BrilliantDye Terminator v3.1 Cycle Sequencing Kit (NimaGen, Nijmegen, the Netherlands). Sequencing products were purified with the Nimagen D-Pure Dye-Terminator Cleanup kit before being analyzed on an ABI PRISM 3500 Genetic Analyzer (Applied Biosystems, Foster City, CA, USA). Raw data were edited and assembled in MEGA 6 [25].

The newly obtained sequences were compared with the available sequences using a megablast search in the NCBI database, and then newly generated sequences were deposited into NCBI GenBank [26].

Growth measurement. To obtain data on linear growth rate, the strains were grown in Petri dishes with a diameter of 90 mm on standard MEA medium in the dark at 25°C. Inoculation of strains was carried out with mycelial discs (7 mm diam.) placed on the nutrient medium in the centre of a Petri dish with the mycelial layer down. The growth rate was studied for 5 weeks by measuring the colony diameter in two mutually perpendicular directions every two days starting from the third day until a Petri dish was completely overgrown. The growth of strains was characterised by the colony radius by 7, 14, 21 and 28 days, assessing the growth rate by the rate of cup overgrowth: fast growth (F) — 1 week, medium (M) — 2–3 weeks, and slow (S) — 4 weeks or more.

Detection of enzymatic activity. There known several qualitative tests for rapid detection of ligninases (syringaldazine well test [27], bromophenol blue plate assay [28], guaiacol agar plate assay [29]) and cellulases (filter paper degradation), dye diffusion from a cellulose-dye complex (cellulose azure agar), cellulose agar clearance (cellulose agar), esculin plus iron agar (esculin agar) [30]. In addition, researchers use a semi-quantitative fluorometric method to determine the activity of hydrolases and oxidases in the total homogenate, based on the interaction of enzymes with specific substrates bound to fluorochromes – methylumbelliferone or aminomethyl coumarin [31]. At the same time, within this

study the activities of the ligninolytic and cellulolytic enzyme complexes in the investigated strains were registered using the application method [22, 32]. This method is widely used in many collections worldwide during primary biochemical screening of culture strains. Moreover, this technique is included in the list of standard operating procedures of the Komarov Botanical Institute Basidiomycetes Culture Collection (LE-BIN).

The inoculum was obtained by growing the strains on MEA at 25°C for 2 weeks. Then, mycelial discs (7 mm in diam.) from the marginal zone of an actively growing colony were placed with the mycelial layer upwards in three units in a 90 mm Petri dish with medium containing: a) 2,2'-azino-bis 3-ethylbenzothiazoline-6-sulfonic acid (0.1% w/v ABTS "Sigma" (St. Louis, MO, USA) and 2.0% w/v agar "Difco") for detection of oxidative enzyme activity (OA), or b) carboxymethyl cellulose (1.0% w/v CMC "Chemapol" (Praha, Czech Republic) and 1.0% w/v agar "Difco") for detection of cellulase activity (CA).

The oxidoreductase activity was measured in 48 hours after inoculation, based on the ability of the strains to oxidize the substrate containing ABTS with the appearance of emerald-green staining. The qualitative activity of cellulolytic enzymes in fungal cultures was recorded in 48 hours after inoculation on CMC agar by the presence of a lightened zone around the inoculums. The clear zone was detected using a solution of I in KI (0.5% I in 2% KI). To determine the intensity of the medium colour changes or lightening reactions of the medium, the following criteria were used: the diameter of the coloured/lightening zone is 10 – <15 mm – slightly positive reaction (low activity); the diameter of zone is ≥15 – 25 mm – positive reaction (medium activity); the diameter of zone is more than 25 mm – strongly positive reaction (high activity).

The cultivation in all experiments was performed in at least three repetitions. Microsoft Excel and OriginPro 7.5 software were used for statistical data processing.

Results and discussion

A total of 14 species of aphyllophoroid fungi from five orders of the class *Agaricomycetes* (*Basidiomycota*) have been revealed for the first time in Bryansk Oblast as a result of the mycological studies carried out within the Bryanskiy Les State Nature Reserve. Among them 10 fungal species are shared with Oryol Oblast, three species – with Kaluga Oblast, two species – with Kursk Oblast, and one species – with Smolensk Oblast (Fig. 1.). At the same time, four species (*Fibroporia gossypium*, *Leptoporus mollis*, *Phlebia tremelloidea*, *Physisporinus crocatus*) have not been registered to date in neighbouring Russian regions.

Details of the recorded species locations are given below, with data on substrata and habitats, as well as numbers of herbarium specimens stored in the Mycological Herbarium of the Komarov Botanical Institute RAS (LE), and strains kept in the Komarov Botanical Institute Basidiomycetes Culture Collection (LE-BIN, St. Petersburg, Russia). For each species, a brief ecological summary, information on the general distribution and finds in adjacent regions, and the

physiological and biochemical characteristics of strains isolated in pure culture are provided.

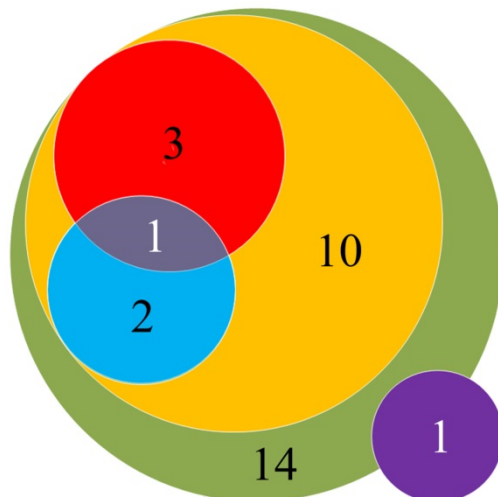


Fig. 1. The numbers of fungal species new to Bryansk Oblast (green circle), common to adjacent Russian regions: Kaluga (3 species, red circle), Kursk (2 species, blue circle), Oryol (10 species, yellow circle), Smolensk (1 species, violet circle) Oblasts

Class *Agaricomycetes*

Order *Auriculariales*

Aporpium canescens (P. Karst.) Bondartsev & Singer (Fig. 2, A) — on a fallen trunk of *Populus tremula* in herb-rich aspen forest mixed with ash and maple, 07.08.2015, LE-BIN 3585 (*ex basidiospores*). This deciduous-dwelling fungus has been delimited from an American taxon *A. caryae* (Schwein.) Teixeira & D.P. Rogers based on the differences in pore and spore sizes, as well as in ITS nrDNA sequences [33]. *A. canescens* is quite common in the European Russia, and in adjacent Russian regions it is known from Kaluga and Oryol Oblasts [34]. The strain LE-BIN 3585 of *A. canescens* showed oxidative enzymes with high activity (24.8 ± 2.4 mm) and cellulolytic enzymes with low activity (10.4 ± 0.4 mm) in combination with medium growth rate.

Order *Boletales*

Serpula himantoides (Fr.) P. Karst. — on a fallen trunk of *Pinus sylvestris* in herb-rich spruce forest mixed with oak and pine, 07.10.2021, LE F-342503, LE-BIN 4757 (*ex basidiocarp*). The fungus causes an intense brown rot, mainly developing on various coniferous woods in humid boreal forests. *S. himantoides* prefers old-growth and relatively undisturbed forests, but also there are occasional records in wood construction material [35]. Widespread species in Russia, and in neighbouring regions it was revealed in Oryol Oblast [36]. The strain LE-BIN 4757 of *S. himantoides* was characterised by the absence of oxidoreductase

production, which is characteristic of brown rot fungi, medium cellulase activity (22.0 ± 0 mm) and medium rate of overgrowth in Petri dishes.

Order Hymenochaetales

Xylodon flaviporus (Berk. & M.A. Curtis ex Cooke) Riebesehl & Langer (Fig. 2, B) — on a fallen trunk of *Betula pendula* in herb-rich aspen forest mixed with birch and maple, 22.08.2017, LE F-342508, LE-BIN 3975 (*ex basidiospores*). It is a widely distributed species, more common in Central and Southern Europe [18], as well as in the European part of Russia, including Kaluga [37] and Oryol [38] Oblasts. This white-rot fungus grows on fallen trunks and large branches of varied deciduous trees, preferably on *Betula* spp. The strain LE-BIN 3975 of *X. flaviporus* exhibited medium levels of both ligninolytic (16.8 ± 1.4 mm) and cellulolytic (18.1 ± 0.9 mm) enzyme activities, and a slow growth rate.

Order Polyporales

Antrodiella serpula (P. Karst.) Spirin & Niemelä — on a fallen trunk of *Salix caprea* in herb-fern spruce mixed forest with aspen, 24.08.2017, LE F-342496, LE-BIN 3998 (*ex basidiocarp*). This fungal species inhabits on a wide range of deciduous trees, and it exhibits successional relationships with *Mensularia* species [18]. In adjacent Russian regions *A. serpula* is known for Kaluga [39], Kursk [40], and Oryol [38] Oblasts. The strain LE-BIN 3998 of *A. serpula* showed a maximum oxidative enzyme activity (32.2 ± 1.2 mm) with a complete absence of cellulolytic enzyme activity and a slow growth rate.

Ceriporia bresadolae (Bourdot & Galzin) Donk (Fig. 2, C) — on a fallen branch of *Pinus sylvestris* in blueberry-mosses pine forest, 24.08.2017, LE F-342497, LE-BIN 3994 (*ex basidiospores*); on a fallen branch of *Pinus sylvestris* in herb-mosses pine forest with spruce, 08.10.2021, LE F-342504, LE-BIN 4766 (*ex basidiospores*). The species is widely distributed in temperate and boreal zones of the northern hemisphere, but for a long time its records have been misidentified as a coniferous-dwelling representatives of *C. purpurea* s. lato [41]. Decorticated hard twigs of *Pinus* ssp. are a favourable substrate of *C. bresadolae* along with fallen, tough branches and logs of other coniferous trees. The fungus has a scattered distribution in Russia, including Oryol Oblast among nearby regions [36]. Both *C. bresadolae* isolates (LE-BIN 3994 and LE-BIN 4766) were characterised by medium ligninolytic (22.5 ± 1.0 and 17.7 ± 0.3 mm respectively) and cellulolytic complex enzyme activities (18.2 ± 1.4 and 18.5 ± 0.7 mm accordingly) and medium colonization rate of Petri dishes.

Crustoderma dryinum (Berk. & M.A. Curtis) Parmasto — on a fallen trunk of *Picea abies* in herb-mosses pine forest with spruce, 08.10.2021, LE F-342505, LE-BIN 4770 (*ex basidiospores*); on a fallen trunk of *Picea abies* in herb-sphagnum spruce forest with pine, 09.10.2021, LE F-342507, LE-BIN 4765 (*ex basidiospores*). The fungus grows as a brown-rot saprotroph mostly on coniferous wood at the middle stages of decay. *C. dryinum* is considered as a specialist species of old-growth spruce forests in North-Western European Russia [42]. The species is distributed among boreal zone of Russia, and in adjacent regions it was

registered for Oryol Oblast [43]. For both strains of *C. dryinum* (LE-BIN 4765 and LE-BIN 4770), the absence of oxidative enzyme activity and high cellulolytic activity (28.0 ± 0 and 29.1 ± 1.4 mm, correspondingly) and slow growth rate were observed.

Emmia latemarginata (Durieu & Mont.) Zmitr., Spirin & Malysheva — on a fallen trunk of *Betula pendula* in blueberry pine forest, 19.08.2020, LE F-342502, LE-BIN 4422 (*ex basidiospores*). This fungus grows mainly on dead wood of deciduous trees, including buried at the ground or burned woody remnants. Widespread species in Russia, and in neighbouring regions there known records from Kursk [44] and Oryol [38] Oblasts. The strain LE-BIN 4422 of *E. latemarginata* showed medium ligninase activity (19.0 ± 0.5 mm), high cellulase activity (27.0 ± 1.4 mm) and medium growth rate.

Fibroporia gossypium (Speg.) Parmasto — on a fallen trunk of *Picea abies* in herb-mosses pine-dominated forest with spruce, 08.10.2021, LE F-342506, LE-BIN 4771 (*ex basidiocarp*). This wood-decaying fungus causes an aggressive brown rot in both nature conditions and humid unventilated indoors. In forests the species develops on coniferous trunks and stumps, sometimes with basidiocarps covering a litter around the base of dead trees [44]. *F. gossypium* is a species with a sporadic distribution but more frequent in forests with moist and swamp soils [18]. Hitherto, the species has not been recorded in adjacent Russian regions, but it was found in different regions of the European part of Russia, the Urals, Siberia, and the Russian Far East [44]. The strain LE-BIN 4771 of *F. gossypium* expressed no oxidoreductase activity and a medium level of cellulolytic activity (21.8 ± 0.2 mm) with a medium growth rate.

Leptoporus mollis (Pers.) Quél. (Fig. 2, D) — on a fallen trunk of *Pinus sylvestris* in blueberry pine forest, 19.08.2020, LE F-342501, LE-BIN 4429 (*ex basidiospores*). The species is widely distributed in Russia [36], but it was not found in the regions adjacent to Bryansk Oblast. This lignicolous fungus grows on large-scale lying trunks and stumps of various coniferous trees (*Abies*, *Larix*, *Picea*, *Pinus*), and especially often on *Pinus* spp. [18]. The strain LE-BIN 4429 of *L. mollis* revealed medium levels of ligninase (19.5 ± 0.6 mm) and cellulase (19.4 ± 0.7 mm) activities together with a slow rate of overgrowth in Petri dishes.

Phanerochaete livescens (P. Karst.) Volobuev & Spirin (Fig. 2, E) — at base of a dry standing tree of *Quercus robur* in herb-rich aspen forest with oak, 24.08.2017, LE F-342498, LE-BIN 3999 (*ex basidiospores*). This corticioid fungus is widespread in nemoral and hemiboreal zones of Eurasia, inhabiting various angiosperm hosts, such as *Acer*, *Alnus*, *Carpinus*, *Corylus*, *Fagus*, *Padus*, *Populus*, *Quercus*, *Ulmus* [45]. The species is registered for 13 regions of Russia, and among neighbouring regions it was recorded in Oryol Oblast [36]. The strain LE-BIN 3999 of *P. livescens* demonstrated medium level of oxidoreductase activity (21.3 ± 1.2 mm) and the highest level of cellulase activity out of all strains studied (42.7 ± 1.3 mm). The rate of overgrowth of Petri dishes by colonies of this strain was middle.

Phlebia tremelloidea (Bres.) Parmasto (Fig. 2, F) — on a fallen trunk of *Quercus robur* in oak forest with maple and hazel, 26.08.2017, LE F-342499, LE-BIN 4006 (*ex basidiospores*). This phlebioid fungus is known as a rare slowly-growing

boreonemoral species, which is adapted to colonization of homogeneous substrata, like decorticated wood or uncracked bark [46]. *P. tremelloidea* is collected from only six regions in the European part of Russia, including Arkhangelsk, Kirov, Leningrad, Nizhny Novgorod, Tver Oblasts, and the Republic of Mordovia [37]. The strain LE-BIN 4006 of *P. tremelloidea* combined a high production of lignocellulolytic enzymes (29.3 ± 1.1 and 25.4 ± 1.0 mm, respectively) with a fast growth rate.

Physisporinus crocatus (Pat.) F. Wu, Jia J. Chen & Y.C. Dai — on a fallen trunk of *Picea abies* in herb-rich black alder forest with maple, oak and spruce, 18.08.2020, LE F-342500, LE-BIN 4426 (*ex basidiospores*). The fungus grows on stumps, dead lying trees and coarse woody debris of conifers, more rarely on broad-leaved trees, in moist forests and alluvial environments [18]. *P. crocatus* is considered as an indicator species of forests with a minimal anthropogenic impact in North-Western European Russia [42]. The species is not known to be found in neighbouring regions of Russia. The strain LE-BIN 4426 of *P. crocatus* was highly active by the ABTS oxidoreductase test (25.6 ± 0.8 mm) and medium active by the CMC cellulase test (18.3 ± 0.6 mm) and had a slow growth rate.

Order Russulales

Conferticium ravum (Burt) Ginns & G.W. Freeman (Fig. 2, G) — on a fallen trunk of *Populus tremula* in herb-rich aspen forest mixed with ash and maple, 07.08.2015, LE-BIN 3587 (*ex basidiospores*). The growth on dead wood of *Populus* spp. is one of distinguishing ecological features for this fungus, which causes a white rot. The species is rare in Europe [17], with a sporadic distribution in Russia [43]. In adjacent Russian regions, *C. ravum* was registered in Oryol Oblast [38]. Despite the fast growth rate, the strain LE-BIN 3587 of *C. ravum* was the lowest in oxidative activity (10.4 ± 0.6 mm) and detected no cellulolytic activity.

Laxitextum bicolor (Pers.) Lentz (Fig. 2, H) — on a fallen trunk of *Populus tremula* in herb-fern aspen forest with birch, 22.08.2017, LE F-342495, LE-BIN 3971 (*ex basidiospores*). Common and widespread species in Europe [17], inhabiting humid herb-rich deciduous and mixed forests. The preferable substrata are dead wood of *Alnus*, *Betula*, *Corylus*, *Fraxinus*, *Populus*, *Quercus*, and *Sorbus* [47]. *L. bicolor* was recorded in Oryol [38] and Smolensk [48] Oblasts among neighbouring Russian regions. The strain LE-BIN 3971 of *L. bicolor* demonstrated medium activity of ligninolytic complex enzymes (20.1 ± 0 mm) and no production of cellulolytic complex enzymes at medium growth rate.

The production of ligninases during solid-phase cultivation was found to be noted in all studied strains related to white rot fungi belonging to the orders *Auriculariales*, *Polyporales* and *Russulales*. The strains of brown rot fungi, *Serpula himantoides* LE-BIN 4757 and *Fibroporia gossypium* LE-BIN 4771, showed medium growth rate coupled with medium cellulolytic activity, and the slow-growing strains *Crustoderma dryinum* LE-BIN 4765 and LE-BIN 4770 exhibited high cellulase activity. Similarly, high cellulase activity was observed in fungi of the order *Polyporales*, in particular, in the medium-growing *Emmia latemarginata* LE-BIN 4422 and *Phanerochaete livescens* LE-BIN 3999 as well as the fast-growing strain *Phlebia tremelloidea* LE-BIN 4006 (Table).



Fig. 2. Basidiomata of some fungal species studied: *A* - *Aporpium canescens*,
B - *Xylodon flaviporus*, *C* - *Ceriporia bresadolae*, *D* - *Leptoporus mollis*,
E - *Phanerochaete livescens*, *F* - *Phlebia tremelloidea*, *G* - *Conferticium ravum*,
H - *Laxitextum bicolor*. Scale bar - 1 cm

**Results of the express assays of oxidative and cellulolytic enzymes
of *Agaricomycetes* pure cultures studied**

Strains	Species	GenBank accession number	Rot type	Growth rate	Enzymatic activity (diameter, mm)		Sub- strate	Voucher specimen
					ABTS	CMC		
AURICULARIALES								
LE-BIN 3585	<i>Aporpium canescens</i>	OP700293	WR	M	24.8±2.4	10.4±0.4	<i>Populus tremula</i>	—
BOLETALES								
LE-BIN 4757	<i>Serpula himantioides</i>	OL764365	BR	M	n/d	22.0±0	<i>Pinus syl- vestris</i>	LE F-342503
HYMENOGASTRALES								
LE-BIN 3975	<i>Xylodon flaviporus</i>	OP700296	WR	S	16.8±1.4	18.1±0.9	<i>Betula pendula</i>	LE F-342508
POLYPORALES								
LE-BIN 3998	<i>Antrodiaella serpula</i>	OP700297	WR	S	32.2±1.2	n/d	<i>Salix caprea</i>	LE F-342496
LE-BIN 3994	<i>Ceriporia bresadolae</i>	—	WR	M	22.5±1.0	18.2±1.4	<i>Pinus syl- vestris</i>	LE F-342497
LE-BIN 4766		OP700304	WR	M	17.7±0.3	18.5±0.7	<i>Pinus syl- vestris</i>	LE F-342504
LE-BIN 4765	<i>Crustoderma dryinum</i>	OP700303	BR	S	n/d	28.0±0	<i>Picea abies</i>	LE F-342507
LE-BIN 4770		OP700305	BR	S	n/d	29.1±1.8	<i>Picea abies</i>	LE F-342505
LE-BIN 4422	<i>Emmia late- marginata</i>	OP700300	WR	M	19.0±0.5	27.0±1.4	<i>Betula pendula</i>	LE F-342502
LE-BIN 4771	<i>Fibroporia gossypium</i>	OL840818	BR	M	n/d	21.8±0.2	<i>Picea abies</i>	LE F-342506
LE-BIN 4429	<i>Leptoporus mollis</i>	OP700302	WR	S	19.5±0.6	19.4±0.7	<i>Pinus syl- vestris</i>	LE F-342501
LE-BIN 3999	<i>Phanero- chaete livescens</i>	OP700298	WR	M	21.3±1.2	42.7±1.3	<i>Quercus robur</i>	LE F-342498
LE-BIN 4006	<i>Phlebia tremelloidea</i>	OP700299	WR	F	29.3±1.1	25.4±1.0	<i>Quercus robur</i>	LE F-342499
LE-BIN 4426	<i>Physispori- nus crocatus</i>	OP700301	WR	S	25.6±0.8	18.3±0.6	<i>Picea abies</i>	LE F-342500
RUSSULALES								
LE-BIN 3587	<i>Conferticium ravum</i>	OP700294	WR	F	10.4±0.6	n/d	<i>Populus tremula</i>	—
LE-BIN 3971	<i>Laxitextum bicolor</i>	OP700295	WR	M	20.1±0	n/d	<i>Populus tremula</i>	LE F-342495

Note. Rot type: BR – brown rot, WR – white rot; Growth rate: F – fast, M – medium, S – slow; ABTS – 2,2'-azino-bis 3-ethylbenzothiazoline-6-sulfonic acid; CMC – carboxymethyl cellulose; n/d – not detected.

The ABTS agar test showed typically high oxidative enzyme activity in basidiomycete fungi belonging to the order *Polyporales* [32], namely the slow-growing strains of *Antrodiaella serpula* LE-BIN 3998 and LE-BIN 4426 *Physisporinus crocatus*, and the fast-growing *Phlebia tremelloidea* LE-BIN 4006. The strain of *Aporpium canescens* LE-BIN 3585 (order *Auriculariales*) also revealed rather high oxidoreductase activity with a medium growth rate. The lowest level of production of ligninolytic complex enzymes was detected in a representative of the order *Russulales*, the fast-growing strain of *Conferticium ravum* LE-BIN 3587. At the same time, no cellulolytic enzyme activity was detected in the latter isolate.

As a result of the screening performed, a representative of the order *Polyporales*, *Phlebia tremelloidea* LE-BIN 4006, combining high ligninolytic and cellulolytic potential (diameter of the color-changing zone of agarized medium – more than 25 mm) with a rapid growth rate, was selected. This strain can be recommended for use in bioconversion and bioremediation technologies. Strains of fungi from the order *Polyporales*, *Emmia latemarginata* LE-BIN 4422 and *Phanerochaete livescens* LE-BIN 3999, were characterized by medium growth rate, high cellulase production, and medium ligninase activity, that also allows us to refer these strains to biotechnological potential. The strain of *Physisporinus crocatus* LE-BIN 4426 with high oxidative and medium cellulolytic enzyme activities could not be used for biotechnology purposes, since this strain has a slow growth rate.

Conclusions

The data obtained on 16 isolates of 14 xylotrophic basidiomycete species registered in Bryansk Oblast for the first time made it possible to determine strains-producers promising for applied biotechnology based on delignification processes. Besides rather common species of aphyllorphoroid fungi, rare and poorly known species demonstrated either high values of individual enzymatic systems activity (e.g. cellulase in *Crustoderma dryinum*) or significant levels of all ligno-cellulolytic complex enzymes (*Phanerochaete livescens*, *Phlebia tremelloidea*, *Physisporinus crocatus*). Therefore, screening studies aimed at identifying fungal strains with high enzymatic activity should be carried out not only among widespread taxa, but also by including rare, narrow-ranging and/or stenobiont species in the analysis. In addition, *ex situ* isolation of rare xylotrophic basidiomycete fungi ensures the conservation and genetic stability of these fungal species.

References

1. Malgas S, Mafa MS, Mkabayi L, Pletschke BI. A mini review of xylanolytic enzymes with regards to their synergistic interactions during hetero-xylan degradation. *World J Microbiol Biotechnol.* 2019;35:art.187(1-13). doi: 10.1007/s11274-019-2765-z
2. Hatakka A. Lignin-modifying enzymes from selected white-rot fungi: production and role from in lignin degradation. *FEMS Microbiology Reviews.* 1994;13(2-3):125-135. doi: 10.1111/j.1574-6976.1994.tb00039.x
3. Behr M, El Jaziri M, Baucher M. Lignin: an innovative, complex, and highly flexible plant material/component. In: *Lignin-based materials for biomedical applications*. Santos HA,

- Figueiredo P, editors. Elsevier Publ.; 2021. pp. 35-60. doi: 10.1016/B978-0-12-820303-3.00002-3
4. Kumar A, Chandra R. Ligninolytic enzymes and its mechanisms for degradation of lignocellulosic waste in environment. *Heliyon*. 2020;6(2):e03170. doi: 10.1016/j.heliyon.2020.e03170
 5. Rytioja J, Hildén K, Yuzon J, Hatakka A, De Vries RP, Mäkelä MR. Plant-polysaccharide-degrading enzymes from basidiomycetes. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*. 2014;78(4):614-649. doi: 10.1128/MMBR.00035-14
 6. Castaño J, Zhang J, Zhou M, Tsai CF, Lee JY, Nicora C, Schilling J. A fungal secretome adapted for stress enabled a radical wood decay mechanism. *Mbio*. 2021;12(4):e02040-21. doi: 10.1128/mBio.02040-21
 7. Glazunova OA, Moiseenko KV, Savinova OS, Fedorova TV. Purification and characterization of two novel laccases from *Peniophora lycii*. *Journal of Fungi*. 2020;6(4):art.340. doi: 10.3390/jof6040340
 8. Rivera-Hoyos CM, Morales-Álvarez ED, Poutou-Piñales RA, Pedroza-Rodríguez AM, Rodríguez-Vázquez R, Delgado-Boada JM. Fungal laccases. *Fungal Biology Reviews*. 2013;27(3-4):67-82. doi: 10.1016/j.fbr.2013.07.001
 9. Levasseur A, Lomascolo A, Chabrol O, Ruiz-Dueñas FJ, Boukhris-Uzan E, Piumi F, Kües U, Ram AF, Murat C, Haon M, Benoit I, Arfi Y, Chevrete D, Drula E, Kwon MJ, Gouret P, Lesage-Meessen L, Lombard V, Mariette J, Noirot C, Park J, Patyshakuliyeva A, Sigoillot JC, Wiebenga A, Wösten HA, Martin F, Coutinho PM, de Vries RP, Martínez AT, Klopp C, Pontarotti P, Henrissat B, Record E. The genome of the white-rot fungus *Pycnoporus cinnabarinus*: a basidiomycete model with a versatile arsenal for lignocellulosic biomass breakdown. *BMC Genomics*. 2014;15:art.486. doi: 10.1186/1471-2164-15-486
 10. Savinova OS, Moiseenko KV, Vavilova EA, Chulkin AM, Fedorova TV, Tyazhelova TV, Vasina DV. Evolutionary relationships between the laccase genes of *Polyporales*: orthology-based classification of laccase isozymes and functional insight from *Trametes hirsuta*. *Frontiers in microbiology*. 2019;10:art.152. doi: 10.3389/fmicb.2019.00152
 11. Brijwani K, Rigdon A, Vadlani PV. Fungal laccases: production, function, and applications in food processing. *Enzyme Research*. 2010;2010:article ID 149748(1-10). doi: 10.4061/2010/149748
 12. Kulikova NA, Klein OI, Stepanova EV, Koroleva OV. Use of basidiomycetes in industrial waste processing and utilization technologies: fundamental and applied aspects. *Applied Biochemistry and Microbiology*. 2011;47(6):565-579. doi: 10.1134/S000368381106007X
 13. Virk AP, Sharma P, Capalash N. Use of laccase in pulp and paper industry. *Biotechnol. Prog.* 2012;28(1):21-32. doi: 10.1002/btpr.727
 14. Kudanga T, Le Roes-Hill M. Laccase applications in biofuels production: current status and future prospects. *Appl Microbiol Biotechnol*. 2014;98(15):6525–6542. doi: 10.1007/s00253-014-5810-8
 15. Plácido J, Capareda S. Ligninolytic enzymes: a biotechnological alternative for bioethanol production. *Bioresour. Bioprocess*. 2015;2:art.23(1-12). doi: 10.1186/s40643-015-0049-5
 16. Rivera-Hoyos CM, Morales-Álvarez ED, Poutou-Piñales RA, Pedroza-Rodríguez AM, Rodríguez-Vázquez R, Delgado-Boada JM. Fungal laccases. *Fungal Biology Reviews*. 2013;27(3-4):67-82. doi: 10.1016/j.fbr.2013.07.001
 17. Bernicchia A, Gorjón SP. *Corticaceae* s.l. Fungi Europaei no. 12: Alassio: Candusso Publ.; 2010. 1008 p.
 18. Bernicchia A, Gorjón SP. Polypores of the Mediterranean Region. Segrata: Romar Publ.; 2020. 904 p.
 19. Ryvarden L, Melo I. Poroid fungi of Europe (2nd edition). Synopsis Fungorum 37. Oslo: Fungiflora Publ.; 2017. 431 p.
 20. Index Fungorum. CABI Bioscience, 2022. [Electronic resource]. Available at: <http://www.indexfungorum.org> (accessed 25.10.2022).

21. Shakhova NV, Volobuev SV. Revealing new active and biotechnologically perspective producers of oxidative and cellulolytic enzymes among pure cultures of xylotrophic *Agaricomycetes* from the Southern Non-Chernozem zone of the European part of Russia. *Curr Res Environ Appl Mycol J Fungal Biol*. 2020;10(1):113-119. doi: 10.5943/cream/10/1/12
22. Shakhova NV, Volobuev SV. Culture characteristics and enzymatic activity of *Sarcodontia crocea* (Basidiomycota) strains collected from the Central Russian Upland. *Mikologiya i fitopatologiya*. 2020;54(6):446-451. doi: 10.31857/S0026364820060100
23. White TJ, Bruns T, Lee S, Taylor J. Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics. In: *PCR protocols: a guide to methods and applications*, Innis MA, Gelfand DH, Sninsky JJ, White TJ, editors. New York: Academic Press; 1990. pp. 315-322.
24. Gardes M, Bruns TD. ITS primers with enhanced specificity for basidiomycetes – application to the identification of mycorrhizae and rusts. *Mol Ecol*. 1993;2(2):113-118. doi: 10.1111/j.1365-294x.1993.tb00005.x
25. Tamura K, Stecher G, Peterson D, Filipski A, Kumar S. MEGA6: molecular evolutionary genetics analysis version 6.0. *Mol Biol Evol*. 2013;30(12):2725-2729. doi: 10.1093/molbev/mst197
26. Benson DA, Cavanaugh M, Clark K, Karsch-Mizrachi I, Lipman DJ, Ostell J, Sayers EW. GenBank. *Nucleic Acids Research*. 2013;41(D1):D36–D42. doi: 10.1093/nar/gks1195
27. Niku-Paavola M, Raaska L, Itävaara M. Detection of white-rot fungi by a non-toxic stain. *Mycol Res*. 1990;94(1):27–31. doi: 10.1016/S0953-7562(09)81260-4
28. Tekere M, Mswaka AY, Zvauya R, Read JS. Growth, dye degradation and ligninolytic activity studies on Zimbabwean white rot fungi. *Enzym Microb Technol*. 2001;28(4-5):420–426. doi: 10.1016/S0141-0229(00)00343-4
29. Dorfner R, Ferge T, Kettrup A, Zimmermann R, Yeretdzian C. Real-time monitoring of 4-vinylguaiaicol, guaiaicol, and phenol during coffee roasting by resonant laser ionization time-of-flight mass spectrometry. *J Agric Food Chem*. 2003;51(19):5768-5773. doi: 10.1021/jf0341767
30. Pointing SB. Qualitative methods for the determination of lignocellulolytic enzyme production by tropical fungi. *Fungal Divers*. 1999; 2:17-33.
31. Pritsch K, Courty PE, Churin JL, Cloutier-Hurteau B, Arif Ali M, Damon C, Duchemin M, Egli S, Ernst J, Fraissinet-Tachet L, Kuhar F, Legname E, Marmesse R, Müller A, Nikolova P, Peter M, Plassard C, Richard F, Schlöter M, Selosse MA, Franc A, Garbaye J. Optimized assay and storage conditions for enzyme activity profiling of ectomycorrhizae. *Mycorrhiza*. 2011;21:589–600. doi: 10.1007/s00572-011-0364-4
32. Volobuev S, Shakhova N. Towards the discovery of active lignocellulolytic enzyme producers: a screening study of xylotrophic macrofungi from the Central Russian Upland. *Iran J Sci Technol Trans Sci*. 2022;46(1):91-100. doi: 10.1007/s40995-021-01245-7
33. Miettinen O, Spirin V, Niemelä T. Notes on the genus *Aporpium* (Auriculariales, Basidiomycota), with a new species from temperate Europe. *Ann. Bot. Fennici*. 2012;49(5):359-368. doi: 10.5735/085.049.0607
34. Volobuev SV, Bolshakov SY, Kalinina LB, Kapitonov VI, Popov ES, Sarkina IS, Rebriev YA, Leostin AV, Efimova AA, Shakhova NV, Ezhov ON, Isaeva LG, Kryuchkova OE, Zmitrovich IV. New species for regional mycobiota of Russia. 7. Report 2022. *Mikologiya i fitopatologiya*. 2022;56(6):383-392. doi: 10.31857/S0026364822060101
35. Hallenberg N. The *Lachnocladiaceae* and *Coniophoraceae* of North Europe. Oslo: Fungiflora Publ.; 1985. 96 p.
36. Volobuev SV, Bolshakov SY, Khimich YR, Shiryayev AG, Rebriev YA, Potapov KO, Popov ES, Kapitonov VI, Palamarchuk MA, Kalinina LB, Kosolapov DA, Stavishenko IV, Perevedentseva LG, Vlasenko VA, Ezhov ON, Kirillov DV, Botyakov VN, Palomozhnykh EA, Botalov VS, Zvyagina EA, Dejiddmaa T, Leostin AV, Efimova AA, Borovichev EA, Shakhova NV, Shishigin AS, Vlasenko AV, Zmitrovich IV. New species for regional mycobiota of Russia. 6. Report 2021. *Mikologiya i fitopatologiya*. 2021;55(6):411-422. doi: 10.31857/S0026364821060131

37. Bolshakov SY, Potapov KO, Ezhov ON, Volobuev SV, Khimich YR, Zmitrovich IV. New species for regional mycobiota of Russia. 1. Report 2016. *Mikologiya i fitopatologiya*. 2016;50(5):275-286.
38. Volobuev SV. Afilloforoidnye griby Orlovskoy oblasti: taksonomicheskiy sostav, rasprostraneniye, ekologiya [Aphylloroid fungi of Oryol Region: taxonomical composition, distribution, ecology]. St. Petersburg: Lan' Publ.; 2015. 304 p. In Russian
39. Popov ES, Volobuev SV. Novye dannye o derevoobitayushchikh makromitsetakh klyuchevykh okhranyaemykh prirodnym territoriy Yugo-Zapadnogo Nechernozem'ya [New data on wood-inhabiting macromycetes in key protected areas of the South-Western part of the Non-Chernozem zone]. *Mikologiya i fitopatologiya*. 2014;48(4):231-239. In Russian, English summary
40. Barsukova TN. Ksilotrofnye griby Tsentral'nochernozemnogo biosfernogo zapovednika [Xylotrophic fungi of the Central Chernozem Biosphere Reserve]. *Mikologiya i fitopatologiya*. 2000;34(5):1-7. In Russian, English summary
41. Spirin V, Vlasák J, Rivoire B, Kout J, Kotiranta H, Miettinen O. Studies in the *Ceriporia purpurea* group (*Polyporales*, *Basidiomycota*), with notes on similar *Ceriporia* species. *Cryptogamie, Mycologie*. 2016;37(4):421-435. doi: 10.7872/crym/v37.iss4.2016.421
42. Vyyavlenie i obsledovanie biologicheskii tsennykh lesov na Severo-Zapade Evropeyskoy chasti Rossii. T. 2. Posobie po opredeleniyu vidov, ispol'zuemykh pri obsledovanii na urovne vydelov [Survey of biologically valuable forests in North-Western European Russia. Vol. 2. Identification manual of species to be used during survey at stand level]. St. Petersburg; 2009. 258 p. In Russian
43. Bolshakov SY, Volobuev SV, Potapov KO, Shiryayev AG, Shiryayeva OS, Ezhov ON, Rebriv YA, Palamarchuk MA, Khimich YR, Borovichev EA, Zmitrovich IV. New species for regional mycobiota of Russia. 3. Report 2018. *Mikologiya i fitopatologiya*. 2018;52(6):386-397. doi: 10.1134/S0026364818060028
44. Bondartseva MA. 1998. Opredeletel' gribov Rossii. Poryadok afilloforovye; Vyp. 2: Semeystva al'batrellovye, aporpievye, boletopsievye, bondartsevievye, ganodermovye, kortitsievye (vidy s poroobraznym gimenoforom), lakhnokladiievye (vidy s trubchatym gimenoforom), poliporovye (rody s trubchatym gimenoforom), porievye, rigidoporovye, feolovye, fistulinovye [Keys to the fungi of Russia. Order *Aphyllorales*; Vol. 2. Families *Albatrellaceae*, *Aporpiaceae*, *Boletopsidaceae*, *Bondarzewiaceae*, *Ganodermataceae*, *Corticaceae* (species with poroid hymenophore), *Lachnocladiaceae* (species with tubular hymenophore), *Polyporaceae* (genera with tubular hymenophore), *Poriaceae*, *Rigidoporaceae*, *Phaeolaceae*, *Fistulinaceae*]. St. Petersburg: Nauka Publ.; 1998. 391 p. In Russian
45. Volobuev S, Okun M, Ordynets A, Spirin V. The *Phanerochaete sordida* group (*Polyporales*, *Basidiomycota*) in temperate Eurasia, with a note on *Phanerochaete pallida*. *Mycol Progress*. 2015;14(10):art.80(1-13). doi: 10.1007/s11557-015-1097-0
46. Zmitrovich IV, Ezhov ON. Ecology and plectology of *Phlebia tremelloidea* (*Polyporales*, *Agaricomycetes*). *Acta Mycol*. 2011;46(1):19-25.
47. Eriksson J, Ryvarden L. The *Corticaceae* of North Europe. Vol. 4: *Hyphodermella* – *Mycoacia*. Oslo: Fungiflora Publ.; 1976. Pp. 549-886.
48. Jaczewski A. IV série de matériaux pour la flore mycologique du Gouvernement de Smolensk. *Bulletin de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou. Nouvelle série*. 1898;11(3):421-436.

Information about the authors:

Sergey V. Volobuev, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Laboratory of Systematics and Geography of Fungi, Komarov Botanical Institute, Russian Academy of Sciences (St. Petersburg, Russian Federation).

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0003-1217-5548>

E-mail: sergvolobuev@binran.ru

Nataliya V. Shakhova, Cand. Sci. (Biol.), Researcher, Laboratory of Biochemistry of Fungi, Komarov Botanical Institute, Russian Academy of Sciences (St. Petersburg, Russian Federation).

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-8733-2168>

E-mail: nshakhova@binran.ru

The Authors declare no conflict of interest.

Информация об авторах:

Волобуев Сергей Викторович – канд. биол. наук, с.н.с. лаборатории систематики и географии грибов, Ботанический институт им. В.Л. Комарова Российской академии наук (Санкт-Петербург, Россия).

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0003-1217-5548>

E-mail: sergvolobuev@binran.ru

Шахова Наталья Витальевна – канд. биол. наук, н.с. лаборатории биохимии грибов, Ботанический институт им. В.Л. Комарова Российской академии наук (Санкт-Петербург, Россия).

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-8733-2168>

E-mail: nshakhova@binran.ru

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

*The article was submitted 08.11.2022;
approved after reviewing 06.11.2023; accepted for publication 11.12.2023.*

*Статья поступила в редакцию 08.11.2022;
одобрена после рецензирования 06.11.2023; принята к публикации 11.12.2023.*

Научная статья
УДК 528.284.3(571.16)
doi: 10.17223/19988591/63/5

***Phallus ultraduplicatus* в Томской области**

**Надежда Николаевна Кудашова¹, Ольга Борисовна Вайшля²,
Сергей Иванович Гашков³, Ксения Сергеевна Карбышева⁴**

^{1,2,3,4} Научно-исследовательский Томский государственный университет,
Томск, Россия

² Тобольская комплексная научная станция Уральского отделения РАН,
Тобольск, Россия

¹ agaphnad@mail.ru

² plantaplus@list.ru

³ parusmajor1@rambler.ru

⁴ skoosie@mail.ru

Аннотация. Установлено видовое название одного из представителей рода *Phallus* в Томской области – весёлки с коротким индузием. Данное исследование было необходимо в связи со сложной таксономической историей вида и подготовкой 3-го издания региональной Красной книги Томской области. Сбор образцов и регистрация встреч проводилась на юге области с 1998 по 2022 г. На их основе произведены описания макро- и микропризнаков, проведён молекулярно-генетический анализ образцов с использованием свежего материала, собранного в 12 км от места сбора типового образца Н.Н. Лавровым в 1933 г., на основании которого дано описание нового для науки вида *Dictyophora sibirica* Lavrov n. sp. Ревизия материала с использованием морфологических методов и анализа сиквенсов ITS-регионов рибосомных генов ядерной ДНК показала, что они идентичны виду *Phallus ultraduplicatus* X.D. Yu, W.Lv, S.X. Lv, Xu H. Chen & Qin Wang, зарегистрированному в Китае в провинции Ляонин в сентябре 2013 г. Морфологические характеристики и результаты молекулярно-генетического анализа томских образцов совпадают с литературными данными вида, собранными на территории Сибири и Приморского края.

Ключевые слова: Phallaceae, Красная книга, морфологические признаки, ITS

Источник финансирования: Работа выполнена при частичной поддержке проекта ФНИ 122011800529-3 на тему «Таксономическое и эколого-ценотическое разнообразие ветландов Западной Сибири», рег. номер НИОКТР 122011800529-3.

Благодарности: Авторы выражают искреннюю признательность ведущему научному сотруднику Южного научного центра РАН Ю.А. Ребриеву, старшему научному сотруднику Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН С.В. Волобуеву за ценные советы и замечания при работе над данной статьёй.

Для цитирования: Кудашова Н.Н., Вайшля О.Б., Гашков С.И., Карбышева К.С. *Phallus ultraduplicatus* в Томской области // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2023. № 63. С. 77–91. doi: 10.17223/19988591/63/5

Phallus ultraduplicatus in Tomsk Oblast

Nadezhda N. Kudashova¹, Olga B. Vaishlya²,
Sergey I. Gashkov³, Ksenia S. Karbysheva⁴

^{1, 2, 3, 4} National Research Tomsk State University, Tomsk, Russian Federation

² Tobolsk complex scientific station Ural Branch of the RAS, Tobolsk, Russian Federation

¹ agaphnad@mail.ru

² plantaplus@list.ru

³ parusmajor1@rambler.ru

⁴ skoosie@mail.ru

Summary. In 1936 a new-to-science species of the *Phallaceae* family *Dictyophora sibirica* Lavrov n. sp. was described by Tomsk State University professor N.N. Lavrov in West Siberia. However, this specific epithet is not used in the scientific literature, and the current modern database of the world diversity of mycobiota Index Fungorum lists it as a dubious species. N.N. Lavrov samples were found in the north of Altai in the valley of the river Katun in 1927 and in the city Tomsk in 1933 (currently the Stepanovka district). The type specimen (LE 1582) is stored in the Botanical Institute named by V.L. Komarov in St. Petersburg. It has not yet been possible to obtain good quality sequences from it. Siberian stinkhorns have a complex taxonomic history. In this regard, an attempt was made, using morphological and molecular genetic methods, to find out the specific epithet of the Tomsk stinkhorns with a short indusium. In addition, when preparing the next regional edition of the Red Book, it was necessary to establish the current name of the species found in Tomsk Oblast. Collecting samples and registration of encounters was carried out in the south of the region from 1998 to 2022 (12 cases, *See Fig. 1*). When studying macro- and microfeatures, generally accepted methods were used. For this purpose, group findings and aggregations of the species with fruiting bodies at various stages of development were used (*See Fig. 2*). Basic descriptions of morphological features were carried out on two samples: CCTR 1120 and CCTR 6759 (*See Table 1*) which are stored in the Mycota collection fund at the museum complex of Tomsk State University.

For molecular genetic analysis, a freshly harvested fruiting body of the fungus with a short indusium at the “egg” stage, collected 12 km from the city of Tomsk, was selected. The voucher specimen is stored in the collection fund Mycota (CCTR 6759). The duplicate was transferred to the Mycological Herbarium of the BIN RAS (LE F-348635). DNA isolation and purification was carried out using the Sorb-GMO-B kits Syntol (Russia). The material was taken in laminar from various parts of the receptacle and endoperidium. Samples ITS1 and ITS4B were used to amplify the 18S-ITS1-5.8S-ITS2-28S r-DNA region. Amplification and sequencing were carried out in a DNA amplifier T100 Thermal Cycler BioRad (USA). The PCR product was treated with a mixture of Exonuclease 1 and FastAP Thermosensitive Alkaline Phosphatase Thermo Scientific (USA) enzymes. The BigDye Sequencing kit v3.1 Thermo Fisher Scientific (USA) was used for the sequencing reaction, and the D-Pure DyeTerminator Cleanup kit Nimagen (Netherlands) was used for sample purification. Sequencing was performed on an ABI 3730xl 96-capillary DNA analyzer Applied Biosystems (USA).

In 2015, *Phallus ultraduplicatus* X.D. Yu, W.Lv, S.X. Lv, Xu H. Chen & Qin Wang was described based on specimens found in north-eastern China and having a short indusium. Comparison of morphological features of stinkhorn specimens collected in Tomsk Oblast showed their similarity with *D. sibirica* and Chinese specimens of

Ph. ultraduplicatus. Tomsk specimens of the species are also almost identical to similar data from other points of the range in Siberia (See Table 1) - Novosibirsk Oblast and Krasnoyarsk Krai. Small deviations in the strength of indusium, smell, color of a mature "egg" and the structure of its surface may depend on the characteristics of the individual perception of traits by collectors, the place of growth and intraspecific variability of the species.

ITS region r-DNA sequence analysis using the Blast suit algorithm for comparison with annotated sequences in the GenBank database showed 98.6% similarity of our sample with the stinkhorn from the Novosibirsk Oblast, 97.9% – from the Ussuriysky Reserve, and 98.6% - with 3 Chinese accessions.

Thus, the Tomsk specimens collected in 2022 belong to the species *Ph. ultraduplicatus* (deposit OP787980). The distribution of this species in Russia, apparently, covers the entire Asian part of the country in the south (West Siberia, Central Siberia, and the Far East). The question remains open: are *Dictyophora sibirica* and *Phallus ultraduplicatus* synonyms or independent species?

Keywords: Phallaceae, Red Book, morphological features, ITS

Fundings: This work was partially supported by project FSR №122011800529-3 "Taxonomic and ecological-coenotic diversity of Western Siberian wetlands".

Acknowledgments: The authors express their sincere gratitude to leading researcher of the Southern Scientific Center of the Russian Academy of Sciences Yu.A. Rebriev and to S.V. Volobuev, senior researcher of the Botanical Institute named after V.L. Komarov of the Russian Academy of Sciences for valuable advices and comments during the work on this manuscript.

For citation: Kudashova NN, Vaishlya OB, Gashkov SI, Karbysheva KS. *Phallus ultraduplicatus* in Tomsk Oblast. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya* = *Tomsk State University Journal of Biology*. 2023;63:77-91. doi: 10.17223/19988591/63/5

Введение

Научные сведения о представителях семейства Phallaceae в Томской области относятся к первой половине прошлого века, где в работе Н.Н. Лаврова дано описание нового для науки вида *Dictyophora sibirica* Lavrov n. sp. [1]. Он был найден на северном Алтае в долине р. Катунь 17 августа 1927 г. и в окрестностях г. Томска, в деревне Степановке (в настоящее время – микрорайон Степановка), в молодом берёзово-осиновом разнотравном колке, на почве 15 сентября 1933 г. Позднее в аннотированном списке базидиальных грибов Томского Приобья приведено уже два вида семейства Phallaceae – *Dictyophora duplicata* (Bosc) E. Fisch. и *D. sibirica*, «отличающихся от *D. duplicata* по ряду признаков» [2]. В более поздней работе «Редкие и исчезающие виды...» приводится только один вид – *D. sibirica*, и повторно кратко изложены материалы статьи Н.Н. Лаврова [3]. В последующей работе по биоразнообразию гастероидных базидиомицетов Томской области, вид с коротким индузием указан как *Phallus impudicus* var. *pseudoduplicatus* (= *Ph. duplicatus* Bosc, *D. duplicata* (Bosc) E. Fisch.) [4]. В данном случае авторы опирались на исследования шведского миколога О. Andersson, описавшего для Европы вышеуказанную новую вариацию весёлки обыкновенной [5],

распространение которой предполагалось также в Африке и, возможно, в Азии [6]. В работе И.А. Горбуновой и электронном ресурсе «Грибы Сибири» для сибирских весёлок приводится новый эпитет – *Phallus impudicus* var. *togatus* (Kalchbr.) Costantin & L.M. Dufour – весёлка тогоносная, у которой индузий имеет равные по размеру ячейки, в том числе и по его краю [7, 8]. В настоящее время в действующей современной базе данных по мировому разнообразию микобиоты Index Fungorum *D. sibirica* приводится как сомнительный вид [9].

Во второй половине прошлого столетия на территории СССР в основном использовали определители гастеромицетов П.Е. Сосина [10] и С.Р. Шварцман, Н.М. Филимоновой [11], в которых представлен один вид рода *Dictyophora* – *D. duplicata* (Bosc.) Fischer. Предполагаем, что это послужило основанием для дальнейшего широкого использования данного видового эпитета в научных работах [12, 13], Красных книгах СССР, Российской Федерации и региональных Красных книгах [14–20].

Поскольку сибирские весёлковые грибы имеют сложную таксономическую историю, нами была предпринята попытка с помощью морфологических и молекулярно-генетических методов выяснить видовой эпитет томской весёлки с коротким индузием. Кроме этого, при подготовке очередного регионального издания Красной книги необходимо было установить действующее название данного вида, встречающегося в Томской области.

Материал и методики исследования

В основу публикации положены коллекционные сборы, фотоматериалы и регистрации находок с 1998 по 2022 г. За этот период плодовые тела весёлки с коротким индузием на юге области отмечены 12 раз (рис. 1), исключительно в Томском районе (ТР): южная окрестность г. Томска на Потаповых лужках (№ 1), окрестности населенных пунктов Тимирязево (№ 2), Зоркальцево (№ 9), Аксёново (№ 12), Коларово (№ 4–7) и ООПТ «Таловские чаши» (№ 10), а также в г. Томске: Академгород (№ 3), Лагерный сад (№ 8), Михайловская роща (№ 11). По данным Л.С. Миловидовой с соавт., вид под эпитетом *D. duplicata* встречался также в Томском районе, на почве в лиственных лесах в 1973 г. в окрестностях сёл Протопопово и Копылово [2].

При описании макро- и микропризнаков применяли общепринятые методики [21, 22]. С этой целью использовали групповые находки и скопления плодовых тел на различных стадиях развития. Базовые описания морфологических признаков проведены по двум образцам: CCTR 1120 и CCTR 6759, находящимся на хранении в коллекционном фонде «Mycota» при музейном комплексе Томского государственного университета. Основные морфологические данные приведены в таблице. Морфологические признаки других коллекционных сборов по ТР сверялись с базовыми описаниями.

С целью проведения молекулярно-генетического анализа отбирали свежесобранное плодовое тело весёлки с коротким индузием на стадии «яйца». Ваучерный образец данного экземпляра хранится в коллекционном фонде

«Mycota» (CCTR 6759), дубликат передан в Микологический гербарий БИН РАН (LE F-348635). Собран в окрестности села Коларово Томской области, в 12 км от места сбора типового образца *D. sibirica* Н.Н. Лавровым.

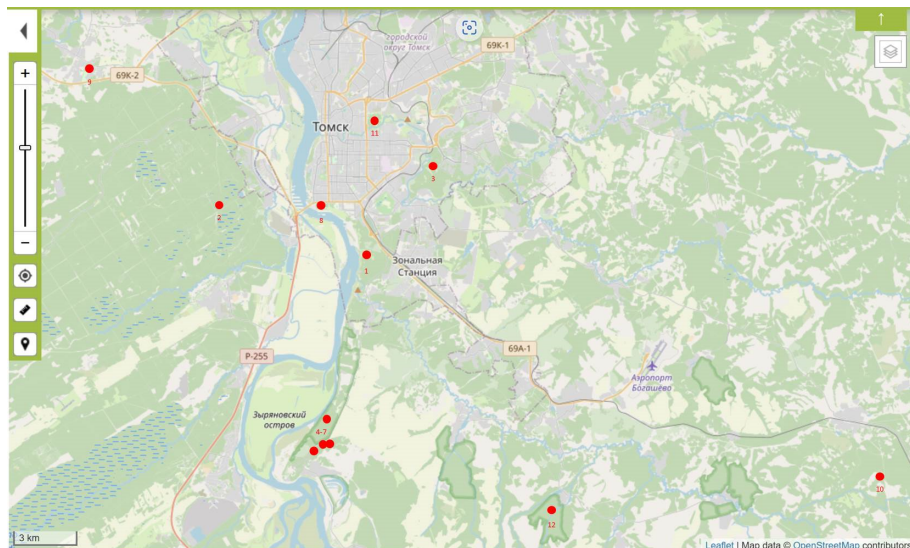


Рис. 1. Места регистрации и сбора коллекционного материала *Phallus* sp. с коротким индузием в Томском районе

[Fig. 1. Location of registrations and gathering of *Phallus* sp. with short indusium collection material in the Tomsk region]

Морфологические признаки *Phallus* sp. с коротким индузием, собранных в Азии
[Some comparative morphological characters of *Phallus* sp. with short indusium]

Признаки [Characters]	<i>D. sibirica</i> Н.Н. Лавров (1936), г. Томск [N.N. Lavrov (1936), Tomsk]	<i>Ph. ultraduplicatus</i> Adamčík et. al. (2015), Китай [Adamčík et. al. (2015), China]	<i>Ph. ultraduplicatus</i> О.Е. Крючкова, Н.В. Гончарова (2021), юг Красноярского края [О.Е. Kryuchkova, N.V. Goncharova (2021), south of Krasnoyarsk krai]	<i>Phallus</i> sp. Данные авторов, Томский район [Authors' data, Tomsk]
Зрелое «яйцо»: размер, форма, цвет, поверхность перидия, качество [Mature egg: size, shape, color, peridium surface, quality]	60–80 мм, шаровидное или яйцеобразное, белое, мучнисто-опушённое, плотное, тяжёлое [60-80 mm, spherical or egg-shaped, white powdery-pubescent, dense, heavy]	70–80 × 80–90 мм, округлое или яйцевидное, телесно-охристое, прижато-опушённое до войлочного-чешуйчатой [70-80 × 80-90 mm, rounded or ovoid, lesh-buffy, appressed pubescent to felt-scaly]	35–55 (70) мм, неправильно шаровидное, белое с кремовым оттенком [35-55 (70) mm, irregularly spherical, white with a cream tint]	60–70 мм, шаровидное или яйцеобразное, беловатое, тонковолокнистая, плотное, тяжёлое [60-70 mm, spherical or egg-shaped, whitish, finely felted, dense, heavy]

Признаки [Characters]	<i>D. sibirica</i> Н.Н. Лавров (1936), г. Томск [N.N. Lavrov (1936), Tomsk]	<i>Ph. ultraduplicatus</i> Adamčík et. al. (2015), Китай [Adamčík et. al. (2015), China]	<i>Ph. ultraduplicatus</i> О.Е. Крючкова, Н.В. Гончарова (2021), юг Красно- ярского края [О.Е. Kryuchkova, N.V. Goncharova (2021), south of Kras- noyarsk krai]	<i>Phallus sp.</i> Данные авторов, Томский район [Authors' data, Tomsk]
Шляпка: форма, цвет, высота [Cap: shape, color, height]	Коническая, или колоколообраз- ная, ячеистая, белая, 25 мм [Conical, cellular bell – shaped, white, 25 mm]	Коническая, ячеистая, бе- лая, 40–50 мм [Conical, cellular, white, 40-50 mm]	Коническая, коло- кольчатая, белая до грязно-белой, 35–50 мм [Conical, bell – shaped, white, dirty white 35-50 mm]	Коническая, округло-кониче- ская, яченстая, беловатая, 25–40 (до 53) мм [Conical, round- conical, cellular, whitish, 25-40 (up to 53) mm]
Глеба: цвет, запах [Gleba: color, smell]	Тёмно-зеленая, запах падали и триметиламина [Dark green, smell of carrion and trime- thylamine]	Коричнево- оливковая до тёмно-зелено- вато-оливково- вой, запах сильный и не- приятный [Brown-olive to dark greenish ol- ive, strong, un- pleasant]	Тёмно-оливковая, с возрастом оливо- ково-черная, запах неприятный, но не отвратительный [Dark olive, with age, olive-black, the smell is unpleasant, but not disgusting]	Тёмно-оливко- вый, запах силь- ный, специфиче- ский, но не запах падали [Dark olive, smell strong, specific, but not the smell of car- rion]
Рецептакул: высота, диа- метр, цвет, форма, каче- ство [Recipes: height, diameter, color, shape, quality]	До 15–20 см, 2– 3 см, белый или кремовый, сужен кверху и в осно- вании, полый, стенка пещери- стая, пластичная [Up to 15-20 cm, 2-3 cm, white or cream, narrowed at the top and at the base, hollow, cavern- ous wall, plastic]	Белый, цилин- дрический по- лый, сухой с глубокими или мелкими углублениями [White, cylindri- cal hollow, dry with deep or shal- low depressions]	15–20 (23) см, 2–3 см, молочно- белый или грязно- белый, удли- ненно-цилиндри- ческий [15-20 (23) cm, 2-3 cm, milky white, dirty white, elon- gated-cylindrical]	До 20 см, до 3,6 см, белый или грязновато-бе- лый, цилиндриче- ский, сухой, су- жен кверху и в основании, по- лый, стенка мел- копористая пла- стичная [Up to 20 cm, up to 3.6 cm, white or off- white, cylindrical, dry, narrowed at the top and bottom, hol- low, finely porous plastic wall]
Индустий: вы- сота, форма, цвет, качество [Indusium: height, shape, color, quality]	15–20 мм, кони- ческий, мягкий и прочный в све- жем состоянии [15-20 mm, conical, soft and firm when fresh]	20–40 мм, бе- лый, хрупкий [20-40 mm, white, brittle]	Обычно короче высоты шляпки, плотный, отвер- стия скорее округ- лые, неравновели- кие, более мелкие к краю [Usually shorter than the height of the cap, dense]	25–40 (45) мм, цилиндрический реже слабokonи- ческий, чаще прилегающий, белый, хрупкий [25-40 (45) mm, cy- lindrical rarely slightly conical, white, brittle]

Признаки [Characters]	<i>D. sibirica</i> Н.Н. Лавров (1936), г. Томск [N.N. Lavrov (1936), Tomsk]	<i>Ph. ultraduplicatus</i> Adamčík et. al. (2015), Китай [Adamčík et. al. (2015), China]	<i>Ph. ultraduplicatus</i> О.Е. Крючкова, Н.В. Гончарова (2021), юг Красноярского края [О.Е. Kryuchkova, N.V. Goncharova (2021), south of Krasnoyarsk krai]	<i>Phallus sp.</i> Данные авторов, Томский район [Authors' data, Tomsk]
Ячейки индусия: форма, размер [Indusium cells: shape, size]	Неправильные, округлые, вытянуты сверху вниз, в его середине до 2,5–3 мм и более мелкие по краю – 0,5–1 мм в диаметре [Irregular, rounded, elongated from top to bottom, in its middle up to 2.5-3 mm and smaller along the edge - 0.5-1 mm in diameter]	Неправильные, округлые, вертикально вытянуты и более мелкие по краю [Irregular, rounded, vertically elongated, and smaller along the edge]	Отверстия скорее округлые, неравновеликие, в средней части продолговатые, более мелкие к краю [The holes are rather rounded, unequal, oblong in the middle part, smaller towards the edge]	Неправильные, округлые, вертикально вытянуты, от 2–2,5 до 4 мм и более мелкие по краю [Irregular, rounded, vertically elongated, from 2-2.5 mm to 4 mm and smaller along the edge]
Ризоморфы: диаметр, цвет [Rhizomorphs: diameter, color]	3 мм, белые [3 mm, white]	2–3 мм [2-3 mm]	2–3 мм [2-3 mm]	2–3 мм, белые [2-3 mm, white]
Споры: форма, размер [Spores: shape, size]	Эллипсоидальные, 3–4 × 2 мкм [Ellipsoidal, 3-4 × 2 μm]	Продолговатые, 4,0–5,0 × 1,5–2,0 мкм [Oblong, 4.0-5.0 × 1.5-2.0 μm]	Эллипсоидные, овально-эллипсоидные, гладкие, бесцветные, 3,5–4,5 × 1,5–2,0 мкм [Ellipsoid, oval-ellipsoid, smooth, colorless, 3.5-4.5 × 1.5-2.0 μm]	Продолговатые, до вытянуто-овальные, гладкие, бесцветные, (3,5)4,0–4,6(5,0) × 1,5–2,0(2,3) мкм [Oblong, to elongated-oval, smooth, colorless (3.5)4.0-4.6(5.0) × 1.5-2.0 (2.3) μm]

Выделение и очистку ДНК проводили с помощью наборов «Сорб-ГМО-Б» и «Экстран-3» производства компании «Синтол» (Россия). Свежий материал отбирали в ламинаре из образца на стадии яйца из различных частей рецептакула и из эндоперидия. Количество ДНК определяли на флуориметре Qubit 4.0 от Thermo Scientific (США). Для амплификации области 18S-ITS1-5.8S-ITS2-28S рибосомальной ДНК использовали общий для грибов праймер ITS1F: 5'CTTGGTCATTTAGAGGAAGTAA 3' и специфичный для базидиомицетов праймер ITS4B: 5'TCCTCCGCTTATTGATATGC 3'. Продукт для проведения секвенирования методом Сэнгера готовили в смеси, содержащей на 1 образец: 11,8 мкл деионизованной воды, 2 мкл буфера для HotStart Taq ДНК полимеразы, 2 мкл dNTP, 1 мкл прямого праймера, 1 мкл обратного праймера, 1 мкл ДНК, 0,2 мкл HotStart Taq ДНК полимеразы «Сибэнзим» (Россия). Амплификацию проводили в ДНК-амплификаторе T100

Thermal Cycler «BioRad» (США) при следующем режиме: цикл – 5 мин, 95°C; 30 циклов – 20 с, 95°C; 30 с, 54°C; 1 мин, 72°C; 1 цикл: 7 мин, 72°C и 4°C. ПЦР-продукт обрабатывали смесью реактивов, содержащей: 0,05 мкл ферментов Exonuclease 1 «Thermo Scientific» (США) и 1 мкл FastAP Thermosensitive Alkaline Phosphatase «Thermo Scientific» (США). Образцы инкубировали в ДНК-амплификаторе T100 Thermal Cycler «BioRad» (США) в режиме 40 мин, 37°C; 20 мин, 80°C.

Для секвенирующей реакции использовали коммерческий набор реактивов BigDye Sequencing kit v3.1 «Thermo Fisher Scientific» (США). Смесью реактивов на один образец включала в себя: 1 мкл BigDye Terminator v.3.1, 1,5 мкл BigDye Sequencing Buffer, 0,5 мкл прямого праймера, 0,5 мкл обратного праймера, 2 мкл ПЦР-продукта, 5 мкл деионизированной воды. Секвенирующая реакция проведена в ДНК-амплификаторе T100 Thermal Cycler «BioRad» (США) при следующем режиме: 25 циклов: 25 с, 96°C; 15 с, 50°C; 2 мин, 60°C. Очистка образцов после секвенирующей реакции проводилась набором магнитных частиц D-Pure DyeTerminator Cleanup kit «Nimagen» (Нидерланды) по протоколу производителя. Для секвенирования был использован прибор ABI 3730xl 96-capillary DNA analyzer «Applied Biosystems» (США) и протокол Std sequencing. Работа проведена в лаборатории мониторинга биоразнообразия Томского госуниверситета и в ЦКП «Медицинская геномика» НИИ медицинской генетики Томского НИМЦ. Для анализа полученных результатов использовали программное обеспечение BioEdit и MEGA.11.

Поскольку вид *D. duplicata* включен в 1-е и 2-е издания Красной книги Томской области [16, 17], сбор образцов проводился только выборочный в 7 локусах, которые находятся на хранении в коллекционном фонде «Mycota» при музейном комплексе Томского государственного университета: CSTR 1120, ТР, Тимирязевское лесничество, сосняк разнотравно-зеленомошный, на подстилке, группа, 04.09.2005, Coll., Photo – Гашков С.И.; CSTR 4630, Академгородок г. Томска, участок смешанного лиственнично-берёзового леса, заросшего малиной, возле Института мониторинга климатических и экологических систем СО РАН, на пне берёзы (*Betula* sp.), одиночно, 24.07.2011, Coll. – Бисирова Э.М.; CSTR 6258, ТР, окр. с. Коларово, Учебно-научная станция коллективного пользования «Полигон Коларово», береговой склон к р. Томи, мелколиственный осиново-берёзовый разнотравный лес с примесью сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), на замшелом пне берёзы и в его основании, одиночно, 09.08.2014, Coll., Photo – Гашков С.И.; CSTR 6257, ТР, ООПТ «Таловские чаши», смешанный осиново-пихтовый высокотравный лес с примесью кедра сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour), ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb), берёзы, одиночно, Coll. – Капитонов В.И.; CSTR 6744, ТР, окр. п. Зоркальцево, березняк разнотравный, на подстилке, одиночно, 14.09.2016, Coll., Photo – Гашков С.И.; CSTR 6225, г. Томск, берёзово-сосновый участок Михайловской рощи с примесью осины (*Populus tremula* L.) и тополя чёрного (*Populus nigra* L.), на щепе, небольшая группа, 15.09.2019, Coll., Photo – Гашков С.И.; CSTR 6759, ТР, окр.

с. Коларово, Учебно-научная станция коллективного пользования «Полигон Коларово», 28-31.08.2022, смешанный разнотравный участок леса (сосна, кедр сибирский, берёза) с кустарниковым подлеском (черёмуха обыкновенная (*Prunus padus* L.), рябина обыкновенная (*Sorbus aucuparia* L.), калина обыкновенная (*Viburnum opulus* L.), жимолость татарская (*Lonicera tatarica* L.), на берёзовом пне и вокруг его основания в радиусе 3 м, среди гнилых валежных стволиков берёзы, на подстилке толщиной до 4–5 см, большая группа – 29 экземпляров, а также рядом, в 50 м, в основании другого берёзового пня скопление в 54 экземпляра, Coll., Photo – В.Н. Степанов, С.И. Гашков, Н.Н. Кудашова, координаты локуса – 56°34'78"N, 84°95'14"E.

Результаты исследования и обсуждение

Плодоношение весёлки с коротким индузием в Томской области наблюдалось в лесах различного типа: сосновые боры, смешанные сосново-берёзовые разнотравные леса, сосново-берёзовые рощи с примесью тополя, березняки. По данным Л.С. Миловидовой и Н.Ю. Толстой, вид *D. sibirica* найден также в кедровнике, где его плодовые тела в фазе «яйца» за 5–6 дней вырастали до 8 см в диаметре [3]. По личным наблюдениям авторов, данный сапротрофный вид весёлки с коротким индузием чаще встречался на пнях берёзы и на подстилке среди берёзового валежа с высокой степенью разложения, реже – в сосняках на хвойном опаде. В Томске зарегистрирована единичная находка 6 плодовых тел на древесной щепе лиственных пород деревьев, которой отсыпают дорожки в парках и экологические тропы. Плодоношение наблюдалось в августе-сентябре, чаще одиночно – 1–3 экземпляра (7 случаев из 12), небольшими группами – до 10 (2 случая), группами – более 10 (2 случая), или скоплениями – более 50 плодовых тел (1 случай). Рост плодовых тел в отдельно взятом локусе регистрировался не более одного раза. В последнее время находки участились до ежегодных, и за сезон отмечались 1–2 встречи.

Сравнение образцов весёлки с коротким индузием, собранных в ТР, показало их сходство между собой по морфологическим признакам, а также хорошее соответствие описанию *D. sibirica* Н.Н. Лавровым (данные авторов) [1]. Кроме этого, томские образцы вида практически идентичны аналогичным данным из других точек ареала (Новосибирская область, Красноярский край, Китай) [23–25]. Имеют место небольшие отклонения, например, по прочности индузия, запаху, цвету зрелого «яйца» и структуре его поверхности, которые могут зависеть от особенностей индивидуального восприятия признаков коллекторами, места произрастания и внутривидовой изменчивости (см. таблицу). Индузий преимущественно цилиндрический, прилегающий к ножке и мелкоячеистый по краю. В редких случаях на апексе шляпки могут образовываться два или три диска (рис. 2).



Растущие «яйца»
[Growing "eggs"]



«Яйцо» в разрезе
[Cutaway "egg"]



Зрелые «яйца» перед выходом рецептакула
со шляпкой
[Mature "eggs" before the recipe with a hat's re-
lease]



Плодовое тело с тремя дисками
на апексе шляпки
[Fruit body with three discs at the cap's apex]



Зрелое плодовое тело
[Mature fruiting body]



Старые плодовые тела с остатками глебы
[Old fruiting bodies with remains of gleba]

Рис. 2. Стадии развития плодовых тел *Ph. ultraduplicatus*, Томский район, окрестности населенного пункта Коларово (образец CCTR 6759). Фото С.И. Гашкова
[Fig. 2. Stages of development of the fruiting bodies of *Ph. ultraduplicatus*, Tomsk region, vicinity of the settlement Kolarovo (specimen CCTR 6759). Photo by S.I. Gashkov]

Главным маркером в молекулярно-генетическом методе определения вида международный Консорциум по штрих-кодированию грибов признал ITS-регион рибосомальных генов ядерной ДНК [26]. Полученный нами сиквенс региона ITS1-5.8S-ITS4 из плодового тела томской весёлки размещен в GenBank – депозит OP787980 от 13 ноября 2022 г., ваучерный образец № 6759 коллекции CCTR Томского государственного университета. С помощью «Blastn suit» алгоритма сравнения с аннотированными последовательностями в базе GenBank, при максимальном перекрытии, показано 98,6% сходства нашего образца с *Ph. ultraduplicatus*, найденной в Новосибирской области; 97,9% – с образцом, собранным на Дальнем Востоке, и 98,6% – с тремя образцами этого вида из Китая. В анализе молекулярных данных, по определению видовой принадлежности макромицетов для ITS-регионов, достоверным считается 97%-ное совпадение на нижнем пороге [25]. В обзоре, посвященном 24-летнему молекулярно-филогенетическому изучению порядка Phallales, куда относится весёлка, достоверным был выбран порог 98% совпадения [27].

Первым в GenBank два сиквенса весёлки, с названием *Phallus ultraduplicatus*, сдал китайский ученый Yu X.-D. из Шеньянского агроуниверситета 30 июля 2015 г. – депозиты KJ591584 (образец HMAS-253050) и KJ591585 (HMAS-253051). Затем этот же ученый депонировал третий сиквенс, который принят GenBank как референсный 9 сентября 2021 г. – депозит NR_172953, где указан в качестве типового материала образец HMAS-253050.

История российских образцов, депонированных в GenBank, складывалась следующим образом: 28 мая 2019 г. одна последовательность ITS-региона р-ДНК из плодового тела весёлки с коротким индуизмом, собранного в Новосибирской области, размещена в GenBank Ю.А. Ребриевым, Д.В. Агеевым, Л.Ю. Кокаевой и О.Н. Ярославцевой: депозит МК 965097, образец YuR-3374 [23]. Следующим в GenBank появился сиквенс весёлки OL764905 от 13 декабря 2021 г., авторы – Н.В. Псурцева, А. Юсупова, Е. Иlicheva. ДНК выделили из культуры образца LE-BIN 4670 коллекции культур базидиомицетов Ботанического института им. В.Л. Комарова. Штамм получили из яйца весёлки, собранного 21 августа 2020 г. в Уссурийском заповеднике Приморского края и впоследствии, с помощью молекулярно-генетического анализа, подтвержденного как *Ph. ultraduplicatus* [28].

Поскольку полученная нами нуклеотидная последовательность показала со всеми пятью имеющимися в GenBank сиквенсами 98% совпадения, мы считаем данный факт молекулярно-генетическим подтверждением морфологической части работы и можем утверждать, что собранные в 2022 г. томские образцы принадлежат к виду *Phallus ultraduplicatus* X.D. Yu, W. Lv, S.X. Lv, Xu H. Chen & Qin Wang. Распространение данного вида в России, видимо, охватывает всю азиатскую часть страны (Западная Сибирь, Средняя Сибирь, Дальний Восток).

Заключение

При проведении ревизии образцов весёлки с коротким индузием, собранных в Томской области с использованием молекулярно-генетических и морфологических методов, показано, что они идентичны описанному в 2015 г. в Китае виду *Phallus ultraduplicatus* X.D. Yu, W. Lv, S.X. Lv, Xu H. Chen & Qin Wang. и совпадают с другими коллекционными материалами данного вида, собранными на территории Сибири и Дальнего Востока. Открытым остается вопрос, являются ли *D. sibirica* и *Ph. ultraduplicatus* синонимами или самостоятельными видами.

Список источников

1. Лавров Н.Н. Новый представитель сибирской микологической флоры *Dictyophora sibirica* n. sp. // Труды Научно-исследовательского института биологии и биофизики при Томском государственном университете им. В.В. Куйбышева / под ред. В.В. Ревтердатто. Томск, 1936. С. 41–47.
2. Миловидова Л.С., Плац М.Ш., Толстова Н.Ю. Гомобазидиальные грибы Томского Приобья // Вопросы биологии. Томск, 1980. С. 65–68.
3. Редкие и исчезающие виды животных и растений Томской области. Грибы. Томск, 1984. С. 5–14.
4. Агафонова (Кудашова) Н.Н., Ребриев Ю.А., Гашков С.И. Гастероидные базидиомицеты Томской области // Микология и фитопатология. 2011. Т. 45, вып. 3. С. 221–227.
5. Andersson O. The distribution and ecology of *Phallus impudicus* in the Nordic countries // Svensk Botanisk Tidskrift. 1989. Vol. 83. PP. 219–241.
6. Kreisel H., Hausknecht A. The gasteral Basidiomycetes of Mascarenes and Seychelles 3. Some recent records // Österreichische Zeitschrift für Pilzkund. 2009. Vol. 18. PP. 149–159.
7. Горбунова И.А. Агарикоидные и гастероидные базидиомицеты ЦСБС СО РАН, редкие виды, их охрана // Материалы III Международного микологического форума. Современная микология в России. М., 2015. Т. 4. С. 156–157.
8. Агеев Д.В., Бульонкова Т.М. Весёлка обыкновенная, одетая в тогу (*Phallus impudicus* var. *togatus*) – Грибы Сибири. URL: <https://mycology.su/phallus-impudicus-var-togatus.html> (дата обращения: 24.10.2022).
9. Index Fungorum. CABI Bioscience, 2022. URL: <http://www.indexfungorum.org> (дата обращения: 05.11.2022).
10. Сосин П.Е. Определитель гастеромицетов СССР. Л. : Наука, 1973. 163 с.
11. Шварцман С.Р., Филимонова Н.М. Флора споровых растений Казахстана. Гастеромицеты – Gasteromycetes. Алма-Ата : Наука Казахской ССР, 1970. С. 6–315.
12. Перова Н.В., Горбунова И.А. Макромицеты юга Западной Сибири. Новосибирск : Изд-во СО РАН, 2001. 158 с.
13. Ребриев Ю.А., Горбунова И.А. Гастеромицеты юга Западной и Средней Сибири // Микология. Сибирский ботанический вестник: электронный журнал. 2007. Т. 2, вып. 1. С. 51–60.
14. Красная книга СССР: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. Т. 2. 2-е изд., перераб. и доп. М., 1984. С. 410–422.
15. Красная книга Российской Федерации (Растения и грибы). Раздел 8: Грибы. М., 2008. С. 753–781.
16. Красная книга Томской области. Грибы. Томск, 2002. С. 389–393.
17. Красная книга Томской области. 2-е изд., перераб. и доп. Ч. III: Грибы. Томск : Печатная мануфактура, 2013. С. 427–443.
18. Красная книга Новосибирской области. Грибы. Новосибирск : Арта, 2008. С. 497–518.

19. Красная книга Красноярского края. Раздел 8: Грибы – Fungi. Красноярск, 2012. С. 473–537.
20. Красная книга Приморского края: Растения. Владивосток : Апостроф, 2002. С. 584–651.
21. Бондарцев А.С., Зингер Р.А. Руководство по сбору базидиальных грибов для научного изучения // Труды Ботанического института им. В.Л. Комарова АН СССР. Сер. II, вып. 6. М., Л. : Изд-во АН СССР, 1950. 73 с.
22. Кутафьева Н.П. Морфология грибов : учеб. пособие. Новосибирск : Сиб. ун-е изд-во, 2003. С. 180–181.
23. Ребриев Ю.А., Агеев Д.В., Кокаева Л.Ю., Ярославцева О.Н. Первая находка *Phallus ultraduplicatus* (Phallaceae, Basidiomycetes) в России // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. М. : Изд-во Моск. ун-та, 2020. Т. 145, вып. 1. С. 66–70.
24. Крючкова О.Е., Гончарова Н.В. Редкий гастеромицет *Phallus ultraduplicatus* X.D. Yu, W. Lv, S.X. Lv, Xu H. Chen & Qin Wang в национальном парке «Красноярские столбы» // Хвойные бореальной зоны. 2021. Т. 39, № 6. С. 457–461.
25. Adamčík S., Cai L., Chakraborty D., Chen X.-H., Cotter H. Van T., Dai D.-Q., Dai Y.-C., Das K., Deng C., Ghobad-Nejhad M., Hyde K.D., Langer E., Latha K.P.D., Liu F, Liu S.-L., Liu T., LV W., LV S.-X., Machado A.R., Pin- ho D.B., Pereira O.L., Prasher I.B., Rosado A.W.C., Qin J., Qin W.-M., Verma R.K., Wang Q., Yang Z.-L., Yu X.-D., Zhou L.-W., Buyck B. Fungal Biodiversity Profi 1–10 // Cryptogamie, Mycologie. 2015. Vol. 36, № 2. PP. 121–166.
26. Kõljäl U., Nilsson R.H., Abarenkov K. et al. Towards a unified paradigm for sequence-based identification of fungi // Molec. Ecol. 2013. Vol. 22. PP. 5271–5277.
27. Melanda G.C.S., Silva-Filho A.G.S., Lenz A.R., Menolli N.Jr. A. de Andrade de Lima, R. Juciano Ferreira, N. Mendonça de Assis, T.S. Cabral, M.P. Martin and I. Goulart Baseia. An Overview of 24 Years of Molecular Phylogenetic Studies in Phallales (Basidiomycota) with Notes on Systematics, Geographic Distribution, Lifestyle, and Edibility // Front Microbiol. 2021. № 12. P. 689374.
28. Rebriev Yu.A., Bogacheva A.V., Bulakh E.M., Bukharova N.V., Erofeeva E.A., Popov E.S., Psurtseva N.V., Sazanova N.A., Shiryayev A.G., Zvyagina E.A. New species of macromycetes for regions of the Russian Far East. 3 // Микология и фитопатология. 2022. Т. 56, № 4. С. 254–263.

References

1. Lavrov NN. Novyj predstavitel' sibirskoj mikologicheskoy flory *Dictyophora sibirica* n. sp. [A new representative of the Siberian mycological flora *Dictyophora sibirica* n. sp.]. *Trudy Biologicheskogo Nauchno-Issledovatel'skogo Instituta pri Tomskom gosudarstvennom universitete im. V.V. Kujbysheva*. Pod redakciej prof. V.V. Reverdatto [Proceedings of the Biological Research Institute at the Tomsk State University named after V.V. Kuibyshev. Reverdatto VV, editor]. Tomsk, 1936. pp. 41-47. In Russian
2. Milovidova LS, Plac MSh, Tolstova NJu. Gomobazidial'nye griby Tomskogo Priob'ja [Homobasidial fungi of the Tomsk Priobye. *Voprosy biologii* [Biology Questions]. Tomsk, 1980. pp. 65-68. In Russian
3. Redkie i ischezajushhie vidy zhivotnyh i rastenij Tomskoj oblasti [Rare and endangered species of animals and plants of the Tomsk region. Fungi]. Griby. Tomsk, 1984. pp. 5-14. In Russian
4. Agafonova (Kudashova) NN, Rebriev JuA, Gashkov SI. Gasteroidnye bazidiomicety Tomskoj oblasti [Gasteroid basidiomycetes of the Tomsk region]. *Mikologija i fitopatologija – Mycology and Phytopathology*. 2011;45(3):221-227. In Russian
5. Andersson O. The distribution and ecology of *Phallus impudicus* in the Nordic countries. *Svensk Botanisk Tidskrift*. 1989;83:219-241.

6. Kreisel H, Hausknecht A. The gasteral Basidiomycetes of Mascarenes and Seychelles 3. Some recent records. *Österreichische Zeitschrift für Pilzkund*, 2009 Vol.18 pp.149-159.
7. Gorbunova IA. Agarikoidnye i gasteroidnye bazidiomicety CSBS SO RAN, redkie vidy, ih ohrana [Agaricoides and gasteroid basidiomycetes of CSBS SB RAS, rare species, their protection]. In: *Materialy III Mezhdunarodnogo mikologicheskogo foruma. Sovremennaja mikologija v Rossii [Proceedings of the III International Mycological Forum. Modern mycology in Russia]*. Moscow. 14-15 aprelja. 2015;4:156-157. In Russian
8. Ageev DV, Bul'onkova TM. Vesjolka obyknovennaja, odetaja v togu (*Phallus impudicus* var. *togatus*) – Griby Sibiri [Toga-claded Veselka (*Phallus impudicus* var. *togatus*). Electronic resource]. URL: <https://mycology.su/phallus-impudicus-var-togatus.html> (accessed 24.10.2022).
9. Index Fungorum. CABI Bioscience, 2022. URL: <http://www.indexfungorum.org>. Data obrashhenija (accessed 05.11.2022).
10. Sosin PE. Opredelitel' gasteromicetov SSSR [Definitive Guide of Gasteromycetes of the USSR]. Leningrad: Nauka, Leningradskoe otdelenie Publ., 1973. 163 p. In Russian
11. Shvarcman SR, Filimonova NM. Flora sporovyh rastenij Kazahstana. Gasteromicety - Gasteromycetes [Flora of spore plants of Kazakhstan. Gasteromycetes]. Alma-Ata: Nauka Kazahskoj SSR Publ., 1970. pp. 6-315. In Russian
12. Perova NV., Gorbunova IA. Makromicety juga Zapadnoj Sibiri [Macromycetes of the South of Western Siberia]. Novosibirsk: SO RAN Publ.; 2001. 158 p. In Russian
13. Rebrjev JuA., Gorbunova IA. Gasteromicety juga Zapadnoj i Srednej Sibiri [Gasteromycetes of the south of Western and Middle Siberia]. *Mikologija. Sibirskij botanicheskij vestnik*. 2007;2(1):51-60. In Russian
14. Krasnaja kniga SSSR: Redkie i nahodjashiesja pod ugrozoi ischeznovenija vidy zhivotnyh i rastenij [Red Book of the USSR: Rare and Endangered Species of Animals and Plants.] Tom. 2. Moscow: Nauka Publ., 1984. pp. 410-422. In Russian
15. Krasnaja kniga Rossijskoj Federacii (Rastenija i griby). Razdel 8. Griby [Red Data Book of the Russian Federation (Plants and Fungi). Section 8. Fungi]. Moscow: Nauka Publ., 2008. pp. 753-781. In Russian
16. Krasnaja kniga Tomskoj oblasti. Griby [Red Book of the Tomsk Region. Fungi]. Tomsk: TSU Publ., 2002. pp.389-393. In Russian
17. Krasnaja kniga Tomskoj oblasti. III. Griby [Red Book of the Tomsk Region. Part III. Fungi]. Tomsk: Pechatnaja manufaktura Publ., 2013. p.427-443. In Russian
18. Krasnaja kniga Novosibirskoj oblasti. Griby [Red Book of the Novosibirsk region. Fungi]. Novosibirsk: Arta Publ., 2008. pp.497-518. In Russian
19. Krasnaja kniga Krasnojarskogo kraja. Razdel 8. Griby [Red Book of the Krasnojarsk Krai. Section 8. Fungi]. Krasnojarsk, Publ., 2012. PP. 473-537. In Russian
20. Krasnaja kniga Primorskogo kraja: Rastenija [Red Book of Primorsky Krai: Plants] Vladivostok: Apostrof Publ., 2002. pp. 584-651. In Russian
21. Bondarcev AS, Zinger RA. Rukovodstvo po sboru bazidial'nyh gribov dlja nauchnogo izuchenija Trudy Botanicheskogo instituta im. V. L. Komarova AN SSSR. Serija II, vyp. 6. Moscow, Leningrad: AN SSSR, Publ.; 1950. 73 s. In Russian
22. Kutaf'eva NP. Morfologija gribov: Uchebnoe posobie [Morphology of fungi: Manual. Novosibirsk: Sibirskoe universitetskoe izd-vo Publ., 2003. pp. 180-181. In Russian
23. Rebrjev JuA, Ageev DV, Kokaeva LJ, Jaroslavceva ON. Pervaja nahodka *Phallus ultraduplicatus* (Phallaceae, Basidiomycetes) v Rossii [The first discovery of *Phallus ultraduplicatus* (Phallaceae, Basidiomycetes) in Russia]. *Bjulleten' Moskovskogo obshhestva ispytatelej prirody. Otdel biologicheskij [Bulletin of the Moscow Society of Nature Researchers. Department of Biology]*. 2020;145(1):66-70. In Russian
24. Krjuchkova OE, Goncharova NV. Rare gasteromycetes *Phallus ultraduplicatus* X.D. Yu, W. Lv, S.X. Lv, Xu H. Chen & Qin Wang in the "Krasnojarsk Pillars" national park. *Hvojnye boreal'noj zony – Conifers of the Boreal Zone*. 2021;39(6):457-461.
25. Adamčík S, Cai L, Chakraborty D, Chen X-H, Cotter H, Van T, Dai D-Q, Dai Y-C, Das K, Deng C, Ghobad-Nejhad M, Hyde KD, Langer E, Latha KPD, Liu F, Liu S-L, Liu T,

- LV W, LV S-X, Machado AR, Pin- ho DB, Pereira OL, Prasher IB, Rosado AWC, Qin J, Qin W-M, Verma RK, Wang Q, Yang Z-L, Yu X-D, Zhou L-W. & Buyck B. *Fungal Biodiversity Profi 1-10. Cryptogamie, Mycologie*. 2015;36(2):121-166.
26. Kõljäl U, Nilsson RH, Abarenkov K. et al. Towards a unified paradigm for sequence-based identification of fungi. *Molec. Ecol*. 2013;22:5271-5277.
27. Melanda GCS, Silva-Filho AGS, Lenz AR, Menolli NJr, Andrade de Lima, R Juciano Ferreira, N Mendonça de Assis, TS Cabral, MP Martin and I Goulart Baseia. An Overview of 24 Years of Molecular Phylogenetic Studies in Phallales (Basidiomycota) with Notes on Systematics, Geographic Distribution, Lifestyle, and Edibility. *Front Microbiol*. 2021;12:689374. doi: 10.3389/fmicb.2021.689374
28. Rebriev YuA, Bogacheva AV, Bulakh EM, Bukharova NV, Erofeeva EA, Popov ES, Psurtseva NV, Sazanova NA, Shiryayev AG, Zvyagina EA. New species of macromycetes for regions of the Russian Far East. 3. *Mikologija i fitopatologija*. 2022;56(4):254-263. doi: 10.31857/S0026364820040091

Информация об авторах:

Кудашова Надежда Николаевна – старший научный сотрудник лаборатории мониторинга биоразнообразия, Национальный исследовательский Томский государственный университет (Томск, Россия).

E-mail: agaphnad@mail.ru

Вайшла Ольга Борисовна – канд. биол. наук, доцент Биологического института, Национальный исследовательский Томский государственный университет (Томск, Россия); Тобольская комплексная научная станция Уральского отделения РАН (Тобольск, Россия).

E-mail: plantaplus@list.ru

Гашков Сергей Иванович – канд. биол. наук, доцент Биологического института, Национальный исследовательский Томский государственный университет (Томск, Россия).

E-mail: parusmajorl@rambler.ru

Карбышева Ксения Сергеевна – аспирант Биологического института, Национальный исследовательский Томский государственный университет (Томск, Россия).

E-mail: skoosie@mail.ru

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Information about the authors:

Nadezhda N. Kudashova, Senior Researcher, Laboratory of Biodiversity Monitoring, National Research Tomsk State University (Tomsk, Russian Federation).

E-mail: agaphnad@mail.ru

Olga B. Vaishlya, Cand. Sci. (Biol.), Associate Professor, Department of Genetics and Cell Biology, Biological Institute, National Research Tomsk State University (Tomsk, Russian Federation); Tobolsk complex scientific station Ural Branch of the RAS (Tobolsk, Russian Federation).

E-mail: plantaplus@list.ru

Sergey I. Gashkov, Cand. Sci. (Biol.), Associate Professor, Biological Institute, National Research Tomsk State University (Tomsk, Russian Federation).

E-mail: parusmajorl@rambler.ru

Ksenia S. Karbysheva, Postgraduate student, Biological Institute, National Research Tomsk State University (Tomsk, Russian Federation).

E-mail: skoosie@mail.ru

The Authors declare no conflict of interest.

*Статья поступила в редакцию 15.12.2022;
одобрена после рецензирования 25.04.2023; принята к публикации 11.12.2023.*

*The article was submitted 15.12.2022;
approved after reviewing 25.04.2023; accepted for publication 11.12.2023.*

Научная статья
УДК 581.9 (1-925.116)
doi: 10.17223/19988591/63/6

Флористическая дифференциация луговой растительности лесостепной зоны Приобского плато

Ирина Сергеевна Чупина¹, Андрей Юрьевич Королюк²

^{1,2} *Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, Новосибирск, Россия*

¹ <https://orcid.org/0000-0002-6475-056X>, irachupina@mail.ru

² <https://orcid.org/0000-0003-4646-4698>, akorolyuk@rambler.ru

Аннотация. Проведен анализ фитоценотического разнообразия луговой растительности лесостепной зоны Приобского плато посредством формализованных методов обработки данных. С помощью кластерного анализа 516 геоботанических описаний в программе JUICE 7.0 алгоритмами Modified TWINSpan Classification и TWINSpan выделено шесть типов луговых сообществ: солончаковатые луга, сырые лесные луга, сухие лесные луга, остепненные солонцеватые луга, остепненные луга, настоящие суходольные луга. Определено положение выделенных типов в системах двух классификаций: флористической на уровне классов, порядков, союзов; доминантной на уровне формаций, групп и классов формаций. Показано соответствие синтаксонов двух систем классификации. С использованием формализованных критериев выделены дифференцирующие виды с различной степенью стеноитопности, индицирующие различные условия увлажнения, богатства и засоления почв, что подтверждено ординацией сообществ с использованием фитоиндикационных шкал. Показана роль этих факторов в дифференциации луговой растительности исследуемой территории.

Ключевые слова: луговая растительность, кластерный анализ, экологические шкалы, Приобское плато, лесостепь

Источник финансирования: Исследования выполнены в рамках государственного задания № АААА-А21-121011290026-9 Центрального сибирского ботанического сада СО РАН.

Для цитирования: Чупина И.С., Королюк А.Ю. Флористическая дифференциация луговой растительности лесостепной зоны Приобского плато // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2023. № 63. С. 92–108. doi: 10.17223/19988591/63/6

Original article

doi: 10.17223/19988591/63/6

Floristic Differentiation of Meadow Vegetation Plant Species in the Forest-Steppe Zone of the Priobskoye Plateau

Irina S. Chupina¹, Andrey Yu. Korolyuk²

^{1,2} Central Siberian Botanical Garden of the SB RAS

¹ <https://orcid.org/0000-0002-6475-056X>, irachupina@mail.ru

² <https://orcid.org/0000-0003-4646-4698>, akorolyuk@rambler.ru

Summary. Meadows form the zonal vegetation of the forest-steppe zone and are characterized by high heterogeneity. Currently, the meadows are used as hayfields and pastures, and, in most cases, are under a heavy anthropogenic pressure. Low-disturbed communities occupy only small areas in glades and on the edges of the birch forests, along the outskirts of fields, and on the slopes of gullies. The species composition of the meadows is formed by various ecological groups that indicate the conditions of habitats. These groups can also be used as a basis for vegetation classification. The purpose of the study is to identify the phytocoenotic diversity of the meadows and define species of indication value in the forest-steppe zone of the Priobskoye plateau.

The research was carried out on the left bank of the Ob River in the forest-steppe zone (Novosibirsk oblast and Altai krai) (See Fig. 1). The study is based on 531 relevés of meadow communities. The cluster analysis was used to identify the phytocoenotic diversity of the meadows. A general table was built in the IBIS 7.2 program and was processed in the JUICE 7.0 by the Modified TWINSpan Classification and TWINSpan algorithms. The resulting clusters were compared and differential species were identified (See Table). Position of the meadow communities on main ecological gradients were assessed using the plant indicator values (See Fig. 2).

The cluster analysis divided the dataset into 6 clusters. The first cluster comprises steppe alkaline meadows. Such meadows are characterized by sparse herbaceous cover and a small number of species. Salt-tolerant mesoxerophytes *Seseli strictum*, *Galatella biflora*, *Artemisia pontica*, etc. dominate. These meadows are the driest among the others (See Fig. 2). The second cluster comprises steppe meadows. At present, most of these meadows are tilled. They are dominated by mesoxerophytes such as *Calamagrostis epigeios*, *Poa angustifolia*, *Peucedanum morisonii*, etc. Such meadows develop on dry soils (grades 54-55; See Fig. 2). The third cluster features typical dry meadows. They develop on the forest clearings and on idle lands. In the Priobskoye plateau, these meadows are the most common type among the other meadows. Dominants are eumesophytes and mesoxerophytes: *Bromopsis inermis*, *Poa angustifolia*, *Calamagrostis epigeios*, *Dactylis glomerata*, *Pimpinella saxifraga*, etc. Their position is at grade 56 on the moisture gradient (See Fig. 2). Dry forest meadows of the fourth cluster are found in small areas on the edges and in the glades of birch forests (grade 59; See Fig. 2). In these meadows, the dominants are *Brachypodium pinnatum*, *Bromopsis inermis*, *Rubus saxatilis*, and others. The fifth cluster includes salinized forb-grass meadows. They feature salt-resistant mesophytes such as *Jacobaea erucifolia*, *Glaux maritima*, *Parnassia palustris*, etc. These meadows are widespread in lowlands, in the valleys of small rivers, and in the outskirts of damp birch forests. On the moisture gradient (See Fig. 2), they are located at grades 61-62 that corresponds to the dry and fresh meadows. The sixth cluster incorporates wet forest meadows that are developed in the conditions of high soil moisture (grades 63-65; See Fig. 2). Among the main

dominant species are *Filipendula ulmaria*, *Dactylis glomerata*, *Anthriscus sylvestris*, *Angelica sylvestris*, etc.

The numerical analysis of relevés showed a high diversity of meadows in both dominant and floristic classifications. More than half of the diagnostically significant species (65 out of 95) have differential value for one of the six community types. These species have a high indication value as they are stenotopic. Steppe alkaline meadows (type 1) are diagnosed by mesoxerophytic hemihalophytes *Limonium gmelinii*, *Seseli strictum*, etc. Perennial meadow-steppe mesoxerophytes *Stipa pennata*, *Veronica spuria*, etc. are characteristic for steppe meadows (type 2) and meadow steppes. Typical dry meadows (type 3) differ by the presence of bi- and perennial eumesophytes *Convolvulus arvensis*, *Berteroa incana*, etc., which diagnose disturbed habitats and anthropogenic pressure. Perennial mesoxerophytes and eumesophytes (*Pulmonaria mollis*, *Brachypodium pinnatum*, etc.) indicate dry forest meadows (type 4). Salinized forb-grass meadows (type 5) are diagnosed by salt-tolerant mesoxerophytes, eumesophytes and mesohygrophytes (*Sonchus arvensis*, *Jacobaea erucifolia*, etc.) whose habitats are slightly salinized. In wet forest meadows (type 6) between dominant species are perennial eumesophytes and mesohygrophytes: *Filipendula ulmaria*, *Heracleum sibiricum*, etc.

Another 16 species have a high indicator value, being determinant for two types of communities. They are confined to relatively narrow segments on the moisture or salinity gradient. Thus, the species *Artemisia rupestris*, *Plantago salsa*, and others characterize saline habitats, developing in different moisture conditions. The most numerous group with *Phleum phleoides*, *Artemisia glauca*, and others is characteristic of dry habitats.

The meadow vegetation of the forest-steppe zone of the Priobskoye plateau is characterized by high floristic and phytocenotic diversity. Many plant species have an indicator value and can serve as a basis for determining the diagnostic species of syntaxa of various ranks.

The article contains 2 figures, 1 table, 30 references.

Keywords: meadow vegetation, cluster analysis, ecological scales, Priobskoye plateau, forest-steppe

Funding: The work is performed within the framework of the state assignment No. AAAA-A21-121011290026-9 of the Central Siberian Botanical Garden SB RAS.

For citation: Chupina IS, Korolyuk AY. Floristic Differentiation of Meadow Vegetation Plant Species in the Forest-Steppe Zone of the Priobskoye Plateau. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2023;63:92-108. doi: 10.17223/19988591/63/6

Введение

Луга, наряду со степями и мелколиственными лесами, образуют фоновую растительность лесостепной зоны Приобского плато. Физико-географические условия, а именно особенности рельефа, гидрологический режим и многообразие типов почв определяют высокую гетерогенность луговой растительности. Здесь встречаются суходольные вторичные луга, остепненные ценозы на склонах балочных систем, высокотравные лесные и низинные заболоченные травяные сообщества, а также разнообразные галофитные варианты.

Травяные экосистемы имеют важное хозяйственное значение, являясь основными сенокосными и пастбищными угодьями. В результате длительного и интенсивного использования луговой растительности ее

естественный облик претерпел значительные изменения [1, 2]. Малонарушенные луга сохранились преимущественно в виде небольших участков по опушкам и полянам мелколиственных лесов, вдоль полей и залежей [3].

К настоящему времени имеются общие сведения о луговой растительности лесостепи Приобского плато и разработана система классификации на основании традиционных подходов для типов сообществ высокого ранга. П.Н. Крылов относит данную территорию к разнотравно-луговой подзоне лесостепной зоны и указывает на формирование на плакорах степных лугов, характеризующихся разнообразием и густотой травяного покрова [4]. В.В. Ревердатто упоминает степные луга, отмечая оригинальные солонцеватые варианты, а также сообщества из лесных и луговых видов, представляющие лесные луга в современном понимании [5]. При характеристике основных типов растительности Западной Сибири А.В. Куминова приводит краткую характеристику пойменных и материковых лугов Приобской лесостепи [6]. С точки зрения фитоценотической классификации суходольные луга Приобья охарактеризованы А.В. Куминовой и М.П. Митрофановой [7], а низинные луга описаны Н.В. Логутенко [8].

Разнообразие луговой растительности лесостепной зоны Приобского плато с позиций флористической классификации описано фрагментарно. Характеристика отдельных типов сообществ приведена в работах новосибирских геоботаников [9–15]. Луговая растительность относится к 3 классам: класс внутриконтинентальной галофитной растительности *Festuco-Puccinellietea* Соó ex Vicherek 1973, включающий солонцеватые и солончаковатые луга; евросибирский степной класс *Festuco-Brometea* Br.-Bl. et Tx. ex Соó 1947, включающий некоторые типы остепненных лугов; луговой класс *Molinio-Arrhenatheretea* Tx. 1937. Для анализируемой территории приводится 12 ассоциаций, что не отражает всего фитоценотического разнообразия исследуемого района. Анализ индикационного значения видов имеет значение для корректировки диагностических групп для синтаксонов различного иерархического уровня. Основными предпосылками для решения этих задач являются значительный объем фактических данных по луговой растительности Сибири, собранных в последние годы, а также доступность широкого спектра формализованных методов анализа объемных массивов геоботанических описаний.

Цель работы – выявление типов луговых сообществ высокого классификационного ранга и выделение диагностических групп видов для луговой растительности лесостепной зоны Приобского плато на основе формализованного анализа геоботанических данных.

Материалы и методики исследования

В основу работы положено 516 геоботанических описаний луговых сообществ, отобранных из 1 290 описаний растительности лесостепи Приобского плато, выполненных сотрудниками лаборатории экологии и геоботаники ЦСБС СО РАН на территории Новосибирской области и Алтайского

края (рис. 1). В программе IBIS 7.2 [16] построена валовая таблица, которая обработана в программном пакете JUICE 7.0 алгоритмом Modified TWINSpan Classification [17]. В ходе этой обработки выделены кластеры, наиболее крупные из которых разделены дополнительно алгоритмом TWINSpan [18]. Для каждого кластера созданы сводные описания. Дифференцирующие виды выделены по следующим критериям: встречаемость более чем на 20% и более чем в два раза выше, чем в других кластерах. На заключительном этапе анализа определено положение типов луговых сообществ на градиентах увлажнения, богатства и засоления почвы с использованием оптимумов растений юга Сибири и вычисления средневзвешенных статусов геоботанических описаний [19]. Экологические группы видов по отношению к увлажнению указаны согласно работе Е.П. Прокопьева [20].

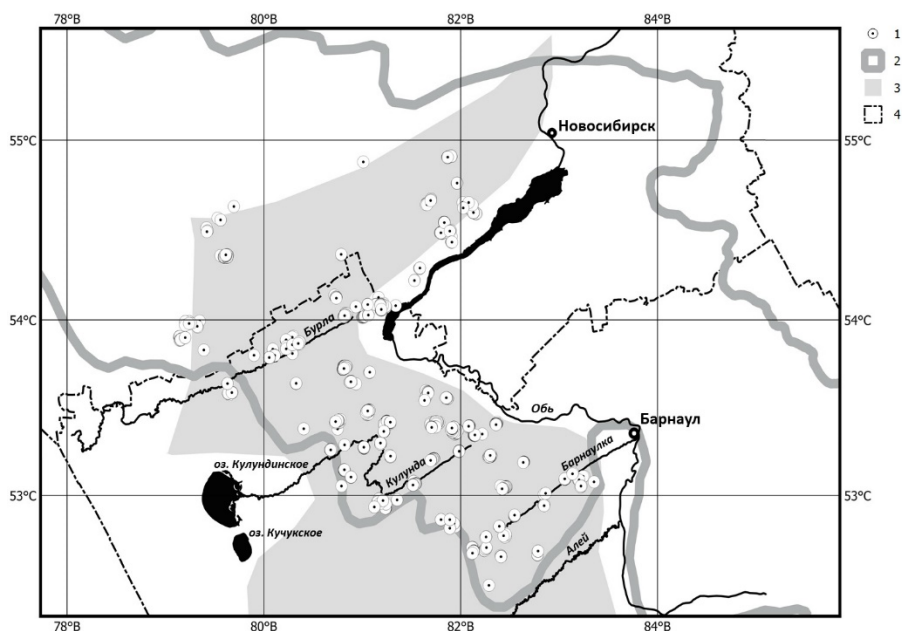


Рис. 1. Картосхема района исследования: 1 – геоботанические описания; 2 – границы лесостепи; 3 – Приобское плато; 4 – границы Алтайского края и Новосибирской области

[Fig. 1. Map of the study area: 1 - Relieves; 2 - Forest-Steppe area; 3 - Priobskoe plateau; 4 - Borders of the Novosibirsk and Altai Regions]

Облик Приобского плато определяет чередование трех типов ландшафтов: колючей лесостепи, балочных систем и ленточных боров. Колючая лесостепь представляет собой сочетание массивов мелколиственных лесов по западинам (колков) и безлесных лугово-степных участков [6, 10, 21]. Для этой территории характерно развитие суходольных лугов с преобладанием злаков: *Dactylis glomerata*, *Festuca pratensis*, *Calamagrostis epigeios*, *Bromopsis inermis* и др. В травостое межколочных лугов можно проследить

изменение видового состава от характерного для березовых лесов травостоя до настоящих и остепненных лугов.

Балочные системы представляют собой эрозионные образования, сформированные водными потоками в прошлом и настоящем [22, 23]. На территории Приобского плато они характеризуются высоким флористическим разнообразием, которое определяется разнообразием экотопов и изоляцией балочных систем [24]. По склонам балок формируются остепненные суходольные и настоящие суходольные луга, а ближе к кромке леса – лесные суходольные луга [7].

Ленточные боры сформированы по ложбинам древнего стока, они тянутся полосами до 400 км длиной с северо-востока на юго-запад [25, 26]. По опушкам боровых лент распространены остепненные и сухие луга, сформированные из лугово-степных, луговых, степных и синантропных растений. Во внутренней части бора развиваются луга, образованные луговыми и лугово-лесными видами [11, 12].

Согласно геоботаническому районированию, лесостепная зона Приобского плато находится в Южно-Приобском лесостепном округе левобережной Приобской лесостепной подпровинции [27]. В соответствии с картой «Биомы России» исследуемая территория относится к Тоболо-Приобскому лесостепному биому [28].

Результаты исследования и обсуждение

В результате кластерного анализа массива геоботанических описаний было выделено 6 типов сообществ. Их положение на ведущих экологических градиентах (рис. 2) и состав групп дифференцирующих видов (таблица) позволяют провести экологическую интерпретацию луговых типов сообществ и определить их место в системах доминантной и флористической классификаций растительности.

Первый тип сообществ представляет остепненные солонцеватые луга, на схеме ординации занимающие крайние положения на обоих градиентах. Они характеризуются относительной бедностью видового состава (в среднем 22–25 видов на 100 м²) и разреженностью травостоя (50–55%). Доминантами выступают солевывносливые ксеромезофиты *Artemisia pontica*, *A. rupestris*, *Galatella biflora*, *Seseli strictum* и гемиксерофиты *Artemisia nitrosa*, *Allium nutans*. Аналогичные сообщества широко распространены на территории Барабинской лесостепи и Кулундинской степи, где рассматриваются в составе группы формаций солонцово-солончаковых лугов одноименного класса формаций [29]. По условиям увлажнения они соответствуют переходу от лугостепного к сухолуговому [30]. С позиций флористической классификации они относятся к союзу *Galatellion biflorae* Korolyuk 1993 из состава порядка *Brachypodietalia pinnati* Korneck 1974 и класса *Festuco-Brometea*.

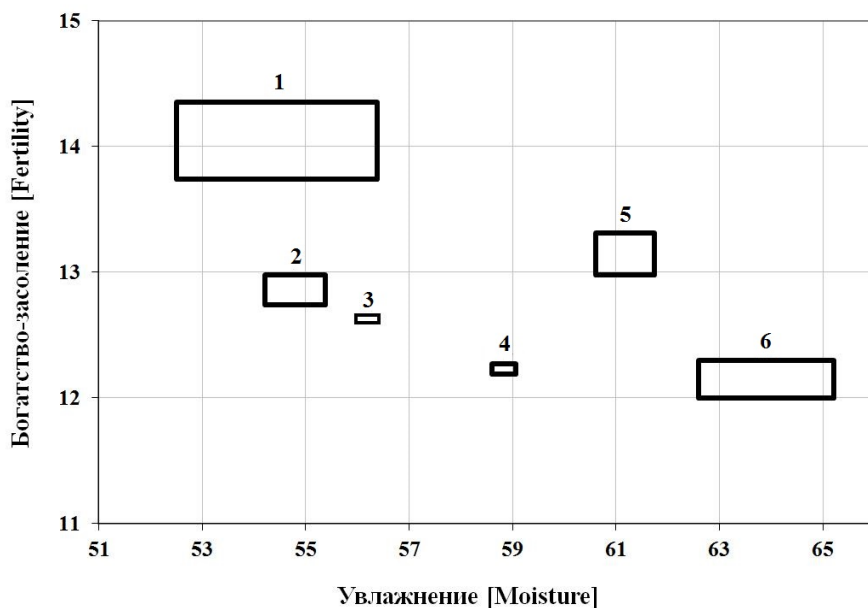


Рис. 2. Ординация типов луговых сообществ: 1 – остепненные солонцеватые луга; 2 – остепненные луга; 3 – настоящие суходольные луга; 4 – сухие лесные луга; 5 – солончаковатые луга; 6 – сырые лесные луга

[Fig. 2. Ordination of meadow types: 1 - Steppe solonetz-like meadows; 2 - Steppe meadows; 3 - Typical dry meadows; 4 - Dry variants of forest meadows; 5 - Solonchak-like meadows; 6 - Wet variants of forest meadows]

Синоптическая таблица
[Synoptic table]

Тип сообщества [Community type]	Постоянство [Constancy], %					
	1	2	3	4	5	6
Число описаний [Number of reléves]	9	36	236	173	42	20
Группы, дифференцирующие один тип сообществ						
<i>Limonium gmelinii</i> (Willd.) Kuntze	89	17	2	3	15	.
<i>Seseli strictum</i> Ledeb.	89	6	2	1	24	.
<i>Artemisia nitrosa</i> Weber ex Stechm.	78	3	1	.	7	.
<i>Silene multiflora</i> (Ehrh.) Pers. (Gb)	45	17	4	2	22	.
<i>Puccinellia tenuissima</i> Litv. ex V.I. Krecz.	67	.	.	.	10	.
<i>Odontites vulgaris</i> Moench	56	.	3	1	17	.
<i>Koeleria cristata</i> (L.) Pers. (FB)	45	6	2	.	10	.
<i>Festuca pseudovina</i> Hack. ex Wiesb. (FB)	34	9	10	7	.	.
<i>Sedum telephium</i> Czer.	45	6	1	3	.	.
<i>Saussurea salsa</i> (Pall.) Spreng.	45	.	.	1	.	.
<i>Polygonum patulum</i> M. Bieb.	34	.	.	.	.	.
<i>Goniolimon speciosum</i> (L.) Boiss.	34	.	.	.	.	.
<i>Stipa pennata</i> L. (FB)	11	81	30	20	5	.
<i>Veronica spuria</i> L.	11	47	5	12	5	.
<i>Thymus marschallianus</i> Willd. (FB)	.	45	17	7	.	.
<i>Asparagus officinalis</i> L. (FB)	.	45	4	12	5	.

Тип сообщества [Community type]	Постоянство [Constancy], %					
	1	2	3	4	5	6
Число описаний [Number of reléves]	9	36	236	173	42	20
<i>Salvia stepposa</i> Des.-Shost.	.	22	2	2	.	.
<i>Thesium refractum</i> C.A. Mey.	.	22	1	2	.	.
<i>Convolvulus arvensis</i> L.	.	22	61	26	26	20
<i>Berteroa incana</i> (L.) DC.	11	9	49	5	3	.
<i>Dracocephalum nutans</i> L.	.	9	47	8	.	.
<i>Cynoglossum officinale</i> L.	.	.	34	2	5	.
<i>Rumex acetosella</i> L.	.	.	21	.	.	.
<i>Pulmonaria mollis</i> Wulfen ex Hornem. (Cm–Cs)	.	20	26	66	10	20
<i>Brachypodium pinnatum</i> (L.) Beauv. (Cm–Cs)	.	11	5	57	7	10
<i>Lathyrus pisiformis</i> L.	.	20	22	53	.	10
<i>Rubus saxatilis</i> L. (Cm–Cs)	.	9	2	49	3	15
<i>Rosa majalis</i> Herrm.	.	11	5	46	.	5
<i>Filipendula stepposa</i> Juz.	.	22	3	45	10	5
<i>Viola hirta</i> L.	.	9	7	42	3	15
<i>Solidago virgaurea</i> L.	.	11	13	37	3	.
<i>Artemisia macrantha</i> Ledeb.	.	11	4	36	.	5
<i>Geranium bifolium</i> Patrín ex DC. (Hs–Gb)	.	.	2	29	.	5
<i>Sonchus arvensis</i> L.	.	11	12	13	93	30
<i>Jacobaea erucifolia</i> (L.) G. Gaertn., B. Mey. & Scherb.	22	9	8	10	91	.
<i>Cenolophium denudatum</i> (Hornem.) Tutin	11	6	4	13	69	30
<i>Carex aspratilis</i> V.I. Krecz. (FP)	.	.	.	.	60	.
<i>Melilotus dentatus</i> (Waldst. & Kit.) Pers.	.	.	.	2	57	.
<i>Astragalus sulcatus</i> L.	.	9	.	.	55	.
<i>Gypsophila perfoliata</i> L.	.	.	2	.	48	.
<i>Oxytropis glabra</i> DC.	.	.	.	.	43	.
<i>Festuca rubra</i> L.	.	.	.	3	41	5
<i>Cichorium intybus</i> L.	.	.	12	2	38	.
<i>Cirsium esculentum</i> (Siev.) C.A. Mey. (Ce)	.	.	2	1	36	5
<i>Glaux maritima</i> L. (S–J)	.	.	.	.	31	.
<i>Medicago lupulina</i> L.	.	.	4	3	24	.
<i>Parnassia palustris</i> L.	.	.	.	.	24	.
<i>Filipendula ulmaria</i> (L.) Maxim. (MA)	.	3	2	22	7	85
<i>Heracleum sibiricum</i> L. (Cm–Cs)	.	.	3	36	5	75
<i>Veronica longifolia</i> L. (MA)	11	.	1	18	10	75
<i>Angelica sylvestris</i> L. (MA)	.	.	1	14	10	75
<i>Rumex confertus</i> Willd.	.	.	7	20	15	60
<i>Phleum pratense</i> L. (MA)	.	.	5	23	5	55
<i>Urtica dioica</i> L.	.	.	4	9	3	45
<i>Crepis sibirica</i> L. (MA)	.	.	.	17	.	40
<i>Carex riparia</i> Curtis	.	.	.	1	.	40
<i>Poa palustris</i> L.	.	3	.	4	3	35
<i>Angelica decurrens</i> (Ledeb.) B. Fedtsch.	.	.	.	1	.	35
<i>Anthriscus sylvestris</i> (L.) Hoffm. (MA)	.	.	.	1	.	35
<i>Lysimachia vulgaris</i> L.	.	.	.	7	3	30
<i>Aconitum volubile</i> Pall. ex Koelle (Cm–Cs)	.	.	.	4	.	30
<i>Arctium tomentosum</i> Mill.	.	.	2	5	.	25
<i>Trollius asiaticus</i> L. (Cm–Cs)	.	.	.	3	3	25
<i>Carex atherodes</i> Spreng.	.	.	.	1	3	25
<i>Rhinanthus vernalis</i> (N.W. Zinger) Schischk. & Serg.	.	.	1	.	.	25

Тип сообщества [Community type]	Постоянство [Constancy], %					
	1	2	3	4	5	6
Число описаний [Number of reléves]	9	36	236	173	42	20
Группы видов, дифференцирующие два типа сообществ						
<i>Seseli ledebourii</i> G. Don	34	34	4	3	3	.
<i>Allium nutans</i> L.	34	31	2	2	3	.
<i>Artemisia rupestris</i> L.	67	3	6	4	55	.
<i>Plantago salsa</i> Pall.	56	.	1	.	34	.
<i>Hordeum brevisubulatum</i> (Trin.) Link	34	.	.	1	48	15
<i>Phleum phleoides</i> (L.) H. Karst.	34	72	75	33	3	.
<i>Artemisia glauca</i> Pall. ex Willd.	.	64	34	8	.	.
<i>Lithospermum officinale</i> L.	.	47	38	18	7	5
<i>Nonea rossica</i> Steven	.	34	50	7	.	.
<i>Origanum vulgare</i> L.	.	11	35	46	3	5
<i>Agrimonia pilosa</i> Ledeb.	.	3	26	30	3	5
<i>Lathyrus pratensis</i> L.	.	31	33	82	29	90
<i>Vicia sepium</i> L.	.	3	12	58	12	90
<i>Serratula coronata</i> L.	.	9	1	55	3	45
<i>Phragmites australis</i> (Cav.) Trin. ex Steud.	.	14	1	3	43	45
<i>Potentilla anserina</i> L.	.	.	2	1	55	35
Группы видов, дифференцирующие 3–5 типов сообществ						
<i>Jacobaea vulgaris</i> Gaertn.	34	22	38	2	3	.
<i>Potentilla argentea</i> L.	56	31	35	7	7	.
<i>Stipa capillata</i> L.	45	36	22	1	.	.
<i>Veronica spicata</i> L.	78	53	64	12	.	.
<i>Filipendula vulgaris</i> Moench	78	67	62	92	19	20
<i>Astragalus danicus</i> Retz.	.	42	68	55	19	5
<i>Centaurea scabiosa</i> L.	.	59	50	42	3	10
<i>Iris ruthenica</i> Ker Gawl.	.	53	35	57	7	.
<i>Fragaria viridis</i> Weston	34	95	79	93	12	20
<i>Vicia cracca</i> L.	11	72	51	88	65	85
<i>Calamagrostis epigeios</i> (L.) Roth	11	95	57	83	50	35
<i>Ranunculus polyanthemos</i> L.	11	42	60	51	48	55
<i>Thalictrum simplex</i> L.	11	20	35	84	88	85
<i>Sanguisorba officinalis</i>	22	17	7	71	48	85

Примечание. Диагностические виды синтаксонов: *Ce* – союз *Cirsion esculenti*, *Cm–Cs* – порядок *Carici macrourae-Crepidetalia sibiricae*, *FB* – класс *Festuco-Brometea*, *FP* – класс *Festuco-Puccinellietea*, *Gb* – союз *Galatellion biflorae*, *Hs-Gb* – союз *Heracleo sibirici-Geranion bifolii*, *MA* – класс *Molinio-Arrhenatheretea*, *S-J* – порядок *Scorzonero-Juncetalia gerardii*.

Второй тип представляет остепненные луга, индицирующиеся присутствием широко распространенных лугово-степных гипоксерофитов и гемиксерофитов: *Stipa capillata*, *S. pennata*, *Cleistogenes squarrosa*, *Festuca valesiaca*, *Helictotrichon desertorum* и др. Остепненные луга широко представлены в лесостепи Приобья, где сохранились преимущественно по опушкам березовых колков и склонам овражно-балочных систем. Они относятся к группе формаций остепненных суходольных лугов, классу формаций суходольных лугов. Это, как правило, полидоминантные сообщества, характеризующиеся сорогосподством *Calamagrostis epigeios*, *Poa angustifolia*, *Peucedanum morisonii* и др. Видовое богатство сообществ составляет в среднем

35–40 видов на 100 м² с проективным покрытием 80–90% (реже 65–75%). Положение сообществ на 54–55-й ступенях градиентах увлажнения соответствует сухим лугам. В схеме флористической классификации данные луга также относятся к порядку *Brachypodietalia pinnati*, но положение их в системе союзов не определено. В системе доминантной классификации эти сообщества относятся к группе формаций остепненных суходольных лугов в составе класса формаций суходольных лугов.

Третий тип объединяет сообщества группы формаций настоящих суходольных лугов, господствующих на изученной территории [7]. Они представляют основные сенокосные угодья в лесостепных ландшафтах. Это преимущественно разнотравно-злаковые богатовидовые сообщества (в среднем 50–55 видов на 100 м² с проективным покрытием 85–95%) с доминированием ксеромезофитов и эумезофитов: *Bromopsis inermis*, *Poa angustifolia*, *Calamagrostis epigeios*, *Dactylis glomerata*, *Filipendula vulgaris*, *Pimpinella saxifraga* и др. На градиенте увлажнения они соответствуют 56-й ступени, что характерно для свежих и сухих лугов. Они относятся к классу *Molinio-Arrhenatheretea*, порядку *Galietalia veri* Mirkin et Naumova 1986, союзу *Trifolion montani* Naumova 1986.

Четвертый тип представляет широко распространенные лесные луга, которые в целом хорошо сохранились, так как располагаются на участках, которые относительно редко распахиваются, – опушках мелколиственных лесов и полянах. С позиций доминантной классификации они относятся к группе формаций лесных суходольных лугов, развивающихся на почвах умеренного увлажнения. Доминантами сообществ являются *Brachypodium pinnatum*, *Bromopsis inermis*, *Rubus saxatilis*, *Fragaria viridis*, *Calamagrostis epigeios*. Видовое богатство травяного покрова составляет в среднем 45–50 видов, проективное покрытие – от 75 до 100%. По отношению к увлажнению они соответствуют сухим и свежим лугам. В системе флористической классификации они входят в состав союза *Heracleo sibirici-Geranion bifolii* Korolyuk et al. 2016, порядка *Carici macrourae-Crepidetalia sibiricae* Ermakov et al. 1999, класса *Molinio-Arrhenatheretea*.

Пятый тип включает в себя сообщества солончаковатых разнотравно-злаковых лугов. Переменный режим увлажнения, приводящий к аккумуляции солей в верхних горизонтах почвы, определяет формирование ценозов с высокой встречаемостью солевых ксеромезофитов, эумезофитов и гидромезофитов *Jacobaea erucifolia*, *Glaux maritima*, *Parnassia palustris*, *Carex aspratilis* и др. и доминированием в травостое *Calamagrostis epigeios*, *Agrostis gigantea*, *Elytrigia repens*, *Hordeum brevisubulatum*, *Cenolophium denuatum*, *Sanguisorba officinalis* и др. Видовое богатство сообществ составляет в среднем 25 видов на 100 м², проективное покрытие 75–90%. Такие луга схожи с сообществами группы формаций болотно-солончаковых лугов, класса формаций солонцово-солончаковых лугов, описанными Т.А. Вагиной для Барабы и Кулундинской степи [27]. Они распространены преимущественно по низинам, в долинах малых рек, в межгрядных понижениях, на окраинах сырых колков. На градиенте увлажнения анализируемые

сообщества располагаются на 61–62-й ступенях, что соответствует увлажнению сухих и свежих лугов. Они относятся к классу *Festuco-Puccinellietea*, порядку *Scorzonero-Juncetalia gerardii* Vicherek 1973 и союзу *Cirsion esculentii* Golub 1994.

Шестой тип сообществ объединяет сырые луга, диагностирующиеся высокой активностью *Filipendula ulmaria*, *Kadenia dubia*, *Dactylis glomerata*, *Anthriscus sylvestris*, *Angelica sylvestris*. Они развиваются в условиях повышенного увлажнения, обычно по понижениям рельефа, и на этом градиенте занимают крайнее положение, соответствуя уровню влажных лугов. На площади 100 м² встречается 40–45 видов, проективное покрытие обычно достигает 90–100%. Сырые луга, как и четвертый тип, относятся к союзу *Heracleo sibirici-Geranium bifolii*, что подчеркивает их преимущественно вторичный послелесной характер. В доминантной классификации они относятся к группе формаций лесных суходольных лугов.

Таким образом, формализованный анализ геоботанических описаний позволил выявить разнообразие лугов на высоких уровнях иерархии как в доминантной, так и во флористической системе классификации. Следует отметить, что наблюдается четкое соотношение между группами формаций и союзами, что отражает экологически ориентированный характер обеих систем.

Большее половины из диагностически значимых видов (65 из 95) являются дифференцирующими для одного из шести типов сообществ (см. таблицу). В силу своей относительно высокой стенопопности данные виды имеют наибольшее индикаторное значение. Остепненные солонцеватые луга (1-й тип) индицируются гемигалофитами *Limonium gmelinii*, *Seseli strictum* и др., которые выносят умеренное засоление почв. Многолетние лугово-степные гипоксерофиты, ксеромезофиты и гемиксерофиты *Stipa pennata*, *Veronica spuria* и др. обычны для остепненных лугов (2-й тип) и луговых степей. На суходольных лугах и залежах (3-й тип) характерно присутствие дву- и многолетних гемиксерофитов и ксеромезофитов *Convolvulus arvensis*, *Berteroa incana* и др., которые диагностируют нарушенные местообитания. Многолетние ксеромезофиты и эумезофиты *Pulmonaria mollis*, *Brachypodium pinnatum* и др. объединились в группу, которая индицирует сухие лесные луга (4-й тип). Такие виды предпочитают опушки мелколиственных лесов и поляны. Солончаковатые разнотравно-злаковые луга (5-й тип) индицируются солевосливыми мезоксерофитами, эумезофитами и мезогигрофитами *Sonchus arvensis*, *Jacobaea erucifolia* и др., местообитаниями которых являются слабозасоленные нарушенные или вторичные луга. В сырых лугах (6-й тип) встречаются преимущественно многолетние эумезофиты и мезогигрофиты *Filipendula ulmaria*, *Heracleum sibiricum* и др. Они индицируют влажные местообитания и предпочитают плодородные увлажненные почвы.

Еще 16 видов имеют высокое индикаторное значение, являясь дифференцирующими для двух типов сообществ из шести. Они приурочены к относительно узким отрезкам градиента увлажнения или богатства-засоления

почв. Так, *Artemisia rupestris*, *Plantago salsa* и др. характеризуют засоленные местообитания, встречаясь как в засушливых условиях, так и при переменном увлажнении. Наиболее многочисленная группа с *Phleum phleoides*, *Artemisia glauca* и др. характеризует сухие местообитания, виды данной группы предпочитают умеренно сухие почвы остепненных и суходольных лугов и не способны переносить их засоление.

Оставшиеся 14 видов менее стенофитны. Например, группа из гемиксерофитных и ксеромезофитных растений *Astragalus danicus*, *Centaurea scabiosa* и др. характеризует умеренно сухие местообитания и дифференцирует остепненные и настоящие суходольные луга. Интерес также представляют виды, отсутствие которых в типах сообществ имеет диагностическое значение. Так, многолетние ксеромезофиты и эумезофиты *Vicia cracca*, *Calamagrostis epigeios*, *Ranunculus polyanthemos* являются типичными представителями луговой растительности, но плохо представлены на солонцеватых остепненных лугах.

Заключение

Луговая растительность лесостепной зоны Приобского плато характеризуется высоким флористическим и фитоценотическим разнообразием. Формализованный анализ геоботанических описаний позволяет выделить крупные типы сообществ, соответствующих группам формаций доминантной и союзам флористической классификации растительности. Многие виды растений, обладающие различной степенью стенофитности по отношению к факторам увлажнения и богатства-засоления почв, имеют индикационное значение для различных отрезков этих градиентов. В силу этого они могут служить основой для выделения или корректировки диагностических групп видов синтаксонов различного ранга в системе флористической классификации. Дифференцирующие виды важны и в качестве детерминантов в системе доминантной классификации. Использование растений, имеющих индикационное значение, подтвержденное формализованным анализом, позволяет установить соотношение между типами сообществ, выделенных в рамках различных систем классификации, а также оценить фитоценотическое разнообразие луговой растительности с единых экологических позиций.

Список источников

1. Огуреева Г.Н. Микляева И.М., Федосов В.Э., Мучник Е.Э., Урбанавичюс Г.П., Хляп Л.А., Кузиков И.В., Липка О.Н. Тоболо-Приобский лесостепной биом // Биоразнообразие биомов России. Равнинные биомы / под ред. Г.Н. Огуреевой. М.: ФГБУ «ИГКЭ», 2020. С. 438–449.
2. Silantyeva M.M., Elesova N.V., Hensen I., Terekhina T.A., Grebennikova A.Y., Ovcharova N.V. Influence of Agricultural Reclamation on Vegetation Cover and Biodiversity in the Forests and Steppes of Kulunda // KULUNDA: Climate Smart Agriculture. Innovations in Landscape Research / eds by M. Frühauf, G. Guggenberger, T. Meinel, I. Theesfeld, S. Lentz. Springer, Cham, 2020. PP. 143–154. doi: 10.1007/978-3-030-15927-6_10

3. Тищенко М.П., Королук А.Ю. Особенности лугов подтаежной подзоны Западно-Сибирской равнины в связи с их предыдущим хозяйственным использованием // Сибирский экологический журнал. 2015. Т. 22, № 3. С. 345–354.
4. Крылов П.Н. Степи западной части Томской губернии. Ботанико-географический обзор // Труды почвенно-ботанических экспедиций по исследованию колонизационных районов Азиатской России. Ч. 2: Ботанические исследования / под ред. А.Ф. Флёрова. СПб., 1916. Вып. 1. С. 1–139.
5. Ревердатто В.В. Растительность Сибири // Естественно-исторические условия сельскохозяйственного производства Сибири. Новосибирск, 1931. Ч. 3. 176 с.
6. Куминова А.В. Основные закономерности распределения растительного покрова в юго-восточной части Западно-Сибирской низменности // Растительность степной и лесостепной зон Западной Сибири / отв. ред. А.В. Куминова. Новосибирск : Изд-во СО АН СССР, 1963. Вып. 6. С. 7–34.
7. Куминова А.В., Митрофанова М.П. Суходольные луга Приобья // Растительность степной и лесостепной зон Западной Сибири / отв. ред. А.В. Куминова. Новосибирск : Изд-во СО АН СССР, 1963. Вып. 6. С. 285–305.
8. Логутенко Н.В. Низинные луга и травяные болота лесостепной и степной зон Алтайского края и Новосибирской области // Растительность степной и лесостепной зон Западной Сибири / отв. ред. А.В. Куминова. Новосибирск : Изд-во СО АН СССР, 1963. Вып. 6. С. 306–333.
9. Королук А.Ю. Синтаксономия растительности юга Западной Сибири. Гигрофильная и галофильная растительность. Новосибирск, 1993. 33 с. (Деп. в ВИНТИ 11.06.93, N 1643-B93).
10. Королук А.Ю. Сообщества класса *Festuco-Brometea* на территории Западно-Сибирской равнины // Растительность России. 2014. № 25. С. 45–70.
11. Лащинский Н.Н., Королук А.Ю., Тищенко М.П., Лащинская Н.В. Синтаксономия и пространственная структура растительности Бурлинского ленточного бора // Растительный мир Азиатской России: Вестник Центрального сибирского ботанического сада СО РАН. 2018. № 1 (29). С. 57–81.
12. Тищенко М.П., Королук А.Ю. Синтаксономия луговой растительности Кулундинской и Касмалинской боровых лент (Алтайский край) // Растительность России. 2018. № 34. С. 101–119.
13. Тищенко М.П., Королук А.Ю. Синтаксономия остепненных лугов Барнаульской боровой ленты (Алтайский край) // Растительный мир Азиатской России: Вестник Центрального сибирского ботанического сада СО РАН. 2019. № 4 (36). С. 18–34.
14. Королук А.Ю., Лысенко Т.М., Голованов Я.М., Синельникова Н.В., Полякова М.А., Чупина И.С., Ямалов С.М. Синтаксономические заметки. 1 // Растительный мир Азиатской России. (Вестник Центрального сибирского ботанического сада СО РАН). 2022. № 15(2). С. 152–165.
15. Лысенко Т.М., Королук А.Ю., Аверинова Е.А., Соколова Т.А., Чупина И.С. Синтаксономические заметки. 2 // Растительный мир Азиатской России: Вестник Центрального сибирского ботанического сада СО РАН. 2022. № 15(4). С. 308–322.
16. Зверев А.А. Информационные технологии в исследованиях растительного покрова : учеб. пособие. Томск : ТМЛ-Пресс, 2007. 304 с.
17. Roleček J., Tichý L., Zelený D., Chytrý M. Modified TWINSpan classification in which the hierarchy respects cluster heterogeneity // Journal of Vegetation Science. 2009. Vol. 20, № 4. PP. 596–602. doi: 10.1111/j.1654-1103.2009.01062.x
18. Hill M.O. TWINSpan – a FORTRAN program for arranging multivariate data in an ordered two-way table by classification of the individuals and the attributes. Ithaca, NY., 1979. 48 p.
19. Королук А.Ю. Экологические оптимумы растений юга Сибири // Ботанические исследования Сибири и Казахстана. 2006. Вып. 12. С. 3–38.
20. Прокопьев Е.П. Экология растительных сообществ (фитоценология) : учебник. Томск : Том. гос. ун-т, 2003. 456 с.

21. Lashchinskiy N., Korolyuk A., Makunina N., Anenkhonov O., Liu H. Longitudinal changes in species composition of forests and grasslands across the North Asian forest steppe zone // *Folia Geobotanica*. 2017. Vol. 52, № 2. PP. 175–197. doi: 10.1007/s12224-016-9
22. Занин Г.В. Геоморфология Алтайского края (без Горно-Алтайской АО) // Природное районирование Алтайского края / отв. ред. А.П. Розанов, Н.И. Базилевич. М. : Изд-во АН СССР, 1958. Т. 1. С. 62–98.
23. Скрипко В.В. Оценка эколого-геоморфологического состояния Приобского плато на основе бассейнового анализа. Барнаул : Изд-во АлтГУ, 2015. 142 с.
24. Лашинский Н.Н., Лашинская Н.В. Травяные мелколиственные леса овражно-балочных систем Приобского плато (Западная Сибирь) // *Растительность России*. 2012. № 21. С. 78–95.
25. Павлова Г.Г. Сосновые леса в лесостепной и степной зонах Приобья // *Растительность степной и лесостепной зон Западной Сибири* / отв. ред. А.В. Кумина. Новосибирск : Изд-во СО АН СССР, 1963. Вып. 6. С. 131–162.
26. Lashchinsky N., Korolyuk A., Wesche K. Vegetation Patterns and Ecological Gradients: From Forest to Dry Steppes // *KULUNDA: Climate Smart Agriculture. Innovations in Landscape Research* / eds by M. Frühauf, G. Guggenberger, T. Meinel, I. Theesfeld, S. Lentz. Springer, Cham, 2020. PP. 33–48. doi: 10.1007/978-3-030-15927-6_4
27. Кумина А.В., Вагина Т.В., Лапшина Е.И. Геоботаническое районирование юго-востока Западно-Сибирской низменности // *Растительность степной и лесостепной зон Западной Сибири* / отв. ред. А.В. Кумина. Новосибирск : Изд-во СО АН СССР, 1963. Вып. 6. С. 35–62.
28. Биомы России: Масштаб 1:7 500 000 / Г.Н. Огуреева, Н.Б. Леонова, Е.В. Булдакова [и др.]. М. : Всемирный фонд природы, 2018. 1 с.
29. Вагина Т.А. Засоленные луга Барабы и Кулунды и их генезис // *Растительность степной и лесостепной зон Западной Сибири* / отв. ред. А.В. Кумина. Новосибирск : Изд-во СО АН СССР, 1963. Вып. 6. С. 163–182.
30. Методические указания по экологической оценке кормовых угодий лесостепной и степной зон Сибири по растительному покрову / И.А. Цаценкин, С.И. Дмитриева, Н.В. Беляева, И.В. Савченко. М. : ВНИИ кормов им. В.Р. Вильямса, 1974. 246 с.

References

1. Ogureeva GN, Miklyaeva IM, Fedosov VE, Muchnik EE, Urbanavichyus GP, Khlyap LA, Kuzikov IV, Lipka ON. Tobolo-Priobskiy lesostepnoy biom [Tobolo-Priobsky forest-steppe biome]. In: *Bioraznoobrazie biomov Rossii. Ravninnye biomy* [Biodiversity of biomes. Plain biome]. Ogureeva GN, editor. Moscow: FGBU «IGKE» Publ.; 2020. pp. 438–449. In Russian
2. Silantyeva MM, Elesova NV, Hensen I, Terekhina TA, Grebennikova AY, Ovcharova NV. Influence of Agricultural Reclamation on Vegetation Cover and Biodiversity in the Forests and Steppes of Kulunda. In: *KULUNDA: Climate Smart Agriculture. Innovations in Landscape Research*. Frühauf M, Guggenberger G, Meinel T, Theesfeld I, Lentz S, editors. Springer, Cham; 2020. pp. 143–154. doi: 10.1007/978-3-030-15927-6_10
3. Tishchenko MP, Korolyuk AY. Peculiarities of Meadows in the Subtaiga Subzone of the West Siberian Plain in Connection with their Previous Agricultural Use. *Sibirskiy ekologicheskiy zhurnal – Contemporary Problems of Ecology*. 2015; 22(3):345–354. In Russian
4. Krylov PN. Stepi zapadnoy chasti Tomskoy gubernii. Botaniko-geograficheskiy obzor [Steppes of the western part of Tomsk province. Botanical and geographical overview]. In: *Trudy pochvenno-botanicheskikh ehkspeditsij po issledovaniyu kolonizatsionnykh rajonov Aziatskoj Rossii. Part. 2 Botanicheskie issledovaniya* [Proceedings of soil-botanical expeditions to study colonization regions of Asian Russia. Part 2: Botanical studies]. Iss. 1. Flerov AF, editor. Saint-Petersburg; 1916. pp. 1–139. In Russian

5. Reverdatto VV. Rastitel'nost' Sibiri [Vegetation of Siberia]. In: *Estestvenno-istoricheskie usloviya sel'sko-khozyaystvennogo proizvodstva Sibiri* [Natural-historical conditions of agricultural economy in Siberia]. Part. 3. Novosibirsk; 1931. 176 p.
6. Kuminova AV. Osnovnye zakonomernosti raspredeleniya rastitel'nogo pokrova v yugovostochnoy chasti Zapadno-Sibirskoy nizmennosti [The main patterns of vegetation cover distribution in south-eastern part of the West Siberian plain]. In: *Rastitel'nost' stepnoi i lesostepnoi zon Zapadnoi Sibiri* [Vegetation of the steppe and wood steppe zones of Western Siberia]. Kuminova AV, editor. Novosibirsk: Publishing House of the Siberian branch of the USSR Academy of Sciences; 1963. pp. 7-34. In Russian
7. Kuminova AV, Mitrofanova MP. Sukhodol'nye luga Priob'ya [Dry meadows of the Ob region]. In: *Rastitel'nost' stepnoi i lesostepnoi zon Zapadnoi Sibiri* [Vegetation of the steppe and wood steppe zones of Western Siberia]. Kuminova AV, editor. Novosibirsk: Publishing House of the Siberian branch of the USSR Academy of Sciences; 1963. pp. 285-305. In Russian
8. Logutenko NV. Nizinnye luga i travyanye bolota lesostepnoy i stepnoy zon Altayskogo kraia i Novosibirskoy oblasti [Lowland meadows and herb mires of forest-steppe and steppe zones of Altai krai and Novosibirsk oblast] In: *Rastitel'nost' stepnoi i lesostepnoi zon Zapadnoi Sibiri* [Vegetation of the steppe and wood steppe zones of Western Siberia]. Kuminova AV, editor. Novosibirsk: Publishing House of the Siberian branch of the USSR Academy of Sciences; 1963. pp. 306-333. In Russian
9. Korolyuk AYu. Sintaksonomiya rastitel'nosti yuga Zapadnoy Sibiri. Gigrofil'naya i galofil'naya rastitel'nost' [Syntaxonomy of vegetation of south West Siberia. Hygrophilous and halophilous vegetation]. Novosibirsk; 1993. Deposited in VINITI 11.06.93. No. 1643-B93. In Russian
10. Korolyuk AYu. Plant communities of the Class *Festuco-Brometea* in the West Siberian Plane. *Vegetation of Russia*. 2014;25:45-70. In Russian
11. Lashchinsky NN, Korolyuk AYu, Tishchenko MP, Lashchinskaya NV. Syntaxonomy and Spatial Structure of the Burla Ribbon Pine Forest. *Rastitel'nyy Mir Aziatskoj Rossii – Flora and Vegetation of Asian Russia*. 2018;1(29):57-81. In Russian
12. Tishchenko MP, Korolyuk AYu. The syntaxonomy of the meadow vegetation of Kulunda and Kasmala strip pine forests (Altai Territory). *Vegetation of Russia*. 2018;34:101-119. In Russian
13. Tishchenko MP, Korolyuk AYu. The syntaxonomy of the xeric meadows of Barnaul pine forest strip (Altai Territory). *Rastitel'nyy Mir Aziatskoj Rossii – Flora and Vegetation of Asian Russia*. 2019;4(36):18-34. In Russian
14. Korolyuk AYu, Lysenko TM, Golovanov YaM, Sinelnikova NV, Polyakova MA, Chupina IS, Yamalov SM. Syntaxonomical notes. 1. *Rastitel'nyy Mir Aziatskoj Rossii – Flora and Vegetation of Asian Russia*. 2022;15(2):152-165. In Russian
15. Lysenko TM, Korolyuk AYu, Averinova EA, Sokolova TA, Chupina IS. Syntaxonomical notes. 2. *Rastitel'nyy Mir Aziatskoj Rossii – Flora and Vegetation of Asian Russia*. 2022;15(4):308-322. In Russian
16. Zverev AA. Informatsionnye tekhnologii v issledovaniyakh rastitel'nogo pokrova: Uchebnoe posobie [Information technologies in studies of vegetation: Text-book]. Tomsk: TML-Press Publ.; 2007. 304 p. In Russian
17. Roleček J, Tichý L, Zelený D, Chytrý M. Modified TWINSpan classification in which the hierarchy respects cluster heterogeneity. *Journal of Vegetation Science*. 2009;20(4):596-602. doi: 10.1111/j.1654-1103.2009.01062.x
18. Hill MO. TWINSpan – a FORTRAN program for arranging multivariate data in an ordered two-way table by classification of the individuals and the attributes. Ithaca, NY., 1979. 48 p.
19. Korolyuk AY. Ekologicheskiye optimumy rasteniy yuga Sibiri [Ecological optimum of south Siberian plants]. In: *Botanicheskiye issledovaniya Sibiri i Kazakhstana* [Botanical Investigations of Siberia and Kazakhstan]. Vol. 12. Barnaul; Kemerovo: Irbis Publ.; 2006. pp. 3-38. In Russian

20. Prokop'ev EP. Ekologiya rastitel'nykh soobshchestv (fitotsenologiya): uchebnik [Ecology of plant communities (phytocenology): Text-book]. Tomsk: Tomsk State University Publ.; 2003. 456 p. In Russian
21. Lashchinskiy N, Korolyuk A, Makunina N, Anenkhonov O, Liu H. Longitudinal changes in species composition of forests and grasslands across the North Asian forest steppe zone. *Folia Geobotanica*. 2017;52(2). pp. 175-197. doi: 10.1007/s12224-016-9
22. Zanin GV. Geomorfologiya Altayskogo kraya (bez Gorno-Altayskoy AO) [Geomorphology of Altai Region (without Gorno-Altai Autonomous Region)]. In: *Prirodnoe rayonirovanie Altayskogo kraya [Natural zoning of Altai Region]*. Vol. 1. Rozanov AP, Bazilevich NI, editors. Moscow: AS USSR Publ.; 1958. pp. 62-98. In Russian
23. Skripko VV. Otsenka ekologo-geomorfologicheskogo sostoyaniya Priobskogo plato na osnove basseynovogo analiza [Assessment of the ecological and geomorphological state of the Priobskoye plateau based on basin analysis]. Barnaul: Altai State University Publ.; 2015. 142 p. In Russian
24. Lashchinsky NN, Lashchinskaya NV. Small-leaved herbaceous forests in galley and ravine systems of Priobskoe plateau (West Siberia). *Vegetation of Russia*. 2012;21:78-95. In Russian
25. Pavlova GG. Sosnovye lesa v lesostepnoy i stepnoy zonakh Priob'ya [The pine forests at forest-steppe and steppe zones of Priobye]. In: *Rastitel'nost' stepnoi i lesostepnoi zon Zapadnoi Sibiri [Vegetation of the steppe and wood steppe zones of Western Siberia]*. Kuminova AV, editor. Novosibirsk: Publishing House of the Siberian branch of the USSR Academy of Sciences; 1963. pp. 131-162. In Russian
26. Lashchinsky N, Korolyuk A, Wesche K. Vegetation Patterns and Ecological Gradients: From Forest to Dry Steppes. In: *KULUNDA: Climate Smart Agriculture. Innovations in Landscape Research*. Frühauf M, Guggenberger G, Meinel T, Theesfeld I, Lentz S, editors. Springer, Cham, 2020. pp. 33-48. doi: 10.1007/978-3-030-15927-6_4
27. Kuminova AV, Vagina TV, Lapshina EI. Geobotanicheskoe rayonirovanie yugo-vostoka Zapadno-Sibirskoy nizmennosti [The geobotanical zoning of the south-east part of West Siberian plain]. In: *Rastitel'nost' stepnoi i lesostepnoi zon Zapadnoi Sibiri [Vegetation of the steppe and wood steppe zones of Western Siberia]*. Kuminova AV, editor. Novosibirsk: Publishing House of the Siberian branch of the USSR Academy of Sciences; 1963. pp. 35-62. In Russian
28. Biomes of Russia: Map scale 1:7 500 000. Ogureeva GN, Leonova NB, Buldakova EV [et al.]. Moscow: WWF Russia Publ., 2018. 1 p. In Russian
29. Vagina TA. Zaslennyye luga Baraby i Kulundy i ikh genezis [Saline meadows of Baraba and Kulunda]. In: *Rastitel'nost' stepnoi i lesostepnoi zon Zapadnoi Sibiri [Vegetation of the steppe and wood steppe zones of Western Siberia]*. Kuminova AV, editor. Novosibirsk: Publishing House of the Siberian branch of the USSR Academy of Sciences; 1963. pp. 163-182. In Russian
30. Metodicheskiye ukazaniya po ekologicheskoy otsenke kormovykh ugodiy lesostepnoy i stepnoy zon Sibiri po rastitel'nomu pokrovu [Guidelines for the environmental assessment of forage lands in the forest-steppe and steppe zones of Siberia by vegetation]. Moscow: VNII kormov im. VR Vil'yamsa Publ.; 1974. 246 p. In Russian

Информация об авторах:

Чупина Ирина Сергеевна – м.н.с. лаборатории экологии и геоботаники, Центральный сибирский ботанический сад СО РАН (Новосибирск, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-6475-056X>

E-mail: irachupina@mail.ru

Королюк Андрей Юрьевич – д-р биол. наук, г.н.с. лаборатории экологии и геоботаники, Центральный сибирский ботанический сад СО РАН (Новосибирск, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-4646-4698>

E-mail: akorolyuk@rambler.ru

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Information about the authors:

Irina S. Chupina – Junior Researcher, Laboratory of Ecology and Geobotany, Central Siberian Botanical Garden, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences (Novosibirsk, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-6475-056X>

E-mail: irachupina@mail.ru

Andrey Yu. Korolyuk – Dr. Sci. (Biol.), Chief Researcher, Laboratory of Ecology and Geobotany, Central Siberian Botanical Garden, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences (Novosibirsk, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-4646-4698>

E-mail: akorolyuk@rambler.ru

The Authors declare no conflict of interest.

*Статья поступила в редакцию 07.07.2022;
одобрена после рецензирования 17.05.2023; принята к публикации 11.12.2023.*

*The article was submitted 07.07.2022;
approved after reviewing 17.05.2023; accepted for publication 11.12.2023.*

ЗООЛОГИЯ

Научная статья

УДК 595.773.4; 632.772; 57.08

doi: 10.17223/19988591/63/7

Видовой состав, морфологические и эколого-биологические особенности минирующих мух (Diptera: Agromyzidae) в Нагорном Карабахе

**Нонна Мушеговна Григорян¹, Варужан Степанович Оганисян²,
Карине Валерьевна Балаян³, Асмик Григорьевна Галстян⁴**

^{1, 3, 4} *Арцахский государственный университет, Степанакерт,
Нагорно-Карабахская Республика*

² *Армянский государственный педагогический университет имени Хачатура Абовяна,
Ереван, Республика Армения*

¹ <https://orcid.org/0000-0001-8079-8574>, nonna.grigoryan.88@mail.ru

² <https://orcid.org/0000-0002-1029-8379>, varugh_zool52@mail.ru

³ balayan-karine@mail.ru

⁴ <https://orcid.org/0000-0001-6244-0886>, ghg77@mail.ru

Аннотация. В природно-климатических условиях Нагорного Карабаха произрастает множество видов съедобных, лекарственных и декоративных растений и выращивается целый спектр овощебахчевых культур. Ввиду того что овощеводство здесь – одна из важнейших отраслей сельского хозяйства, приоритетным является исследование сельскохозяйственных вредителей, наиболее значимы из них – минирующие мухи (Diptera: Agromyzidae). Исследования, проведенные в Нагорном Карабахе в период 2018–2020 гг., позволили выявить 16 видов агромизид, принадлежащих к 6 родам. Они были отмечены на овощебахчевых, дикорастущих лекарственных и декоративных растениях из 45 видов и 14 родов в разных районах Нагорного Карабаха. В работе представлен обзор видового состава минирующих мух, изучены морфобиологические особенности имаго, стадий развития куколки и личинки, анализ морфометрии, исследованы морфологические характеристики мин, уточнены растения-хозяева, а также оценена интенсивность и экстенсивность их повреждения агромизидами в изученном регионе Закавказья.

Ключевые слова: агромизиды, личинки, куколки, листовые мины, генитальный аппарат, повреждение, Закавказье

Для цитирования: Григорян Н.М., Оганисян В.С., Балаян К.В., Галстян А.Г. Видовой состав, морфологические и эколого-биологические особенности минирующих мух (Diptera: Agromyzidae) в Нагорном Карабахе // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2023. № 63. С. 109–131. doi: 10.17223/19988591/63/7

Species composition, morphological and eco-biological features of mining flies (Diptera: Agromyzidae) in Nagorno Karabakh Republic

Nonna M. Grigoryan¹, Varuzhan S. Hovhannisyan²,
Karine V. Balayan³, Hasmik G. Galstyan⁴

^{1, 3, 4} Artsakh State University, Stepanakert, Nagorno-Karabakh Republic

²Armenian State Pedagogical University after Khachatur Abovyan,
Yerevan, Republic of Armenia

¹ <https://orcid.org/0000-0001-8079-8574>, nonna.grigoryan.88@mail.ru

² <https://orcid.org/0000-0002-1029-8379>, varugh_zool52@mail.ru

³ balayan-karine@mail.ru

⁴ <https://orcid.org/0000-0001-6244-0886>, ghg77@mail.ru

Summary. Mining flies of the family Agromyzidae have been less studied in the South Caucasus, and such studies are being conducted for the first time in the fauna of Armenia and Nagorno-Karabakh, which determines the actuality of this study. The main purpose of the work is to study and present the species composition, morphological, ecological, biological features and morphometric data of mining flies common in Nagorno-Karabakh, as well as the intensity and extensiveness of plant infection. The study of the species composition and features of the development of weed pests will allow their use in biological methods of weed control.

The study has been conducted by the authors from April 2018 to September 2020 in 6 research stations in various regions of Nagorno-Karabakh (c. Stepanakert, 39°49'N 46°45'E, c. Shushi, 39°45'N 46°45'E, vill. Ivanyan/Askeran, 39°54'N 46°47'E, vill. Nngi/Martuni, 39°47'N 46°53'E, vill. Vank/Martakert, 40°03'N 46°32'E, vill. Tyak/Hadrut 39°30'N 47°01'E).

The material of the study has been plants' leaves with mines, larvae, pupae developing in them and imago of mining flies of the family Agromyzidae (Diptera) which were reared from larvae. The collection and statistical processing of the material were carried out by methods generally accepted for the family Agromyzidae. In addition to morphological features, the male genitalia, in particular, the distifallus was also studied for accurate identification of the species. During the whole study, 722 individuals (312 ♂ and 410 ♀) were reared and identified.

In this research we discovered 16 species of mining flies, which belong to the genera *Agromyza*, *Ophiomyia*, *Amauomyza*, *Caycomyza*, *Liriomyza*, *Phytomyza*. 45 species of host plants were identified, of which 15 belong to wild medicinal plants, 13 - cultivated plants, 5 - ornamental plants, 12 - weeds. Studies of the development of mining flies' larvae and pupae of various species in laboratory conditions revealed that at temperatures above +25°C, the period of pupal development decreases, and at temperatures below +25°C, it increases, but for each species there is an optimal temperature, beyond which the duration of development of larvae and pupae either increases or ceases. The number of host plants, as well as the data of intensity and extensiveness of infected plants indicates that the most common polyphagous species are *L. sativae*, *L. bryoniae* and *Ph. horticola*. According to our data, mining flies affect the following groups of plants: cultivated plants, wild medicinal, ornamental plants and weeds. On average, the intensity of various cultivated plants in the species *L. sativae* varies between 47-53%, the extensiveness is 58-61%, and the intensity of wild medicinal plants is 42-47%, the extensiveness is 40-42%. In the *L. bryoniae* species, the intensity

of cultivated plants is 27-32%, the extensiveness is 49-51%, and the intensity and extensiveness of ornamental plants are 20% and 40%, respectively. All 4 plant groups were infected with *Ph. horticola*. On average, the intensity of cultivated plants is 37-39%, the extensiveness is 53-55%, the intensity of wild medicinal plants is 78-80%, and the extensiveness is 79%. The intensity of ornamental plants varies in the range of 55-60%, the extensiveness is 70%; the intensity of weeds is 61-64%, the extensiveness is 67-69%. The most interesting in terms of plant infection are the species of mining flies belonging to the pests of weeds - *A. parca*, *O. cunctata*, *Am. leonuri*, *C. humeralis*, *L. endiviae*, *L. congesta*, *L. graminivora* and *Ph. horticola*. They can be used as biological weed control measures. The most reliable morphological features used in the species diagnosis of miners include the structural features of the male genitalia, in particular the external structure of the aedeagus. The microscopic examination has confirmed the presence of specific features of the genitalia for each species (See Fig. 2). The study of morphometric measurements of mining flies showed the presence of sexual dimorphism, consisting in the prevalence of morphometric data in females, the least expressed in the species *L. brassicae*. The latter is also the most variable species (See Table 2).

The article can serve as a scientific basis for further study of mining flies in the region, as well as for the development of practical measures in agriculture.

The article contains 2 Figure, 2 Table, 27 References.

Keywords: Agromyzidae, larvae, pupae, leaf mines, genitalia, damage, Transcaucasus

For citation: Grigoryan NM, Hovhannisyan VS, Balayan KV, Galstyan HG. Species composition, morphological and eco-biological features of mining flies (Diptera: Agromyzidae) in Nagorno Karabakh Republic. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya* = *Tomsk State University Journal of Biology*. 2023;63:109-131. doi: 10.17223/19988591/63/7

Введение

Минирующие мухи семейства Agromyzidae являются одними из самых сильных вредителей сельскохозяйственных культур и могут нанести большой экономический ущерб как диким, так и культурным растениям [1]. Большинство из них являются монофагами или олигофагами. В роли растений-хозяев посевные растения представлены более чем 150 видами. Мало изучены минирующие мухи как вредители травянистых или зерновых культур [2]. Вредителями травянистых растений являются минирующие мухи рода *Ophiomyia*, *Amauromyza* и *Calycomyza*. Род *Ophiomyia* включает более 160 видов [3], род *Amauromyza* – 29 [4], а род *Calycomyza* – 8 видов [5]. Минирующие мухи рода *Ophiomyia* поражают в основном растения семейства сложноцветных (Asteraceae) [4, 6, 7]. Личинки представителей рода *Amauromyza* поражают листовые пластины, образуя пятновидные мины, или стебли растений [8]. Представители рода *Calycomyza* широко распространены в Неарктических и Неотропических регионах. Из распространенных в Неарктике видов только *C. humeralis* и *C. solidaginis* встречаются также в Европе. Вредители зерновых культур (*Agromyza*, *Liriomyza*, *Pseudonapomyza*, *Phytomyza* и *Cerodontha*) распространены во всем мире [2]. Род *Agromyza* включает более 150 видов [9], обитающих в умеренном климате Северного полушария, 99 из которых встречаются по всей Палеарктике [4], 72 вида – в Юго-Западной Европе, 34 вида – в Испании [5].

Всеядными считаются представители трех родов семейства Agromyzidae: *Cerodontha*, *Liriomyza* и *Phytomyza* [10]. Вид *Liriomyza sativae*, встречающийся в Северной, Центральной и Южной Америке, широко распространен в Азии, Африке и на островах Тихого океана, но не встречается в Европе и Австралии [11, 12]. Вид *L. bryoniae* – преимущественно палеарктический, обитающий в Европе, Азии и Северной Африке [12, 13]. Представители рода *Phytomyza* в основном заражают молодые листья с тонким эпидермисом [14, 15]. Личинки вида *Ph. horticola* чаще минируют растения семейства крестоцветных (Brassicaceae), бобовых (Fabaceae) и сложноцветных (Asteraceae) [16, 17].

Представители семейства Agromyzidae на Южном Кавказе мало изучены, а в фауне Армении и Нагорного Карабаха подобная научная работа проводится впервые, что обуславливает актуальность данного исследования. Основной целью работы является представление типового состава, морфологических, экологических, биологических особенностей и морфометрических данных минирующих мух, распространенных в Нагорном Карабахе, а также экстенсивности и интенсивности заражения растений. Изучение видового состава и особенностей развития вредителей сорняков способствует их использованию в биологической борьбе с сорными видами растений.

Материалы и методы

Материалом исследования послужили собранные из разных регионов (г. Степанакерт, 39°49'N 46°45'E, г. Шуши, 39°45'N 46°45'E, с. Иванян/Аскеран, 39°54'N 46°47'E, с. Ннги/Мартуни 39°47'N 46°53'E, с. Ванк/Мартакерт 40°03'N 46°32'E, с. Тяк/Гадрут 39°30'N 47°01'E) (см. рис. 1) Нагорного Карабаха листья растений с минами, развивающимися в них личинками, куколками и выведенными из них имаго минирующих мух семейства Agromyzidae (Diptera). Сбор и статистическая обработка материала осуществлялись общепринятыми для семейства Agromyzidae методами [18–20]. Экстенсивность повреждения устанавливалась путем определения количества поврежденных растений (%) из 100 на данной территории, а интенсивность – путем установления числа поврежденных листьев (%) на одном растении. Изучение внешнего строения минирующих мух, а также их идентификация по строению гениталий самцов проводились с использованием цифрового микроскопа XSZ–0800 на базе лаборатории биологии Арцахского государственного университета. Для просветления тканей отделенное брюшко самца в течение 5 мин кипятилось в 10%-ном растворе едкого натра (NaOH) либо оставлялось на ночь в холодном растворе NaOH (10%). После этого брюшко помещалось в емкость с дистиллированной водой и добавлялась капля 5%-ной уксусной кислоты. Затем брюшко переносилось в 70%-ный раствор этилового спирта и с помощью препаровальной иглы отделялось от окружающих мембран, кутикулы и мышц [13]. Для дифференциации вида учитывались растения-хозяева, мины, форма выделений

личинки (точечная или нитевидная), расположение и количество дыхалец личинок и куколок, строение крыла, хетотаксия головы и груди [3, 8, 21, 22]. В ходе всего исследования выявлены и изучены 722 особи (312♂ и 410♀). По всем собранным видам приводятся количественные данные, дата сбора и данные GPS о расположении мест сбора (навигатор GPSmap 62stc). Статистическая обработка материала осуществлялась по общепринятой методике с использованием t-критерия Стюдента, различия считались достоверными при $p < 0,05$.

Результаты исследования и обсуждение

В результате исследований, проведенных в различных стационарах Нагорного Карабаха, обнаружено 16 видов минирующих мух, относящихся к 6 родам семейства Agromyzidae (рис. 1). Изучены особенности формирования и типы мин, длительность развития личинок и куколок, особенности строения половых органов имаго, а также экстенсивность и интенсивность повреждения растений.

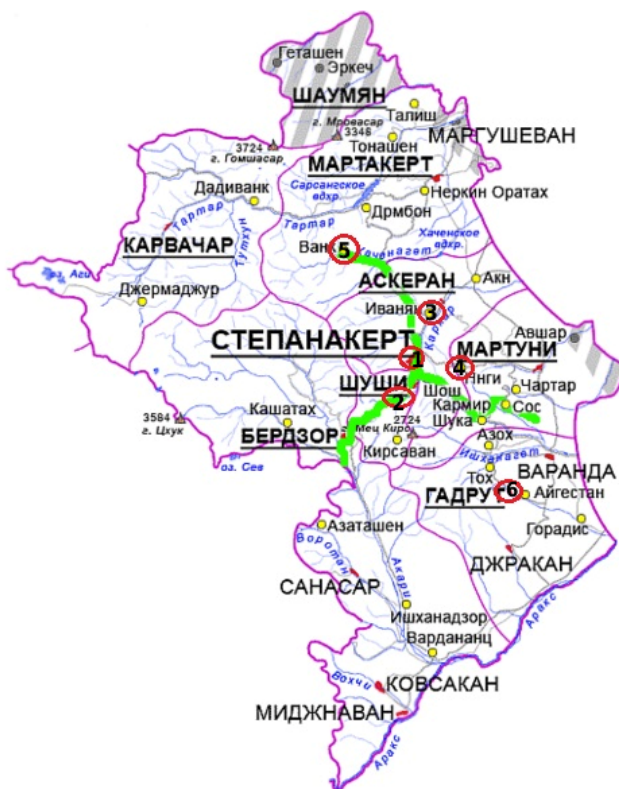


Рис. 1. Стационары Степанакерта (1), Шуши (2), Иваницы (3), Ннги (4), Ванка (5), Гадрута (6) по состоянию на 1 сентября 2020 г.

[Fig. 1. The stationary sections of Stepanakert (1), Shushi (2), Ivanyan (3), Nngi (4), Vank (5), Hadrut (6) as of September 1st, 2020]

Род *Agromyza* Fallen, 1810

Agromyza parca (Spencer, 1986)

Исследованные образцы: 4♂, 6♀, *Alopecurus pratensis* L. (Poaceae), г. Шуши (39°45'32.66"N 46°44'57.43"E), 13–VI–2019; 9♂, 11♀, с. Иванян/Аскеран (39°54'45.99"N 46°47'28.19"E), 15–V–2020; 5♂, 7♀, *Elytrigia repens* (L.) Nevski (Poaceae), с. Нор Марага/Мартакерт (39°47'41.71"N 46°53'10.86"E), 08–V–2020; 7♂, 9♀, с. Ннги/Мартуни (39°47'41.71"N 46°53'10.86"E), 06–VII–2020.

Самки откладывают яйца по краям листьев. Личинки, питаясь мезофиллом листа и постепенно спускаясь вниз, образуют удлинённые пятновидные мины. Внутри одной мины могут находиться 2–3 личинки. Развитие личинок длится 5 дней при температуре 25–26°C. Выделение личинки сначала представляет собой зеленоватую полужидкую массу, которая позже разрастается в твердое, черное скопление. Экстенсивность и интенсивность повреждений растений всех видов, по нашим наблюдениям, приводятся в табл. 1. Окукливание в почве; куколки имеют красновато-коричневый окрас. Развитие куколок длится 10–15 дней ($26 \pm 2^\circ\text{C}$).

Половые органы. Дистифаллус самцов состоит из двух соприкасающихся друг с другом коротких трубок светлого оттенка, семенная помпа большого размера с удлиненной пластинкой (см. рис. 2, 1).

Таблица 1 [Table 1]
Экстенсивность и интенсивность повреждений растений и их растения-хозяева
[Extensiveness and intensity of plants' damage and their host-plants]

Вид миниру- ющих мух	Поврежденность, %		Растения-хозяева	Группа растений	Пищевая специализа- ция
	Экстен- сивность	Интенсив- ность			
<i>A. parca</i>	70	30	<i>Alopecurus pratensis</i>	Сорные растения	Олигофаг
	65	25	<i>Elytrigia repens</i>	Дикорастущие лекарственные растения	
<i>A. varifrons</i>	45–50	35–40	<i>Celtis caucasica</i>	Дикорастущие лекарственные растения	Олигофаг
<i>O. cunctata</i>	65–80	45–55	<i>Lapsana grandiflora</i> <i>Sonchus arvensis</i>	Сорные растения	Олигофаг
<i>Am. leonuri</i>	90	65	<i>Ballota nigra</i>	Сорные растения	Олигофаг
	70	75	<i>Lamium album</i>	Дикорастущие лекарственные растения	
<i>Am. flavifrons</i>	50	40–50	<i>Saponaria officinalis</i>	Дикорастущие лекарственные растения	Олигофаг
<i>C. humeralis</i>	60	30	<i>Ageratum houstonianum</i>	Декоративные культурные рас- тения	Олигофаг

Вид миниру- ющих мух	Поврежденность, %		Растения-хозяева	Группа растений	Пищевая специализа- ция
	Экстен- сивность	Интенсив- ность			
	50	40	<i>Erigeron canadensis</i>	Сорные растения	
<i>C. cynoglossi</i>	40–45	30–35	<i>Rubia tinctorum</i>	Дикорастущие лекарственные растения	Олигофаг
<i>L. endiviae</i>	50–60	35–40	<i>Lactuca sativa</i>	Овощные культурные растения	Олигофаг
	60–65	20–30	<i>Lactuca chaixii</i>	Сорные растения	
<i>L. congesta</i>	30	30	<i>Phaseolus vulgaris</i>	Овощные культурные растения	Олигофаг
	65–70	45	<i>Trifolium repens</i>	Дикорастущие лекарственные растения	
	55–60	40	<i>Medicago lupulina</i>	Сорные растения	
<i>L. graminivora</i>	45–50	35–40	<i>Alopecurus pratensis</i>	Сорные растения	Олигофаг
<i>L. sativae</i>	58–61	47–53	<i>Abelmoschus esculentus</i> <i>Beta vulgaris</i> <i>Cucurbita pepo</i> <i>Cucumis sativus</i> <i>Solanum lycopersicum</i> <i>Solanum melongena</i> <i>Phaseolus vulgaris</i>	Овощные культурные растения	Полифаг
	40–42	42–47	<i>Ecballium elaterium</i> <i>Solanum nigrum</i> <i>Xanthium strumarium</i>	Дикорастущие лекарственные растения	
<i>L. bryoniae</i>	49–51	27–32	<i>Beta vulgaris</i> <i>Brassica oleracea</i> <i>Capsicum annuum</i> <i>Cucumis sativus</i> <i>Solanum lycopersicum</i> <i>Solanum melongena</i>	Овощные культурные растения	Полифаг
	40	20	<i>Zinnia elegans</i>	Декоративные культурные растения	
<i>L. brassicae</i>	35	30–40	<i>Cucurbita pepo</i> <i>Phaseolus vulgaris</i>	Овощные культурные растения	Полифаг
	20	20	<i>Xanthium strumarium</i>	Дикорастущие лекарственные растения	

Вид минирующих мух	Поврежденность, %		Растения-хозяева	Группа растений	Пищевая специализация
	Экстенсивность	Интенсивность			
<i>Ph. horticola</i>	53–55	37–39	<i>Allium cepa</i> <i>Brassica oleracea</i> <i>Cucurbita maxima</i> <i>Cucumis sativus</i> <i>Raphanus sativus</i>	Овощные культурные растения	Полифаг
	79	78–80	<i>Cirsium arvense</i> <i>Malva sylvestris</i> <i>Taraxacum officinale</i> <i>Verbena officinalis</i>	Дикорастущие лекарственные растения	
	70	55–60	<i>Alcea rosea</i> <i>Dahlia pinnata</i> <i>Leucanthemum maximum</i> <i>Zinnia elegans</i>	Декоративные культурные растения	
	67–69	61–64	<i>Alliaria petiolata</i> <i>Brassica campestris</i> <i>Erysimum cheiranthoides</i> <i>Galinsoga parviflora</i> <i>Lactuca chaixii</i> <i>Sisymbrium loeselii</i> <i>Sonchus arvensis</i>	Сорные растения	
<i>Ph. plantaginis</i>	70–75	40–50	<i>Plantago major</i>	Дикорастущие лекарственные растения	Монофаг
<i>Ph. lappae</i>	95	50	<i>Arctium lappa</i>	Дикорастущие лекарственные растения	Монофаг

Agromyza varifrons (Coquillett, 1902)

Исследованные образцы: 7♂, 11♀, *Celtis caucasica* Willd. (Cannabaceae), г. Степанакерт (39°49'03.46"N 46°45'22.99"E), 25–V–2019; 6♂, 9♀, с. Схторашен/Мартуни (39°42'19.72"N 46°56'23.81"E), 02–VII–2019.

Личинки повреждают в основном молодые листья деревьев нижнего яруса. На ранних стадиях развития личинки образуют беспорядочные узкие линейные мины, которые по мере развития личинок преобразуются в пятновидные мины. Выделения личинок в виде точек и кучек. Развитие личинок длится 4–5 дней (25–26°C).

Окукливаются в почве, куколки сначала имеют светло-желтый цвет, затем становятся пурпурно-оранжевыми. Развитие куколок длится 10–15 дней.

Половые органы. Мезофаллус взрослых самцов длинный и тонкий, дистифаллус состоит из двух пластин, соединенных внизу, семенная помпа маленькая (рис. 2, 2).



Рис. 2. Дорсовентральная проекция гениталий самцов исследуемых видов:

- 1 – *Agromyza parca*, 2 – *A. varifrons*, 3 – *Liriomyza congesta*, 4 – *Ophiomyia cunctata*,
 5 – *Amauromyza flavifrons*, 6 – *Am. leonuri*, 7 – *Calycomyza humeralis*, 8 – *C. cynoglossi*,
 9 – *Liriomyza sativae*, 10 – *L. bryoniae*, 11 – *L. brassicae*, 12 – *Phytomyza horticola*,
 13 – *Liriomyza endiviae*, 14 – *L. graminivora*, 15 – *Phytomyza plantaginis*, 16 – *Ph. lappae*
 [Fig. 2. Dorsoventral projection of the male genitalia of the studied species: 1 - *Agromyza parca*,
 2 - *A. varifrons*, 3 - *Liriomyza congesta*, 4 - *Ophiomyia cunctata*, 5 - *Amauromyza flavifrons*,
 6 - *Am. leonuri*, 7 - *Calycomyza humeralis*, 8 - *C. cynoglossi*, 9 - *Liriomyza sativae*, 10 - *L. bryoniae*,
 11 - *L. brassicae*, 12 - *Phytomyza horticola*, 13 - *Liriomyza endiviae*, 14 - *L. graminivora*,
 15 - *Phytomyza plantaginis*, 16 - *Ph. lappae*]

Род *Ophiomyia* Braschnikov, 1897*Ophiomyia cunctata* (Hendel, 1920)

Исследованные образцы: 4♂, 5♀, *Sonchus arvensis* L. (Asteraceae), г. Степанакерт (39°49'03.46"N 46°45'22.99"E), 11–VII–2018; 6♂, 4♀, с. Иванян/Аскеран (39°54'45.99"N 46°47'28.19"E), 17–VII–2019; 4♂, 3♀, *Lapsana grandiflora* M. Bieb. (Asteraceae), с. Ннги/Мартуни (39°47'41.71"N 46°53'10.86"E), 26–VI–2019; 5♂, 5♀, с. Схторашен/Мартуни (39°42'19.72"N 46°56'23.81"E), 02–VII–2019.

Мины образуются от краев верхней и/или нижней стороны листовой пластины, имея вид очень узкого прохода, затем, достигнув центральный жилки, личинки проникают в него, и, поедая мезофилл центральной и боковых жилок, на листовой пластине формируют мины с боковыми ветвями. На начальном этапе формирования мины выделения личинки нитевидные [23], позже в виде гранул, расположенных у основания центральной жилки. Развитие личинок при температуре воздуха $25 \pm 1^\circ\text{C}$ длится 5–6 дней.

Окукливание происходит в центральной жилке. В начале развития куколки желтовато-белые, в конце развития – серые. Развитие куколки при $25 \pm 3^\circ\text{C}$ длится 7–13 дней.

Половые органы. Дистифаллус самца сложный и асимметричный, на правой стороне видно удлиненное мешковидное образование. Базифаллус состоит из двух ветвей, соединенных между собой у основания. Сбоку базифаллус V-образной формы, а с дорсальной стороны – G-образный [24]. Семенная помпа большая с широкой пластиной (см. рис. 2, 4).

Род *Amauromyza* Hendel, 1931*Amauromyza leonuri* (Spencer, 1971)

Исследованные образцы: 4♂, 3♀, *Lamium album* L. (Lamiaceae), с. Иванян/Аскеран (39°54'45.99"N 46°47'28.19"E), 07–VII–2018; 2♂, 4♀, с. Бадара/Аскеран (39°55'22.76"N 46°39'50.08"E), 13–VI–2019; 5♂, 9♀, с. Ннги/Мартуни (39°47'41.71"N 46°53'10.86"E), 26–VI–2019; 1♂, 4♀, *Ballota nigra* L. (Lamiaceae), г. Шуши (39°45'32.66"N 46°44'57.43"E), 06–VII–2019; 3♂, 2♀, с. Арав/Аскеран (39°44'36.6"N 46°44'59.15"E), 15–VII–2019.

На ранних стадиях развития личинки образуют длинные и узкие линейные мины на верхней поверхности листа, а после линьки они формируют большие зеленые пятновидные мины. По всей длине линейной мины выделения личинки нитевидные, а в новообразованных пятновидных минах выделения в виде отдельных зеленых кучек. Развитие личинки при температуре воздуха $25 \pm 2^\circ\text{C}$ длится 4–5 дней, после чего личинки выходят из мин и падают на землю, а в лабораторных условиях можно увидеть продукты в виде зеленой массы, которые личинки полностью выводят на поверхность почвы перед окукливанием. Потом личинки углубляются в почву на 1–3 см и окукливаются.

Через 10–15 мин куколки приобретают красновато-коричневый окрас. Развитие куколки при температуре воздуха $25 \pm 1^\circ\text{C}$ длится 10–12 дней.

Половые органы. Дистифаллус самца симметричный, состоит из двух коротких и широких трубок, у основания которых виднеются боковые образования. По размерам семенная помпа больше эдеагуса, имеет широкую пластину и большое чашеобразное основание, которые характерны для данного рода (см. рис. 2, б).

Amauromyza flavifrons (Meigen, 1830)

Исследованные образцы: 1♂, 5♀, *Saponaria officinalis* L. (Asteraceae), г. Степанакерт ($39^\circ49'03.46''\text{N}$ $46^\circ45'22.99''\text{E}$), 23–V–2019; 4♀, с. Ннги/Мартуни ($39^\circ47'41.71''\text{N}$ $46^\circ53'10.86''\text{E}$), 26–VI–2019; 2♂, 6♀, с. Ивандян/Аскеран ($39^\circ54'45.99''\text{N}$ $46^\circ47'28.19''\text{E}$), 14–VI–2020.

Личинки образуют короткие линейные мины, которые впоследствии преобразуются в белые пятновидные мины. Развитие личинки при $24 \pm 1^\circ\text{C}$ длится 6–7 дней. Обычно на одной листовой пластине находится 2–3 мины. Продукты выделений личинок имеют вид рассеянных кучек в мине.

Куколки имеют красновато-коричневый окрас. Окукливание происходит в почве, развитие при температуре воздуха $25 \pm 2^\circ\text{C}$ длится 13–14 дней.

Половые органы. Дистифаллус самца состоит из одной пары склеротизированных черных отростков, верхняя часть которых покрыта шиповидной мембраной. Семенная помпа крупная с небольшим чашеобразным основанием [25] (см. рис. 2, 5).

Род *Calycomyza* Hendel, 1931

Calycomyza humeralis (von Roser, 1840)

Исследованные образцы: 4♂, 6♀, *Erigeron canadensis* L. (= *Conyza canadensis* (L.) Cronquist) (Asteraceae), с. Ванк/Мартакерт ($40^\circ03'01.96''\text{N}$ $46^\circ32'38.52''\text{E}$), 06–VI–2019; 7♂, 10♀, с. Бадара/Аскеран ($39^\circ55'22.76''\text{N}$ $46^\circ39'50.08''\text{E}$), 12–16–VI–2019; 2♂, 3♀, г. Шуши ($39^\circ45'32.66''\text{N}$ $46^\circ44'57.43''\text{E}$), 30–VI–2019; 6♂, 11♀, *Ageratum houstonianum* Mill. (Asteraceae), г. Степанакерт ($39^\circ49'29.78''\text{N}$ $46^\circ45'08.14''\text{E}$) 05–10–VII–2020.

На первой стадии развития личинки от краев листа образуют узкие, короткие линейные мины, которые на более поздних стадиях развития преобразуются в белые, широкие пятновидные мины. В мине насчитывается 1–2 личинки. Их развитие длится 4 дня ($26 \pm 1^\circ\text{C}$). Окукливание происходит в мине с погружением в выделения. До окукливания личинки избавляются от пищеварительных выделений, затем с помощью экскрементов закрепляются на стенке мины. На передних или задних краях куколки сохраняются засохшие склеенные экскременты. Цвет куколки – от темно-коричневого до черного; развитие длится 8–10 дней ($26 \pm 1^\circ\text{C}$).

Половые органы. Дистифаллус состоит из одной пары симметричных округленных отростков. Мезофаллус спереди тонкий, а с вентральной стороны заметен небольшой изгиб. Семенная помпа маленькая (см. рис. 2, 7).

***Calycomyza cynoglossi* (Frick, 1956)**

Исследованные образцы: 9♂, 13♀, *Rubia tinctorum* (L.) (Rubiaceae) с. Ннги/Мартуни (39°47'41.71"N 46°53'10.86"E), 20–25–VI–2019.

Личинки образуют широкие линейные, беспорядочные мины на верхней поверхности листовой пластины. Нитевидные выделения расположены по всей длине мины. Личинки окукливаются за пределами мины, развитие длится 4–5 дней ($26 \pm 1^\circ\text{C}$). Куколки желто-оранжевые, развиваются 10–12 дней ($26\text{--}27^\circ\text{C}$).

Половые органы. Дистифаллус самца состоит из двух частей, которые сзади (с вентральной стороны) частично связаны друг с другом. Семенная помпа крупная с темной широкой дистальной пластиной (см. рис. 2, 8).

Род *Liriomyza* Mik, 1894

***Liriomyza endiviae* (Hering, 1955)**

Исследованные образцы: 9♂, 8♀, *Lactuca chaixii* Vill. (Asteraceae), с. Айгестан/Аскеран (39°52'18.76"N 46°43'43.43"E), 27–29–VII–2018; 13♂, 12♀, *Lactuca sativa* L. (Asteraceae), с. Иванян/Аскеран (39°54'45.99"N 46°47'28.19"E), 07–10–VII–2020.

Личинки на ранней стадии развития образуют линейные мины на верхней поверхности листовой пластины, внутри мины выделение нитевидное и протягивается по всей длине мины. На более поздних стадиях развития линейные мины преобразуются в округленные или слегка вытянутые пятновидные мины, выделения в которых имеют вид кучек. Внутри пятновидных мин могут одновременно развиваться 2–3 личинки. Развитие последних длится 4–5 дней ($25 \pm 1^\circ\text{C}$). На одном листе располагается 1–2 пятновидные мины. Окукливание происходит в почве, развитие куколки длится 8–11 дней ($26 \pm 2^\circ\text{C}$).

Половые органы. Дистифаллус самца небольшой, мезофаллус длинный и тонкий, семенная помпа большая с широкой и темной пластиной (см. рис. 2, 13).

***Liriomyza congesta* (Becker, 1903)**

Исследованные образцы: 6♂, 9♀, *Trifolium repens* L. (Fabaceae) с. Иванян/Аскеран (39°54'45.99"N 46°47'28.19"E), 3–11–VII–2018; 3♂, 5♀, *Phaseolus vulgaris* L. (Fabaceae), с. Иванян/Аскеран (39°54'45.99"N 46°47'28.19"E), 29–VII–2018; 7♂, 8♀, *Medicago lupulina* L. (Fabaceae), с. Ванк/Мартакерт (40°03'01.96"N 46°32'38.52"E), 17–19–VII–2019.

Личинки образуют соприкасающиеся друг с другом линейные мины на верхней поверхности листа. Новые сформированные мины имеют зеленоватый оттенок, затем становятся белыми, выделение в виде кучек размещены по центру мины. Развитие личинок длится 4 дня ($26 \pm 1^\circ\text{C}$). Окукливание в почве. Куколки от желтого до коричневого цвета; развитие длится 8–9 дней ($27 \pm 1^\circ\text{C}$).

Половые органы. По сравнению с мезофаллусом дистифаллус самца большой и широкий, мезофаллус короткий и тонкий, семенная помпа также большая, имеет темную и широкую пластину (рис. 2, 3).

***Liriomyza graminivora* (Hering 1949)**

Исследованные образцы: 7♂, 9♀, *Alopecurus pratensis* L. (Poaceae), с. Иванян/Аскеран (39°54'45.99"N 46°47'28.19"E), 15–17–V–2020; 3♂, 5♀, *Elytorgia repens* (L.) Nevski (Poaceae), с. Нор Марага/Мартакерт (39°47'41.71"N 46°53'10.86"E), 08–V–2020; 4♂, 6♀, с. Ннги/Мартуни (39°47'41.71"N 46°53'10.86"E), 06–VII–2020.

Взрослые особи обычно откладывают яйца на верхушки листьев или по краям. Личинки, поедая мезофил и постепенно спускаясь с верхушки листа, образуют линейные мины. По мере развития личинок узкие линейные мины постепенно расширяются. На одном листе могут быть 2–4 личинки; в минах данного вида случается обнаружить личинок минирующих мух *Agromyza parca*. Выделения личинок нитевидные, часто объединяются, образуя кучку. Развитие личинок длится 4–5 дней ($26 \pm 1^\circ\text{C}$). Окукливание в почве, куколки желто-оранжевые, развиваются 10–12 дней ($27 \pm 1^\circ\text{C}$).

Половые органы. Дистифаллус самца широкий и симметричный, мезофаллус тонкий и короткий. Семенная помпа имеет короткую ножку и широкую пластину (см. рис. 2, 14).

***Liriomyza sativae* (Blanchard, 1938)**

Исследованные образцы: 6♂, 5♀, *Phaseolus vulgaris* L. (Fabaceae), с. Иванян/Аскеран (39°54'45.99"N 46°47'28.19"E), 31–V–2018 – 21–VII–2018; 3♂, 5♀, *Cucumis sativus* L. (Cucurbitaceae), г. Шуши (39°45'48.87"N 46°45'04.89"E), 4–VII–2018; 1♂, *Solanum melongena* L. (Solanaceae), г. Шуши (39°45'48.87"N 46°45'04.89"E), 4–VII–2018; 6♂, 10♀, *Solanum lycopersicum* L. (Solanaceae), с. Иванян/Аскеран (39°54'45.99"N 46°47'28.19"E), 23–VII–2018; 1♀, *Beta vulgaris* L. (Amaranthaceae), с. Иванян/Аскеран (39°54'45.99"N 46°47'28.19"E), 28–VII–2018; 1♂, 3♀ *Ecballium elaterium* (L.) A. Rich. (Cucurbitaceae), г. Степанакерт (39°49'29.78"N 46°45'08.14"E) 29–VIII–2018; 2♀ *Cucurbita pepo* L. (Cucurbitaceae), с. Тяк/Гадрут (39°30'25.96"N 47°01'54.74"E), 8–IX–2018; 5♂, 2♀ *Solanum nigrum* L. (Solanaceae) с. Тяк/Гадрут (39°30'25.96"N 47°01'54.74"E), 15–IX–2018; 2♂, 3♀, *Phaseolus vulgaris* L. (Fabaceae), с. Айгестан/Аскеран (39°52'18.76"N 46°43'43.43"E), 11–VIII–2019; 2♂, 1♀, *Xanthium strumarium* L. (Asteraceae), с. Иванян/Аскеран (39°54'45.99"N 46°47'28.19"E), 6–IX–2019; 1♂, 1♀, *Solanum melongena* L. (Solanaceae), г. Шуши (39°45'48.87"N 46°45'04.89"E), 12–VI–2020; 6♂, 10♀, *Cucumis sativus* L. (Cucurbitaceae), с. Норагюх/Аскеран (39°55'42.09"N 46°46'31.17"E), 7–VII–2020; 11♂, 4♀, *Abelmoschus esculentus* (L.) Moench (Malvaceae), с. Айгестан/Аскеран (39°52'18.76"N 46°43'43.43"E), 2–VIII–2020.

Личинки образуют нерегулярные линейные мины на верхней поверхности листа, которые при наличии личинок приобретают темно-зеленую

окраску. По сторонам мины размещены полужидкие нитевидные выделения. При дальнейшем развитии личинок, по мере увеличения размеров тела, ширина мин увеличивается с 0,25 до 1,5 мм. Количество личинок зависит от площади листа. В конце развития зрелые личинки прогрызают полукруглую щель в эпидермисе, покрывающем мину, через который покидают мины для окукливания в почве. Куколки от светло-желто-оранжевого до золотисто-коричневого цвета. Наши исследования показали, что у большинства видов минирующих мух развитие куколки заканчивается в ранние утренние часы. Будучи всеядным, вид повреждает многие овощные и дикорастущие лекарственные растения, нанося ущерб в основном представителям тыквенных (Cucurbitaceae), бобовых (Fabaceae), пасленовых (Solanaceae), сложноцветных (Asteraceae) [26].

Половые органы. Дистифаллус самца состоит из одного бульбуса, в дорсовентральной проекции видна характерная боковая выпуклость дистифаллуса. Семенная помпа с тонкой ножкой и асимметричной сравнительно узкой пластиной (см. рис. 2, 9).

***Liriomyza bryoniae* (Kaltenbach, 1858)**

Исследованные образцы: 6♂, 6♀, *Cucumis sativus* L. (Cucurbitaceae), с. Айгестан/Аскеран (39°52'18.76"N 46°43'43.43"E), 4–VII–2018; 3♂, 3♀, *Capsicum annuum* L. (Solanaceae), с. Норагюх/Аскеран (39°55'42.09"N 46°46'31.17"E), 14–VII–2018; 5♂, 9♀, *Solanum lycopersicum* L. (Solanaceae), с. Иванян/Аскеран (39°54'45.99"N 46°47'28.19"E), 23–VII–2018; 2♂, 4♀, *Beta vulgaris* L. (Amaranthaceae), с. Иванян/Аскеран (39°54'45.99"N 46°47'28.19"E), 28–VII–2018; 1♂, 3♀, *Zinnia elegans* Jacq. (Asteraceae), с. Норагюх/Аскеран (39°55'42.09"N 46°46'31.17"E), 9–VII–2019; 3♂, 3♀, *Brassica oleracea* L. (Brassicaceae), с. Иванян/Аскеран (39°54'45.99"N 46°47'28.19"E), 29–V–2020; 5♂, 6♀, *Beta vulgaris* L. (Amaranthaceae), с. Иванян/Аскеран (39°54'45.99"N 46°47'28.19"E), 4–VI–2020; 1♂, 2♀, *Solanum melongena* L. (Solanaceae), г. Шуши (39°45'48.87"N 46°45'04.89"E), 12–VI–2020.

Личинки образуют туннельные спиральные мины. В отличие от *L. sativae* мины *L. bryoniae* могут располагаться как на верхней, так и на нижней поверхности листовой пластины. Мины на нижней поверхности листа значительно длиннее, чем на верхней. Выделения имеют прерывисто-линейный вид или форму близко расположенных друг к другу точек. Окукливание в почве. В процессе развития цвет куколки меняется с золотисто-желтого на темно-коричневый. Будучи всеядным, вид повреждает растения, по крайней мере, 16 семейств [16], в особенности является вредителем пасленовых (Solanaceae), тыквенных (Cucurbitaceae) и бобовых (Fabaceae) [27].

Половые органы. Дистифаллус самца состоит из двух бульбусов с закругленными концами. Семенная помпа имеет относительно длинную, тонкую ножку и частично симметричную пластину (см. рис. 2, 10).

***Liriomyza brassicae* (Riley, 1885)**

Исследованные образцы: 6♂, 7♀, *Phaseolus vulgaris* L. (Fabaceae), с. Иванян/Аскеран (39°54'45.99"N 46°47'28.19"E), 31–V–2018 – 21–VII–2018; 3♂,

4♀, *Cucurbita pepo* L. (Cucurbitaceae), с. Тяк/Гадрут (39°30'25.96"N 47°01'54.74"E), 8–IX–2018; 4♂, 3♀, *Xanthium strumarium* L. (Asteraceae), с. Иванян/Аскеран (39°54'45.99"N 46°47'28.19"E), 6–IX–2019.

Личинки образуют беспорядочные, плотно расположенные спиральные мины, что во многих случаях затрудняет определение длины мины. Мины располагаются на верхней или нижней поверхности листа. Окукливание в почве. Куколки светло-коричневые.

Половые органы. В дорсовентральной проекции дистифалус напоминает трубчатую кость с двумя утолщенными краями – головками. Семенная помпа большая, имеет широкую пластину (см. рис. 2, 11).

Род *Phytomyza* Fallen, 1810

Phytomyza horticola (Goureau, 1851)

Исследованные образцы: 2♂, 4♀, *Cirsium arvensis* (L.) Scop. (Asteraceae), г. Степанакерт (39°49'29.78"N 46°45'08.14"E), 8–IV–2018 – 1–V–2018; 14♂, 16♀, *Sonchus arvensis* L. (Asteraceae), г. Степанакерт (39°49'29.78"N 46°45'08.14"E), 23–IV–2018 – 15–VI–2018; 1♂, 2♀, *Dahlia pinnata* Cav. (Asteraceae), с. Иванян/Аскеран (39°54'45.99"N 46°47'28.19"E), 24–31–V–2018; 1♂, 2♀, *Galinsoga parviflora* Cav. (Asteraceae), с. Норагюх/Аскеран (39°55'42.09"N 46°46'31.17"E), 31–V–2018 – 26–VI–2018; 2♀, *Phaseolus vulgaris* L. (Fabaceae), с. Норагюх/Аскеран (39°55'42.09"N 46°46'31.17"E), 31–V–2018; 1♂, 1♀, *Leucanthemum maximum* Ramond (DC.) (Asteraceae), г. Степанакерт (39°49'29.78"N 46°45'08.14"E), 13–VI–2018; 5♂, 2♀, *Malva sylvestris* L. (Malvaceae), г. Аскеран (39°56'31.83"N 46°49'57.97"E), 14–VI–2018; 6♂, 4♀, *Sisymbrium loeselii* L. (Brassicaceae), г. Степанакерт (39°49'29.78"N 46°45'08.14"E), 19–22–VI–2018; 2♂, 2♀, *Cucumis sativus* L. (Cucurbitaceae), с. Норагюх/Аскеран (39°55'42.09"N 46°46'31.17"E), 28–VI–2018; 2♀, *Lactuca chalcidii* Vill. (Asteraceae), с. Айгестан/Аскеран (39°52'18.76"N 46°43'43.43"E), 27–VII–2018; 2♂, 7♀, *Taraxacum officinale* Wigg. (Asteraceae), г. Степанакерт (39°49'29.78"N 46°45'08.14"E), 1–27–V–2019; 3♂, 1♀, *Brassica campestris* L. (Brassicaceae), с. Нор Марага/Мартакерт (40°06'00.56"N 46°52'55.06"E), 9–V–2019; 1♂, 2♀, *Erysimum cheiranthoides* L. (Brassicaceae), с. Нор Марага/Мартакерт (40°06'00.56"N 46°52'55.06"E), 9–V–2019; 2♂, *Alliaria petiolata* (Bieb.) Cavara et Grande (Brassicaceae), г. Шуши (39°45'48.87"N 46°45'04.89"E), 23–V–2019; 2♂, 4♀, *Raphanus sativus* L. (Brassicaceae), г. Шуши (39°45'48.87"N 46°45'04.89"E), 2–VI–2019; 1♂, 1♀, *Cucurbita maxima* L. (Cucurbitaceae), г. Шуши (39°45'48.87"N 46°45'04.89"E), 2–VI–2019; 1♀, *Alcea rosea* L., (Malvaceae), г. Степанакерт (39°49'29.78"N 46°45'08.14"E), 4–VI–2019; 1♂, *Zinnia elegans* Jacq. (Asteraceae), г. Степанакерт (39°49'29.78"N 46°45'08.14"E), 15–VI–2019; 3♂, 4♀, *Verbena officinalis* L. (Verbenaceae), с. Ннги/Мартуни (39°47'41.71"N 46°53'10.86"E), 26–VI–2019; 3♂, 7♀, *Allium cepa* L. (Amaryllidaceae), с. Иванян/Аскеран (39°54'45.99"N 46°47'28.19"E), 8–24–V–2020; 1♀, *Brassica oleracea* L. (Brassicaceae), с. Норагюх/Аскеран (39°55'42.09"N 46°46'31.17"E), 29–V–2020.

Личинки образуют беловатые линейные мины. Выделения в виде маленьких равномерно расположенных точек. Мины начинают формироваться на верхней поверхности листовой пластины, затем личинки переходят на нижнюю поверхность листа и окукливаются в мине ближе к краям листа или вдоль центральной жилки. Куколки белые.

Половые органы. Дистифалус самца довольно развитый, расходящийся от основания, V-образный. Семенная помпа маленькая (см. рис. 2, 12).

***Phytomyza plantaginis* (Robineau-Desvoidy, 1851)**

Исследованные образцы: 3♂, 6♀, *Plantago mayor* L. (Plantaginaceae), г. Аскеран (39°56'31.83"N 46°49'57.97"E), 24–V–2018; 4♂, 5♀, с. Норагюх/Аскеран (39°55'42.09"N 46°46'31.17"E), 31–V–2018; 5♂, 7♀, с. Айгестан/Аскеран (39°52'18.76"N 46°43'43.43"E), 6–VI–2018; 4♂, 6♀, с. Ннги/Мартуни (39°47'41.71"N 46°53'10.86"E), 20–V–2020.

Личинки образуют белые линейные мины на верхней и нижней поверхностях листовой пластины. Выделения сравнительно большие, в виде точек, расположенных друг от друга на большом расстоянии. Развитие личинки при температуре $24 \pm 1^\circ\text{C}$ длится 5–6 дней. Окукливание происходит в конце мины, вдоль центральной и боковых жилок, а также на черешках, выпячивая передние черные дыхальца через эпидермис листа. Развитие куколки при температуре $22 \pm 1^\circ\text{C}$ длится 13 дней.

Половые органы. При виде сбоку видны две полукруглые части дистифаллуса. Семенная помпа имеет симметричную пластину среднего размера (см. рис. 2, 15).

***Phytomyza lappae* (Goureau, 1851)**

Исследованные образцы: 8♂, 12♀, *Arctium lappa* L. (Asteraceae), с. Ванк/Мартакерт, неподалеку от реки Хачен (40°03'01.96"N 46°32'38.52"E), 9–VII–2019.

Личинки образуют длинные, белые линейные мины на верхней поверхности листовой пластины, которые тянутся вдоль жилок и часто имеют угловатый вид. На одном листе можно насчитать множество личинок, которые, однако, не проходят через крупные жилки листа. Выделения личинок сравнительно крупные, располагаются по сторонам мины. Развитие личинок длится 4–5 дней ($26 \pm 1^\circ\text{C}$). Окукливаются в почве, развитие куколок длится 10–13 дней ($26 \pm 1^\circ\text{C}$).

Половые органы. В дорсовентральной проекции эдеагуса, на левом склеротизированном участке дистифаллуса видны разложенные в ряд шиповидные образования (см. рис. 2, 16).

По нашим данным, из выявленных 45 видов растений-хозяев (см. табл. 1) наибольший вред минирующие мухи наносят следующим видам растений: из овощных культурных – *Phaseolus vulgaris*, *Cucumis sativus*, а также *Cucurbita pepo*, *Beta vulgaris*, *Solanum lycopersicum*, *Solanum melongena*, *Brassica oleracea*. При этом наиболее опасными для указанных видов

являются виды минирующих мух: *L. sativae* (экстенсивность 58–61%) и *L. bryoniae* (экстенсивность 49–51%).

Ph. horticola представляет большой интерес ввиду того, что поражает не только овощно-культурные растения, но также все остальные группы растений.

Анализ результатов морфометрических данных минирующих мух выявил половой диморфизм в показателях длины и массы тела, заключающийся в превалировании их у самок исследованных видов, которое составило у вида *A. parca* 0,34 мм (для длины тела) и 0,28 мм (для длины крыла), у *A. varifrons* – 0,3 и 0,3 мм (для длины тела и крыла соответственно), у *O. cunctata* – 0,14 и 0,1 мм, у *Am. leonuri* – 0,3 и 0,4 мм, у *Am. flavifrons* – 0,4 и 0,17 мм, у *C. humeralis* – 0,2 и 0,4 мм, у *C. cynoglossi* – 0,2 и 0,1 мм, у *L. endiviae* – 0,1 и 0,1 мм, у *L. congesta* – 0,2 и 0,2 мм, у *L. graminivora* – 0,2 и 0,2 мм, у *L. sativae* – 0,1 и 0,1 мм, у *L. bryoniae* – 0,3 и 0,2 мм, у *Ph. horticola* – 0,35 и 0,38 мм, у *Ph. plantaginis* – 0,3 и 0,4 мм, у *Ph. Lappae* – 0,2 и 0,2 мм ($p < 0,01$ – $0,001$) (табл. 2). У вида *L. brassicae* половой диморфизм слабо выражен ($p \leq 0,05$). Наряду с этим анализ полученных коэффициентов вариации указывает на сравнительно большую вариабельность морфометрических показателей у вида *L. brassicae* (до 12,1%), причины которого еще предстоит выяснить.

Таблица 2 [Table 2]
Результаты сравнительного анализа длины тела и крыла
у самок и самцов исследованных видов
[Results of comparative analysis of body and wing length in females
and males of the studied species]

Вид	Морфометрический показатель	Пол	n, экз.	M, мм	m, мм	σ , мм	Cv, %	t_{st}	P
<i>A. parca</i>	Длина тела	♂	25	1,96	0,02	0,10	5,0	12,5	P<0,001
		♀	33	2,3	0,02	0,13	5,5		
	Длина крыла	♂	25	1,8	0,01	0,07	3,9	11,6	P<0,001
		♀	33	2,08	0,02	0,12	5,7		
<i>A. varifrons</i>	Длина тела	♂	13	1,7	0,04	0,16	9,3	5,9	P<0,001
		♀	20	2,0	0,01	0,05	2,5		
	Длина крыла	♂	13	1,5	0,03	0,1	6,2	6,8	P<0,001
		♀	20	1,8	0,03	0,12	6,6		
<i>O. cunctata</i>	Длина тела	♂	19	1,92	0,02	0,08	4	4,6	P<0,001
		♀	17	2,06	0,03	0,11	5,2		
	Длина крыла	♂	19	1,8	0,01	0,06	3,5	5,9	P<0,001
		♀	17	1,9	0,02	0,08	4,1		

Вид	Морфометрический показатель	Пол	n, экз.	M, мм	m, мм	σ, мм	Cv, %	t _{st}	P
<i>Am. leonuri</i>	Длина тела	♂	15	1,8	0,03	0,12	6,9	6,9	P<0,001
		♀	22	2,1	0,03	0,13	6,4		
	Длина крыла	♂	15	1,6	0,03	0,11	6,4	8,3	P<0,001
		♀	22	2,0	0,03	0,13	6,6		
<i>Am. flavifrons</i>	Длина тела	♂	3	1,8	0,06	0,1	5,6	5,7	P<0,001
		♀	15	2,2	0,04	0,16	7,1		
	Длина крыла	♂	3	1,75	0,03	0,05	2,9	4,8	P<0,001
		♀	15	1,92	0,02	0,08	4,0		
<i>C. humeralis</i>	Длина тела	♂	19	1,5	0,02	0,10	6,1	10,2	P<0,001
		♀	30	1,7	0,02	0,10	5,8		
	Длина крыла	♂	19	1,3	0,03	0,11	8,4	8,8	P<0,001
		♀	30	1,7	0,02	0,13	8,1		
<i>C. cynoglossi</i>	Длина тела	♂	9	1,6	0,01	0,04	2,7	6,7	P<0,001
		♀	13	1,8	0,02	0,10	5,0		
	Длина крыла	♂	9	1,5	0,03	0,10	5,3	3,5	P<0,01
		♀	13	1,6	0,03	0,11	6,8		
<i>L. endiviae</i>	Длина тела	♂	22	1,5	0,01	0,06	4,0	4,1	P<0,001
		♀	20	1,6	0,02	0,10	5,0		
	Длина крыла	♂	22	1,4	0,02	0,10	6,3	6,1	P<0,001
		♀	20	1,5	0,02	0,10	5,4		
<i>L. congesta</i>	Длина тела	♂	16	1,2	0,03	0,13	10,7	5,2	P<0,001
		♀	22	1,4	0,02	0,11	7,7		
	Длина крыла	♂	16	1,1	0,02	0,10	7,5	6,0	P<0,001
		♀	22	1,3	0,03	0,14	10,5		
<i>L. graminivora</i>	Длина тела	♂	14	1,9	0,02	0,06	3,2	7,1	P<0,001
		♀	20	2,1	0,03	0,12	5,7		
	Длина крыла	♂	14	1,9	0,03	0,11	5,6	5,9	P<0,001
		♀	20	2,1	0,02	0,10	4,5		
<i>L. sativae</i>	Длина тела	♂	44	1,5	0,02	0,10	6,8	4,6	P<0,001
		♀	47	1,6	0,02	0,12	7,3		
	Длина крыла	♂	44	1,3	0,02	0,12	8,9	4,2	P<0,001
		♀	47	1,4	0,02	0,14	9,6		
<i>L. bryoniae</i>	Длина тела	♂	26	1,6	0,02	0,12	7,3	9,2	P<0,001
		♀	36	1,9	0,02	0,14	7,5		
	Длина крыла	♂	26	1,5	0,02	0,12	8,3	8,1	P<0,001
		♀	36	1,7	0,02	0,14	8,2		

Вид	Морфометрический показатель	Пол	n, экз.	M, мм	m, мм	σ, мм	Cv, %	t _{st}	P
<i>L. brassicae</i>	Длина тела	♂	13	1,3	0,03	0,10	8,1	2,5	P<0,05
		♀	14	1,4	0,04	0,14	10,1		
	Длина крыла	♂	13	1,2	0,03	0,13	10,7	2,1	P=0,05
		♀	14	1,3	0,04	0,16	12,1		
<i>Ph. horticola</i>	Длина тела	♂	50	1,85	0,02	0,15	7,9	10,3	P<0,001
		♀	65	2,2	0,02	0,2	9,0		
	Длина крыла	♂	50	1,92	0,02	0,14	7,1	11,0	P<0,001
		♀	65	2,3	0,03	0,2	9,06		
<i>Ph. plantaginis</i>	Длина тела	♂	16	1,6	0,02	0,10	5,4	11,6	P<0,001
		♀	24	1,9	0,02	0,10	4,4		
	Длина крыла	♂	16	1,4	0,02	0,08	5,9	10,3	P<0,001
		♀	24	1,8	0,03	0,16	8,7		
<i>Ph. lappae</i>	Длина тела	♂	8	1,8	0,03	0,1	4,7	6,0	P<0,001
		♀	12	2,0	0,02	0,1	4,1		
	Длина крыла	♂	8	1,8	0,03	0,1	5,1	3,8	P<0,01
		♀	12	2,0	0,03	0,1	5,0		

Примечание. n – количество исследованных особей; M – средняя арифметическая показателя; m – ошибка средней арифметической; σ – среднее квадратическое отклонение; Cv – коэффициент вариации; t_{st} – критерий Стьюдента; P – доверительная вероятность.
[Note. n – sample size; M – arithmetic mean; m – arithmetic mean error; σ – standard deviation; Cv – coefficient of variation; t_{st} – Student's T-Test; P – confidence level].

Выводы

1. В ходе исследования было обнаружено 16 видов минирующих мух из шести родов: *Agromyza*, *Ophiomyia*, *Amauromyza*, *Caycomyza*, *Liriomyza*, *Phytomyza*.

2. Выявлено 45 видов растений-хозяев, из которых 15 относятся к дикорастущим лекарственным растениям, 13 – к овощным культурным растениям, 5 – к декоративным культурным растениям, 12 – к сорным растениям.

3. Данные количества растений-хозяев, а также экстенсивности и интенсивности повреждения растений указывают на то, что самыми распространенными всеядными видами являются *L. sativae*, *L. bryoniae* и *Ph. horticola*. Наибольший интерес в плане повреждения растений представляют виды минирующих мух (*A. parca*, *O. cunctata*, *Am. leonuri*, *C. humeralis*, *L. endiviae*, *L. congesta*, *L. graminivora* и *Ph. horticola*), осваивающих сорняки. Такие виды можно рассматривать в качестве биологических мер борьбы с сорняками.

4. Изучение развития личинок и куколок различных видов минирующих мух в лабораторных условиях выявило, что в среднем при температуре

выше +25°C период развития куколки уменьшается, а при температуре ниже +25°C – увеличивается, однако для каждого вида существует оптимальная температура, вне пределов которой продолжительность развития личинок и куколок либо увеличивается, либо они прекращают свое развитие.

5. Изучение морфометрических показателей минирующих мух подтвердило наличие полового диморфизма, заключающегося в превалировании морфометрических данных у самок, наименее выраженного у вида *L. brassicae*.

Статья может послужить научной основой для дальнейшего изучения минирующих мух в регионе, а также в деле разработки практических мер в сельскохозяйственной отрасли.

Список источников

1. Hossain M.B., Poehling H.M. Effects of a neem-based insecticide on different immature life stages of the leaf-miner *Liriomyza sativae* on tomato // *Phytoparasitica*. 2006. Vol. 34 (4). PP. 360–369.
2. Spencer K.A. Agromyzidae (Diptera) of economic importance // Dr. W. Junk. Series Entomologica, The Hague, the Netherlands. 1973. Vol. 9. PP. 1–418.
3. Spencer K.A., Steyskal G.C. Manual of the Agromyzidae (Diptera) of the United States // Agriculture Handbook. 1986. Vol. 638. PP. 1–478.
4. Martinez M. Fauna Europaea: Agromyzidae // Fauna Europaea version 1.2. 2004. URL: <https://fauna-eu.org/>
5. Ortiz R.G. Biosystematic contributions to Agromyzidae // Thesis Doctoral. Valencia, 2009. 422 p.
6. Cerny M. Additional records of Agromyzidae (Diptera) from Italy // *Acta Universitatis Carolinae Biologica*. 2006. Vol. 50 (1–2). PP. 19–32.
7. Cerny M., Merz B. New records of Agromyzidae (Diptera) from the Palearctic Region // *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft*. 2006. Vol. 79 (1–2). PP. 77–106.
8. Spencer K.A. Diptera Agromyzidae // Handbook for the identification of British insects. Royal Entomological Society of London. 1972. Vol. X. Part 5. PP. 1–136.
9. Spencer K.A. Leaf mining Agromyzidae (Diptera) in Costa Rica // *Revista de Biologia Tropical*. 1983. Vol. 31 (1). PP. 41–67.
10. Scheffer S.J., Winkler I.S., Wiegmann B.M. Phylogenetic relationships within the leaf-mining flies (Diptera: Agromyzidae) inferred from sequence data from multiple genes // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 2007. Vol. 42. PP. 756–775.
11. Lonsdale O. The *Liriomyza* (Agromyzidae: Schizophora: Diptera) of California // *Zootaxa*. 2011. Vol. 2850. PP. 1–123.
12. CABI. Crop protection compendium. Wallingford, UK, CABI. 2013. URL: <https://www.cabi.org/dmmp/> (accessed: 10.09.2021).
13. The secretariat of the International Plant Protection Convention (IPPC), FAO. Genus *Liriomyza* Mik. ISPM 27. Annex 16. 2016. PP. 7–23.
14. Wei J., Zou L., Kuang R.L. He. Influence of leaf tissue structure on host feeding selection by pea Leafminer *Liriomyza huidobrensis* (Diptera: Agromyzidae) // *Zoological Studies*. 2000. Vol. 39 (4). PP. 295–300.
15. Naem M., Khan R.R., Ahmed S., Arshad M., Majeed S., Sufyan M., Rasol A. Relative effectiveness of different insecticides against pea leaf miner (*Phytomyza horticola* Goureau) on pea under field conditions // *Pakistan Entomologist*. 2016. Vol. 38 (1). PP. 47–53.
16. Spencer K.A. Host specialization in the World Agromyzidae (Diptera) // Kluwer Academic Publishers. Series Entomologica. Dordrecht, 1990. Vol. 45. PP. 1–444.

17. Spencer K.A. Leaf miners. Plant protection and quarantine // Selected pests and pathogens of quarantine significance / ed. by R.P. Kahn. Boca Raton, FL : CRC Press, 1989. Vol. 2. PP. 77–98.
18. Capinera J.L. Handbook of vegetable pests // USA. 2001. PP. 197–207.
19. Hering M.E. Biology of the leaf miners. Berlin : Springer Science + Business Media, 1951. 422 p. doi: 10.1007/978-94-015-7196-8
20. Лакин Г.Ф. Биометрия : учеб. пособие для биол. специальностей вузов. М. : Высш. шк., 1990. 352 с.
21. Определитель насекомых европейской части СССР. Двукрылые, Блохи / под общ. ред. Г.Я. Бей-Биенко. Т. V, ч. 2. Л. : Наука, 1970. 943 с.
22. Левко Г.Д. Однолетние цветы. М. : Астрель, 2001. 143 с.
23. Григорян Н., Оганисян В. *Ophiomyia Cunctata* (Hendel, 1920) (Diptera; Agromyzidae) минирующие мухи в Республике Арцах // Ученые записки Арцахского государственного университета. Естественные науки. 2020. Т. 1. С. 145–150.
24. Guglya Yu.A. Mining flies of the genus *Ophiomyia* (Diptera, Agromyzidae) of eastern Ukraine and adjacent territories: review of the species without a fasciculus // Vestnik zoologii. 2014. Vol. 48 (1). PP. 51–66. doi: 10.2478/vzoo-2014-0005
25. Boucher S. Revision of the Canadian species of *Amauromyza* Hendel (Diptera: Agromyzidae) // Entomological Society of Canada. 2012. PP. 733–757. doi: 10.4039/tce.2012.80
26. Григорян Н.М., Оганисян В.С., Галстян А.Г. Исследование сельскохозяйственных вредителей рода *Liriomyza* (Diptera: Agromyzidae) в Нагорном Карабахе // Самарский научный вестник. 2020. Т. 9, № 3. С. 37–43. doi: 10.17816/snv202093106
27. Григорян Н.М., Оганисян В.С., Галстян А.Г., Балаян К.В. К фауне и экологии минирующих мух рода *Phytomyza* (Diptera: Agromyzidae) Нагорного Карабаха // Самарский научный вестник. 2021. Т. 10, № 2. С. 24–30. doi: 10.17816/snv2021102103

References

1. Hossain MB, Poehling HM. Effects of a neem-based insecticide on different immature life stages of the leaf-miner *Liriomyza sativae* on tomato. *Phytoparasitica*. 2006;34(4):360-369.
2. Spencer KA. Agromyzidae (Diptera) of economic importance. *Dr. W. Junk. The Hague, the Netherlands. Series Entomologica*. 1973;9:1-418.
3. Spencer KA, Steyskal GC. Manual of the Agromyzidae (Diptera) of the United States. *Agriculture Handbook*. 1986:638:1-478.
4. Martinez M. Fauna Europaea: Agromyzidae. *Fauna Europaea version 1.2*. 2004. Available at: URL: <https://fauna-eu.org/> (accessed 24.10.2023).
5. Ortiz RG. Biosystematic contributions to Agromyzidae. *Thesis Doctoral*. Valencia 2009. 422 p.
6. Cerny M. Additional records of Agromyzidae (Diptera) from Italy. *Acta Universitatis Carolinae Biologica*. 2006;50(1-2):19-32.
7. Cerny M., Merz B. New records of Agromyzidae (Diptera) from the Palaearctic Region. *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft*. 2006;79(1-2):77-106.
8. Spencer KA. Diptera Agromyzidae. In: *Handbook for the identification of British insects. Royal Entomological Society of London* 1972. Vol. X. Part 5. PP. 1-136.
9. Spencer KA. Leaf mining Agromyzidae (Diptera) in Costa Rica. *Revista de Biologia Tropical*. 1983;31(1):41-67.
10. Scheffer SJ, Winkler IS, Wiegmann BM. Phylogenetic relationships within the leaf-mining flies (Diptera: Agromyzidae) inferred from sequence data from multiple genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 2007;42:756-775.
11. Lonsdale O. The *Liriomyza* (Agromyzidae: Schizophora: Diptera) of California. *Zootaxa*. 2011;2850:1-123.
12. CABI. Crop protection compendium. Wallingford, UK, CABI. 2013. Available at: URL: <https://www.cabi.org/dmpp/> (accessed 10.09.2021).

13. The secretariat of the International Plant Protection Convention (IPPC), FAO. Genus *Liriomyza* Mik. ISPM 27. 2016; Annex 16:7-23.
14. Wei J, Zou L, Kuang R.L. He. Influence of leaf tissue structure on host feeding selection by pea Leafminer *Liriomyza huidobrensis* (Diptera: Agromyzidae). *Zoological Studies* 39(4). 2000. PP. 295–300.
15. Naeem M, Khan RR, Ahmed S, Arshad M, Majeed S, Sufyan M, Rasol A. Relative effectiveness of different insecticides against pea leaf miner (*Phytomyza horticola* Goureau) on pea under field conditions. *Pakistan Entomologist*. 2016;38(1):47-53.
16. Spencer KA. Host specialization in the World Agromyzidae (Diptera). *Kluwer Academic Publishers. Series Entomologica*. 1990;45:1-444.
17. Spencer KA. Leaf miners. Plant protection and quarantine. In: *Selected pests and pathogens of quarantine significance*. Kahn RP, editor. Boca Raton, FL, CRC Press. 1989;2:77-98.
18. Capinera JL. Handbook of vegetable pests. USA. 2001. PP. 197-207.
19. Hering ME. Biology of the leaf miners. *Berlin: Springer Science + Business Media*. 1951. 422 p. DOI:10.1007/978-94-015-7196-8.
20. Lakin GF. Биометрия. Учебное пособие для биологических специальностей вузов [Biometry. Textbook for biological specialties of universities]. Moscow: *Higher School Publ.*; 1990. 352 p. In Russian
21. Определитель насекомых европейской части СССР. Двукрылые, блохи [Keys to the insects of the European part of the USSR. Diptera, Flea]. In: Bey-Bienko G.Ya., editor. St. Petersburg: *Nauka Publ.*; T. V, p.2. 1970. 943 p. In Russian
22. Levko GD. Однолетние цветы [Annual Flowers]. Moscow: *Astrel' Publ.*; 2001. 143p. In Russian
23. Grigoryan N, Hovhannisyan V. *Ophiomyia Cunctata* (Hendel, 1920) (Diptera; Agromyzidae) mining flies in Artsakh Republic. *Proceedings. Natural Science. Artsakh State University*. 2020;1:145-150. In Armenian, English summary
24. Guglya YuA. Mining flies of the genus *Ophiomyia* (Diptera, Agromyzidae) of eastern Ukraine and adjacent territories: review of the species without a fasciculus. *Vestnik zoologii*. 2014;48(1):51-66. DOI: 10.2478/vzoo-2014-0005.
25. Boucher S. Revision of the Canadian species of *Amauromyza* Hendel (Diptera: Agromyzidae). *Ent. Soc. of Canada*. 2012:733-757. DOI:10.4039/tce.2012.80.
26. Grigoryan NM., Hovhannisyan VS, Galstyan HG. The study of agricultural pests of the Genus *Liriomyza* (Diptera: Agromyzidae) in Nagorno-Karabakh. *Samara Journal of Science*. 2020;9(3):37-43. DOI:10.17816/snv202093106. In Russian, English summary
27. Grigoryan NM, Hovhannisyan VS, Galstyan HG, Balayan KV. Fauna and ecology of mining flies of the Genus *Phytomyza* (Diptera: Agromyzidae) in Nagorno-Karabakh. *Samara Journal of Science*. 2021;10(2):24-30. DOI:10.17816/snv2021102103. In Russian, English summary

Информация об авторах:

Григорян Нонна Мушеговна – аспирант кафедры биологии и химии, Арцахский государственный университет (Степанакерт, Нагорно-Карабахская Республика).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-8079-8574>

E-mail: nonna.grigoryan.88@mail.ru

Оганисян Варужан Степанович – д-р биол. наук, проф. кафедры экологии и устойчивого развития, Армянский государственный педагогический университет имени Хачатуря Абовяна (Ереван, Армения).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-1029-8379>

E-mail: varugh_zool52@mail.ru

Балаян Карине Валерьевна – канд. биол. наук, доцент кафедры биологии и химии, Арцахский государственный университет (Степанакерт, Нагорно-Карабахская Республика).

E-mail: balayan-karine@mail.ru

Галстян Асмик Григорьевна – д-р биол. наук, доцент кафедры биологии и химии, Арцахский государственный университет (Степанакерт, Нагорно-Карабахская Республика).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-6244-0886>

E-mail: ghg77@mail.ru

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Information about the authors:

Nonna M. Grigoryan, postgraduate student of Biology and Chemistry Department, Artsakh State University (Stepanakert, Nagorno-Karabakh Republic).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-8079-8574>

E-mail: nonna.grigoryan.88@mail.ru

Varuzhan S. Hovhannisyan, Dr. Sci. (Biol.), Professor of Ecology and Sustainable Development Department, Armenian State Pedagogical University after Khachatur Abovyan (Yerevan, Republic of Armenia).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-1029-8379>

E-mail: varugh_zool52@mail.ru

Karine V. Balayan, Cand. Sci. (Biol.), Assoc. Professor of Biology and Chemistry Department, Artsakh State University (Stepanakert, Nagorno-Karabakh Republic).

E-mail: balayan-karine@mail.ru

Hasmik G. Galstyan, Dr. Sci. (Biol.), Assoc. Prof. of Biology and Chemistry Department, Artsakh State University (Stepanakert, Nagorno-Karabakh Republic).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-6244-0886>

E-mail: ghg77@mail.ru

The Authors declare no conflict of interest.

*Статья поступила в редакцию 07.07.2022;
одобрена после рецензирования 17.05.2023; принята к публикации 11.12.2023.*

*The article was submitted 07.07.2022;
approved after reviewing 17.05.2023; accepted for publication 11.12.2023.*

ЭКОЛОГИЯ

Научная статья

УДК 631.618

doi: 10.17223/19988591/63/8

Органическое вещество почв отвалов угольных предприятий Сибири: количественная и качественная оценка

Денис Александрович Соколов¹, Евгения Александровна Гуркова²,
Мария Алексеевна Осинцева³, Надежда Владимировна Бурова⁴

^{1,2} *Институт почвоведения и агрохимии СО РАН, Новосибирск, Россия*

^{3,4} *Кемеровский государственный университет, Кемерово, Россия*

¹ <https://orcid.org/0000-0002-7859-7244>, sokolovdenis@issa-siberia.ru

² <https://orcid.org/0000-0003-3379-230X>, gurkova@issa-siberia.ru

³ <https://orcid.org/0000-0002-4045-8054>, klmarial@inbox.ru

⁴ centrla@mail.ru

Аннотация. В настоящее время в связи актуализацией вопросов, связанных с эмиссией и секвестрацией углерода, особый интерес заслуживают техногенные ландшафты, представленные отвалами угольных месторождений. С одной стороны, это обусловлено содержанием в отвалах значительных количеств потенциальных источников климатически активных газов в виде углистых частиц. С другой стороны, в результате почвообразования на поверхности техногенных ландшафтов происходит аккумуляция органического углерода в виде гумусовых веществ. Учитывая то, что площадь нарушенных угледобычей территорий в отдельных регионах составляет сотни тысяч гектар и продолжает увеличиваться, исследования отвалов угольных месторождений необходимы для разработки мер достижения углеродной нейтральности. В данной работе проведен анализ содержания органического вещества в почвах отвалов угледобывающих регионов Сибири. Сопоставлены данные по содержанию почвенного углерода, определенного методами мокрого (метод И.В. Тюрина) и сухого сжигания. Результаты исследований показали устойчивость органического вещества к окислению и способность длительное время сохраняться без изменений в субстрате отвалов угольных месторождений. Наряду с процессами аккумуляции органического вещества в ходе почвообразования это позволяет сделать вывод о том, что отвалы угольных месторождений Сибири не выделяют углерод, а, наоборот, депонируют его.

Ключевые слова: техногенные почвы, почвообразование в техногенных ландшафтах, органическое вещество почв, отвалы угольных месторождений, Сибирь, Technosol

Источник финансирования: Работа выполнена в рамках Распоряжения Правительства Российской Федерации от 11.05.2022 г. № 1144-р, комплексной научно-технической программы полного инновационного цикла «Разработка и внедрение комплекса технологий в областях разведки и добычи твердых полезных ископаемых, обеспечения промышленной безопасности, биоремедиации, создания новых продуктов глубокой переработки из угольного сырья при последовательном снижении экологической нагрузки на окружающую среду и рисков для

жизни населения» («Чистый уголь – зеленый Кузбасс»), мероприятие 3.1 «Эко-полигон мирового уровня технологий рекультивации и ремедиации» (соглашение № 075-15-2022-1200 от 28.09.2022 г.).

Для цитирования: Соколов Д.А., Гуркова Е.А., Осинцева М.А., Бурова Н.В. Органическое вещество почв отвалов угольных предприятий Сибири: количественная и качественная оценка // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2023. № 63. С. 132–149. doi: 10.17223/19988591/63/8

Original article

doi: 10.17223/19988591/63/8

Organic Matter in Soil of Coal Mine Dumps in Siberia: Quantitative and Qualitative Assessment

Denis A. Sokolov¹, Evgeniya A. Gurkova², Maria A. Osintseva³,
Nadezhda V. Burova⁴

^{1, 2} *Institute of Soil Science and Agrochemistry SB RAS, Novosibirsk, Russian Federation*

^{3, 4} *Kemerovo State University, Kemerovo, Russian Federation*

¹ <https://orcid.org/0000-0002-7859-7244>, sokolovdenis@issa-siberia.ru

² <https://orcid.org/0000-0003-3379-230X>, gurkova@issa-siberia.ru

³ <https://orcid.org/0000-0002-4045-8054>, k1marial@inbox.ru

⁴ centrla@mail.ru

Summary. Currently, due to the issues related to carbon emissions and sequestration, particular interest is being drawn towards technogenic landscapes represented by coal mine spoil heaps. First, this is due to the significant presence of potential sources of climate-active gases in the form of carbonaceous particles within the spoil heaps. Second, the accumulation of organic carbon in the form of humus substances occurs as a result of soil formation on the surface of technogenic landscapes. Given that the area of disturbed coal mining territories in certain regions amounts to hundreds of thousands of hectares and continues to increase, research on coal mine spoil heaps is necessary for the development of measures to achieve carbon neutrality.

The research was conducted on old dumps (over 30 years old) coal mining enterprises in the Kuznetsk (Kemerovo Oblast), Gorlovka (Novosibirsk Oblast), and Kansk-Achinsk (Krasnoyarsk Krai) coal basins, Minusinsk (Republic of Khakassia) and Ulu-Khem (Republic of Tuva) deposits, within lithogenetic and geographic sequences (see the Table). The dumps comprise fragmented dense sedimentary rocks and clayey rocks. The objects of the study were non-carbonate soils of coal mine spoil heaps – initial, organo-accumulative, soddy, and humus-accumulative embryossols (Spolic and Hyperskeletal Technossols). Field morphological descriptions of embryossol profiles were conducted using conventional soil science methods. The carbon and nitrogen content were determined by dry combustion using a CHN analyzer and by wet combustion method with oxidation of 0.4N K₂Cr₂O₇ in 50% sulfuric acid solution, heated to 150°C in a drying cabinet. The calculation of the ratio of carbon determination results provides an indication of the degree of pedogenic maturity of organic matter.

Research results have shown that the content of organic carbon determined by wet and dry combustion methods in embryossols significantly differs in evolutionary, geographical, and lithogenetic sequences of objects (see the Figures). The degree of pedogenic maturity expressed through the ratio of carbon determined by different methods has been applied to assess the qualitative state of organic matter systems and their

transformation. It has been demonstrated that the maximum values of pedogenic maturity were found in the studied embryosols of Brown Coal deposits, ranging from 63.8% to 100%. The minimum values were observed in embryosols on the spoil heaps of Anthracite deposits. It has been established that the degree of pedogenic maturity increases in the evolutionary sequence of embryosols, with humus-accumulative embryosols showing values within the range characteristic of zonal black soils (see the Figures). Research results have shown the stability of organic matter to oxidation and its ability to persist unchanged in the substrate of coal spoil heaps for a long time. Along with the processes of organic matter accumulation during soil formation, this allows us to conclude that the Siberian coal spoil heaps do not release carbon, but, on the contrary, sequester it.

The article contains 4 Figures, 1 Table, 42 References.

Keywords: Technosols, soil formation in technogenic landscapes, soil organic matter, coal mine dumps, Siberia

Fundings: The work was partially supported as part of the Decree of the Government of the Russian Federation No. 1144-r as of May 11, 2022, a comprehensive scientific and technical program of a full innovation cycle ‘Development and implementation of a set of technologies in the areas of exploration and mining of solid minerals, ensuring industrial safety, bioremediation, developing new products of deep coal processing while consistently reducing the environmental impact and eliminating risks to health and safety’ (Clean Coal – Green Kuzbass), Event 3.1 ‘World-class eco-test site for reclamation and remediation technologies’ (Agreement No. 075- 15-2022-1200 as of September 28, 2022).

For citation: Sokolov DA, Gurkova EA, Osintseva MA, Burova NV. Organic matter in soil of coal mine dumps in Siberia: quantitative and qualitative assessment. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya* = *Tomsk State University Journal of Biology*. 2023;63:132-149. doi: 10.17223/19988591/63/8

Введение

На сегодняшний день, когда угольная промышленность за счет открытой добычи занимает лидирующие позиции по масштабам нарушений земель, техногенные ландшафты стали привычным явлением не только для традиционно промышленных, но и других регионов мира [1]. В этой связи все больше актуализируются вопросы, связанные с преодолением последствий преобразования территорий и оценкой перспектив их дальнейшего использования. Важным аспектом в этом направлении является изучение систем органических веществ почв и специфики процессов их трансформации в ходе почвообразования. Своеобразие почв отвалов угольных месторождений проявляется не только в соотношении различных специфических (педогенных) и неспецифических (биогенных) веществ [2], но и в наличии унаследованных от почвообразующих пород литогенных органических соединений, а также продуктов их абиогенной (химической) трансформации [3]. Другими словами, если система органических веществ естественных почв формируется из поступающих веществ биогенной природы, то в почвах отвалов угольных разрезов к ним добавляются соединения, имеющие литогенное и/или хемогенное происхождение [4, 5].

Системы органических веществ техногенных почв, на наш взгляд, заслуживают особого внимания также и с позиций секвестрации углерода – процесса его депонирования ландшафтами и почвами, которому в последнее время уделяется все больше внимания со стороны общественности и государственных органов. Традиционным является представление о том, что техногенез и антропогенные процессы являются источниками выброса углерода в атмосферу [6–8]. В то же время существуют исследования, в которых фиксируется также обратный процесс – связывание и закрепление углерода в гумусовых веществах [9, 10]. Равновесие разнонаправленных процессов находится в зависимости как от условий почвообразования, так и от свойств органического вещества почв, унаследованного от почвообразующих пород.

В связи с этим целью настоящей статьи является оценка содержания органического вещества в почвах отвалов угледобывающих предприятий Сибири, а также оценка его качественного состояния.

Материалы и методы

Материалом для написания статьи послужили данные, полученные авторами при работе со старыми отвалами (более 30 лет) угольных разрезов Кузнецкого (Кемеровская область), Горловского (Новосибирская область) и Канско-Ачинского (Красноярский край) угольных бассейнов, а также Минусинского (Республика Хакасия), Улуг-Хемского (Республика Тыва) месторождений. Выбор участков исследования обусловлен дифференцированностью природно-климатических условий и субстрата, слагающего отвалы. Исследования проводились в литогенетическом ряду (буроугольные – каменноугольные – антрацитовые месторождения) и в климатическом ряду (от гумидных районов к аридным) (таблица).

Макроклиматические условия почвообразования в районах исследования
[Macroclimatic conditions of soil formation in the study areas]

Месторождение углей [Coal deposit]	Σ активных температур, °C [Σ active temperatures, °C]	Осадки за год, мм [Precipitation per year, mm]	Индекс аридности* [Aridity index]
Гумидный тип климата [Humid climate]			
Каменный уголь [Bituminous]	1500–1700	750–1400	–0,47
Субгумидный типа климата [Subhumid climate]			
Антрацит [Antracite]	1700–1900	400–500	0,02
Каменный уголь [Bituminous]	1700–1900	400–500	0,04
Бурый уголь [Brown coal]	1500–1700	400–450	0,01
Семиаридный тип климата [Semiarid climate]			
Каменный уголь [Bituminous]	1900–2000	250–350	0,23

Месторождение углей [Coal deposit]	Σ активных температур, °C [Σ active temperatures, °C]	Осадки за год, мм [Precipitation per year, mm]	Индекс аридности* [Aridity index]
Аридный тип климата [Arid climate]			
Каменный уголь [Bituminous]	2000–2200	220–270	0,41
Аридный экстраконтинентальный тип климата [Arid extra continental climate]			
Каменный уголь [Bituminous]	2100–2200	170–250	0,47

* Индекс аридности определяется как $\log_{10}(E/P)$, где E – испарение, а P – осадки [11]. Данные о потенциальной температуре, испарении и осадках были получены от местных метеорологических станций.

[The aridity index was defined as $\log_{10}(E/P)$, where E is evaporation and P is precipitation [11]. The potential temperature, evaporation and precipitation data were obtained from local meteorological stations].

Объектами исследования являются некарбонатные почвы отвалов угольных разрезов, сложенных а) обломками плотных осадочных пород (на каменно-угольных и антрацитовых месторождениях) и б) суглинистыми породами (на буроугольных месторождениях). В соответствии с классификацией почв техногенных ландшафтов, разработанной в ИПА СО РАН, на поверхности исследованных отвалов сформированы инициальные, органо-аккумулятивные, дерновые и гумусово-аккумулятивные эмбриоземы [12]. Согласно Всемирной справочной базе почвенных ресурсов [13], все объекты исследования относятся к реферативной группе *Technosol*. Главными квалификаторами являются *Spolic* и *Hyperskeletal*. Дополнительные квалификаторы выделены по наличию и свойствам органогенных и минеральных горизонтов *Technosol*. Так, *Protofolic* соответствуют органо-аккумулятивным, *Protohumic* и *Humic* – соответственно дерновым и гумусово-аккумулятивным эмбриоземам [1].

Полевые морфологические описания профилей эмбриоземов проведены по общепринятым в почвоведении методам [14]. Оценивались мощность горизонтов, их фрагментарность и особенности взаимодействия с породой, состав органо-аккумулятивных горизонтов. Более подробно морфологические свойства исследуемых почв описаны в работе [15].

Содержание углерода и азота определяли методом сухого сжигания ($C_{\text{сух}}$) при помощи *CHN-анализатора 2400 Series II* (Perkin Elmer, США). Содержание углерода устанавливали методом мокрого сжигания ($C_{\text{мок}}$) при окислении 0,4 н $K_2Cr_2O_7$ в 50%-ном растворе серной кислоты при нагревании до 150°C в сушильном шкафу [16]. Применение данного метода, благодаря неполному окислению образца, позволяет при использовании данных $C_{\text{сух}}$ рассчитать степень внутримолекулярной окисленности [17, 18], которая обратно пропорциональна степени педогенной зрелости (ПЗ) органического вещества [19]. Последняя может быть определена по формуле (1):

$$ПЗ = \frac{C_{\text{мок}}}{C_{\text{сух}}} \times 100\%, \quad (1)$$

где ПЗ – педогенная зрелость органического вещества, %; $C_{\text{мок}}$ – содержание органического углерода, определенное методом мокрого сжигания, %; $C_{\text{сух}}$ – содержание общего углерода, %.

Статистическую обработку данных проводили при помощи пакета программ Microsoft Office Excel, PAST V2.17.

Результаты исследования и обсуждение

Выполненные макроморфологические описания почв, сформированных на отвалах исследуемых угольных разрезов показали, что дифференциация молодых почв по морфологическим признакам происходит через образование системы органогенных горизонтов. Так, на исследуемых территориях были выделены инициальные, органо-аккумулятивные, дерновые и гумусово-аккумулятивные эмбриоземы, соответствующие стадиям техногенного почвообразования [20]. Для инициальных эмбриоземов характерно отсутствие морфологически выраженных горизонтов аккумуляции органического вещества. Их органическое вещество представлено унаследованными от почвообразующих пород включениями углистых частиц, которые отчасти способны выполнять определенные функции почвенного гумуса [21]. На исследуемых старых отвалах инициальные эмбриоземы распространены на участках с экстремальными эдафическими условиями. Принято считать, что процессы превращения органического вещества в подобных инициальным эмбриоземам почвах характеризуются только отрицательным балансом по причине минерализации органического вещества [22], горения отвалов [23, 24] или деуглификации углистых частиц [6, 25, 26], а также образованием способных к миграции органических соединений [27]. Однако интенсивность и масштабы этих процессов являются весьма скромными, так как углистые включения сохраняются в почвах отвалов длительное время и морфологически остаются неизменными [28].

Следующая за инициальной стадия эволюции почв техногенных ландшафтов – органо-аккумулятивных эмбриоземов – характеризуется формированием выраженного органогенного горизонта аккумуляции растительных остатков (подстилки). Подстилконакопление на отвалах является одним из основных механизмов депонирования углерода в почвах отвалов угольных разрезов и часто выступает ведущим процессом в условиях гумидного климата и бедности почвообразующих пород [29, 30].

В дерновых эмбриоземах аккумуляция органического вещества происходит не только в подстилке, но и в дернине. Их формирование осуществляется только на отвалах, располагающихся в менее аридных условиях климата. Тип почв, замыкающий эволюционный ряд технопедогенеза, представлен гумусово-аккумулятивными эмбриоземами. Они, помимо описанных выше горизонтов подстилки и дернины, имеют также горизонт аккумуляции гумуса. Данный тип почв распространен на отвалах каменно- и бурогольных месторождений и не формируется на отвалах отходов добычи антрацита. Его формирование возможно только в условиях умеренного не аридного климата на породах, содержащих достаточное количество тонкодисперсных минеральных частиц [5, 8, 31, 32]. Наряду с вышеописанными процессами, формирующими пул органического углерода, в исследуемых

почвах имеет место также углефикация растительных остатков, развивающаяся на пиритсодержащих породах [33], и мумификация, проявляющаяся при почвообразовании в аридных районах [28].

Часто процессы аккумуляции и превращения соединений углерода в углеродсодержащих почвах исследуют, дифференцируя органическое вещество на литогенное (унаследованное от почвообразующих пород) и педогенное (приобретенное в результате почвообразования). Для этого применяют термогравиметрию [34], ИК-спектроскопию [35], хроматографию [36], денситометрию [37], а также микроскопические [35], радиоуглеродные [38] и ЯМР методы [39]. Мы же полагаем, что разделение органического углерода почв по происхождению оправдано только при решении узких задач, в то время как при исследовании депонирующей способности техногенных ландшафтов необходимо прежде всего оценивать устойчивость почвенного органического вещества к окислению.

Результаты наших исследований свидетельствуют о том, что содержание органического углерода, определяемого методами мокрого и сухого сжигания в эмбриоземах, существенно отличается как в эволюционном, так в географическом и литогенетическом рядах объектов (рис. 1).

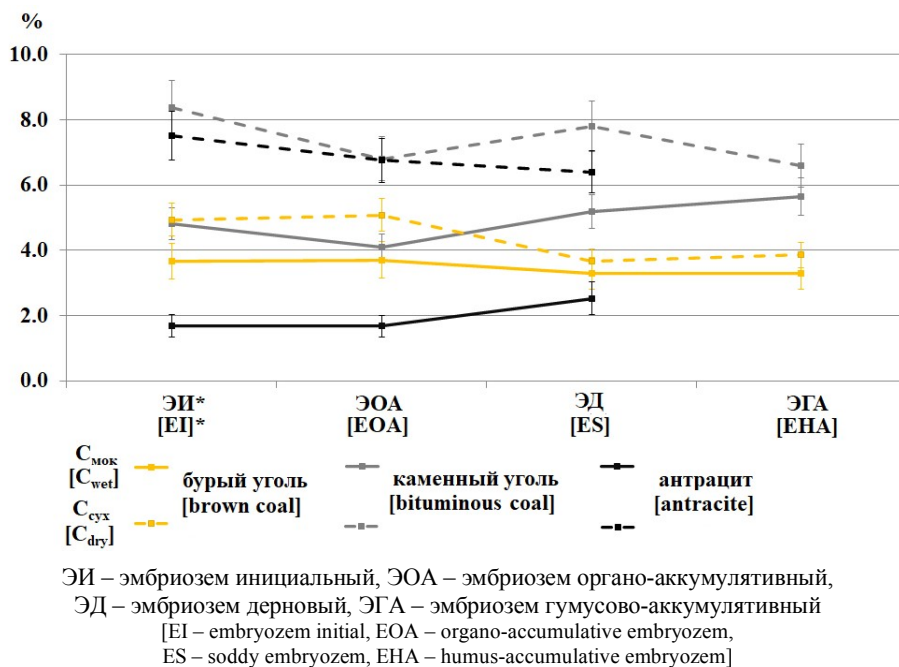
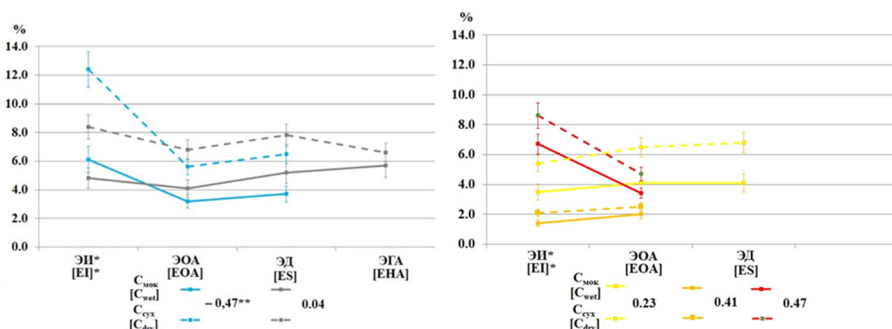


Рис. 1. Содержание углерода в верхнем 10-сантиметровом слое эмбриоземов литогенетического ряда объектов, определяемого методами сухого (С_{сух}) и мокрого (С_{мок}) сжигания

[Fig. 1. Carbon content in the upper 10-centimeter layer of embryozems of a lithogenetic series of objects, determined by the methods of dry (C_{dry}) and wet (C_{wet}) combustion]

Как видим, в почвах различных месторождений и стадий эволюции оно варьирует от 1,7 до 8,4% и часто превышает содержание в естественных почвах, прилегающих к отвалам территорий [40–41]. Наибольшие расхождения выявлены в почвах, сформированных на отвалах отходов добычи антрацита, который выделяется наибольшей степенью метаморфизованности, а, следовательно, и устойчивости к окислению. Менее выражена эта разница в почвах отвалов буроугольных месторождений, содержащих наименее метаморфизованные угли. Здесь в дерновых и гумусово-аккумулятивных эмбриоземах значения $C_{\text{мок}}$ и $C_{\text{сух}}$ так сильно сближаются, что их разница не выходит за пределы стандартной ошибки используемых методов. В целом, общей чертой для всех рассматриваемых техногенных объектов является сближение величин содержания углерода, определяемого двумя методами, в эволюционном ряду почв. Это свидетельствует о том, что в процессе преобразования систем органических веществ эмбриоземов доля устойчивых к бихроматному окислению углерода углистых частиц со временем уступает таковой углерода, накапливающегося в почвах [3].

Высокие значения в содержании $C_{\text{мок}}$ и $C_{\text{сух}}$ (по сравнению с естественными почвами) отмечаются также и в географическом градиенте исследуемых объектов (рис. 2). При этом кривые $C_{\text{мок}}$ и $C_{\text{сух}}$ в эволюционном ряду эмбриоземов практически параллельны в почвах как гумидных, так и аридных районов. Исключением служат уже рассмотренные выше гумусово-аккумулятивные эмбриоземы, формирующиеся только на участках, где в верхней части профиля не встречаются угли.



ЭИ – эмбриозем инициальный, ЭОА – эмбриозем органо-аккумулятивный,
ЭД – эмбриозем дерновый, ЭГА – эмбриозем гумусово-аккумулятивный
[EI – embryozem initial, EOA – organo-accumulative embryozem,
ES – soddy embryozem, EHA – humus-accumulative embryozem]

Индекс аридности: –0,47 – гумидный климат; 0,04 – субгумидный климат;
0,23 – семиаридный климат; 0,41 – аридный климат;
0,47 – аридный экстраконтинентальный климат
[The aridity index: -0,47 - humid climate; 0,04 - subhumid climate;
0,23 - semiarid climate; 0,41 - arid climate; 0,47 - arid extra continental climate]

Рис. 2. Содержание углерода в верхнем 10-сантиметровом слое эмбриоземов географического ряда объектов, определяемого методами сухого ($C_{\text{сух}}$) и мокрого ($C_{\text{мок}}$) сжигания

[Fig. 2. Carbon content in the upper 10-centimeter layer of embryozems of a geographical series of objects, determined by the methods of dry (C_{dry}) and wet (C_{wet}) combustion]

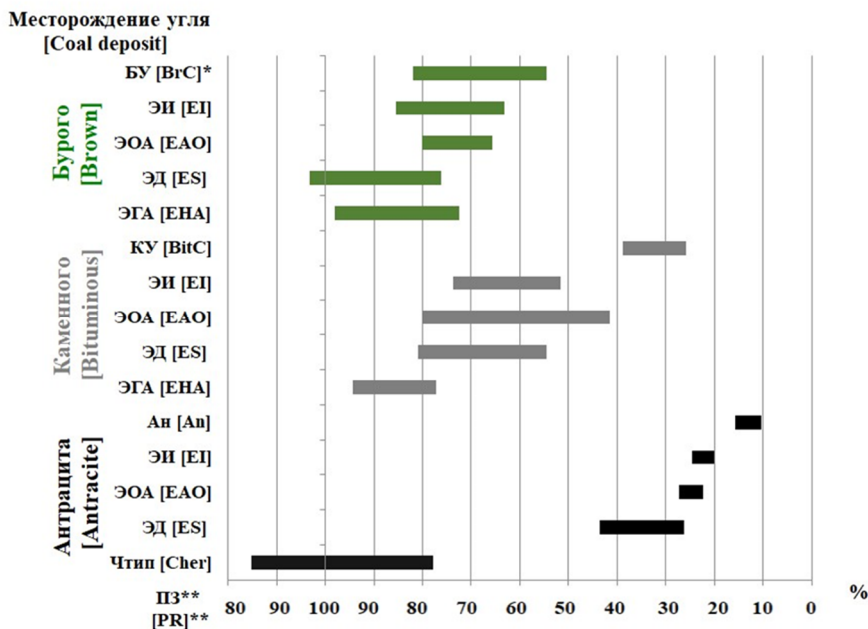
Фиксируемые значения $C_{\text{мок}}$ и $C_{\text{сух}}$ свидетельствуют о том, что при определении углерода методом мокрого сжигания при анализе регистрируется та часть углерода, который подвергается окислению двуххромовокислым калием. При таком анализе учитываются содержащиеся в почве гумусовые вещества, органические остатки растительного и животного происхождения. Определение углерода методом сухого сжигания также включает окисление отмеченных педогенных и биогенных органических веществ. Но по причине того, что этот анализ выполняется при более высоких температурах, когда в навеске образца окисляются угли, значения $C_{\text{сух}}$ почв складываются также из значений содержания углерода углистых частиц, устойчивых к окислению хромовой смесью. В связи с этим расхождения в значениях $C_{\text{мок}}$ и $C_{\text{сух}}$, выраженные с помощью процентного соотношения могут быть использованы для оценки качественного состояния систем органических веществ и их трансформации. Это соотношение предложено назвать степенью педогенной зрелости.

Такой подход к оценке качества органического вещества исследуемых почв не представляется перспективным, поскольку традиционные методы, основанные на фракционировании веществ по характеру их связи с минеральной частью почвы [18, 42], в данном случае малоприменимы. Специфика систем органических веществ углесодержащих почв проявляется в том, что устойчивость их к окислению достигается счет высокой степени конденсированности ароматической части углистого материала. Следовательно, наиболее приемлемыми для изучения таких почв представляются методы фракционирования, основанные на определении устойчивости органического вещества к окислению.

Проведенные нами исследования показали, что соотношение углерода, выраженное через степень педогенной зрелости, в эмбриоземах отвалов имеет определенные диапазоны значений для углей и почв в каждом из объектов литогенетического ряда исследований. Максимальные значения параметра установлены для органического вещества месторождений бурого угля – они составляют здесь 63,8–100% (рис. 3).

Величины степени педогенной зрелости органического вещества в почвах отвалов каменноугольных разрезов несколько отличаются от таковых в бурогоугольных. Так, ПЗ органического вещества эволюционного ряда эмбриоземов составляет здесь от 41,5 до 94,3%. Еще ниже она в почвах отвалов антрацитовых месторождений – от 20,1 до 43,5%.

Общим для всех исследуемых объектов является то, что степень педогенной зрелости органического вещества почв: 1) уступает таковой углей; 2) увеличивается в эволюционном ряду эмбриоземов; 3) в гумусово-аккумулятивных эмбриоземах находится в пределах значений, характерных для зональных черноземов. Учитывая последнее обстоятельство, можно предположить, что гумусово-аккумулятивные эмбриоземы формировались либо на породах, содержащих окисленные угли, либо на безугольных породах.



БУ – бурый уголь, КУ – каменный уголь, Ан – антрацит, ЭИ – эмбриоземы инициальные, ЭОА – эмбриоземы органо-аккумулятивные, ЭД – эмбриоземы дерново-вые, ЭГА – эмбриоземы гумусово-аккумулятивные, Чтип – чернозем типичный [BrC - brown coal, BitC - bituminous coal, An - anthracite, EI - embryozem initial, EOA - organo-accumulative embryozem, ES - soddy embryozem, EHA - humus-accumulative embryozem, Cher - chernozem]

Рис. 3. Диапазоны значений степени педогенной зрелости (ПЗ) органического вещества почв литогенетического ряда объектов
[Fig. 3. Ranges of values of the degree of pedogenic ripeness (PR) of organic matter in soils of a lithogenetic series of objects]

Таким образом степень педогенной зрелости органического вещества почв отвалов зависит не только от наличия и количества, но и от вида включений угля. В итоге чем выше степень метаморфизации угля, содержащегося в эмбриоземах, тем выше его устойчивость, однако формирование системы органических веществ, схожей по своему качественному состоянию с таковой у зональных почв, осуществляется более низкими темпами.

Не менее интересными представляются данные по дифференциации значений педогенной зрелости органического вещества почв отвалов каменно-угольных месторождений, расположенных в различных природно-климатических районах (рис. 4). Здесь, так же как и в случае с буроугольными и антрацитовыми разрезами, отмечается увеличение значений ПЗ в эволюционном ряду почв. Однако наиболее ярко изменение описываемого показателя происходит в климатическом ряду однотипных эмбриоземов. К примеру, ПЗ в инициальных эмбриоземах, сформированных в условиях аридного экстроконтинентального климата, выше, чем у таковых других

территорий и почти вдвое превосходит значения, отмечаемые в почвах гумидного климата. Эту тенденцию увеличения ПЗ в ряду усиления аридности климата можно отметить также и в органо-аккумулятивных эмбриоземах. В дерновых эмбриоземах, формирующихся в более узком диапазоне природно-климатических условий, отмеченная тенденция проявляется в меньшей степени.

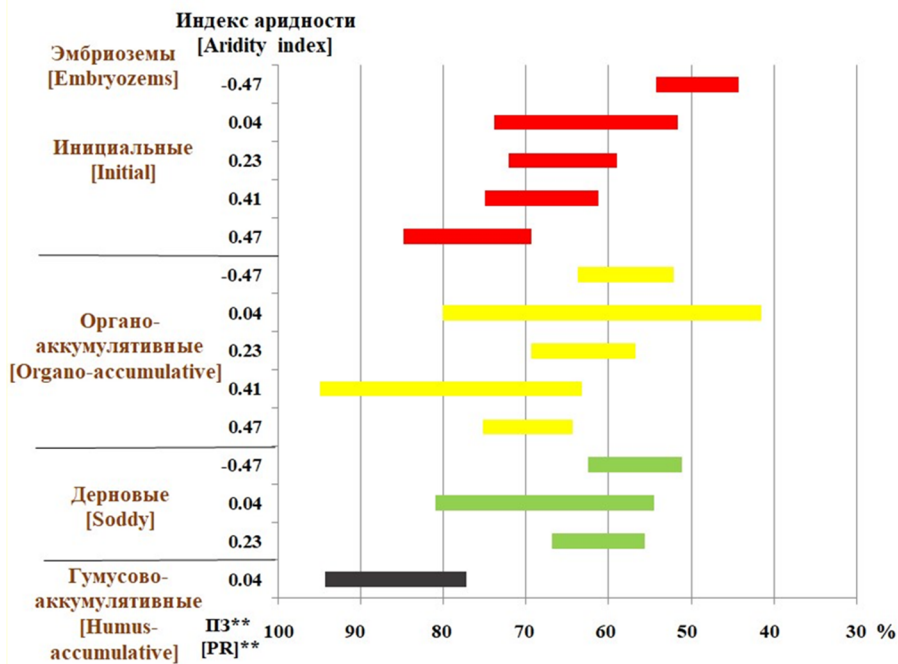


Рис. 4. Диапазоны значений педогенной зрелости (ПЗ) органического вещества почв географического ряда объектов
 [Fig. 4. Ranges of values of the degree of pedogenic ripeness (PR) of organic matter in soils of a geographical series of objects]

Таким образом, проведенные исследования показывают, что значения степени педогенной зрелости органического вещества эмбриоземов отвалов различных угольных месторождений Сибири имеют широкую амплитуду колебаний. В первую очередь, эта амплитуда определяется стадией почвообразования, поскольку по мере развития эмбриоземов значения ПЗ приближаются к таковым в зональных черноземах. Кроме того, на качество органического вещества углесодержащих почв также влияют такие факторы, как степень метаморфизации углистых включений и природно-климатические условия почвообразования. В итоге использование предлагаемого подхода позволило установить, что трансформация литогенного органического вещества в почвах отвалов происходит крайне медленно и, по всей видимости, не приводит к его окислению с образованием углекислого газа.

Заключение

Обобщая полученные результаты, можно заключить, что формирование систем органических веществ в почвах отвалов угольных месторождений Сибири начинается не на «стерильном» субстрате, а на содержащем литогенное органическое вещество, унаследованное от почвообразующих пород. Значения содержания углерода, определяемого методами мокрого и сухого сжигания, в почвах старых отвалов часто оказываются выше, чем в зональных почвах. Больше половины органического вещества исследуемых почв окисляется только при высокотемпературном сухом сжигании и не учитывается при анализе традиционным методом мокрого сжигания (метод Тюрина). Это говорит о высокой устойчивости органического вещества почв к минерализации в условиях техногенных ландшафтов. В почвах отвалов угольных месторождений устойчивость органического вещества к окислению уменьшается в ряду: антрацитовые – каменноугольные – буроугольные месторождения.

Наряду с сохранением органического вещества углей в процессе почвообразования происходит также аккумуляция менее устойчивого к окислению органического вещества педогенной и биогенной природы. Это проявляется в сближении как значений содержания углерода $C_{\text{мок}}$ и $C_{\text{сух}}$, так рассчитанной на их основе величины степени педогенной зрелости. Последняя увеличивается не только в эволюционном ряду почв, но и в однотипных почвах географического ряда объектов, что свидетельствует о более высоких темпах трансформации литогенного органического вещества в почвах техногенных ландшафтов аридных областей.

Таким образом, проведенные исследования по оценке содержания и качественного состояния органического вещества почв показывают, что техногенные ландшафты отвалов угольных месторождений Сибири являются скорее поглотителями, нежели источниками углекислого газа.

Список источников

1. Sokolov D.A., Androkhanov V.A., Abakumov E.V. Soil formation in technogenic landscapes: trends, results, and representation in the current classifications (Review) // *Tomsk State University Journal of Biology*. 2021. № 56. PP. 6–32. doi: 10.17223/19988591/56/1
2. Дергачева М.И. Система гумусовых веществ почв. Новосибирск : Наука СО, 1989. 110 с.
3. Androkhanov V.A., Sokolov D.A. Fractional composition of redox systems in soils of coal mine dumps // *Eurasian Soil Science*. 2012. № 45. PP. 399–403. doi: 10.1134/S1064229312020032
4. Соколов Д.А. Специфика определения органических веществ педогенной природы в почвах техногенных ландшафтов Кузбасса // *Вестник Томского государственного университета. Биология*. 2012. № 2 (18). С. 17–25.
5. Vindušková O., Dvořáček V., Prohasková A., Frouz J. Distinguishing recent and fossil organic matter – A critical step in evaluation of post-mining soil development – using near infrared spectroscopy // *Ecological Engineering*. 2014. Vol. 73. PP. 643–648. doi: 10.1016/j.ecoleng.2014.09.086

6. Rumpel C., Kögel-Knabner I. The role of lignite in the carbon cycle of lignite-containing mine soils: evidence from carbon mineralization and humic acid extractions // *Organic Geochemistry*. 2002. Vol. 33 (3). PP. 393–399. doi: 10.1016/S0146-6380(01)00169-3
7. Querol X., Zhuang X., Font O., Izquierdo M., Alastuey A., Castro I., van Drooge B.L., Moreno T., Grimalt J.O., Elvira J., Cabañas M., Bartoli R., Hower J.C., Ayora C., Plana F., López-Soler A. Influence of soil cover on reducing the environmental impact of spontaneous coal combustion in coal waste gobs: A review and new experimental data // *International Journal of Coal Geology*. 2011. Vol. 85 (1). PP. 2–22. doi: 10.1016/j.coal.2010.09.002
8. Frouz J., Vindušková O. Soil organic matter accumulation in postmining sites: Potential drivers and mechanisms // *Soil Management and Climate Change*. London : Academic Press, 2018. Chapter 8. PP. 103–20. doi: 10.1016/B978-0-12-812128-3.00008-2
9. Ruiz F., Resmini Sartor L., de Souza Júnior V.S., Barros dos Santos J.C., Ferreira T.O. Fast pedogenesis of tropical Technosols developed from dolomitic limestone mine spoils (SE-Brazil) // *Geoderma*. 2020. Vol. 374. PP. 114439. doi: 10.1016/j.geoderma.2020.114439
10. Ussiri D.A.N., Jacinthe P.-A., Lal R. Methods for determination of coal carbon in reclaimed minesols: A review // *Geoderma*. 2014. Vol. 214–215. PP. 155–167. doi: 10.1016/j.geoderma.2013.09.015
11. Dai X., Jia X., Zhang W.P., Bai Y.Y., Zhang J.Y., Wang Y., Wang G. Plant height-crown radius and canopy coverage-density relationships determine above-ground biomass-density relationship in stressful environments // *Biology Letters*. 2009. № 5. PP. 571–573. doi: 10.1098/rsbl.2009.0228
12. Курачев В.М., Андроханов В.А. Классификация почв техногенных ландшафтов // *Сибирский экологический журнал*. 2002. № 3. С. 255–261.
13. IUSS Working Group WRB. World Reference Base for Soil Resources. International soil classification system for naming soils and creating legends for soil maps. 4th ed. Vienna, Austria : International Union of Soil Sciences (IUSS), 2022. 234 p.
14. Jahn R., Blume H.P., Asio V., Spaargaren O., Schád P. FAO Guidelines for Soil Description. FAO Viale delle Terme di Caracalla: Rome, Italy, 2006. 98 p.
15. Соколов Д.А., Андроханов В.А., Кулижский С.П., Лойко С.В., Доможакова Е.А. Морфогенетическая диагностика процессов почвообразования на отвалах каменно-угольных разрезов Сибири // *Почвоведение*. 2015. № 1. С. 106–117.
16. Тюрин И.В. Органическое вещество почв и его роль в почвообразовании и плодородии. Учение о почвенном гумусе. М. : Сельхозгиз, 1937. 287 с.
17. Абакумов Е.В., Попов А.И. Определение в одной пробе почвы углерода, азота, окисляемости органического вещества и углерода карбонатов // *Почвоведение*. 2005. № 2. С. 186–194.
18. Пономарева В.В., Плотнокова Т.А. Некоторые данные о степени внутримолекулярной окисленности гумуса разных типов почв (к вопросу о переводном коэффициенте с углерода на гумус) // *Почвоведение*. 1967. № 7. С. 85–95.
19. Соколов Д.А. Диверсификация почвообразования на отвалах угольных месторождений Сибири : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Новосибирск, 2019. 45 с.
20. Курачев В.М., Андроханов В.А. Классификация почв техногенных ландшафтов // *Сибирский экологический журнал*. 2002. № 3. С. 255–261.
21. Нечаева Т.В., Соколов Д.А., Соколова Н.А. Оценка поглотительной способности углей различной степени метаморфизации на примере фиксации калия // *Вестник Томского государственного университета. Биология*. 2018. № 44. С. 6–23. doi: 10.17223/19988591/44/1
22. Shrestha Raj K., Lal R. Changes in physical and chemical properties of soil after surface mining and reclamation // *Geoderma*. 2011. Vol. 161. PP. 168–176. doi: 10.1016/j.geoderma.2010.12.015
23. Querol X., Zhuang X., Font O., Izquierdo M., Alastuey A., Castro I., van Drooge B.L., Moreno T., Grimalt J.O., Elvira J., Cabañas M., Bartoli R., Hower J.C., Ayora C., Plana F., López-Soler A. Influence of soil cover on reducing the environmental impact of

- spontaneous coal combustion in coal waste gobs: A review and new experimental data // International Journal of Coal Geology. 2011. Vol. 85 (1). PP. 2–22. doi: 10.1016/j.coal.2010.09.002
24. Bragina P.S., Tsibart A.S., Zavadskaya M.P., Sharapova A.V. Soils on overburden dumps in the forest-steppe and mountain taiga zones of the Kuzbass // Eurasian Soil Science. 2014. № 7. PP. 723–733. doi: 10.1134/S1064229314050032
25. Rumpel C. Microbial use of lignite compared to recent plant litter as substrates in reclaimed coal mine soils // Soil Biology and Biochemistry. 2004. № 36 (1) PP. 67–75. doi: 10.1016/j.soilbio.2003.08.020
26. Chabbi A., Rumpel C., Grootes P.M., Gonzalez-Perez J.A., Delaune R.D., Gonzalez-Vila F., Nixdorf B. Lignite degradation and mineralization in lignite-containing mine sediment as revealed by ¹⁴C activity measurements and molecular analysis // Organic Geochemistry. 2006. № 37. PP. 957–976. doi: 10.1016/j.orggeochem.2006.02.002
27. Соколов Д.А., Морозов С.В., Пчельникова Т.Г., Соколова Н.А. Источники полициклических ароматических углеводородов в компонентах ландшафтов зоны влияния Горловского антрацитового месторождения // Химия в интересах устойчивого развития. 2023. № 31. С. 700–711. doi: 10.15372/KhUR2023517
28. Соколов Д.А., Кулижский С.П., Лойко С.В., Доможакова Е.А. Использование сканирующей электронной микроскопии для диагностики процессов почвообразования на поверхности отвалов каменноугольных разрезов Сибири // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2014. № 3 (27). С. 36–52.
29. Hu P., Zhang W., Chen H., Li D., Zhao Y., Zhao J., Xiao J., Wu F., He X., Luo Y., Wang K. Soil carbon accumulation with increasing temperature under both managed and natural vegetation restoration in calcareous soils // Science of The Total Environment. 2021. № 767 (1). 145298. doi: 10.1016/j.scitotenv.2021.145298
30. Filcheva E., Noustorova M., Gentcheva-Kostadinova S., Haigh M.J. Organic accumulation and microbial action in surface coal-mine spoils, Pernik, Bulgaria // Ecological Engineering. 2000. № 15 (1-2). PP. 1–15. doi: 10.1016/S0925-8574(99)00008-7
31. Шугалей Л.С. Первичное почвообразование на отвалах вскрышных пород под культурой сосны // Почвоведение. 1997. № 2. С. 247–253.
32. Čížková B., Woś B., Pietrzykowski M., Frouz J. Development of soil chemical and microbial properties in reclaimed and unreclaimed grasslands in heaps after opencast lignite mining // Ecological Engineering. 2018. № 123. PP. 103–111. doi: 10.1016/j.ecoleng.2018.09.004
33. Солнцева Н.П., Рубилина Н.Е., Герасимова М.И., Алистратов С.В. Изменение морфологии выщелоченных черноземов в районах добычи угля // Почвоведение. 1992. № 1. С. 17–29.
34. Maharaj S., Barton C.D., Karatkanasis T.A.D., Rowe H.D., Rimmer S.M. Distinguishing “new” from “old” organic carbon on reclaimed coal mine sites using thermogravimetry: I. Method development // Soil Science. 2007. № 172. PP. 292–301. doi: 10.1097/SS.0b013e31803146e8
35. Rumpel C., Knicker H., Kogel-Knabner I., Skjemstad J.O., Huttli R.F. Types and chemical composition of organic matter in reforested lignite-rich mine soils // Geoderma. 1998. № 86. PP. 123–142. doi: 10.1016/S0016-7061(98)00036-6
36. Frouz J., Cajthaml T., Kribeš B., Schaeffer P., Bartuska M., Galer-tova R., Rojik P., Kristufek V. Deep, subsurface microflora after excavation respiration and biomass and its potential role in degradation of fossil organic matter // Folia Microbiologica. 2011. № 56. PP. 389–396. doi: 10.1007/s12223-011-0062-9
37. Куляпина Е.Д., Курачев В.М. Специфика накопления органических компонентов в почвах техногенных ландшафтов // Сибирский экологический журнал. 2004. Т. 11, № 3. С. 345–353.
38. Morgenroth G., Kretschmer W., Scharf A., Uhl T., Fettweis U., Bens, O., Huttli R.F. ¹⁴C measurement of soil in post-mining landscapes // Nuclear Instruments and Methods in Physics Research. 2004. № 223. PP. 568–572. doi: 10.1016/j.nimb.2004.04.105

39. Simpson M.J., Hatcher P.G. Determination of black carbon in natural organic matter by chemical oxidation and solid-state ¹³C Nuclear Magnetic Resonance spectroscopy // *Organic Geochemistry*. 2004. № 35. PP. 923–935. doi: 10.1016/j.orggeochem.2004.04.004
40. Хмелев В.А., Танасиенко А.А. Земельные ресурсы Новосибирской области и пути их рационального использования. Новосибирск : Изд-во СО РАН, 2009. 348 с.
41. Хмелев В.А., Танасиенко А.А. Почвенные ресурсы Кемеровской области и основы их рационального использования. Новосибирск : Изд-во СО РАН, 2013. 477 с.
42. Семенов В.М., Когут Б.М. Почвенное органическое вещество. М. : ГЕОС, 2015. 233 с.

References

1. Sokolov DA, Androkhanov VA, Abakumov EV. Soil formation in technogenic landscapes: trends, results, and representation in the current classifications (Review). *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2021;56:6-32. doi: 10.17223/19988591/56/1
2. Dergacheva MI. Sistema gumusovykh veshchestv [System of humic substances]. Novosibirsk: Nauka Siberian branch Publishing House; 1992. 112 p. In Russian
3. Androkhanov VA, Sokolov DA. Fractional composition of redox systems in the soils of coal mine dump. *Eurasian Soil Science*. 2012;45(4):399-403. doi: 10.1134/S1064229312020032
4. Sokolov DA. Spetsifika opredeleniya organicheskikh veshchestv pedogennoy prirody v pochvakh tekhnogennykh landshaftov Kuzbassa [Specificity of determination of paedogenic organic substances in soils of man-caused landscapes of Kuzbass]. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta = Tomsk State University Journal*. 2012;2: 17-25. In Russian
5. Vindušková O, Dvořáček V, Prohasková A, Frouz J. Distinguishing recent and fossil organic matter – A critical step in evaluation of post-mining soil development – using near infrared spectroscopy. *Ecological Engineering*. 2014;73:643-648. doi: 10.1016/j.ecoleng.2014.09.086
6. Rumpel C, Kögel-Knabner I. The role of lignite in the carbon cycle of lignite-containing mine soils: evidence from carbon mineralization and humic acid extractions // *Organic Geochemistry*. 2002. Vol. 33(3). PP. 393–399. doi: 10.1016/S0146-6380(01)00169-3.
7. Querol X, Zhuang X, Font O, Izquierdo M, Alastuey A, Castro I, van Drooge BL, Moreno T, Grimalt JO, Elvira J, Cabañas M, Bartroli R, Hower JC, Ayora C, Plana F, López-Soler A. Influence of soil cover on reducing the environmental impact of spontaneous coal combustion in coal waste gobs: A review and new experimental data. *International Journal of Coal Geology*. 2011;85(1):2-22. doi: 10.1016/j.coal.2010.09.002.
8. Frouz J, Vindušková O. Soil organic matter accumulation in postmining sites: Potential drivers and mechanisms. *Soil Management and Climate Change*; Muñoz MA, Zornoza R. Eds.; Academic Press: London, United Kingdom, 2018. Chapter 8. PP. 103-20. doi: 10.1016/B978-0-12-812128-3.00008-2.
9. Ruiz F, Resmini Sartor L, de Souza Júnior VS, Barros dos Santos JC, Ferreira TO. Fast pedogenesis of tropical Technosols developed from dolomitic limestone mine spoils (SE-Brazil). *Geoderma*. 2020;374:114439. doi: 10.1016/j.geoderma.2020.114439.
10. Ussiri DAN., Jacinthe P-A, Lal R. Methods for determination of coal carbon in reclaimed minesoils: A review. *Geoderma*. 2014;214-215:155-167. doi: 10.1016/j.geoderma.2013.09.015.
11. Dai X, Jia X, Zhang WP, Bai YY, Zhang JY, Wang Y, Wang G. Plant height-crown radius and canopy coverage-density relationships determine above-ground biomass-density relationship in stressful environments. *Biology Letters*. 2009;5:571-573. doi: 10.1098/rsbl.2009.0228.10.
12. Kurachev VM, Androkhanov VA. Klassifikatsiya pochv tekhnogennykh landshaftov [Classification of soils of techogenic landscapes]. *Sibirskiy Ekologicheskii Zhurnal = Siberian Ecological Journal*. 2002;3:255-261. In Russian

13. IUSS Working Group WRB. World Reference Base for Soil Resources. International soil classification system for naming soils and creating legends for soil maps. 4th ed.; International Union of Soil Sciences (IUSS): Vienna, Austria, 2022. 234 p.
14. Jahn R, Blume HP, Asio V, Spaargaren O, Schäd P. FAO Guidelines for Soil Description. FAO Viale delle Terme di Caracalla: Rome, Italy, 2006. 98 p.
15. Sokolov DA, Androkhonov VA, Kulizhskiy SP, Domozhakova EA, Loiko SV. Morphogenetic diagnostics of soil formation on tailing dumps of coal quarries in Siberia. *Eurasian Soil Science*. 2015;1(48):95-105. doi 10.1134/S1064229315010159
16. Tjurin IV. *Organicheskoe veshchestvo pochv i ego rolj v pochvoobrasovanii i plodorodii. Uchenie o pochvennom gumuse* [Soil organic matter and its role in soil formation and fertility. The doctrine of soil humus]. Moscow, Seljhosgis, 1937, 287 p. In Russian
17. Abakumov EV, Popov AI. Determination of the carbon and nitrogen contents and oxidizability of organic matter and the carbon of carbonates content in one soil sample. *Eurasian Soil Science*. 2005;38(2):165-172.
18. Ponomareva VV, Plotnikova TA. Nekotoryye dannyye o stepeni vnutrimolekulyarnoy okislennosti gumusa raznykh tipov pochv (k voprosu o perevodnom koeffitsiyente s ugleroda na gumus) [Some data on the degree of intramolecular oxidation of humus in different types of soils (on the issue of the conversion factor from carbon to humus)]. *Pochvovedenie – Soviet Soil Science*. 1967;7:85-95. In Russian
19. Sokolov DA. *Diversifikatsiya pochvoobrazovaniya na otvalakh ugol'nykh mestorozhdeniy Sibiri* [Diversification of soil formation on the dumps of coal deposits in Siberia. DoctSci. Dissertation, Soil science]. Novosibirsk: Institute of Soil Science and Agrochemistry SB RAS. 2019. 329 p. In Russian
20. Kurachev VM, Androkhonov VA. Klassifikatsiya pochv tekhnogennykh landshaftov [Classification of soils of techogenic landscapes]. *Sibirskiy Ekologicheskii Zhurnal = Siberian Ecological Journal*. 2002;3:255-261. In Russian
21. Nechaeva TV, Sokolov DA, Sokolova NA. Estimation of absorption capacity of coals metamorphosed to a different extent using the example of potassium fixation. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2018;44:6-23. doi: 10.17223/19988591/44/1 In Russian, English Summary
22. Shrestha RK, Lal R. Changes in physical and chemical properties of soil after surface mining and reclamation. *Geoderma*. 2011;161:168-176. doi: 10.1016/j.geoderma.2010.12.015.
23. Querol X, Zhuang X, Font O, Izquierdo M, Alastuey A, Castro I, van Drooge BL, Moreno T, Grimalt JO, Elvira J, Cabañas M, Bartroli R, Hower JC, Ayora C, Plana F, López-Soler A. Influence of soil cover on reducing the environmental impact of spontaneous coal combustion in coal waste gobs: A review and new experimental data. *International Journal of Coal Geology*. 2011;85(1):2-22. doi: 10.1016/j.coal.2010.09.002
24. Bragina PS, Tsibart AS, Zavadskaya MP, Sharapova AV. Soils on overburden dumps in the forest-steppe and mountain taiga zones of the Kuzbass. *Eurasian Soil Science*. 2014;47(7):723-733. doi 10.1134/S1064229314050032
25. Rumpel C. Microbial use of lignite compared to recent plant litter as substrates in reclaimed coal mine soils. *Soil Biology and Biochemistry*. 2004;36(1):67-75. doi: 10.1016/j.soilbio.2003.08.020
26. Chabbi A, Rumpel C, Grootes PM, Gonzalez-Perez JA, Delaune RD, Gonzalez-Vila F, Nixdorf B. Lignite degradation and mineralization in lignite-containing mine sediment as revealed by ¹⁴C activity measurements and molecular analysis. *Organic Geochemistry*. 2006;37:957-976. doi: 10.1016/j.orggeochem.2006.02.002
27. Sokolov DA, Morozov SV, Pchelnikova TG, Sokolova NA. Istochniki politsiklicheskikh aromatischeskikh uglevodorodov v komponentakh landshaftov zony vliyaniya Gorlovskogo antratsitovogo mestorozhdeniya [Sources of polycyclic aromatic hydrocarbons in landscape components of the zone of influence of the Gorlovskoye anthracite deposit]. *Khimiya v interesakh ustoychivogo razvitiya – Chemistry for sustainable development*. 2023;31:700-711. doi: 10.15372/KhUR2023517 In Russian

28. Sokolov DA, Kulizhskiy SP, Loiko SV, Domozhakova EA. Using electronic scanning microscopy for diagnostics of soil-forming processes on the surface of coal-mine dumps in Siberia. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2014;3(27):36-52. In Russian, English Summary
29. Hu P, Zhang W, Chen H, Li D, Zhao Y, Zhao J, Xiao J, Wu F, He X, Luo Y, Wang K. Soil carbon accumulation with increasing temperature under both managed and natural vegetation restoration in calcareous soils. *Science of The Total Environment*. 2021;767(1):145298. doi: 10.1016/j.scitotenv.2021.145298
30. Filcheva E, Noustorova M, Gentcheva-Kostadinova S, Haigh MJ. Organic accumulation and microbial action in surface coal-mine spoils, Pernik, Bulgaria. *Ecological Engineering*. 2000;15(1-2):1-15. doi: 10.1016/S0925-8574(99)00008-7
31. Shugaley LS. Pervichnoe pochvoobrazovanie na otvalakh vskryshnykh porod pod kul'turoy sosny [Initial soil formation on the tailings of strip mines under pine cultures]. *Pochvovedenie = Eurasian Soil Science*. 1997;2:247-254. In Russian
32. Čížková B, Woś B, Pietrzykowski M, Frouz J. Development of soil chemical and microbial properties in reclaimed and unreclaimed grasslands in heaps after opencast lignite mining. *Ecological Engineering*. 2018;123:103-111. doi: 10.1016/j.ecoleng.2018.09.004
33. Solntseva NP, Rubilina NE, Gerasimova MI, Alistratov SV. Izmenenie morfologii vshchelochennykh chernozemov v rayonakh dobychi uglya [Morphological transformations of leached chernozems in coal mining areas (at the example of Moscow brown coal basin)]. *Pochvovedenie = Eurasian Soil Science*. 1992;1:17-29. In Russian
34. Maharaj S, Barton CD, Karatkanasis TAD, Rowe HD, Rimmer SM. Distinguishing “new” from “old” organic carbon on reclaimed coal mine sites using thermogravimetry: I. Method development. *Soil Science*. 2007;172:292-301. doi: 10.1097/SS.0b013e31803146e8
35. Rumpel C, Knicker H, Kogel-Knabner I, Skjemstad JO, Huttel RF. Types and chemical composition of organic matter in reforested lignite-rich mine soils. *Geoderma*. 1998;86:123-142. doi: 10.1016/S0016-7061(98)00036-6
36. Frouz J, Cajthaml T, Kribek B, Schaeffer P, Bartuska M, Galer-tova R, Rojik P, Kristufek V. Deep, subsurface microflora after excavation respiration and biomass and its potential role in degradation of fossil organic matter. *Folia Microbiologica*. 2011;56:389-396. doi: 10.1007/s12223-011-0062-9
37. Kulyapina ED, Kurachev VM. Spetsifika nakopleniya organicheskikh komponentov v pochvakh tekhnogennykh landshaftov [Specifics of accumulation of organic components in soils of technogenic landscapes]. *Sibirskiy Ekologicheskii Zhurnal = Siberian Ecological Journal*. 2004;11:345-353. In Russian
38. Morgenroth G, Kretschmer W, Scharf A, Uhl T, Fettweis U, Bens O, Huttel RF. 14C measurement of soil in post-mining landscapes. *Nuclear Instruments and Methods in Physics Research*. 2004;223:568-572. doi: 10.1016/j.nimb.2004.04.105
39. Simpson MJ, Hatcher PG. Determination of black carbon in natural organic matter by chemical oxidation and solid-state ¹³C Nuclear Magnetic Resonance spectroscopy. *Organic Geochemistry*. 2004;35:923-935. doi: 10.1016/j.orggeochem.2004.04.004
40. Khmelev VA, Tanasienko AA. Zemel'nyye resursy Novosibirskoy oblasti i puti ikh ratsional'nogo ispol'zovaniya [Land resources of the Novosibirsk region and ways of their rational use]. Novosibirsk: Publishing house SB RAS; 2009. 348 p. In Russian
41. Khmelev VA, Tanasienko AA. Pochvennyye resursy Kemerovskoy oblasti i osnovy ikh ratsional'nogo ispol'zovaniya [Soil resources of the Kemerovo region and the basis of their rational use]. Novosibirsk: Publishing house SB RAS; 2013. 477 p. In Russian
42. Semenov VM, Kogut BM. Pochvennoye organicheskoye veshchestvo [Soil organic matter]. Moscow: GEOS Publ; 2015. 233 p. In Russian

Информация об авторах:

Соколов Денис Александрович – д-р. биол. наук, зав. лабораторией рекультивации почв, Институт почвоведения и агрохимии СО РАН (Новосибирск, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-3409-9745>

E-mail: sokolovdenis@issa-siberia.ru

Гуркова Евгения Александровна – канд. биол. наук, с.н.с. лаборатории рекультивации почв, Институт почвоведения и агрохимии СО РАН (Новосибирск, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-3379-230X>

E-mail: gurkova@issa-siberia.ru

Осинцева Мария Алексеевна – доцент, канд. техн. наук, начальник управления проектной деятельности, Кемеровский государственный университет (Кемерово, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-4045-8054>

E-mail: k1marial@inbox.ru

Бурова Надежда Владимировна – руководитель центра ландшафтной архитектуры, Кемеровский государственный университет (Кемерово, Россия).

E-mail: centr1a@mail.ru

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Information about the authors:

Denis A. Sokolov, Dr. Sci. (Biol.), Leading Researcher in the in the Laboratory of Soil Reclamation of the Institute of Soil Science and Agrochemistry of SB RAS (Novosibirsk, Russian Federation).

ORCID: <http://orcid.org/0000-0002-7859-7244>

E-mail: sokolovdenis@issa-siberia.ru

Gurkova Evgeniya A. – Cand.Sci. (Biol.), Senior Researcher in the in the Laboratory of Soil Reclamation of the Institute of Soil Science and Agrochemistry of SB RAS (Novosibirsk, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-3379-230X>

E-mail: gurkova@issa-siberia.ru

Osintseva Maria A. – Associate Professor, Cand.Sci (Techn.), Head of Project Management Department at Kemerovo State University (Kemerovo, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-4045-8054>

E-mail: k1marial@inbox.ru

Burova Nadezhda V. – Head of the Landscape Architecture Center, Kemerovo State University (Kemerovo, Russian Federation).

E-mail: centr1a@mail.ru

The Authors declare no conflict of interest.

*Статья поступила в редакцию 16.05.2023;
одобрена после рецензирования 13.08.2023; принята к публикации 11.12.2023.*

*The article was submitted 16.05.2023;
approved after reviewing 13.08.2023; accepted for publication 11.12.2023.*