

МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ

ВЕСТНИК
ТОМСКОГО
ГОСУДАРСТВЕННОГО
УНИВЕРСИТЕТА
БИОЛОГИЯ

Tomsk State University Journal of Biology

Научный журнал

2024

№ 66

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 завершенных 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, воспроизведимость 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 6–9 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. Внесен 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)

Артемов Г.Н. – отв. редактор (Томский государственный университет, Томск, Россия)

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, Пущино, Россия)

Волокитина А.В. – отв. редактор (Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, Красноярск)

Горюшевич С.Н. – отв. редактор (Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН, Томск, 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)

Дюкарев А.Г. – отв. редактор (Институт мониторинга и климатических систем РАН, Томск)

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)

Кривец С.А. – отв. редактор (Институт мониторинга и климатических систем РАН, Томск)

Кулижкин С.П. – отв. редактор (Томский государственный университет, Томск, Россия)

Лойко С.В. – отв. редактор (Томский государственный университет, Томск, Россия)

Минеева Н.М. – отв. редактор (Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, пос. Борок)

Симакова А.В. – отв. редактор (Томский государственный университет, Томск, Россия)

Тарасов В.В. – отв. редактор (Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург, Россия)

Франк Ю.А. – отв. редактор (Томский государственный университет, Томск, Россия)

Шефтель Б.И. – отв. редактор (Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Россия)

Штернишис М.В. – отв. редактор (Всероссийский научно-исследовательский институт биологической защиты растений, Краснодар, Россия)

Раудина Т.В. – отв. секретарь (Томский государственный университет, Томск, Россия)

e-mail: biotsu@mail.ru

РЕДАКЦИОННЫЙ СОВЕТ

Александровский А.Л. (Институт географии РАН, Москва, Россия); **Ананьева Н.Б.** (Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия); **Ананьева Н.Б.** (Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия); **Афтанас Л.И.** (НИИ физиологии и экспериментальной медицины СО РАМН, Новосибирск, Россия); **Васильева Е.Д.** (Зоомузей МГУ, Москва, Россия); **Дюбюа 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.Л.** (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 криопротекции 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); **Пердинес 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 В.Г. Лихачева; редактор-переводчик В.В. Воздвиженский; оригинал-макет А.И. Лелоюр; дизайн обложки Л.Д. Кривцова

Подписано в печать 25.06.2024 г. Формат 70×108^{1/16}. Усл. печ. л. 21,4. Тираж 50 экз. Заказ № 5965. Цена свободная. Дата выхода в свет 19.07.2024 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 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 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: 6-9 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

e-mail: biotsu@mail.ru, <http://journals.tsu.ru/biology/en/>

Editor-in-Chief - Daniil S. Vorobiev, Tomsk State University (Tomsk, Russia),

Co-Editor-in-Chief - Oleg S. Pokrovsky, National Centre for Scientific Research (Toulouse, France)

Associate Editor - Tatiana V. Raudina, Tomsk State University (Tomsk, Russia)

EDITORIAL COUNCIL

Daniil S Vorobiev - Editor-in-Chief, Tomsk State University, Tomsk, Russia

Oleg S. Pokrovsky - Co-Editor-in-Chief, National Centre for Scientific Research, Toulouse, France

Gleb N. Artemov - Editor, Tomsk State University, Tomsk, Russia

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

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

Alexandra V. Volokitina - Editor, Forest Fire Science Laboratory, Sukachev Institute of Forest, Siberian Branch of the RAS, Krasnoyarsk, Russia

Sergei N. Goroshkevich - Editor, Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems, SB RAS, Tomsk, Russia

Tatyana I. Gromovych - Editor, Moscow Polytechnic University, Moscow, Russia

Evgeny V. Denisov - Editor, Cancer Research Institute of Tomsk NRMC, Tomsk, Russia

Olga V. Dorogina - Editor, Central Siberian Botanical Garden SB RAS, Novosibirsk, Russia

Anatoliy G. Dukarev - Editor, Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems, SB RAS, Tomsk, Russia

Andrei A. Zverev - Editor, Tomsk State University, Tomsk, Russia

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

Svetlana A. Krivets - Editor, Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems, SB RAS, Tomsk, Russia

Sergey P. Kulizhskiy - Editor, Tomsk State University, Tomsk, Russia

Sergey V. Loiko - Editor, Tomsk State University, Tomsk, Russia

Natalya M. Mineeva - Editor, Papanin Institute for Biology of Inland Waters, RAS, Borok, Russia

Anastasia V. Simakova - Editor, Tomsk State University, Tomsk, Russia

Vladimir V. Tarasov - Editor, Institute of Plant and Animal Ecology, RAS, Yekaterinburg, Russia

Boris I. Sheftel - Editor, AN Severtsov Institute of Ecology and Evolution, RAS, Moscow, Russia

Margarita V. Shternshis - Editor, All-Russian Research Institute of Biological Plant Protection, Krasnodar, Russia

Tatiana V. Raudina - Associate Editor, Tomsk State University, Tomsk, Russia,

e-mail: biotsu@mail.ru

EDITORIAL BOARD

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'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); **Lodigin 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); **Olenikov 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 VG Lihacheva; Translator/Editor VV Vozdvizhenskij; camera-ready copy AI Leloyur; cover design LD Krivtsova.

Passed for printing 25.06.2024. Format 70×108^{1/16}. Conventional printed sheets 21,4. Circulation is 50 copies. Orders No 5965. Open price. Date of publication 19.07.2024.

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

ПОЧВОВЕДЕНИЕ

Константинова Е.Ю., Константинов А.О., Курасова А.О., Минкина Т.М.	
Вариативность поверхностных горизонтов почв города Тюмени (Россия)	6
Смирнова М.А., Плотникова О.О., Бардашов Д.Р., Терская Е.В.	
Генетические особенности лесостепных почв с осветленным горизонтом (на примере почвы западины Окско-Донской низменности)	22

БОТАНИКА

Климов А.В., Прошкин Б.В. <i>Populus × moskoviensis</i> на юге Восточной Сибири	42
Кучеров И.Б., Зверев А.А. Ценотические позиции субокеанических пустошно-боровых и влажнолуговых видов растений в таежной зоне Европейской России	63

ЗООЛОГИЯ

Бобрцов А.В., Петров А.Н., Быховец Н.М. Распространение, местообитания и численность крошечной бурозубки <i>Sorex minutissimus</i> (Eulipotyphla, Soricidae) на Северо-Востоке европейской части России	104
Лыков Е.Л., Свиридов Д.А. О формировании городской популяции вяхиря (<i>Columba palumbus</i> L.) в г. Орле	122
Kiseleva N.V., Poddubnaya N.Ya. Abundance of Eurasian lynx in the mountain taiga of the Southern Urals	142

ФИЗИОЛОГИЯ ЧЕЛОВЕКА И ЖИВОТНЫХ

Киселев С.В. Физиологические показатели равнозубой бурозубки (<i>Sorex isodon</i> , Eulipotyphla) при непродолжительном пребывании в холодной воде	158
--	-----

ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ РАСТЕНИЙ

Андросова В.И., Теребова Е.Н., Быкова А.Д. Активность супероксиддисмутазы и каталазы в лишайниках с разным составом фотобионтов	173
--	-----

ЭКОЛОГИЯ

Беляева П.Г. Состав и структура фитопланктона Сылвенско-Чусовского плеса Камского водохранилища (Россия)	193
Ивасенко Д.А., Франк Ю.А., Перченко Р.В., Рыбкин Д.С., Герасимчук А.Л. Биоконверсия твердых отходов животноводства с помощью консорциума органотрофных микроорганизмов: результаты опытно-промышленных испытаний	213
Мельник А.В., Силаков М.И., Машукова О.В., Мельник Л.А. Биолюминесценция гребневика <i>Pleurobrachia pileus</i> (O.F. Müller 1776)	234
Vorobiev D.S., Frank Y.A., Rakhamatullina S.N., Vorobiev E.D., Poskrebysheva Y.R., Oladele O.A., Trifonov A.A. Microplastic ingestion by fish with different feeding habits in the Ob and Yenisei Rivers	252

TABLE OF CONTENTS

SOIL SCIENCE

Konstantinova EYu, Konstantinov AO, Kurasova AO, Minkina TM. Variability of surface soil horizons in the city of Tyumen	6
Smirnova MA, Plotnikova OO, Bardashov DR, Terskaya EV. Genetic features of forest-steppe soils with albic horizon: a case study in the Oksko-Don Lowland	22

BOTANY

Klimov AV, Proshkin BV. <i>Populus × moskoviensis</i> in the south of Eastern Siberia	42
Kucherov IB, Zverev AA. Phytocoenotical positions of suboceanic heath and wet-meadow plants in boreal-forest zone of European Russia	63

ZOOLOGY

Bobretsov AV, Petrov AN, Bykhovets NM. Distribution, habitats and abundance of the Eurasian least shrew <i>Sorex Minutissimus</i> (Eulipotyphla, Soricidae) in the north-east of the European part of Russia	104
Lykov EL, Sviridov DA. On the formation of the urban population of the woodpigeon (<i>Columba palumbus</i> L.) in the city of Oryol	122
Kiseleva NV, Poddubnaya NYa. Abundance of Eurasian lynx in the mountain taiga of the Southern Urals	142

HUMAN AND ANIMALS PHYSIOLOGY

Kiselev SV. Physiological indices of the even-toothed shrew (<i>Sorex Isodon</i> , Eulipotyphla) during short-term exposure to cold water	158
---	-----

PLANT PHYSIOLOGY AND BIOCHEMISTRY

Androsova VI, Terebova EN, Bykova AD. Activity of superoxide dismutase and catalase in lichens with different composition of photobionts	173
---	-----

ECOLOGY

Belyaeva PG. The composition and structure of phytoplankton in the Sylvensko-Chusovsky reach of the Kama reservoir (Russia)	193
Ivasenko DA, Frank YA, Perchenko RV, Rybkin DS, Gerasimchuk AL. Bioconversion of solid livestock waste using a consortium of organotrophic microorganisms: Results of the pilot experiment	213
Melnik AV, Silakov MI, Mashukova OV, Melnik LA. Bioluminescence of ctenophore <i>Pleurobrachia pileus</i> (O.F. Müller 1776)	234
Vorobiev DS, Frank YA, Rakhatullina SN, Vorobiev ED, Poskrebysheva YR, Oladele OA, Trifonov AA. Microplastic ingestion by fish with different feeding habits in the Ob and Yenisei rivers	252

ПОЧВОВЕДЕНИЕ

Научная статья

УДК 631.41(631.445)

doi: 10.17223/19988591/66/1

Вариативность поверхностных горизонтов почв города Тюмени (Россия)

Елизавета Юрьевна Константинова¹,

Александр Олегович Константинов², Алина Олеговна Курасова³,

Татьяна Михайловна Минкина⁴

^{1, 4} Южный федеральный университет, Ростов-на-Дону, Россия

² Тюменский государственный университет, Тюмень, Россия

³ Национальный исследовательский Томский государственный университет,
Томск, Россия

¹ <http://orcid.org/0000-0002-9836-8721>, konstantliza@gmail.com

² <https://orcid.org/0000-0002-6950-2207>, konstantinov.alexandr72@gmail.com

³ <https://orcid.org/0000-0003-4479-3789>, kurasovalina@gmail.com

⁴ <http://orcid.org/0000-0003-3022-0883>, tminkina@mail.ru

Аннотация. В границах города Тюмени в современный период происходит интенсивная урбанизация, которая приводит к значительной трансформации природной среды. Активное расширение селитебных и промышленных зон происходит в условиях непрерывной застройки прилегающих территорий, бывших в сельскохозяйственном использовании или естественном состоянии. Данный процесс сопровождается сменой естественных почв антропогенно-преобразованными, которые занимают значительные площади и встречаются во всех функциональных зонах города. Антропогенная деятельность как фактор почвообразования проявляется в особенностях морфологического строения почв, особенно верхнего горизонта. В административных границах г. Тюмени ($57^{\circ}09'$ с.ш., $65^{\circ}32'$ в.д.) исследованы морфологические особенности и физико-химические свойства поверхностных горизонтов (0–10 см) почв и техногенных поверхностных образований (241 образец). Показано, что в почвах всех функциональных зон, кроме рекреационной, отмечаются признаки антропогенного воздействия. Прямое воздействие приводит к перемешиванию верхних почвенных горизонтов, погребению естественных и антропогенно-преобразованных органогенных горизонтов, появлению срединных горизонтов на поверхности или сведение почвы, созданию новых горизонтов и почв. Таким образом, особенности морфологического строения почв являются репрезентативным источником информации об истории трансформации ландшафтов городских территорий в связи с характером и масштабом хозяйственной деятельности человека.

Ключевые слова: городские почвы, урболандшафты, история землепользования, *Urbic Technosol*, физико-химические свойства почв, Западная Сибирь

Источник финансирования: исследования выполнены при поддержке Российского научного фонда (проект № 22-77-00099; интерпретация результатов), а также в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (проект № FSWM-2024-0006; аналитические работы).

Для цитирования: Константина Е.Ю., Константинов А.О., Курасова А.О., Минкина Т.М. Вариативность поверхностных горизонтов почв города Тюмени (Россия) // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2024. № 66. С. 6–21. doi: 10.17223/19988591/66/1

Original article
doi: 10.17223/19988591/66/1

Variability of surface soil horizons in the city of Tyumen (Russia)

Elizaveta Yu. Konstantinova¹, Alexandr O. Konstantinov²,
Alina O. Kurasova³, Tatyana M. Minkina⁴

^{1, 4} *Southern Federal University, Rostov-on-Don, Russian Federation*

² *University of Tyumen, Tyumen, Russian Federation*

³ *National Research Tomsk State University, Tomsk, Russian Federation*

¹ <http://orcid.org/0000-0002-9836-8721>, konstantliza@gmail.com

² <https://orcid.org/0000-0002-6950-2207>, konstantinov.alexandr72@gmail.com

³ <https://orcid.org/0000-0003-4479-3789>, kurasovalina@gmail.com

⁴ <http://orcid.org/0000-0003-3022-0883>, tminkina@mail.ru

Summary. Urbanization is one of the main trends of the modern world. The growth of the urban population, and, as a consequence, the increase in the area of urban landscapes, leads to a significant transformation of the environment due to comprehensive human economic activity or anthropogenesis. Such changes affect not only natural landscapes as a whole, but also their individual components, such as soil cover. Anthropogenically transformed soils occupy significant areas within urbanized territories. The nature of the anthropogenic impact on soils is determined by the type of land use and is reflected in the profile of urban soils in the form of formation of corresponding anthropogenic horizons or changes in the properties of surface horizons.

Field work was carried out within the boundaries of the city of Tyumen (57°09' N, 65°32' E), including both the core of dense urban areas and peripheral agricultural and recreational areas. The object of the study in this work is anthropogenically modified soils of the city of Tyumen. The description and diagnostics of horizons and characteristics were carried out on the basis of the "Classification and Diagnostics of Soils of Russia" [2004], taking into account proposals for the introduction of urban soils into the soil classification system of Russia. The research methods included morphological analysis of soils, determination of acidity, organic carbon content by the titrimetric method, soil texture by sedimentation method with pyrophosphate preparation. Statistical analysis of the data was carried out using the STATISTICA 12 "StatSoft" package (USA).

The results showed that natural surface horizons are typical only for undisturbed soils of the recreational area. The soils of other functional zones demonstrated signs of anthropogenic impact, which were expressed in the form of changes in both the soil profile as a whole and surface horizon. The direction and intensity of anthropogenic impact correspond to the severity of the transition from natural to anthropogenic landscapes.

The reaction of the surface horizons varies from acidic to strongly alkaline. The largest area within the city is occupied by alkaline soils. The Corg values fluctuate within 0.01-22.84%, with an average value of 2.7%. Loamic and siltic varieties predominate, among which silt loams are the most widespread. The composition of the major oxides is consistent with the soil texture. The contents of Fe₂O₃ and Al₂O₃ vary between 0.7-7.7 and 1.5-13%, their increased values are typical for soils on cover and loess-like loams. The SiO₂ content in most urban soils is 60-70%.

Within the urban area of Tyumen, 5 districts are distinguished according to the morphology and properties of surface soil horizons. In the city center, urban stratified

soils on sandy and silty loamy technogenic deposits with elevated pH and average content of C_{org} predominate. The northern part of the city is occupied mainly by peat soils on the site of mined-out areas of the Tarman bog massif with an alkaline reaction and a high content of C_{org}. In the western part on the city periphery, agrogenically transformed and postagrogenic soils with slightly acidic and neutral reaction and average content of C_{org} on loess-like loams can be found. In the northeast of the city alkaline agricultural soils predominate. In the southeastern part within the lacustrine-alluvial deposits, slightly altered soils with low pH values and low C_{org} content can be found.

The article contains 4 Figures, 33 References.

Keywords: urban soils, urban landscapes, history of land use, Urbic Technosol, soil physico-chemical properties, Western Siberia

Fundings: This research was performed with the support of the Russian Science Foundation (Grant No 22-77-00099: interpretation of results) as well as within the framework of the state assignment of the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation (Grant No FSWM-2024-0006: laboratory work).

For citation: Konstantinova EYu, Konstantinov AO, Kurasova AO, Minkina TM. Variability of surface soil horizons in the city of Tyumen (Russia). *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology.* 2024;66:6-21. doi: 10.17223/19988591/66/1

Введение

В современном мире одной из важнейших целей в области устойчивого развития является обеспечение жизнестойкости и экологической устойчивости урбанизированных территорий. Население городов достигло 4,4 млрд человек к 2021 г., или 56% от численности мирового населения, и продолжает расти [1]. К числу главных последствий урбанизации относятся развитие городской транспортной и социальной инфраструктуры, увеличение экономической активности, в том числе в связи с расширением промышленного производства. Интенсивный техногенез как результат различных взаимосвязанных процессов приводит к глубокому преобразованию исходных природных ландшафтов и отдельных их компонентов, в частности, их свойств и функций [2].

Трансформация почвенного покрова в результате процессов урбанизации является одним из приоритетных направлений исследований в последние десятилетия [3–5]. Актуальность данной проблематики обусловлена, с одной стороны, масштабом, а с другой – сложным, не всегда однозначным характером данного явления [6–7]. Возникновение и развитие антропогенно-преобразованных почв и техногенных поверхностных образований (ТПО) определяются историей и длительностью урбанизации, характером землепользования. Городские почвы, с одной стороны, наследуют признаки естественных почв, с другой – формируются под влиянием деятельности человека, приводящей к изменению или уничтожению природных образований [8]. Несмотря на рост числа исследований, посвященных вопросам классификации городских почв и ТПО [9–13], проблема их включения в современную классификацию почв России продолжает оставаться дискуссионной [14].

Характер освоения территории, особенности городской структуры, специализация и размещение производств являются специфичными признаками каждого конкретного города. Возраст городской застройки, функциональное зонирование, плотность населения, плотность дорожной сети, расстояние от городского центра определяются уровнем урбанизации и являются важными факторами формирования почвенного покрова городов [15]. Кроме того, как показали результаты современных исследований, исходный физико-географический контекст может также являться фактором значительной дифференциации почвенного покрова [16–17], что потенциально способно оказывать существенное влияние на экосистемные функции и эколого-геохимическую специализацию почвенного покрова [18–19]. Таким образом, совокупность естественных особенностей территории и характера процессов урбанизации являются ключом к пониманию современного разнообразия почв городских территорий и их потенциальной роли в формировании подобных ландшафтов.

В России насчитывается 1 118 городов, в которых проживает 110,1 млн чел. [20]. Тюмень занимает 18-е место по численности населения среди городов России и характеризуется высокой динамикой прироста населения. Тюмень является крупным транспортным и торговым центром с развитой сферой строительства, основой промышленности которого служат крупные и средние обрабатывающие производства. В настоящее время город продолжает интенсивно развиваться при достаточно низком росте промышленности. Соответственно, пример Тюмени может рассматриваться в качестве одного из возможных путей постиндустриального развития урболандшафтов России, возможные последствия которого важно изучить, в том числе с позиций исследований городских почв.

Изучение почвенного покрова в окрестностях Тюмени проводилось в 80–90-е гг. XX в., до начала интенсивного развития урбопочвоведения в России. Л.Н. Каретиным и И.М. Гаджиевым составлена почвенная карта юга Тюменской области [21], дающая представление о почвенном покрове пригородной зоны Тюмени. Сведения о морфологических особенностях, физико-химических свойствах природных и используемых в земледелии почв данной территории содержатся в работах Л.Н. Каретина [22] и В.Я. Хренова [23], где для определения таксономической принадлежности почв использована факторно-экологическая классификация почв СССР [24], не позволяющая охарактеризовать антропогенно-преобразованные почвы. Антропогенно-преобразованные почвы и ТПО застроенной части Тюмени обсуждаются в работе А.Н. Гусейнова [25], в которой использована систематика городских почв, предложенная М.Н. Строгановой и М.Г. Агарковой [9].

Цель настоящего исследования состоит в анализе вариативности свойств и морфологии поверхностных горизонтов почв Тюмени в контексте особенностей урбанизации и своеобразия исходных ландшафтов.

Материалы и методы

Полевые почвенно-геохимические исследования проведены летом 2016 г. в административных границах Тюмени (рис. 1). Город Тюмень

($57^{\circ}09' N$, $65^{\circ}32' E$), основанный в 1586 г., с населением 861,1 тыс. чел. и площадью 698,5 км², расположен на юго-западе Западно-Сибирской равнины. Протекающая с запада на восток р. Тура делит территорию на две части: левобережную на низкой I надпойменной террасе (НПТ), переходящей в Тарманский болотный массив, и правобережную, занимающую комплекс высоких НПТ и часть Тура-Пышминского междуречья. Территория характеризуется умеренным климатом с продолжительной холодной зимой и коротким теплым летом; преобладают юго-западные ветры. Тюмень расположена на границе двух почвенных провинций: левобережная часть города относится к Западно-Сибирской южнотаёжной дерново-неглубоко- и глубоко-подзолистых почв, дерново-подзолистых и дерново-подзолисто-глеевых почв со вторым гумусовым горизонтом, торфяных болотных и дерново-глеевых почв, правобережная – к Западно-Сибирской лиственочно-лесной серых лесных, серых лесных осололедовых, лугово-чернозёмных и луговых осололедовых и солонцеватых и лугово-болотных почв [26].

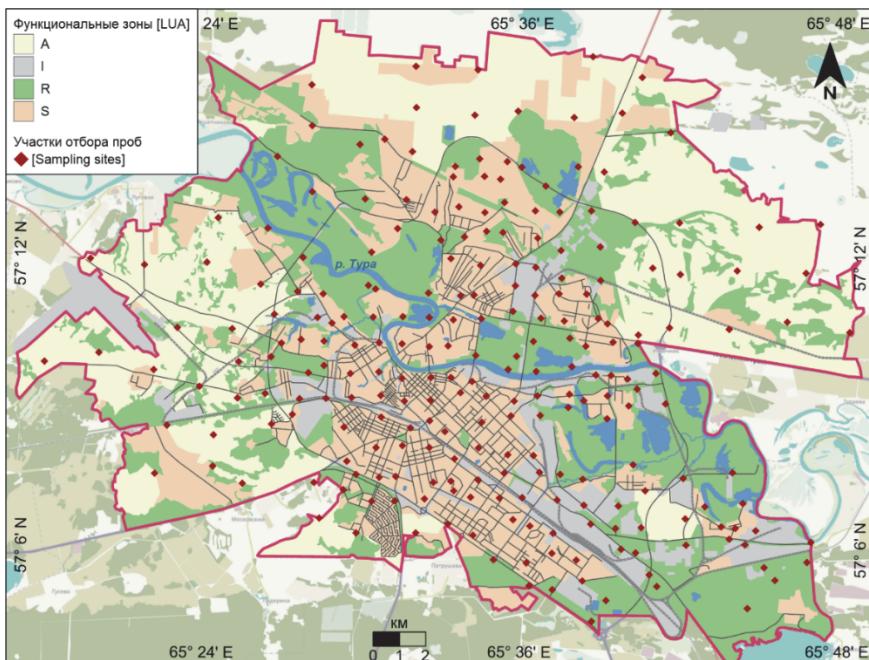


Рис. 1. Расположение площадок опробования почв в пределах различных функциональных зон Тюмени: А – сельскохозяйственная, I – промышленно-складская, R – рекреационная, S – селитебная
[Fig. 1. Location of soil sampling sites within various functional zones of Tyumen city:
A - agricultural, I - industrial and warehouse, R - recreational, S - residential]

Для оценки трансформации верхней части профиля городских почв по регулярной километровой сети заложены площадки опробования на участках с ненарушенным почвенным и редким растительным покровом [27]. На незастроенных городских территориях в рекреационной и сельскохозяйственной зонах плотность сети составила 1 площадка на 4 км². В результате

выделен 241 участок опробования (рис. 1). Для морфологической характеристики верхней части почвенного профиля в центре площадки 5×5 м закладывалась прикопка глубиной до 40 см. Классификация почв проводилась с учетом предложений о введении городских почв и ТПО [9–14] в Классификацию и диагностику почв России [28] и согласно Мировой реферативной базе почвенных ресурсов [29]. На каждой площадке методом конверта отбиралась смешанная проба поверхностного (0–10 см) почвенного горизонта (исключая опад, подстилку, мусор, камни и пр.) [30].

В отобранных образцах определены pH потенциометрическим методом в суспензии почва:вода (1:2,5) с помощью pH метра 206-pH1 «Testo» (Германия), содержание органического углерода ($C_{опт}$) титриметрическим вариантом метода И.В. Тюрина [31], содержание Al_2O_3 , SiO_2 и Fe_2O_3 рентгено-флуоресцентным спектрометром Спектроскан Макс-GV «Спектрон» (Россия) и размерность почвенных частиц лазерным дифрактометром LS 13320 «Beckman Coulter» (США) с предварительным диспергированием проб пи-рофосфатом натрия.

Обработка и анализ данных проведены с использованием пакета Statistica 12 «StatSoft» (США). Рассчитаны описательные статистики изученных параметров и проведена проверка нормальности распределения выборок с помощью W-теста Шапиро–Уилка.

Результаты исследования и обсуждение

Встречаемость различных типов поверхностных горизонтов в почвах Тюмени и их свойства. Полевые исследования показали, что естественные поверхностные горизонты характерны только для ненарушенных почв рекреационной зоны. В почвах всех остальных функциональных зон отмечаются признаки антропогенного воздействия, которые выражаются в виде изменения как почвенного профиля в целом, так и поверхностных горизонтов (рис. 2). Направленность и интенсивность процессов антропогенного воздействия соответствуют выраженности перехода от естественных к антропогенным ландшафтам.

В природных почвах ненарушенных ландшафтов рекреационной зоны поверхностные горизонты представлены естественно-залегающими гумусовыми и органогенными горизонтами AY, AU и H без признаков прямого антропогенного воздействия (рис. 2). Серогумусовый горизонт AY характерен для дерново-подбров и дерново-подзолистых почв, аллювиальных гумусовых (дерновых) почв, AU – для темно-серых почв, H – для перегнойно-глеевых почв. Серогумусовые горизонты AY имеют реакцию среды от кислой до нейтральной (pH 4,0–6,7, в среднем 5,8), состав от супесчаного до среднесуглинистого, содержат 0,5–4,5% (в среднем 1,6%) $C_{опт}$. Темногумусовые горизонты AU характеризуются более щелочной реакцией (pH 6,6–7,9, в среднем 7,5), более высоким содержанием $C_{опт}$ (1,3–5,1, в среднем 2,9%). В перегнойных горизонтах H отмечается максимальное содержание $C_{опт}$ (до 23%) (рис. 3).

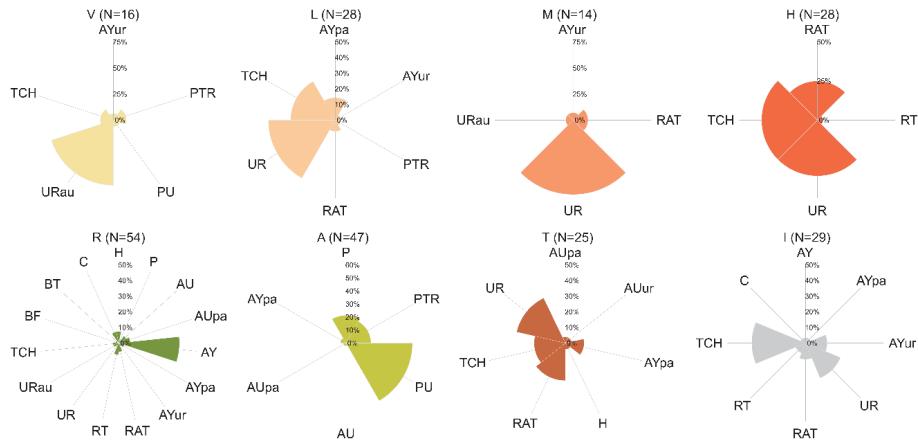


Рис. 2. Встречаемость (%) поверхностных горизонтов почв (N – количество) в зависимости от функционального назначения территорий в пределах Тюмени:
V – селитебная садово-дачная, L – селитебная малоэтажная, M – селитебная среднеэтажная, H – селитебная многоэтажная, R – рекреационная, A – сельскохозяйственная, T – транспортная, I – промышленно-складская

[Fig. 2. Occurrence (%) of topsoil horizons (N - quantity) depending on the land use area within Tyumen:
V - residential villatic, L - residential low-rise, M - residential mid-rise, H - residential high-rise,
R - recreational, A - agricultural, T - transport, I - industrial]

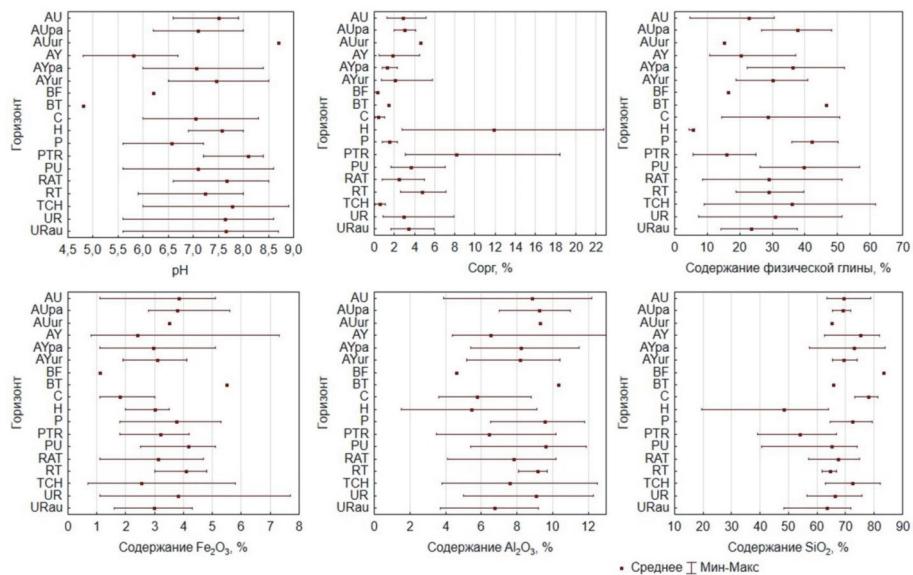


Рис. 3. Варьирование свойств изученных поверхностных горизонтов почв и техногенных поверхностных образований

[Fig. 3. Variation in the properties of the studied surface soil horizons and technogenic soil-like formations]

В зоне сельскохозяйственного назначения в результате длительной распашки формируются агрогенно-преобразованные поверхностные горизонты Р, PU и PTR (рис. 2), которые являются диагностическими для агросе-

рых, агротемно-серых почв и торфозёмов агроминеральных, соответственно. Агрогумусовые горизонты Р по сравнению с АY обеднены С_{опр} (0,8–2,3, в среднем 1,5%), отличаются более щелочной реакцией (рН 5,6–7,2, в среднем 6,6), более тяжелым гранулометрическим составом. Реакция в агротемногумусовых горизонтах РУ варьирует от слабокислой до щелочной, но преобладает нейтральная (рН 7,1); содержание С_{опр} составляет в среднем 3,6% (от 1,7 до 7%) (см. рис. 3). Сельскохозяйственная зона северной части города занимает обширные рекультивированные территории выработанных торфяников. Земледельческое освоение данных территорий привело к образованию агрогорфяно-минеральных PTR горизонтов. Для них характерны легкий состав, высокие значения рН (7,2–8,4, в среднем 8,1) и С_{опр} (до 18,4, в среднем 8,1%). Вследствие активной урбанизации часть земель выведена из сельскохозяйственного оборота, но не была застроена. Почвы таких территорий различного функционального назначения сохраняют в своем облике остаточные агрогенные признаки, в них выделяются постагрогенные гумусовые горизонты АYра и AUra, по своим свойствам занимающие промежуточное положение между природными и агрогенными горизонтами [31], что служит основанием для выделения темно-серых и серых постагрогенных почв.

Достаточно часто встречается срезание верхней части профиля за счет дефляции или эрозии, вызванной сведением растительного покрова, прокладкой грунтовых дорог, что приводит к выходу на поверхность либо естественно залегающих срединных горизонтов BF или BT и формированию абраземов, либо почвообразующих пород С и возникновению абрализитов (рис. 4). Свойства горизонтов данных почв широко варьируют (см. рис. 3).

Изменение почв в городских условиях происходит как за счет поверхностной, так и глубокой трансформации профиля. Поверхностная трансформация, затрагивающая профиль на глубину до 50 см, проявляется в перемешивании материала верхних горизонтов, привнесении артефактов антропогенного происхождения в небольшом количестве (до 10%); при этом нижележащие горизонты остаются неизменными [12]. В таком случае выделены серогумусовые АYur и темногумусовые AUur горизонты с признаками урбопедогенеза. Серогумусовый горизонт характерен для урбосерых почв и урбодерново-подбуров, темногумусовый – для урботемно-серых. Урбогоризонты АYur и AUur отличаются повышенными значениями рН (в среднем 7,5 и 8,7) и С_{опр} (2,1 и 4,6%). Глубокое преобразование профиля в результате длительного постепенного привнесения различных субстратов в селитебной, промышленной и транспортной зонах приводит к формированию особого горизонта урбик UR – диагностического горизонта урбостратозёмов. UR отличается мощностью, близкой к щелочной реакции среды, содержит значительное количество антропогенных включений (более 10%). Содержание С_{опр} варьирует от 0,9 до 7,9, в среднем 2,9%. Отдельно выделяется близкий по свойствам длительно обрабатываемый горизонт URau, характерный для культурозёмов (см. рис. 3).

На территории города широко распространены ТПО, поверхностные горизонты которых представляют собой слои привнесенного техногенного или рекультивационного материала, слабо проработанного процессами почвообразования [14].

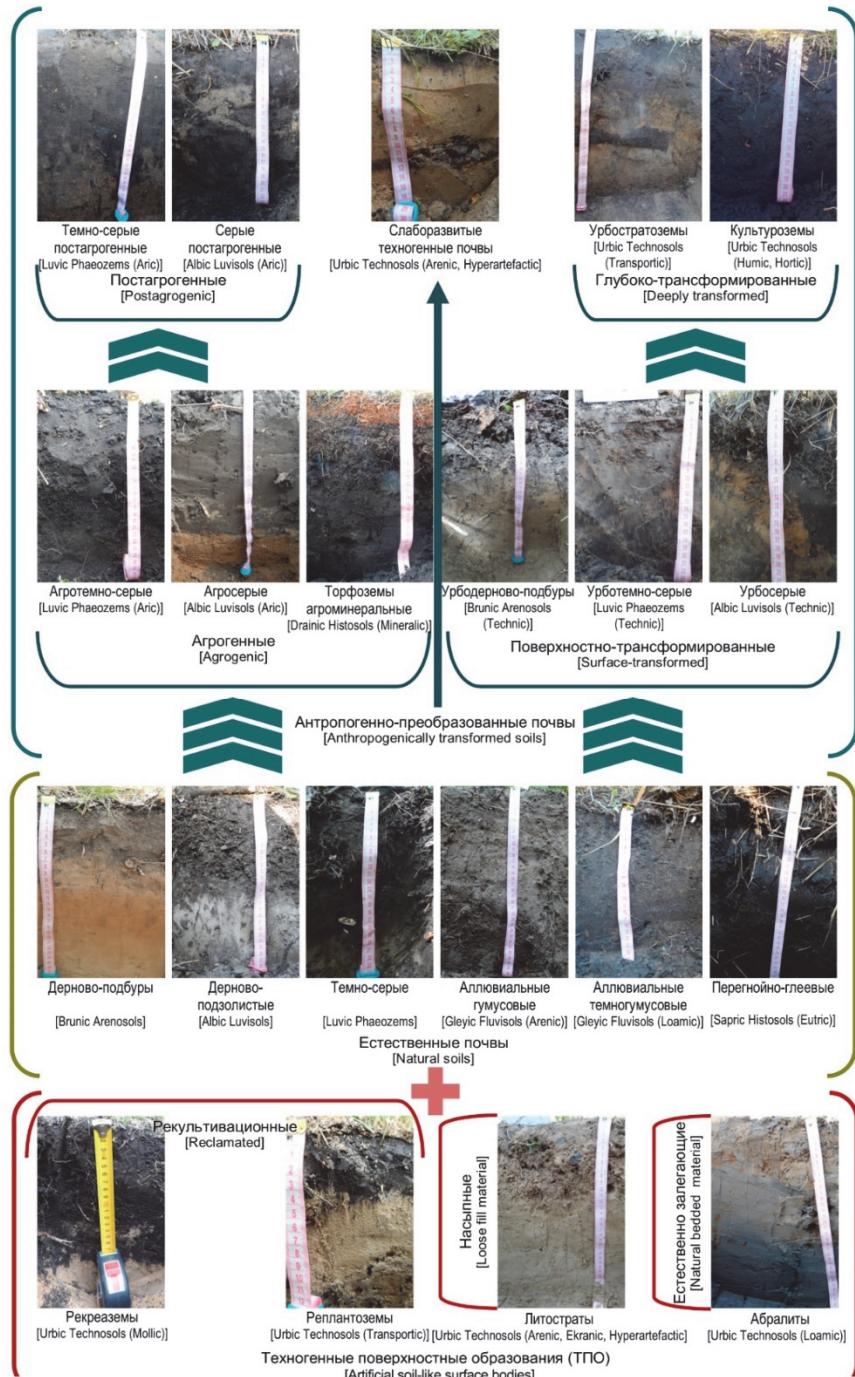


Рис. 4. Профили основных типов почв и техногенных почвоподобных образований, распространенных на территории города Тюмень

[Fig. 4. Profiles of the main types of soils and technogenic soil-like formations distributed in the territory of Tyumen city]

При планировании участков под застройку или размещение инфраструктуры снимается верхний почвенный слой, по окончании работ в случае благоустройства и озеленения территории на поверхность укладывается насыпной компостный, торфокомпостный или гумусированный материал – формируется рекультивационный горизонт RAT либо торфяной слой – RT. Для данных слоев-горизонтов характерны малая мощность (до 10 см), ровная граница и резкий переход к нижележащим горизонтам, единичные антропогенные включения. Наличие данных горизонтов позволяет выделить реплантозёмы и рекреазёмы соответственно. Чаще всего на дневной поверхности оказывается отсыпанный слой искусственного материала – техногенный горизонт ТСН, в таком случае диагностируется литострат. От других горизонтов он отличается отсутствием структуры, значительным количеством бытового и строительного мусора и очень низким содержанием C_{org} (см. рис. 3).

Почвенный покров, его разнообразие и связи с функциональным зонированием и особенностями инициального почвенного покрова и ландшафтов. На основе современных представлений о классификации и диагностике городских почв [8–14, 28, 32] и по собственным материалам составлен список основных типов почв и ТПО, встречаемых на территории Тюмени (рис. 4). В границах города естественные типы почв встречаются фрагментарно вне селитебных и промышленных зон, в почвенном покрове доминируют антропогенно-преобразованные почвы, широко распространены антропогенные образования.

В рекреационной зоне города сохранились естественные типы почв. На I-II НПТ под осиново-березовыми и березовыми лесами формируются дерново-подзолистые почвы на бескарбонатных суглинках и темно-серые почвы на карбонатных покровных и лессовидных суглинках, дерново-подбуры под сосновыми лесами на песчаных субазральных отложениях и перегнойно-глеевые почвы под заболоченными лугами в локальных понижениях рельефа. Пойму Туры занимают аллювиальные гумусовые (дерновые) почвы под лугами и ивняками.

Значительную площадь в границах города занимают земли сельскохозяйственного назначения. Их длительное использование под пашню привело к формированию агрогенно-преобразованных почв. На Тура-Пышминском междуречье и высоких НПТ распространены агротемно-серые почвы на покровных и лёссовидных суглинках, на более низких позициях – агросерые почвы. Характерными почвами в северной части Тюмени являются торфозёмы агроминеральные, сформированные в результате осушения Тарманского болотного массива, используемые под сенокосные угодья, посев корнеплодов и кормовых культур [33]. Увеличение площади застройки привело к выводу из оборота части сельскохозяйственных земель. В почвах таких территорий сохраняются признаки распашки, поэтому данные почвы можно рассматривать как серые и темно-серые постагрогенные.

Во всех функциональных зонах города, кроме сельскохозяйственной, встречаются слабо нарушенные поверхностью трансформированные почвы: урбосерые, урботемно-серые, урбодерново-подбуры (рис. 4). От природных аналогов они отличаются наличием артефактов в небольшом количестве (до

10%), незначительным механическим нарушением поверхностного горизонта. Полное разрушение поверхностного горизонта в результате антропогенного воздействия, например, вблизи грунтовых дорог, оврагов и др., при сохранении срединного горизонта приводит к формированию абрэзомов.

Почвенный покров «городского ядра» – селитебных, транспортных и промышленных территорий – представлен глубоко-трансформированными антропогенно-преобразованными почвами и ТПО (рис. 4). Собственно городские почвы – урбостратоземы, сформированные в результате длительного накопления привнесенных субстратов на дневной поверхности, характерны для старопромышленных районов, кварталов исторической застройки, городских скверов. Близкие к ним по морфологическим свойствам культуrozемы формируются при длительной обработке почв старых садов и огородов. К городским почвам также относятся почвы кладбищ – некроzemы, не рассматриваемые подробно в данной работе. В современных микrorайонах и коттеджных поселках, благоустроенных придомовых и придорожных территориях распространены рекреаземы и реплантоземы. В том случае когда после завершения строительства специальные мероприятия не проводятся, на дневной поверхности остается либо насыпной искусственный грунт – литостраты, либо естественно залегающие породы – абралиты. Постепенно такие участки застают, и формируются слаборазвитые техногенные почвы. В особую группу экраноземов выделяются почвы под фундаментами зданий или дорожными покрытиями; к запечатанным грунтам относят закрытые ТПО [10]. Подобные образования повсеместно распространены на территории города, но их изучение не осуществлялось в рамках данного исследования.

Заключение

Интенсивная урбанизация г. Тюмени в современный период ведет к значительной трансформации природной среды. Активное расширение селитебных и промышленных зон происходит вследствие непрерывной застройки прилегающих территорий, бывших в сельскохозяйственном использовании или естественном состоянии. Происходит трансформация естественных ландшафтов. Данный процесс сопровождается сменой естественных почв антропогенно-преобразованными, которые занимают значительные площади и встречаются во всех функциональных зонах города.

Антропогенная деятельность как фактор почвообразования проявляется в особенностях морфологического строения почв, особенно верхнего горизонта. Прямое воздействие приводит к перемешиванию верхних почвенных горизонтов, погребению естественных и антропогенно-преобразованных органогенных горизонтов, появлению срединных горизонтов на поверхности или сведению почвы, созданию новых горизонтов и почв.

Таким образом, особенности морфологического строения почв являются репрезентативным источником информации об истории трансформации ландшафтов городских территорий в связи с характером и масштабом хозяйственной деятельности человека.

Список источников

1. United Nations Human Settlements Programme (UN-Habitat). World Cities Report 2022. Nairobi : Nations Human Settlements Programme, 2022. 387 p.
2. Касимов Н.С., Власов Д.В., Кошелева Н.Е., Никифорова Е.М. Геохимия ландшафтов Восточной Москвы. М. : АПР, 2016. 278 с.
3. Ihenetu S.C., Li G., Mo Y., Jacques K.J. Impacts of microplastics and urbanization on soil health: An urgent concern for sustainable development // Green Analytical Chemistry. 2024. Vol. 8. PP. 100095. doi: 10.1016/j.greeac.2024.100095
4. Yuan J., Lu Y., Ferrier R.C., Liu Z., Su H., Meng J., Song S., Jenkins A. Urbanization, rural development and environmental health in China // Environmental Development. 2018. Vol. 28. PP. 1101110. doi: 10.1016/j.envdev.2018.10.002
5. Chen J. Rapid urbanization in China: A real challenge to soil protection and food security // CATENA. 2007. Vol. 69, № 1. PP. 1–15. doi: 10.1016/j.catena.2006.04.019
6. Salvati L., Karamesouti M., Kosmas K. Soil degradation in environmentally sensitive areas driven by urbanization: an example from Southeast Europe // Soil Use Management. 2014. Vol. 30. PP. 382–393. doi: 10.1111/sum.12133
7. Seifollahi-Aghmuni S., Kalantari Z., Egidi G., Gaburova L., Salvati L. Urbanisation-driven land degradation and socioeconomic challenges in peri-urban areas: Insights from Southern Europe // Ambio. 2022. Vol. 51. PP. 1446–1458. doi: 10.1007/s13280-022-01701-7
8. Sukhacheva E.Y., Aparin B.F. Assessment and forecast of changes in the soil cover of anthropogenically transformed landscapes // IOP Conference Series: Earth and Environmental Science. 2021. Vol. 862. PP. 012015. doi: 10.1088/1755-1315/862/1/012015
9. Строганова М.Н., Агаркова М.Г. Городские почвы: опыт изучения и систематики (на примере почв юго-западной части г. Москвы) // Почвоведение. 1992. № 7. С. 16–24.
10. Герасимова М.И., Строганова М.Н., Можарова Н.В., Прокофьева Т.В. Антропогенные почвы. 2-е изд., испр. и доп. М. : Юрайт, 2024. 237 с.
11. Prokof'eva T.V., Umarova A.B., Bykova G.S., Suslenkova M.M., Ezhelev Z.S., Kokoreva A.A., Gasina A.I., Martynenko I.A. Morphological and physical properties in diagnostics of urban soils: case study from Moscow, Russia // Soil Science Annual. 2020. Vol. 71, № 4. PP. 309–320. doi: 10.37501/soilsa/131598
12. Апарин Б.Ф., Сухачева Е.Ю. Методологические основы классификации почв мегаполисов на примере г. Санкт-Петербурга // Вестник Санкт-Петербургского университета. Серия 3: Биология. 2013. № 2. С. 115–122.
13. Апарин Б.Ф., Сухачева Е.Ю. Классификация городских почв в системе российской и международной классификации почв // Бюллетень Почвенного института им. В.В. Докучаева. 2015. Вып. 79. С. 53–72. doi: 10.19047/0136-1694-2015-79-53-72
14. Прокофьева Т.В., Герасимова М.И., Безуглова О.С., Бахматова К.А., Гольева А.А., Горбов С.Н., Жарикова Е.А., Матинян Н.Н., Наквасина Е.Н., Сивцева Н.Е. Введение почв и почвоподобных образований городских территорий в классификацию почв России // Почвоведение. 2014. № 10. С. 1155–1164. doi: 10.7868/S0032180X14100104
15. Jiménez-Ballesta R., De Soto-García I.S., García-Navarro F.J., García-Giménez R. Recognizing the Importance of an Urban Soil in an Open-Air City Museum: An Opportunity in the City of Madrid, Spain // Land. 2022. Vol. 11. PP. 2310. doi: 10.3390/land11122310
16. Delbecque N., Dondyne S., Gelaude F., Mouazen A.M., Vermeir P., Verdoodt A. Urban soil properties distinguished by parent material, land use, time since urbanization, and pre-urban geomorphology // Geoderma. 2022. Vol. 413. PP. 115719. doi: 10.1016/j.geoderma.2022.115719
17. Adelana A.O., Aiyelari E.A., Oluwatosin G.A., Are K.S. Soil properties that differentiate urban land use types with different surface geology in Southwest Nigeria // Urban Ecosystems. 2023. Vol. 26. PP. 277–290. doi: 10.1007/s11252-022-01301-z

18. Konstantinova E., Minkina T., Sushkova S., Konstantinov A., Rajput V. D., Sherstnev A. Urban soil geochemistry of an intensively developing Siberian city: A case study of Tyumen, Russia // Journal of Environmental Management. 2019. Vol. 239. PP. 366–375. doi: 10.1016/j.jenvman.2019.03.095
19. Konstantinova E., Minkina T., Sushkova S., Antonenko E., Konstantinov A. Levels, sources, and toxicity assessment of polycyclic aromatic hydrocarbons in urban topsoils of an intensively developing Western Siberian city // Environmental Geochemistry and Health. 2020. Vol. 42. PP. 325–341. doi: 10.1007/s10653-019-00357-9
20. Итоги Всероссийской переписи населения 2020 года. Т. 1: Численность и размещение населения. М. : Федеральная служба государственной статистики, 2024. URL: [https://rosstat.gov.ru/vpn/2020/Tom1_Chislenost_i_razmeshchenie_naseleniya](https://rosstat.gov.ru/vpn/2020/Tom1_Chislennost_i_razmeshchenie_naseleniya) (дата обращения: 17.04.2024).
21. Почвенная карта юга Тюменской области / отв. ред. Г.В. Романова. 1:300 000. М. : Комитет по геодезии и картографии РФ, 1992. 1 л.
22. Каретин Л.Н. Почвы Тюменской области. Новосибирск : Наука. Сиб. отд-ние, 1990. 286 с.
23. Хренов В.Я. Почвы Тюменской области: словарь-справочник. Екатеринбург : УрО РАН, 2002. 156 с.
24. Классификация и диагностика почв СССР. М. : Колос, 1977. 223 с.
25. Гусейнов А.Н. Экология города Тюмени: состояние, проблемы. Тюмень : Слово, 2001. 176 с.
26. Урусовская И.С., Алябина И.О., Шоба С.А. Карта почвенно-экологического районирования Российской Федерации. Масштаб 1:8 000 000. Пояснительный текст и легенда к карте : учеб. пособие. М. : МАКС Пресс, 2020. 100 с.
27. Demetriades A., Birke M. Urban topsoil geochemical mapping manual (URGE II). Brussels : EuroGeoSurveys, 2015. 52 p.
28. Шишов Л.Л., Тонконогов В.Д., Лебедева И.И., Герасимова М.И. Классификация и диагностика почв России. Смоленск : Ойкумена, 2004. 341 с.
29. 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 : International Union of Soil Sciences (IUSS), 2022. 234 p.
30. МУ 2.1.7.730-99. Гигиеническая оценка качества почвы населенных мест. Методические указания (утв. Минздравом РФ 07.02.1999). М. : Минздрав РФ, 1999. 26 с.
31. Теория и практика химического анализа почв / под ред. Л.А. Воробьевой. М. : ГЕОС, 2006. 400 с.
32. Прокофьева Т.В., Мартыненко И.А., Иванников Ф.А. Систематика почв и почвообразующих пород Москвы и возможность их включения в общую классификацию // Почвоведение. 2011. № 5. С. 611–623.
33. Моторин А.С. Водный режим длительно сезонно-мерзлотных торфяных почв Северного Зауралья // Сибирский вестник сельскохозяйственной науки. 2017. Т. 47, № 3. С. 5–13.

References

1. United Nations Human Settlements Programme (UN-Habitat). World Cities Report 2022. Nairobi: Nations Human Settlements Programme; 2022. 387 p.
2. Kasimov NS, Vlasov DV, Kosheleva NE, Nikiforova EM. Geokhimiya landshaftov Vostochnoy Moskvy [Geochemistry of landscapes of Eastern Moscow]. Moscow: APR; 2016. 278 p. In Russian
3. Ihenetu SC, Li G, Mo Yu, Jacques KJ. Impacts of microplastics and urbanization on soil health: An urgent concern for sustainable development. *Green Analytical Chemistry*. 2024;8:100095. doi: 10.1016/j.greeac.2024.100095
4. Yuan J, Lu Y, Ferrier RC, Liu Z, Su H, Meng J, Song S, Jenkins A. Urbanization, rural development and environmental health in China. *Environmental Development*. 2018;28:1101110. doi: 10.1016/j.envdev.2018.10.002

5. Chen J. Rapid urbanization in China: A real challenge to soil protection and food security. *CATENA*. 2007;69(1):1-15. doi: 10.1016/j.catena.2006.04.019
6. Salvati L, Karamesouti M, Kosmas K. Soil degradation in environmentally sensitive areas driven by urbanization: an example from Southeast Europe. *Soil Use Management*. 2014;30:382-393. doi: 10.1111/sum.12133
7. Seifollahi-Aghmiuni S, Kalantari Z, Egidi G, Gaburova L, Salvati L. Urbanisation-driven land degradation and socioeconomic challenges in peri-urban areas: Insights from Southern Europe. *Ambio*. 2022; 51:1446-1458. doi: 10.1007/s13280-022-01701-7
8. Sukhacheva EY, Aparin BF. Assessment and forecast of changes in the soil cover of anthropogenically transformed landscapes. *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science*. 2021;862:012015. doi: 10.1088/1755-1315/862/1/012015.
9. Stroganova MN, Agarkova MG. Gorodskie pochvy: opyt izucheniya i sistematiki (na primere pochv yugo-zapadnoy chasti g. Moskvy) [Urban soils: experience in studying and systematics (using the example of soils in the southwestern part of Moscow)]. *Pochvovedenie*. 1992;7:16-24. In Russian
10. Gerasimova MI, Stroganova MN, Mozharova NV, Prokof'eva TV. Antropogennye pochvy [Anthropogenic soils]. 2nd ed. Moscow: Yurayt Publ.; 2024. 237 p. In Russian
11. Prokof'eva TV, Umarova AB, Bykova GS, Suslenkova MM, Ezhelev ZS, Kokoreva AA, Gasina AI, Martynenko IA. Morphological and physical properties in diagnostics of urban soils: case study from Moscow, Russia. *Soil Science Annual*. 2020;71(4):309-320. doi:10.37501/soilsa/131598
12. Aparin BF, Sukhacheva EYu. Methodological bases of classification of megalopolis soils on the example of St. Petersburg. *Vestnik of Saint Petersburg University. Series 3. Biology – Biological Communications*. 2013;2:115-122. In Russian, English summary
13. Aparin BF, Sukhacheva YeYu. Classification of urban soils in Russian soil classification system and international classification of soils. *Dokuchaev Soil Bulletin*. 2015;79:53-72. doi: 10.19047/0136-1694-2015-79-53-72
14. Prokof'eva TV, Gerasimova MI, Bezuglova OS, Gorbov SN, Bakhmatova KA, Matinyan NN, Gol'eva AA, Zharikova EA, Nakvasina EN, Sivtseva NE. Inclusion of soils and soil-like bodies of urban territories into the Russian soil classification system. *Eurasian Soil Science*. 2014;47(10):959-967. doi: 10.1134/S1064229314100093
15. Jiménez-Ballesta R, De Soto-García IS, García-Navarro FJ, García-Giménez R. Recognizing the Importance of an Urban Soil in an Open-Air City Museum: An Opportunity in the City of Madrid, Spain. *Land*. 2022;11:2310. doi: 10.3390/land11122310
16. Delbecque N, Dondyne S, Gelaude F, Mouazen AM, Vermeir P, Verdoodt A. Urban soil properties distinguished by parent material, land use, time since urbanization, and pre-urban geomorphology. *Geoderma*. 2022;413:115719. doi: 10.1016/j.geoderma.2022.115719
17. Adelana AO, Aiyelari EA, Oluwatosin GA, Are KS. Soil properties that differentiate urban land use types with different surface geology in Southwest Nigeria. *Urban Ecosystems*. 2023;26:277-290. doi: 10.1007/s11252-022-01301-z
18. Konstantinova E, Minkina T, Sushkova S, Konstantinov A, Rajput VD, Sherstnev A. Urban soil geochemistry of an intensively developing Siberian city: A case study of Tyumen, Russia. *Journal of Environmental Management*. 2019;239:366-375. doi: 10.1016/j.jenvman.2019.03.095
19. Konstantinova E, Minkina T, Sushkova S, Antonenko E, Konstantinov A. Levels, sources, and toxicity assessment of polycyclic aromatic hydrocarbons in urban topsoils of an intensively developing Western Siberian city. *Environmental Geochemistry and Health*. 2020;42:325-341. doi: 10.1007/s10653-019-00357-9
20. Results of the All-Russian Population Census 2020. Vol. 1 Population and Census Data. Moscow: Federal State Statistics Service; 2024. Available at: https://rosstat.gov.ru/vpn/2020/Tom1_Chislennost_i_razmeshchenie_naseleniya (accessed 17.04.2024).
21. Pochvennaya karta yuga Tyumenskoy oblasti [Soil map of the south of the Tyumen region]. Romanova GV, editor. 1:300000. Moscow: Committee on Geodesy and Cartography of the Russian Federation; 1992. 1 p. In Russian

22. Karetin LN. Pochvy Tyumenskoy oblasti [Soils of the Tyumen region]. Novosibirsk: Nauka Publ.; 1990. 286 p. In Russian
23. Khrenov VYa. Pochvy Tyumenskoy oblasti: slovar-spravochnik [Soils of the Tyumen region: dictionary-reference book]. Ekaterinburg: UB RAS; 2002. 156 p. In Russian
24. Klassifikatsiya i diagnostika pochv SSSR [Classification and diagnostics of soils of the USSR]. Moscow: Kolos; 1977. 223 p. In Russian
25. Guseynov A.N. Ekologiya goroda Tyumeni: sostoyanie, problemy [Ecology of the city of Tyumen: state, problems.]. Tyumen: Publishing company “Slovo”; 2001. 176 p. In Russian
26. Urusevskaya IS, Alyabina IO, Shoba SA. Karta pochvenno-ekologicheskogo rayonirovaniya Rossiyiskoy Federatsii. Masshtab 1:8 000 000. Poyasnitel'nyy tekst i legenda k karte: Uchebnoe posobie [Map of soil-ecological zoning of the Russian Federation. Scale 1:8,000,000. Explanatory text and legend for the map: Textbook]. Moscow: MAX Press; 2020. 100 p. In Russian
27. Demetriades A, Birke M. Urban topsoil geochemical mapping manual (URGE II). Brussels: EuroGeoSurveys; 2015. 52 p.
28. Shishov LL, Tonkonogov VD, Lebedeva II, Gerasimova MI. Classification and diagnostics of soils of Russia. Smolensk: Oikumena; 2004; 341 p. In Russian
29. IUSS Working Group WRB. World Reference Base for Soil Resources. International soil classification system for naming soils and creating legends for soil maps. 4th edition. Vienna: International Union of Soil Sciences (IUSS); 2022. 234 p.
30. MU 2.1.7.730-99. Gigienicheskaya otsenka kachestva pochvy naselennykh mest. Metodicheskie ukazaniya (utv. Minzdravom RF 07.02.1999) [Hygienic assessment of soil quality in populated areas. Guidelines (approved by the Ministry of Health of the Russian Federation on 02/07/1999)]. Moscow: Ministry of Health of the Russian Federation; 1999. 26 p. In Russian
31. Theory and practice of chemical analysis of soils. Vorobyova LA, editor. Moscow: GEOS Publ.; 2006. 400 p. In Russian
32. Prokofyeva TV, Martynenko IA, Ivannikov FA. Classification of Moscow soils and parent materials and its possible inclusion in the Classification system of Russian soils. *Eurasian Soil Science*. 2011;44(5):561-571. doi: 10.1134/S1064229311050127
33. Motorin AS. Water regime of seasonally frozen peat soils in Northern Trans-Ural Region. Siberian Herald of Agricultural Science. 2017;47(3):5-13. In Russian

Информация об авторах:

Константинова Елизавета Юрьевна, канд. геогр. наук, с. н. с., фронтальная лаборатория «Биоинженерия ризосфера», Южный федеральный университет (Ростов-на-Дону, Россия).

ORCID: <http://orcid.org/0000-0002-9836-8721>

E-mail: konstantliza@gmail.com

Константинов Александр Олегович, н. с., Центр изотопной биогеохимии, Тюменский государственный университет (Тюмень, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-6950-2207>

E-mail: konstantinov.alexandr72@gmail.com

Курасова Алина Олеговна, м. н. с., лаборатория биогеохимических и дистанционных методов мониторинга окружающей среды, Национальный исследовательский Томский государственный университет (Томск, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-4479-3789>

E-mail: kurasovalina@gmail.com

Минкина Татьяна Михайловна, проф., д-р биол. наук, зав. кафедрой почвоведения и оценки земельных ресурсов, Академия биологии и биотехнологии им. Д.И. Ивановского, Южный федеральный университет (Ростов-на-Дону, Россия).

ORCID: <http://orcid.org/0000-0003-3022-0883>

E-mail: tminkina@mail.ru

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Information about the authors:

Elizaveta Yu. Konstantinova, Cand. Sci. (Geogr.), Senior Researcher, Frontline laboratory “Bioengineering of the rhizosphere”, Southern Federal University (Rostov-on-Don, Russian Federation).

ORCID: <http://orcid.org/0000-0002-9836-8721>

E-mail: konstantliza@gmail.com

Alexandr O. Konstantinov, Researcher, Center for Isotope Biogeochemistry, University of Tyumen (Tyumen, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-6950-2207>

E-mail: konstantinov.alexandr72@gmail.com

E-mail: varvara.zaitseva.geo@gmail.com

Alina O. Kurasova, Junior Researcher, BIO-GEO-CLIM Laboratory, National Research Tomsk State University (Tomsk, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-4479-3789>

E-mail: kurasovalina@gmail.com

Tatyana M. Minkina, Professor, Dr. Sci. Biol., Head of the Soil Science and Land Evaluation Department, Academy of Biology and Biotechnologies, Southern Federal University (Rostov-on-Don, Russian Federation).

ORCID: <http://orcid.org/0000-0003-3022-0883>

E-mail: tminkina@mail.ru

The Authors declare no conflict of interest.

*Статья поступила в редакцию 25.01.2024;
одобрена после рецензирования 30.04.2024; принята к публикации 14.06.2024.*

*The article was submitted 25.01.2024;
approved after reviewing 30.04.2024; accepted for publication 14.06.2024.*

Научная статья

УДК 631.48

doi: 10.17223/19988591/66/2

Генетические особенности лесостепных почв с освещенным горизонтом (на примере почвы западины Окско-Донской низменности)

Мария Андреевна Смирнова¹, Оксана Олеговна Плотникова²,
Данила Романович Бардашов³, Елена Вячеславовна Терская⁴

^{1, 2, 3} Почвенный институт им. В.В. Докучаева, Москва, Россия

^{1, 3, 4} Географический факультет МГУ им. М.В. Ломоносова, Москва, Россия

¹ <https://orcid.org/0000-0002-5256-4348> summerija@yandex.ru

² <https://orcid.org/0000-0002-7719-2915>, mrs.plotnikova@mail.ru

³ <https://orcid.org/0009-0007-2425-1911>, bardashovdr@my.msu.ru

⁴ elena_terskaya@mail.ru

Аннотация. В западинах лесостепи формируются уникальные почвы, резко отличающиеся по своим свойствам от зональных черноземов наличием светлого кислого горизонта и отсутствием карбонатов. По набору диагностических горизонтов почвы западин более всего соответствуют дальневосточным подбелам, однако факторы почвообразования и режимы этих почв, а следовательно, и генезис, заметно отличаются. Статья посвящена интерпретации генезиса и диагностике почвы центра западины (Окско-Донская низменность) на базе сопряженного анализа ее макро- и микроморфологических, химических (общий углерод, минерализация и состав водной вытяжки, формы железа), физических (гранулометрический состав) и физико-химических (рН, емкость катионного обмена, состав обменных катионов) свойств, значений коэффициентов степени гидроморфизма и Швертмана. Выявлено, что ведущим процессом формирования освещенного горизонта является глеево-элювиальный, диагностируемый на макро- и микроморфологическом уровне обилием в нем конкреций, наличием кутан в нижележащем горизонте и на основании расчетов коэффициентов Швертмана гидроморфизма; дополнительным фактором может являться присутствие обменного натрия (до 14% от емкости катионного обмена). Набор горизонтов АН-ЕLhi,g-BTg частично соответствует солоди перегнойно-темногумусовой квазиглеевой, подбелу темногумусовому глееватому и отсутствует в Классификации почв России; для таких почв предложено выделение типа перегнойно-темногумусовых оподзоленных глеевых почв.

Ключевые слова: черноземовидные оподзоленные почвы, подбелы, солоди, микроморфология, глей, Тамбовская область

Источник финансирования: работа выполнена при поддержке РНФ, проект № 22-77-10062 «Гидрологическая и секвестрационная функции почв западинного комплекса лесостепи».

Благодарность: авторы выражают благодарность главе крестьянско-фермерского хозяйства Александру Федоровичу Толмачеву за содействие в проведении полевых исследований.

Для цитирования: Смирнова М.А., Плотникова О.О., Бардашов Д.Р., Терская Е.В. Генетические особенности лесостепных почв с освещенным горизонтом (на примере почвы западины Окско-Донской низменности) // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2024. № 66. С. 22–41. doi: 10.17223/19988591/66/2

Original article

doi: 10.17223/19988591/66/2

Genetic features of forest-steppe soils with albic horizon: a case study in the Oksko-Don Lowland

**Maria A. Smirnova¹, Oksana O. Plotnikova²,
Danila R. Bardashov³, Elena V. Terskaya⁴**

^{1, 2, 3} FRC V.V. Dokuchaev Soil Science Institute,
^{1, 3, 4} Lomonosov Moscow State University, Faculty of Geography, Moscow, Russia

¹ <https://orcid.org/0000-0002-5256-4348> summerija@yandex.ru

² <https://orcid.org/0000-0002-7719-2915>, mrs.plotnikova@mail.ru

³ <https://orcid.org/0009-0007-2425-1911>, bardashovdr@my.msu.ru

⁴ elena_terskaya@mail.ru

Summary. In the closed depressions of the forest-steppe, unique soils form that differ significantly in their properties from the zonal Chernozems. These soils have a light-colored, acidic Albic horizon and the complete absence of carbonates. They resemble podzels, which are formed in the southern Far East of Russia, with their different soil-forming processes, regimes, and genesis. The aim of this study is to interpret the genesis of the soils in the center of the closed depression by analyzing their morphological, micromorphological, chemical, physical, and physico-chemical properties. This will help to determine the main diagnostic criteria for their classification. The depression is located in the Oka-Don Lowland, in Tambov Oblast (52.0398°N , 41.1839°E . See Fig. 1a). We collected a total of 39 samples, from three walls of soil pit, at 10-centimeter intervals, to a depth of 130 centimeters. For micromorphology, we took samples from all genetic horizons, in triplicate (12 samples). In the pre-dried and homogenized samples, we determined pH values, total dissolved salts and soluble salt content (conductivity), particle size distribution (laser granulometry, with preliminary ultrasonic treatment at an energy level of 450 joules per milliliter), total carbon (by dry combustion), cation exchange capacity, exchangeable cation composition (using Pfef-fer's method), and iron content in oxalate extracts (Tamm's method) and dithionite-citrate extracts (Mehra-Jackson method). We also calculated the Schwertmann ratio and and the degree of hydromorphism were calculated as indicators of soil overmoisture. The diagnostic properties of the studied soil (See Fig. 1b) include: (1) a thick (30 cm) mollic horizon, rich in organic carbon, with a loosely aggregated structure and varying degrees of organic matter decomposition; this horizon is overlain by a (2) light-colored albic horizon, which has signs of humus leaching and contains up to 5% of small-sized iron-rich concretions, and (3) an illuvial horizon that has a weaker structure and a higher concentration of concretions than the overlying horizon. This horizon also has cutans along the edges of ped. The soil demonstrates a sharp decrease in carbon and a gradual increase in pH from slightly acidic to neutral values with depth (See Fig. 2). The middle part of the profile has a slightly higher clay content compared to the mollic horizon. The top 10 cm of the soil contains soluble salts at a concentration of 106 mg/ L (0.14% of soil dry mass), classifying this layer as slightly saline and chloride-magnesium. However, at the lower boundary of the soil surface (20-30 cm), the salt content drops sharply to 27 mg/L (0.04% of the dry soil mass) and does not exceed 50 mg/L in deeper layers, indicating that the soil is not saline. The anion-cation composition of the soil in the depression remains consistent throughout the profile. There are two peaks in the cation exchange capacity, one in the humus layer and another at a depth of 100-130 centimeters. This latter peak is likely due to an increase in exchangeable Ca^{2+} , which is probably caused by its influx from solutions in the underlying carbonate parent material. The relatively high content of soluble salts and exchangeable sodium in the topsoil can be

attributed to lateral water flow from surrounding depressions with solonetz and meadow-chernozem soils. Based on the Schwertmann's and hydromorphic criteria, the upper part of the soil profile, particularly the mollic and albic horizons, experience prolonged surface overmoisture. These coefficients decrease sharply in the gleic horizon. Based on a comprehensive study of soil properties, we can conclude that the light-colored horizon of the depression soil we studied is predominantly eluvio-gleyic in nature, with concretions (*See Fig. 3 d, f*) and cutans (*See Fig. 3 c, e*). In the underlying horizon, Schwertmann and hydromorphic criteria indicate seasonal surface overmoistening and periods of drying. The additional factor contributing to the formation of the light-colored horizon may be the presence of sodium in the upper horizons of the soil-absorbing complex, ranging from 4 to 14%. The soil profile formula of the studied depression soil is AH- AHel-ELhi,g-BTg (according to WRB, Ah-Eg-Btg); in terms of the genetic horizons it is absent in the Russian Soil Classification, partially corresponding to dark-humus pseudo-gleyic (AH-EL-BTg-BCA-Q; Calcic Albic Mollie Planosol, A-Eg-Bt-Bk-Bgk), dark-humus podbel gleyic (AU-ELg-BTg; Mollie Albic Stagnosol, A-Eg-Btg). Unlike the dark-humus pseudo-gleyic soil, the studied soil does not contain carbonates, which are leached from the soil due to its large catchment area (55 hectares). Different from dark-humus podbel gleyic, the studied soil differs in the nature of the upper horizon and less pronounced processes of iron segregation in the lightened horizon (a lower quantity of concretions). We hypothesize that the water regime of the depression soils is less contrasting, with a smoother alternation of periods of overmoistening and drying compared to the podbels of the Far East, which may explain the lower quantity of concretions in the depression soil. Following the classical tradition of Russian soil science – reflection of the major soil-forming processes in the soil name – the studied depression soil can be termed as dark-humus elluvial gleyic. With the expansion of soil studies in depressions and the identification of soils with a similar profile structure, introduction of an independent type of peat-dark-humus gleic soils into the Russian Soil Classification may be proposed.

The article contains 3 Figures, 41 References.

Keywords: Mollic Albic Stagnosol, Luvic Planosols, soil micromorphology, gley, Tambov Oblast

Fundings: This work was supported by the Russian Science Foundation (Project No. 22-77-10062, “Hydrological and carbon sequestration soil functions of topographic depressions in the forest-steppe region”).

Acknowledgments: The authors express their gratitude to the head of the farm, Alexander Fedorovich Tolmachev, for his assistance in conducting field research.

For citation: Smirnova MA, Plotnikova OO, Bardashov DR, Terskaya EV. Genetic Features of Forest-Steppe Soils with Albic Horizon: A Case Study in the Oksko-Don Lowland. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2024;66:22-41. doi: 10.17223/19988591/66/2

Введение

Почвы лесостепи с осветленным горизонтом имеют давнюю историю изучения – начиная со времен экспедиций В.В. Докучаева и его учеников [1]. Они формируются в днищах западин в условиях дополнительного увлажнения – как поверхностного (поступающего с латеральным стоком с окружающих пространств) после снеготаяния и интенсивных дождей, так и грунтового [2]. Помимо наличия осветленного горизонта, эти почвы резко отличаются особенностями водного режима от окружающих их черноземов

водораздельных пространств: почвы западин длительно переувлажнены – они могут быть затоплены водой на период более 3 месяцев [3, 4]. В условиях лесостепи эти почвы играют важную гидрологическую функцию – переводя поверхностный сток во внутрипочвенный, они поддерживают уровень грунтовых вод окружающей территории [5].

Большой вклад в изучение почв лесостепных западин с осветленным горизонтом внесли работы, выполненные под руководством Н.И. Базилевич [6, 7], Е.М. Самойловой [2, 8, 9], Ф.Р. Зайдельмана [10–14], А.Б. Ахтырцева [3, 15, 16]. Почвы западин с осветленным горизонтом широко распространены в пределах южнотаежных, лесостепных и степных ландшафтов Западной Сибири, рассмотрению генезиса и географии которых посвящены недавние работы [17–19]. Среди основных свойств почв западин перечислены: сочетание темного, богатого гумусом и хорошо оструктуренного горизонта вместе с кислым осветленным горизонтом, чаще всего подстилаемого на глубине срединным оглеенным горизонтом. Почвы западин, как правило, выщелочены от карбонатов и содержат большое количество железо-марганцевых конкреций. Несмотря на то, что в Классификации и диагностике почв России [21] осветленный горизонт является диагностическим для целого спектра природных суглинистых почв, определение места почв западин лесостепи в классификации до сих пор остается проблематичным; по формальному набору диагностических горизонтов почвы западин наиболее соответствуют темногумусовым подбелам глеевым, широко распространенным на юге Дальнего Востока и формирующимся в условиях муссонного климата и глубокого зимнего промерзания [22–24], или солодям, за тем исключением, что в отличие от солодей почвы западин лесостепи часто не содержат карбонаты [4, 16]. Вместе с тем условия формирования, морфология, химические свойства, а следовательно, и генезис осветленных горизонтов подбелов, солодей и почв лесостепных западин заметно отличаются. Анализ генетических особенностей почв западин, их диагностика и классификация нуждаются в дальнейшей разработке.

Цель настоящей работы – интерпретация генезиса почвы западины, определение основных диагностических критерий для выяснения ее классификационного положения путем сопряженного анализа ее морфологических, микроморфологических, химических, физических и физико-химических свойств.

Материалы и методы

Территория исследования (Тамбовская область, Токаревский район, крестьянско-фермерское хозяйство «Голмачев») представляет собой плоскую слаборасчлененную выровненную поверхность, осложненную замкнутыми блюдцеобразными западинами глубиной до 1–3 м и диаметром в 30–300 м, соответствующую недренируемому типу местности [25]. Западины на территории расположены не беспорядочно, а образуют изогнутую цепочку; по мнению Е.М. Самойловой [2], проводившей почвенные исследования на данном участке, западины могут быть приурочены к руслу древней реки, протекавшей здесь в более влажный климатический период. Исследованная западина (координаты центра – 52,0398 с.ш., 41,1839 в.д.; рис. 1, а) имеет

овальную форму, протяженность с северо-запада на юго-восток составляет 280 м и с северо-востока на юго-запад – 170 м; глубина западины составляет 1,5 м. Площадь водосборного бассейна западины, рассчитанная на основании высокоточной лидарной съемки рельефа, составляет 55 га. Однако отметим, что не вся вода с этого бассейна может поступать в исследованную западину, поскольку на участке присутствуют более мелкие смежные западины, которые частично могут перехватывать водные потоки.

Западина расположена на пашне, но сами почвы западины не пашутся; в состав почвенного покрова пашни входят лугово-черноземные почвы, в том числе солончаковые и солонцеватые, а также солонцы [2]. Западина окаймлена осинником разнотравно-черешицеевым, сменяющимся по направлению к центру западины сначала осинником ежевичным, затем осоковым. Днище западины занято осоково-кочкарным болотом. Почвообразующими породами выступают легкие лессовидные глины, подстилаемые на глубине около 8 м днепровской мореной. Толща над мореной (2,5–3 м) сильно оглеена, что может свидетельствовать о роли морены как водоупора для данной территории. По результатам выполненного нами бурения на глубину 5 м выявлено, что почвообразующие породы в днище западины содержат карбонаты с глубины 2 м, морфологически выраженные новообразования отсутствуют в пределах всей скважины.

Климат территории умеренно континентальный с неравномерным количеством осадков как по сезонам, так и от года к году. Среднегодовое количество осадков по данным метеостанции Тамбов (расположена в 80 км к северу от участка исследования) варьирует от 350 до 800 мм/год со средним значением в 510 мм/год. Средняя продолжительность вегетационного периода составляет 150 дней. Среднегодовая температура +6,5°C.

Почвенный разрез заложен в центре западины (см. рис. 1). Описание почвы проведено погоризонтно согласно КидПР 2004 [26], определение цвета выполнено по шкале Мансела. Диагностика морфотипов глея выполнена согласно работе [27]. Отбор образцов почв для выполнения химических анализов проведен с интервалом в 10 см до глубины 130 см в трехкратной повторности (всего отобрано и проанализировано 39 образцов). С глубин 8–13, 32–37 и 42–48 см в трехкратной повторности отобраны почвенные монолиты (всего 9 шт.) для выполнения микроморфологического описания с помощью поляризационного микроскопа Olympus BX51 с цифровой камерой Olympus DP26 (оборудование Центра коллективного пользования научным оборудованием «Функции и свойства почв и почвенного покрова» ФГБНУ ФИЦ «Почвенный институт им. В.В. Докучаева»).

В лабораторных условиях в предварительно высущенных, очищенных от видимых растительных остатков и гомогенизованных образцах проведено определение pH и общей минерализации (TDS) водных вытяжек методом кондуктометрии. Данные о содержании общего и неорганического углерода получены методом сухого сжигания на приборе Метавак, данные о содержании органического углерода получены методом Тюрина с катализатором Ag_2SO_4 . Данные о распределении частиц по размерам получены методом лазерной дифракции на автоматическом анализаторе Microtrac Bluelwave

(США). Предварительно суспензия почв подвергалась ультразвуковому воздействию с суммарной энергией, равной 450 Дж/мл.

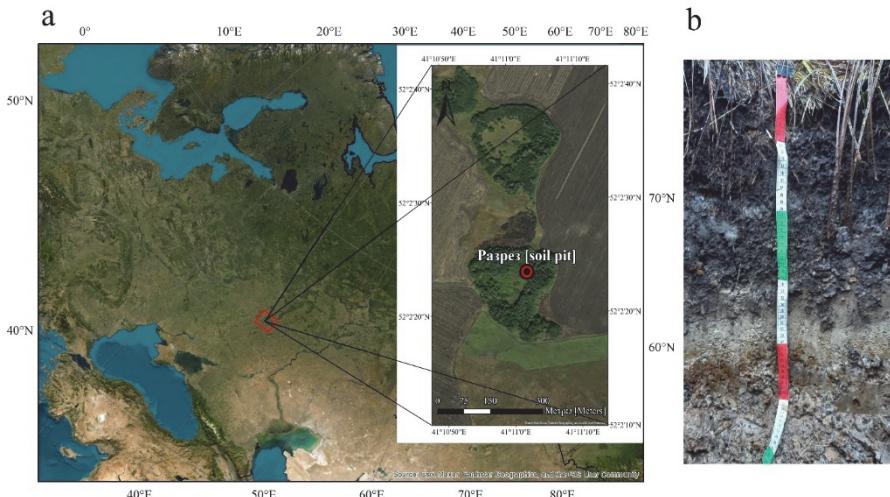


Рис. 1. Расположение описанного разреза на карте:

а – Восточно-Европейской равнины, б – профиль описанного разреза
[Fig. 1. a - location of the sampled soil pit, b - picture of the soil profile taken during field sampling]

Выполнено определение анионного и катионного состава водных вытяжек методом ионной хроматографии. Проведено выделение обменных катионов по методу Пфеффера в модификации Молодцова и Игнатовой [28]. Определение состава обменных катионов в полученных вытяжках проводилось методами пламенной фотометрии, а также атомно-абсорбционной спектрометрии. Аморфное железо определялось в оксалатной вытяжке по Тамму, валовое несиликатное – в дитионит-цитратной вытяжке по Мера-Джексону, определение проводилось фотометрически. В качестве индикатора почвенного пе-реувлажнения рассчитывались значения критерия Швертманна [29] – соотношение оксалат- и дитионит-растворимой форм железа, а также коэффициент степени гидроморфизма, равный отношению оптических плотностей щелочной и пирофосфатной вытяжек при длине волны в 440 нм [30].

Результаты и обсуждение

В разделе приводится морфологическая и микроморфологическая характеристика описанного разреза, результаты химических анализов, выполненные в образцах, взятых по глубине с интервалом в 10 см и обсуждение полученных результатов.

В профиле исследованной почвы выделяется три части (рис. 1, б): верхняя, темная, соответствующая области накопления органического вещества (0–32 см); средняя – неоднородная по окраске и наиболее светлая в пределах почвенного профиля (32–39 (42) см); нижняя – охристо-бурая с сизоватыми пятнами (39(42)–80 см). Остановимся более подробно на макро-, микроморфологической, аналитической (рис. 2) характеристике каждого из выделенных горизонтов.

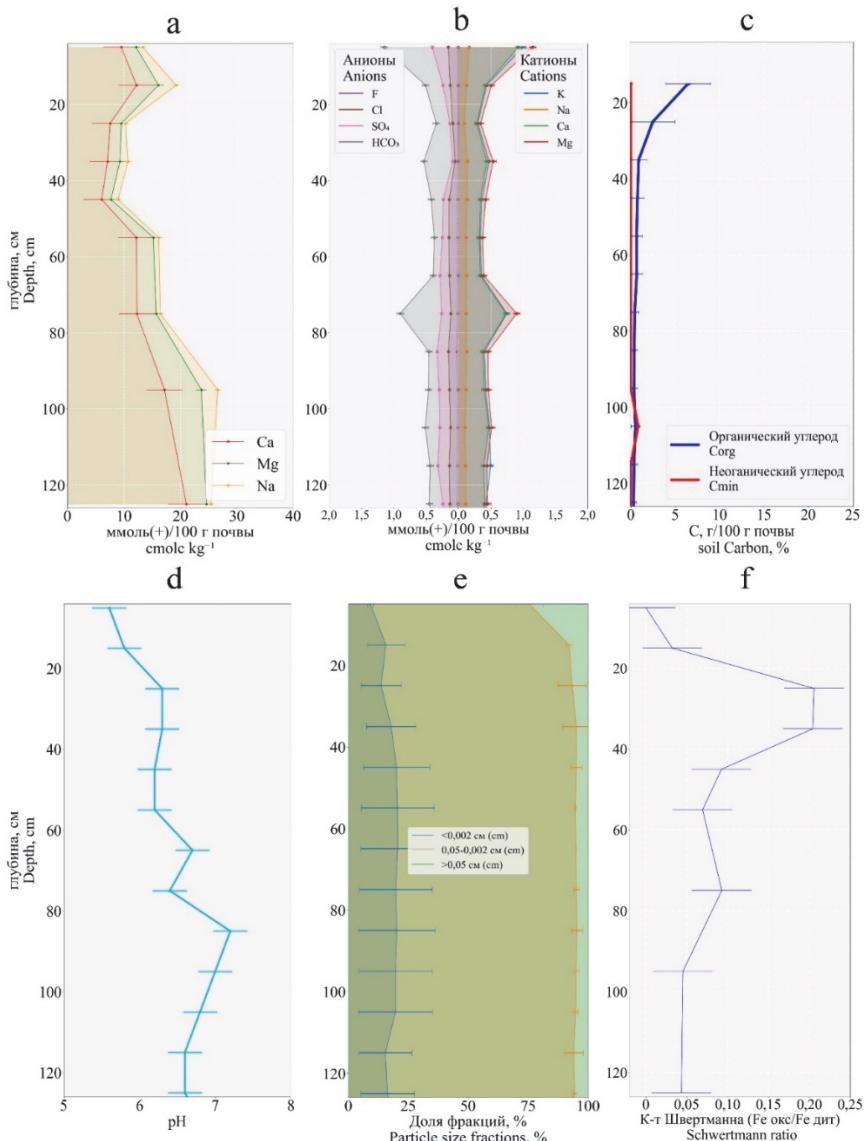


Рис. 2. Аналитические свойства описанной почвы по глубине: а – содержание обменных катионов ($\text{ммоль}(+)/100 \text{ г}$); б – катионный и анионный состав водной вытяжки ($\text{ммоль}(+)/100 \text{ г}$); в – содержание органического ($C_{\text{орг}}$) и минерального ($C_{\text{мин}}$) углерода, %; д – pH; е – соотношение гранулометрических фракций; ф – значения критерия Швертмана ($\text{Fe оксалат-растворимое} / \text{Fe дитионит-растворимое}$). Данные представлены в виде среднего арифметического с 95% доверительными интервалами. Для обменных катионов (а) и солевого состава (б) данные на графике приведены с накоплением

[Fig. 2. Analytical properties of the described soil by depth: a - exchangeable cations content ($\text{mmol}(+)/100 \text{ g}$); b - content of soluble salts ($\text{mmol}(+)/100 \text{ g}$); c - organic (C_{opr}) and mineral (C_{min}) carbon content, %; d - pH; e - particle size distribution; f - Schwertmann ratio ($\text{Fe oxalate-soluble} / \text{Fe dithionite-soluble}$). Data are presented as the arithmetic mean with 95% confidence intervals. For exchangeable cations (a) and soluble salts content (b), the data presented on the graphs are cumulative. On the X-axis – depth, cm. On the X-axis: a, b - $\text{cmolc} \times \text{kg}^{-1}$; c - soil C content, %; d - pH; e - particle size distribution, %; f - Schwertmann ratio ($\text{Fe}_{\text{oxalate}}/\text{Fe}_{\text{dithionite}}$)]

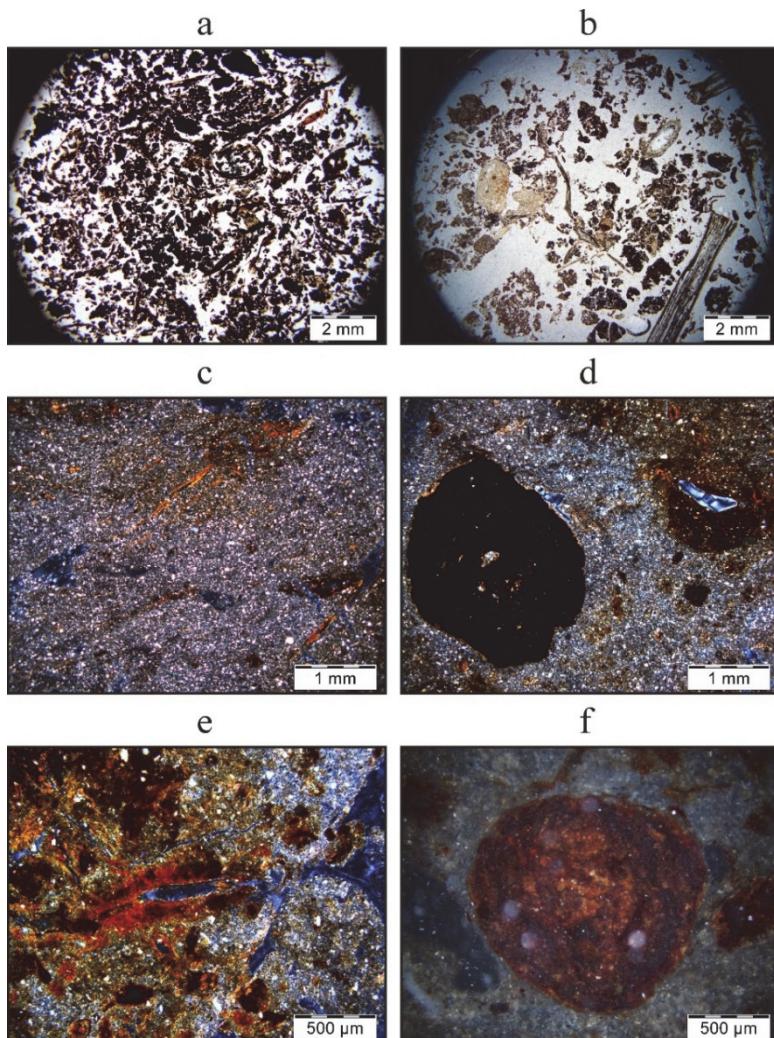


Рис. 3. Особенности микростроения лесостепной почвы с осветленным горизонтом (западина лесостепи Окско-Донской низменности): а – материал горизонта практически полностью состоит из растительных остатков, мелкозема существенно меньше и он маскируется черным гумусом (8–13 см); б – занесенные агрегаты с глинистым тонко-дисперсным веществом (левая средняя часть снимка) (8–13 см); в – глинисто-железистые кутаны (32–37 см); д – железистые и железо-марганцевые нодули разных размеров, мелкие глинистые кутаны (32–37 см); е – глинистые и железистые кутаны, железистые и железомарганцевые нодули (42–48 см); ф – железистый нодуль концентрического строения (42–48 см). Снимки выполнены в плоскополяризованном свете (а–е) и в отраженном свете (ф): а, б – съемка без анализатора; в–е – съемка с анализатором; мм – мм, $\mu\text{м}$ – мкм

[**Fig. 3,** Features of the microstructure of forest-steppe soil with a leached horizon situated in the depression of the Oka-Don lowland: a - the horizon consists almost entirely of plant residues (8-13 cm); b - aggregates with clay-size particles (middle-left part of the image) (8-13 cm); c - clay-iron cutans (32-37 cm); d - iron and iron-manganese nodules of different sizes, small clay coatings (32-37 cm); e - clay and iron coatings, iron and iron-manganese nodules (42-48 cm); f - iron nodule of concentric structure (42-48 cm). The images were taken in plane-polarized light (a-e) and in reflected light (f): a, b - without an analyzer; c-e - with the use of an analyzer; mm - millimeters, μm - micrometers]

Горизонт 0–32 см. Неоднородный по цвету, преобладает темно-серый фон (10 YR 4/1; здесь и далее цвет по шкале Мансела приведен для высущенного образца). В верхних 15 см возможно выделение более темного (10 YR 3/1), обильно пронизанного корнями подгоризонта дернины. В слое 15–32 см происходит постепенное осветление горизонта (к 10 YR 5/1), встречаются мелкие осветленные пятна (10 YR 7/2; менее 5% от площади горизонта). В момент описания весь горизонт 0–32 см мокрый, он средне- и мелко-комковато-ореховатый, уплотненный, глинистый. Среди новообразований диагностированы зоны осветления с отмытыми зернами кварца в слое 15–32 см. Микроморфологическая диагностика свидетельствует о высокой доле экскрементов и растительных остатков (от свежих до сильно разложившихся), слипшихся между собой в пористые агрегаты; в горизонте диагностировано очень большое количество углефицированных растительных остатков (рис. 3, a), генезис которых обусловлен периодическим переувлажнением горизонта [31, 32]. При переувлажнении формируются восстановительные условия, в которых в отсутствие кислорода растительные остатки окисляются за счет кислорода, содержащегося в них самих [33]. Микроструктура копрогенная, поровое пространство хорошо развито, тонкодисперсное вещество – гумусово-глинистое изотропное. Присутствуют агрегаты с глинисто-железистыми кутанами и нодулями, занесенные из нижележащего горизонта (рис. 3, b).

Высокая доля сильно разложившихся органических остатков в горизонте подтверждается и аналитически – содержание органического углерода в верхних 10 см значительно варьирует и превосходит верхний предел диапазона достоверного аналитического определения используемого метода. Средние значения содержания на глубинах 10–20 и 20–30 см равны, соответственно, 6,4 и 2,5% (см. рис. 2, c). Содержание физической глины более 50%, тонкой фракции (здесь и далее по тексту – < 0,002 мм) – варьирует от 9,3 до 13,8%. Значения pH слабокислые, увеличиваются с глубиной от 5,6 до 6,3. Верхние 10 см содержат легкорастворимые соли в количестве 106 мг/л (0,14% сухой массы почвы), что позволяет отнести эту толщу к слабозасоленной, хлоридно-кальциевой по [34]. Однако у нижней границы горизонта содержание солей резко падает до 27 мг/л (0,04% сухой массы почвы), что свидетельствует о том, что большая часть горизонта незасолена. Емкость катионного обмена средняя (от 10,3 в интервале глубин 20–30 см до 19,3 ммоль(+)/100 г почвы в интервале глубин 10–20 см), в составе обменных катионов преобладает кальций, доля натрия варьирует от 4 до 14% (в среднем в верхнем горизонте 7,4%) – т.е., согласно [35, 36], горизонт может быть диагностирован как среднесолонцеватый. Вместе с тем макро- и микроморфологически выраженных признаков солонцеватости в виде глинистых кутан по граням агрегатов и плотной с элементами призматичности структуры в этом горизонте не диагностировано. Содержание оксалат-растворимого железа в верхних 20 см крайне низкое (до 0,04), дитионит-растворимого – 1,1–1,3. В нижних 10 см горизонта наблюдается резкое увеличение оксалат-растворимого железа до 0,2 при относительно стабильном содержании дитионит-растворимого. В результате значения коэффициента

Швертмана сильно варьируют – от 0,02 до 0,2; значения коэффициента степени гидроморфизма достаточно высоки, варьируют от 17 до 55. Максимальные значения в обоих случаях получены для нижней границы горизонта.

Таким образом, основные черты горизонта следующие: темный цвет, большое количество слаборазложившегося органического вещества, сильная биогенная проработка, непрочность структуры, слабокислая реакция среды, средняя емкость катионного обмена. Согласно [21], этот горизонт может быть диагностирован как перегнойно-гумусовый АН и разделен на 2 подгоризонта: АН–АНел.

Горизонт 32–39 (42) см. Неоднородный по цвету: на светло-сером с сизоватым оттенком фоне (10 YR8/1; 80% от площади горизонта) пятна серовато-сизого (10 YR 7/1; 10%), темно-серого (10 YR 3/1; 5%) и желто-окристального цвета (10 YR6/6; 5%). Горизонт массивный, плохо оструктурен, глинистый, очень плотный и на момент описания свежий (несмотря на то, что описание проведено после дождя и верхний горизонт мокрый). В горизонте содержатся железистые и железомарганцевые конкреции и примазки (менее 5% от вмещающей массы горизонта). В верхней части горизонта диагностируется серая гумусовая пропитка. Микроструктура горизонта массивная с большими трещинами, тонкодисперсное вещество глинистое, раздельно-мелко-чешуйчатое. Поры обильно покрыты глинисто-железистыми и глинистыми кутанами (рис. 3, *c*). Последние приурочены, как правило, к тонким порам; они типичные натечные. Глинисто-железистые кутаны более крупные, преимущественно гипокутаны. По разложившимся растительным остаткам встречаются кутаны с органическим веществом. В шлифе встречается множество мелких папул – вероятно, фрагментов глинистых натечных кутан. Обильны глинисто-(органо)-железистые нодулы с резкой границей (размеры 50–800 мкм) и железистые нодулы (размеры 200–2000 мкм) с диффузной границей; некоторые железистые нодулы имеют в составе марганец (рис. 3, *d*). Практически во всех нодулях видны включения зерен скелета. Во внутрипредной массе (ВПМ) встречаются скопления мелких углефицированных растительных остатков; экскременты и растительные остатки в порах отсутствуют.

Содержание органического углерода в горизонте 0,9%; по сравнению с вышележащим он обогащен частицами тонкой фракции и физической глиной (доли, соответственно, равны 17,9 и 56,5%). Реакция pH по-прежнему слабокислая (6,3). Легкорастворимые соли содержатся в незначительном количестве (38 мг/л – 0,07% от сухой массы почвы); среди катионов в водной вытяжке абсолютно преобладает кальций (0,3 ммоль(+)/100 г почвы, среднее содержание в горизонте), среди анионов – гидрокарбонат-ион (0,6 ммоль(+)/100 г, среднее содержание в горизонте). Горизонт незасолен. Емкость катионного обмена близка к низкой (10,7 ммоль(+)/100 г почвы), доля натрия составляет 9,7% – горизонт слабосолонцеватый. По-видимому, диагностируемая на макроморфологическом уровне пропитка и на микроморфологическом уровне кутаны обусловлены присутствием в значительном количестве натрия в почвенном поглощающем комплексе. Содержание различных форм железа в этом горизонте практически идентично нижним 10 см вышележащего горизонта. Значение коэффициента гидроморфизма – 8,9, коэффициента Швертмана – 0,21.

Свойства горизонта, а именно осветленная минеральная масса, сизоватый оттенок, наличие охристых зон, железистых и железомарганцевых конкреций, свидетельствуют о его периодическом поверхностном переувлажнении. В классификации WRB [37] такие свойства диагностируются как стагниковые (stagnic properties), возникающие в условиях избыточного атмосферного увлажнения в почвах на тяжелых по гранулометрическому составу породах [38]; кроме того, для данного горизонта могут быть использованы термины «псевдоглей», «периодический» или «переменный» глей [27]. Согласно [27], горизонт соответствует осветленному (серо-белесому) конкреционному криптоглеевому макроморфотипу; трещинному, внутривидовому и прикорневому мезоморфотипам; преимущественно плазменному хлопьевидному сегрегационному микроморфотипу глея. Согласно классификации и диагностике почв России [26], данный горизонт не относится к глеевому, поскольку отсутствует главный диагностический критерий – явно выраженная сизая/зеленоватая окраска, а является элювиальным горизонтом EL. Дополнительным (необязательным) признаком для элювиального горизонта, но диагностируемым в исследованной почве западины, является темно-серая гумусовая пропитка и кутаны, что может быть отражено в добавлении процессного признака *hi* к индексу горизонта, а также наличие охристых зон и конкреций (переходный признак *g*). Наличие кутан в порах позволяет сделать вывод о периодическом формировании условий свободного дренажа в почвах. Кутаны могут являться результатом лессиважа, а также осолонцевания (за счет присутствия натрия в почвенном поглощающем комплексе в значимом количестве). Содержание конкреций не превышает 5%, поэтому признак *nn* (конкреционный) не может быть здесь использован.

Горизонт 39(42)–56 см. Неоднородный по окраске: преобладает охристо-бурый цвет (10 YR 5/6), встречаются сизые пятна и полосы (Gley2 8/10BG; около трети площади горизонта). Горизонт массивный, слабо оструктурен (неясно ореховатый с элементами призматичности), глинистый, на момент описания свежий. В горизонте большое количество конкреций (больше, чем в вышележащем, но меньше, чем 10%), по граням структурных отдельностей встречаются кутаны. Микроструктура горизонта преимущественно угловато-блоковая, есть округло-блоковые агрегаты, наблюдается обилие трещин. Тонкодисперсное вещество глинистого состава имеет раздельно-крупночешуйчатую и струйчатую оптическую ориентацию. В ВПМ довольно много очень мелких углефицированных растительных остатков. В порах растительные остатки и экскременты отсутствуют. В шлифе диагностировано много железистых и глинисто-железистых кутан (рис. 3, *e*), много новообразований на промежуточной стадии между кутаной и нодулем. Диагностировано большое количество железистых и глинисто-железистых нодулей (размеры 100–1300 мкм), преимущественно с включениями; единично встречаются концентрические (рис. 3, *f*) и дендриты.

Горизонт содержит 0,7–0,9% органического углерода до глубины 60 см, ниже – его содержание уменьшается почти в два раза. Содержание физической глины и тонкой фракции остается высоким, чуть превышая аналогич-

ные характеристики вышележащего горизонта. С 60 см значения рН становятся нейтральными. Горизонт содержит незначительное количество легко растворимых солей (менее 50 мг/л – 0,05% сухой массы почвы, горизонт незасолен); как и в вышележащем горизонте в составе водной вытяжки, преобладают гидрокарбонаты кальция. Емкость катионного обмена с глубиной увеличивается до 25 ммоль(+)/100 г почвы, в основном, за счет увеличения содержания обменного кальция. Среднее содержание обменного натрия – 6% от ЕКО, горизонт относится к слабосолонцеватым. Именно в этом горизонте диагностируется самое высокое содержание оксалат и дитонит-растворимого железа, достигающее, соответственно, 4,7 и 51 г/кг в слое 40–50 см. Значения критерия Швертмана достаточно низкие, менее 0,1 (разброс значений от 0,04 до 0,09). Коэффициент степени гидроморфизма в среднем равен 3.

Диагностика данного горизонта согласно Классификации почв России [26] вызывает некоторые затруднения; в горизонте прослеживаются явные признаки переувлажнения (охристые зоны, обилие конкреций), вместе с тем преобладающим цветом является буровато-охристый, а не сизый – ключевой диагностический признак глеевого горизонта [21]. Горизонт слабо оструктурен, однако на гранях агрегатов присутствуют кутаны. Вместе с тем горизонт слабо отличается по гранулометрическому составу от вышележащего (коэффициент дифференциации по илу (КД) равен 1,1), но отличается от перегнойно-темногумусового АНел (КД равен 1,3). По совокупности признаков данный горизонт может быть диагностирован как текстурный глееватый (ВТг); по-видимому, периодическое переувлажнение препятствует формированию хорошо выраженной многопорядковой ореховато-призматической структуры, свойственной текстурным горизонтам, а застойный режим, усиленный слабыми фильтрационными свойствами почв, их глинистым составом, ослабляет текстурную дифференциацию. Слабая текстурная дифференциация почв западин с кислым элювиальным горизонтом глинистым гранулометрическим составом была отмечена в работах [11, 16].

Таким образом, диагностическими свойствами исследованной почвы являются: (1) достаточно мощный (30 см) и богатый органическим углеродом перегнойно-темногумусовый горизонт с непрочной ореховато-комковатой структурой и включениями органических остатков разной степени разложения органического вещества, залегающий на (2) элювиальном с признаками потечности гумуса горизонте, содержащем до 5% от массы горизонта небольших по размеру и преимущественно железистых по составу конкреций, а также (3) оглеенный срединный горизонт со слабо выраженной, непрочной структурой и с большим, чем в вышележащем горизонте, количеством конкреций, кутанами по граням структурных отдельностей. Относительно повышенное содержание легкорастворимых солей и обменного натрия в поверхностном 10-см слое почвы может быть обусловлено их поступлением с латеральными водными потоками от окаймляющих западин солонцеватых и солончаковых лугово-черноземных почв. Анионно-катионный состав почвы западины постоянен в пределах профиля; наблюдается резкое уменьшение содержания углерода с глубиной и постепенное

увеличение рН от слабокислых до нейтральных значений. Средняя часть профиля несколько обогащена илом, особенно по сравнению с перегнойно-темногумусовым горизонтом. Емкость катионного обмена обнаруживает два максимума – в гумусовом горизонте и на глубине 100–130 см. Последний достигается за счет увеличения содержания обменного кальция, вероятно, в результате его поступления с растворами из карбонатных почвообразующих пород (породы вскипают с глубины 2 м). Наибольшее содержание оксалат-растворимого железа приходится на контакт осветленного и текстурного горизонтов. Согласно коэффициентам степени гидроморфизма и Швертмана, наиболее продолжительное переувлажнение испытывает верхняя часть почвенного профиля – а именно перегнойно-темногумусовый и осветленный горизонты. Значения этих коэффициентов резко падают в текстурном глееватом горизонте.

На основании проведенного комплексного исследования свойств почв мы можем сделать вывод о преимущественно глеево-элювиальной природе осветленного горизонта исследованной почвы западины. Глеево-элювиальный процесс является одним из наиболее часто упоминаемых при интерпретации генезиса почв западин [11, 15] наряду с присутствием большого количества натрия в почвенном поглощающем комплексе [6, 10], резким снижением окислительно-восстановительного режима почв в результате водородных эманаций [39, 40]. Диагностируемые на макро- и микроморфологическом уровне конкреции в осветленном горизонте, кутаны в нижележащем горизонте, а также значения коэффициентов Швертмана и гидроморфизма свидетельствуют о сезонном поверхностном переувлажнении почв и наличии периодов иссушения. Дополнительной причиной формирования осветленного горизонта может являться повышенное содержание натрия в почвенном поглощающем комплексе верхних почвенных горизонтов (от 4 до 14%), обуславливающее вынос глинистых частиц и миграцию органических соединений в нижнюю часть профиля.

Формула профиля исследованной почвы западины может быть записана как АН–АНel–ЕLhi,g–ВТg. По своему морфологическому строению почва частично соответствует солоди перегнойно-темногумусовой квазиглеевой (формула профиля АН–ЕL–ВТg–ВСА–Q). В отличие от нее, исследованная нами почва не содержит аккумулятивно-карбонатного и квазиглеевого горизонтов; по-видимому, низкая интенсивность латерального внутрив почвенного стока, обусловленного слабым развитием эрозионной сети, и большая водосборная площадь западины (55 га) способствуют выщелачиванию почв от карбонатов (диагностического признака для нижних горизонтов почв солодей), в данном случае на глубину 2 м и отсутствию в почвах оливкового оттенка (диагностического признака квазиглееватости). От темногумусовых подбелов глеевых (AU–ЕLg–ВTg) исследованная почва отличается характером верхнего горизонта, а также менее выраженным процессом сегрегации железа в осветленном горизонте (меньшим количеством конкреций). Мы предполагаем, что водный режим почв исследованной западины является менее контрастным – с более плавной сменой периодов переувлажнения и

иссушения, чем у подбелов Дальнего Востока, что может объяснять меньшее количество конкреций в почве западины [23, 41]. По характеру верхнего горизонта исследованная почва также отличается и от черноземовидных оподзоленных оглеенных почв (AU–ELnn,g–BTg–G; термин предложен Ф.Р. Зайдельманом [11] для почв западин лесостепи), а также серых поверхностно-глеево-элювиальных почв авторской классификации переувлажненных почв лесостепи А.Б. Ахтырцева [3]; в этих почвах верхний горизонт представлен темно- или серогумусовым, а не перегнойно-темногумусовым горизонтом, как в исследованной нами почве западины. Формирование перегнойно-темногумусового горизонта в верхней части исследованного почвенного профиля, вероятно, происходит как за счет специфической для лесостепи осоковой растительности, формирующейся в днище западины, так и очень продолжительного переувлажнения, затопления почв. Следуя классической традиции русского почвоведения – отражении в названии почвы основных почвенных процессов, ее формирующих, исследованную почву западины можно назвать перегнойно-темногумусовой оподзоленной глеевой. При расширении исследований почв западин и выявлении почв со сходным (с исследованной нами) строением профиля может быть предложено внесение самостоятельного типа перегнойно-темногумусовых оподзоленных глеевых почв в отдел текстурно-дифференцированных почв в Классификацию и диагностику почв России [26]. Согласно Классификации и диагностике почв СССР [35], исследованная почва наиболее соответствует лугово-болотным солодям, не имеющим аккумулятивно-карбонатного горизонта.

Выводы

На основании комплексного исследования почвы днища западины недренируемого типа местности Окско-Донской равнины могут быть сделаны следующие выводы:

1. Глеево-элювиальный процесс является ведущим в формировании осветленного горизонта в почве западины, о чем свидетельствуют диагностируемые на макро- и микроморфологическом уровне конкреции, кутаны в нижележащем горизонте, а также значения коэффициентов Швертмана и гидроморфизма. Наличие обменного натрия в верхней части почвенного профиля (4–14% от емкости катионного обмена) может являться дополнительной причиной формирования осветленного горизонта исследованной почвы.

2. Почвенный профиль состоит из следующего набора диагностических горизонтов: AH–AHel–ELhi,g–BTg. Такой набор почвенных горизонтов отсутствует в Классификации и диагностике почв России, частично соответствует профилю солоди перегнойно-темногумусовой квазиглеевой (AH–EL–BTg–BCA–Q), подбела темногумусового глеевого (AU–ELg–BTg). Отличительной чертой исследованной почвы западины является формирование мощного, богатого органическим углеродом перегнойно-темногумусового горизонта с непрочной ореховато-комковатой структурой в сочетании с выщелоченностью почвенного профиля от карбонатов.

3. Перегнойно-темногумусовые оподзоленные глеевые почвы могут быть внесены в отдел текстурно-дифференцированных почв в Классификацию и диагностику почв России в случае расширения исследований почв западин и диагностики почв со строением профиля АН–ЕЛ–ВТг.

Список источников

1. Докучаев В.В. Русский чернозем: Отчет Императорскому Вольному экон. о-ву. СПб., 1883. 376 с.
2. Самойлова Е.М. Луговые почвы лесостепи. М. : Изд-во МГУ, 1981. 283 с.
3. Ахтырцев А.Б. Гидроморфные почвы и переувлажненные земли лесостепи и степи Русской равнины : дис. д-ра биол. наук. Воронеж, 1999. 383 с.
4. Зайдельман Ф.Р. Теория образования светлых кислых элювиальных горизонтов почв и их прикладные аспекты. М. : Красанд, 2010. 248 с.
5. Fil P.P., Yurova A.Y., Dobrokhotov A.V., Kozlov D.N. Estimation of infiltration volumes and rates in seasonally water-filled topographic depressions based on remote-sensing time series // Sensors. 2021. V. 21, № 21. PP. 7403. doi: 10.3390/s21217403
6. Базилевич Н.И. Лесостепные солоди. М. : Наука, 1967. 104 с.
7. Базилевич Н.И. Материалы к вопросу о генезисе солодей. // Почвоведение. 1947. № 4. С. 227–239.
8. Самойлова Е.М., Якушевская И.В. Характеристика комплекса луговых почв колочной лесостепи // Почвоведение. 1970. № 3. С. 60–67.
9. Самойлова Е.М., Ахтырцев А.Б., Андреев Г.И. Полугидроморфные и гидроморфные почвы черноземной зоны СССР // Русский чернозем. 100 лет после Докучаева. М. : Наука, 1983. С. 126–138.
10. Зайдельман Ф.Р., Пахомова Е.Ю., Устинов М.Т. Солоди поверхностного и грунтового переувлажнения Западной Сибири: свойства, гидрология и генезис // Вестник Московского университета. Серия 17: Почвоведение. 2011. № 1. С. 3–12.
11. Зайдельман Ф.Р., Степанцова Л.В., Никифорова А.С., Красин В.Н., Сафонов С.Б., Красина Т.В. Генезис и деградация черноземов Европейской России под влиянием переувлажнения. Способы защиты и мелиорации. Воронеж : Квартга, 2013. 352 с.
12. Зайдельман Ф.Р., Степанцова Л.В., Никифорова А.С., Красин В.Н., Сафонов С.Б. Генезис, классификация и мелиорация черноземовидных подзолистых оглеенных почв севера лесостепи Европейской России // Вестник Московского университета. Серия 17: Почвоведение. 2014. № 2. С. 16–23.
13. Зайдельман Ф.Р. Генезис и проблемы классификации почв со светлыми кислыми элювиальными горизонтами // Почвоведение. 2004. № 2. С. 233–242.
14. Зайдельман Ф.Р. Генетические особенности и морфология черноземовидных подзолистых оглеенных почв северной лесостепи // Вестник Московского университета. Серия 17: Почвоведение. 2005. № 2. С. 3–8.
15. Ахтырцев А.Б., Спесивый О.В. Переувлажненные земли Центрально-Черноземного региона России: их свойства, эволюция и рациональное использование. Воронеж : НАУКА-ЮНИПРЕСС, 2014. 204 с.
16. Ахтырцев А.Б. Сравнительно-генетическая характеристика светло-серых поверхностно-глеево-элювиальных почв и солодей луговых Среднерусской лесостепи. Саранск : Изд-во Мордов. ун-та, 1985. С. 34–47.
17. Сапрыкин О.И., Смоленцев Б.А. Свойства почв микрозападин юго-восточной части Западной Сибири // Отражение био-, гео-, антропосферных взаимодействий в почвах и почвенном покрове : сборник материалов V Международной научной конференции, посвященной 85-летию кафедры почвоведения и экологии почв ТГУ. Томск : Издательский Дом ТГУ, 2015. С. 94–97.
18. Дюкарев А.Г., Пологова Н.Н. Элювиальные почвы западин Обь-Томского междуречья (подтайжная зона Западной Сибири) // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2016. № 3 (35). С. 6–25.

19. Никифоров А.Н., Дюкарев А.Г. Осолоделые почвы в почвенном покрове Обь-Шегарского междуречья // Почва в биосфере. Новосибирск, 2018. С. 70–73.
20. Сапрыкин О.И., Конарбаева Г.А., Смоленцев Б.А. Сравнительная характеристика агрорхимических свойств почв в агроландшафтах с западинным микрорельефом // Агрорхимия. 2020. № 10. С. 15–19. doi: 10.31857/S0002188120080104
21. Полевой определитель почв. М. : Почвенный институт им. В.В. Докучаева, 2008. 182 с.
22. Гынинова А.Б., Шоба С.А., Басанова Л.Д. Влияние глубокого промерзания на морфогенез луговых подбелов Приамурья // Вестник Московского университета. Серия 17: Почвоведение. 2008. № 3. С. 10–13.
23. Росликова В.И., Матюшкина Л.А. Текстурно-дифференцированные почвы равнины юга Дальнего Востока и их ландшафтно-географические особенности // Региональные проблемы. 2017. Т. 20, № 4. С. 53–60.
24. Бурдуковский М.Л., Голов В.И., Перепелкина П.А., Киселева И.В., Тимофеева Я.О. Агрогенные и постагрогенные изменения запасов углерода и физических свойств подбелов темногумусовых // Почвоведение. 2021. № 6. С. 747–756. doi: 10.31857/S0032180X21060046
25. Мильков Ф.Н. Физико-географическое районирование Центрально-Черноземных областей. Воронеж : ВГУ, 1961. 363 с.
26. Классификация и диагностика почв России. Смоленск : Ойкумена, 2004. 342 с.
27. Таргульян В.О., Герасимова М.И., Целищева Л.К., Шоба С.А. О gleение и морфотипы глея // Почвоведение. 1987. № 7. С. 16–24.
28. Молодцов В.А., Игнатова В.П. Об определении состава поглощенных оснований в засоленных почвах // Почвоведение. 1975. № 6. С. 123–127.
29. Cornell R.M., Schwertmann U. The iron oxides: structure, properties, reactions, occurrences, and uses. Weinheim : Wiley-vch, 2003. 664 p. doi: 10.1515/CORRREV.1997.15.3-4.533
30. Степанцова Л.В., Красин В.Н. Количественный показатель глубины залегания грунтовых вод в черноземовидных почвах севера Тамбовской равнины // Вестник МичГАУ. 2011. Ч. 1, № 2. С. 106–110.
31. Ismail-Meyer K., Stolt M.H., Lindbo D.L. Soil Organic Matter. Interpretation of Micromorphological Features of Soils and Regoliths. Netherlands : Elsevier, 2018. P. 471–512. doi: 10.1016/b978-0-444-63522-8.00017-6
32. Добровольский Г.В., Ярилова Е.А., Парfenova Е.И., Федоров К.Н., Балабко П.Н., Шоба С.А. Методическое руководство по микроморфологии почв : учеб. пособие. М. : Изд-во Моск. ун-та, 1983. 80 с.
33. Скурский М.Д. О вещественном составе углей // Техника и технология горного дела. 2022. № 1 (16). С. 31–82. doi: 10.26730/2618-7434-2022-1-31-82
34. Засоленные почвы России. М. : Академкнига, 2006. 854 с.
35. Классификация и диагностика почв СССР. М. : Колос, 1977. 221 с.
36. Егоров В.В., Минашина Н.Г. Обоснование почвенно-мелиоративных прогнозов и классификация засоленных почв // Изменение плодородия почв при орошении вновь осваиваемых земель. М. : Почв., институт имени ВВ Докучаева, 1976. С. 29–46.
37. IUSS Working Group WRB. 2022 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.
38. Rubinic V., Lazarevic B., Husnjak S., Durn G. Climate and relief influence on particle size distribution and chemical properties of Pseudogley soils in Croatia // Catena. 2015. V. 127. PP. 340–348. doi: 10.1016/j.catena.2014.12.024
39. Суханова Н.И., Кирюшин А.В. Влияние потока глубинного водорода на химические свойства и гумусное состояние почв // Система Планета Земля. 2014. С. 195–200.
40. Суханова Н.И., Трофимов С.Я., Степанов А.Л., Кирюшин А.В. Особенности черноземных почв района Хоперского глубинного разлома земной коры // Почвоведение. 2020. №. 2. С. 199–209. doi: 10.31857/S0032180X20020124

41. Костенков Н.М., Жарикова Е.А. Почвы прибрежной территории юго-западной части Приморья // *Почвоведение*. 2018. № 2. С. 141–154. doi: 10.7868/S0032180X18020028

References

1. Dokuchaev VV. Russkiy chernozem: Otchet Imperatorskomu Vol'nomu ekon. o-vu. [The Russian Chernozem: Report to the Imperial Free Economy Society]. St. Petersburg; 1883, 376 p. In Russian
2. Samoylova EM. Lugovye pochvy lesostepi [Medow soils of forest-steppe]. Moscow: Moscow State University Publ.; 1981. 283 p. In Russian.
3. Akhtyrtsev AB. Gidromorfnye pochvy i pereuvlazhnennye zemli lesostepi i stepi Russkoy ravniny [Hydromorphic soils and waterlogged lands of the forest-steppe and steppe of the Russian Plain DrSci. Dissertation, Agriculture]. Voronezh: Voronezh State University Publ.; 1999. 383 p. In Russian
4. Zaydel'man FR. Teoriya obrazovaniya svetlykh kislykh elyuvial'nyh gorizontov pochv i ih prikladnye aspekty [The theory of soil formation with light-coloured acid eluvial horizons and its applied aspects]. Moscow: Krasand Publ.; 2010. 248p. In Russian.
5. Fil PP, Yurova AY, Dobrokhotov AV, Kozlov DN. Estimation of infiltration volumes and rates in seasonally water-filled topographic depressions based on remote-sensing time series. *Sensors*. 2021;21(21):7403. doi:10.3390/s21217403
6. Bazilevich NI. Lesostepnye solodi [Soils with albic horizon in forest-steppe]. Moscow: Nauka Publ.; 1967. 104 p. In Russian
7. Bazilevich NI. Materials on the question of the genesis of soil with albic horizon in forest-steppe. *Pochvovedenie*. 1947;4:227-239. In Russian, English summary
8. Samoylova EM, Yakushevskaya IV. Characteristics of the complex of meadow soils of the splinter forest-steppe. *Pochvovedenie*. 1970;3:60-67. In Russian, English summary
9. Samoylova EM, Akhtyrtsev AB, Andreev GI. Polugidromorfnye i gidromorfnye pochvy chernozemnoy zony SSSR [Semihydromorphic and hydromorphic soils of the chernozem zone of the USSR] in Russkiy chernozem. 100 let posle Dokuchaeva [Russian Chernozem. 100 years after Dokuchaev]. Moscow: Nauka Publ.;1983. 126-138. In Russian
10. Zaydel'man FR, Pakhomova EY, Ustinov MT. Solodi poverkhnostnogo i gruntovogo pereuvlazhneniya Zapadnoy Sibiri: svoystva, hidrologiya i genezis [Soils with albic horizon in orest-steppe of surface and ground waterlogging in Western Siberia: properties, hydrology and genesis]. *Vestnik Moskovskogo universiteta. Seriya 17. Pochvovedenie*. 2011;1:3-12. In Russian
11. Zaydel'man FR, Stepantsova LV, Nikiforova AS, Krasin VN, Safronov SB, Krasina TV. Genezis i degradatsiya chernozemov Evropeyskoy Rossii pod vliyaniem pereuvlazhneniya. Sposoby zashchity i melioratsii [Methods of protection and reclamation.] Voronezh: Kvarta; 2013. 352 p. In Russian
12. Zaydel'man FR, Stepantsova LV, Nikiforova AS, Krasin VN, Safronov SB. Genezis, klassifikatsiya i melioratsiya chernozemovidnyh podzolistyh ogleennyh pochv severa lesostepi evropeyskoy Rossii [Genesis and degradation of chernozems in European Russia under the influence of waterlogging.]. *Vestnik Moskovskogo universiteta. Seriya 17: Pochvovedenie*. 2014; 2: 16-23. In Russian
13. Zaydel'man FR. Genesis and classification problems of soils with acid albic horizon. *Pochvovedenie*. 2004;2:233-242. In Russian, English summary
14. Zaydel'man FR. Geneticheskie osobennosti i morfologiya chernozemovidnyh podzolistyh ogleennyh pochv severnoy lesostepi [Genetic features and morphology of chernozem-like gleedy podzolic soils of the northern forest-steppe]. *Vestnik Moskovskogo universiteta. Seriya 17. Pochvovedenie*. 2005;2:3-8. In Russian
15. Akhtyrtsev AB, Spesivyy OV. Pereuvlazhnennye zemli Tsentral'no-Chernozemnogo regiona Rossii: ih svoystva, evolyutsiya i ratsional'noe ispol'zovanie [Waterlogged lands of the Central Black Earth region of Russia: their properties, evolution and rational use]. Voronezh: SCIENCE-UNIPRESS Publ.; 2014. 204 p. In Russian

16. Akhtyrtsev AB. Sravnitel'no-geneticheskaya harakteristika svetlo-seryh poverkhnostno-gleevolyuvial'nyh pochv i solodey lugovyh Srednerusskoy lesostepi [Comparative genetic characteristics of light gray surface gley-eluvial soils and meadow malts of the Central Russian forest-steppe]. Saransk: Mordovian State University Publ.; 1985. 34-47 p. In Russian
17. Saprykin OI, Smolentsev BA. Soil properties of the micro hollows in the southeastern part of Western Siberia. In: Reflection bio-geo- antroposferal interacntions in soils and soil cover. In *Collection of materials V International Scientific Conference, dedicated to the 85th anniversary of the opening of the first university department of Soil Science in Siberia*. Tomsk: Publishing House of Tomsk State University; 2015. pp.94-97. In Russian
18. Dyukarev AG, Pologova NN. Eluvial soils of depressions at the Ob-Tom interfluve (the subtaiga zone of Western Siberia). *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2016;3(35):6-25. 1 In Russian, English summary
19. Nikiforov AN, Dyukarev AG. Osolodelye pochvy v pochvennom pokrove Ob'-Shegarskogo mezhdurech'y [Refining soils in the soil cover of the Ob-Shegar intersection]. In: *Pochvy v biosfere* [Soil in biosphere: collection of materials]. Tomsk: Publishing House of Tomsk State University; 2018. 70-73. In Russian, English summary
20. Saprykin OI, Konarbaeva GA, Smolentsev BA. Comparative description of soil agrochemical properties in agricultural landscapes with microdepressions. *Agrokhimiya*. 2020;10:15-19. doi: 10.31857/S0002188120080104
21. Polevoy opredelitel' pochv [Field soil guide]. M.: Pochvennyy institut im. V.V. Dokuchaeva Publ.; 2008. 182 p. In Russian
22. Gyninova AB, Shoba SA, Basanova LD. Vliyanie glubokogo promerzaniya na morfogenet lugovyh podbelov Priamur'ya . *Vestnik Moskovskogo universiteta. Seriya 17. Pochvovedenie*. 2008;3:10-13. In Russian
23. Roslikova VI, Matyushkina LA. Teksturno-differentsirovannye pochvy ravnin yuga Dal'nego Vostoka i ih landshaftno-geograficheskie osobennosti [Texturally differentiated soils of the plains of the south of the Far East and their landscape and geographical features]. *Regional'nye problemy*. 2017;20(4):53-60 p. In Russian
24. Burdukovskiy ML, Golov VI, Perepelkina PA, Kiseleva IV, Timofeeva YO. Agrogenic and postagrogenic changes in physical properties and carbon stocks in dark-humus podbels. *Eurasian Soil Science*. 2021;54(6):943-950. doi: 10.1134/S1064229321060041
25. Mil'kov FN. Fiziko-geograficheskoe rayonirovanie Tsentral'no-Chernozemnykh oblastey [Physico-geographical zoning of the Central Black Earth Regions]. Voronezh: Voronezh State Univerisy Publ.; 1961. 363 p. In Russian
26. Klassifikaciya i diagnostika pochv Rossii [Classification and Diagnostic System of Russian Soils]. Smolensk: Oikumena Publ.; 2004. p. in Russian.
27. Targul'yan VO, Gerasimova MI, Tselishcheva LK, Shoba SA. Ogleenie i morfotipy gleya. *Pochvovedenie*. 1987;7:16-24. In Russian, English summary
28. Molodtsov VA, Ignatova VP. Ob opredelenii sostava pogloshchennykh osnovaniy v zasolennykh pochvakh. *Pochvovedenie*. 1975;6:123-127. In Russian, English summary
29. Cornell RM. Schwertmann U. The iron oxides: structure, properties, reactions, occurrences, and uses. Weinheim: Wiley-vch; 2003. 664 p. doi: 10.1515/CORRREV.1997.15.3-4.533
30. Stepantsova LV, Krasin VN. Kolichestvennyy pokazatel' glubiny zaleganiya gruntovyh vod v chernozemovidnyh pochvah severa Tambovskoy ravniny [Quantitative indicator of the depth of groundwater in chernozem-like soils of the north of the Tambov Plain]. *Vestnik MichGAU*.2011;1(2):106-110. In Russian
31. Ismail-Meyer K., Stolt MH., Lindbo DL. Soil Organic Matter. Interpretation of Micromorphological Features of Soils and Regoliths. Netherlands: Elsevier; 2018. 471-512. doi: 10.1016/b978-0-444-63522-8.00017-6
32. Dobrovols'kij GV, Jarilova EA, Parfenova EI, Fedorov KN, Balabko PN, Shoba SA. Metodicheskoe rukovodstvo po mikromorfologii pochv. Uchebnoe posobie [Methodological guide to soil micromorphology] Moscow: Moscow State University Publ.; 1983. 80 p. In Russian

33. Skursky MD. On the material composition of coals. Journal of mining and geotechnical engineering. 2022;1(16):31. doi: 10.26730/2618-7434-2022-1-31-82. In Russian, English summary
34. Zasolennye pochvy Rossii [Saline soils in Russia]. Moscow: IKC "Akademkniga" Publ.; 2006. 854 p. in Russian
35. Classification and Diagnostics of Soils of the Soviet Union. Moscow: Kolos Publ.;1977. 221p. in Russian
36. Egorov VV, Minashina NG. Obosnovanie pochvenno-meliorativnyh prognozov i klassifikatsiya zasolennyh pochv [Justification of soil reclamation forecasts and classification of saline soils]. Izmenenie plodorodiya pochv pri oroshenii vnov' osvaivaemykh zemel' [Changes in soil fertility during irrigation of newly developed lands.]. Moscow: Pochvenny institut im. VV Dokuchaeva Publ.; 1976. 29-46. In Russian
37. World Reference Base for Soil Resources. International soil classification system for naming soils and creating legends for soil maps. 4th edition. International Union of Soil Sciences (IUSS), Vienna, Austria; 2022. 234 p.
38. Rubinic V, Lazarovic B, Husnjak, S, Durn, G. Climate and relief influence on particle size distribution and chemical properties of Pseudogley soils in Croatia .*Catena*. 2015;127:340-348. doi: 10.1016/j.catena.2014.12.024
39. Sukhanova NI, Kiryushin AV. Vliyanie potoka glubinnogo vodoroda na khimicheskie svoystva i gumusnoe sostoyanie pochv [The influence of deep hydrogen flow on the chemical properties and humus status of soils]. *Sistema Planeta Zemlya*. 2014; 195-200. In Russian
40. Sukhanova NI, Trofimov SY, Stepanov AL, Kiryushin AV. Specific features of Chernozemic soils in the area of the Khoper deep fault in the Earth crust. *Eurasian Soil Science*. 2020;53:197-206. doi: 10.1134/S106422932002012X
41. Kostenkov NM, Zharikova EA. Soils of the southwestern part of the Pacific Coast of Russia. *Eurasian soil science*. 2018; 51:140-152. doi: 10.1134/S1064229318020059

Информация об авторах:

Смирнова Мария Андреевна, канд. геогр. наук, с. н. с., Отдел агроэкологической оценки почв и проектирования агроландшафтов, Почвенный институт им. В.В. Докучаева (Москва, Россия); доцент, кафедра геохимии ландшафтов и географии почв, географический факультет, МГУ им. М.В. Ломоносова (Москва, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-5256-4348>

E-mail: summerija@yandex.ru

Плотникова Оксана Олеговна, канд. биол. наук, н. с., Лаборатория минералогии и микроморфологии почв, Почвенный институт им. В.В. Докучаева (Москва, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-7719-2915>

E-mail: mrs.plotnikova@mail.ru

Бардашов Данила Романович, м. н. с., Лаборатория физики и гидрологии почв, Почвенный институт им. В.В. Докучаева (Москва, Россия); аспирант, кафедра геохимии ландшафтов и географии почв, географический факультет, МГУ им. М.В. Ломоносова (Москва, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0009-0007-2425-1911>

E-mail: bardashovdr@my.msu.ru

Терская Елена Вячеславовна, н. с., кафедра геохимии ландшафтов и географии почв, географический факультет, МГУ им. М.В. Ломоносова (Москва, Россия).

E-mail: elena_terskaya@mail.ru

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Information about the authors:

Maria A. Smirnova, Senior researcher, PhD. in Geography, Department of Agroecological Soil Assessment and Agricultural Landscape Design, V.V. Dokuchaev Soil Science Institute (Moscow, Russia); assistant professor, Department of landscape geochemistry and soil geography, Faculty of Geography, M.V. Lomonosov Moscow State University (Moscow, Russia). ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-5256-4348>

E-mail: summerija@yandex.ru

Oksana O. Plotnikova, Cand.Sci. (Biol.), Researcher, Ph.D. in Biological Sciences, Laboratory of Soil Mineralogy and Micromorphology, V.V. Dokuchaev Soil Science Institute (Moscow, Russia).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-7719-2915>

E-mail: mrs.plotnikova@mail.ru

Danila R. Bardashov, Junior Researcher, Laboratory of Soil Physics and Hydrology, V.V. Dokuchaev Soil Science Institute (Moscow, Russia); PhD-student. Department of landscape geochemistry and soil geography, Faculty of Geography, M.V. Lomonosov Moscow State University (Moscow, Russia).

ORCID: <https://orcid.org/0009-0007-2425-1911>

E-mail: bardashovdr@my.msu.ru

Elena V. Terskaya, Researcher, Department of landscape geochemistry and soil geography, Faculty of Geography, M.V. Lomonosov Moscow State University (Moscow, Russia).

E-mail: elena_terskaya@mail.ru

The Authors declare no conflict of interest.

*Статья поступила в редакцию 17.01.2024;
одобрена после рецензирования 28.02.2024; принята к публикации 14.06.2024.*

*The article was submitted 17.01.2024;
approved after reviewing 28.02.2024; accepted for publication 14.06.2024.*

БОТАНИКА

Научная статья

УДК 582.623.2+575.222.72 (571.17)

doi: 10.17223/19988591/66/3

Populus × moskoviensis на юге Восточной Сибири

Андрей Владимирович Климов^{1,2}, Борис Владимирович Прошкин^{2,3}

¹ ООО ИнЭкА-консалтинг, Новокузнецк, Россия

² Западно-Сибирское отделение Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН – филиал Федерального исследовательского центра «Красноярский научный центр СО РАН», Новосибирск, Россия

³ ФКОУ ВО Кузбасский институт ФСИН России, Новокузнецк, Россия

^{1,2} <https://orcid.org/0000-0002-6750-4807>, populus0709@mail.ru

^{2,3} <https://orcid.org/0000-0003-2351-9879>, boris.vladimirovich.93@mail.ru

Аннотация. Представлены результаты сравнительно-морфологического анализа качественных признаков и фенотипического состава в популяциях *Populus laurifolia* и *P. suaveolens* на юге Восточной Сибири. Установлено, что на исследованной территории наблюдается зона симпатрической гибридизации широкого типа с «снимодальной» структурой. Широко распространен гибридогенный вид *P. × moskoviensis*, сформировавшийся в результате многочисленных скрещиваний гибридов различных поколений и их возвратных скрещиваний с *P. suaveolens*, при этом не фиксируются *P. laurifolia* и гибриды F₁. Формирование структуры наблюдаемой зоны произошло вследствие длительной асимметричной интрогрессивной гибридизации, спровоцированной экспансией *P. suaveolens* после четвертичного оледенения на территории, ранее заселенную *P. laurifolia*. На рассматриваемой территории в результате длительного отбора в пойменных условиях фенотипический состав гибридного комплекса стабилизировался, и мы, вероятно, имеем дело с завершающим этапом гибридного видеообразования.

Ключевые слова: *Populus*, интрогрессивная гибридизация, гибридные зоны, морфологические признаки, фенотипы, популяции

Для цитирования: Климов А.В., Прошкин Б.В. *Populus × moskoviensis* на юге Восточной Сибири // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2024. № 66. С. 42–62. doi: 10.17223/19988591/66/3

Original article

doi: 10.17223/19988591/66/3

Populus × moskoviensis in the south of Eastern Siberia

Andrei V. Klimov^{1,2}, Boris V. Proshkin^{2,3}

¹ InEca-Consulting LLC, Novokuznetsk, Russian Federation

² West-Siberian Division, Forest Institute, Siberian Branch of the RAS, Novosibirsk, Russian Federation

³ Kuzbass Institute of the Federal Penal Service of Russia, Novokuznetsk, Russian Federation

^{1,2} <https://orcid.org/0000-0002-6750-4807>, populus0709@mail.ru

^{2,3} <https://orcid.org/0000-0003-2351-9879>, boris.vladimirovich.93@mail.ru

Summary. The results of a comparative morphological analysis of qualitative traits and phenotypic composition in populations confined to the zone of historical overlap

between the ranges of *P. laurifolia* and *P. suaveolens* in the south of Eastern Siberia are presented. As preliminary studies showed, trees similar to *P. suaveolens* grow in the studied area, but their shoots were ribbed like those of *P. laurifolia*. Therefore, the authors of this work put forward the hypothesis that the studied plants currently represent a hybridogenic species (*P. × moskoviensis*), which was formed as a result of frequent crossings with each other and, possibly, *P. suaveolens* might be from both *P. laurifolia* and *P. suaveolens*. This work aims to study the features of the morphological characteristics of poplars and the phenotypic composition of the studied plantings, their comparative analysis with *P. laurifolia* and *P. suaveolens* to identify the nature, type of hybrid zone and its structure.

To achieve this aim, the authors studied two populations of *P. × moskoviensis* located in the valley of the Irkut River (in the vicinity of Shelekhov) in the Irkutsk region. The comparative morphological analysis used materials from the studied populations of *P. laurifolia* from the territory of the Altai-Sayan mountainous country and *P. suaveolens* of the Chukotka Autonomous Okrug, remote from the hybridization zones (See Table 1). In each population, 30 reproductively mature trees were randomly examined. Herbarium material was collected from the southern side of the middle part of the crown. From each individual, 15 fully developed, undamaged leaves from shortened shoots were selected. At the same time, a complex of characteristics, which were considered qualitative by the authors, was studied, namely, the shape of the leaf blade, its apex and base, and the presence of basal glands (glands on top at the junction of the petiole and the leaf blade). For each population, morph frequencies and indicators characterizing phenotypic variability were calculated. The belonging of individuals to a certain phenotype was determined by a combination of morphological qualitative characteristics.

The investigation of the morphological characters of *P. × moskoviensis* individuals in the studied populations showed that they, like all representatives of the *Tacamahaca* section, including parental taxa, are characterized by differentiation of shortened crown shoots into discoblasts and leptoblasts (See Fig. 1). The elongated shoots of the crown are cylindrical, while the shoots of the coppice shoots are ribbed to the very base (See Fig. 2), ribs descend in threes from each leaf scar; in young individuals, ribbing is often visible on the shoots of the second year, which is generally characteristic of *P. laurifolia*, and according to this trait, *P. × moskoviensis* completely deviates from this parent species (See Fig. 3). The morphological characteristics of the leaf are intermediate in nature - the leaf blades on short shoots are ovoid or elliptical, with a rounded wedge-shaped base and a gradually pointed apex (See Table 2). Hybrids, like *P. suaveolens*, are characterized by the presence of a finely wrinkled, "shagreen" upper side of the leaf plastic, a feature not noted by *P. laurifolia*. The ovate-triangular plates typical of *P. laurifolia* and the obovate plates typical of *P. suaveolens* were not observed, as is the short pointed apex characteristic of the latter. *P. laurifolia* is not characterized by the development of basal glands. On the contrary, in *P. suaveolens* stands, individuals with a pronounced trait predominated, although at the endogenous level it varies greatly from complete absence to 1-4 glands at the base of the plate. In *P. × moskoviensis* plantations, glands were found in only 10 individuals of one of the studied populations. Pairwise comparison of the phenotypic composition of all samples using the chi-square test and Zhivotovsky's I-test of identity showed that the observed differences between the studied populations are reliable. At the same time, in terms of the phenotypic similarity of populations (*r*), the studied stands within the same species are 67.0-93.7% similar, and the populations of *P. × moskoviensis* are closer to *P. laurifolia* (See Table 3). Based on the combination of the studied qualitative morphological characters, 9 phenotypes were identified in the studied populations of *P. laurifolia*, 12 of *P. suaveolens*, and only 6 of *P. × moskoviensis* (See Table 4). The territory of the historical overlap of the ranges of *P. laurifolia* and *P. suaveolens* in the south of Eastern Siberia from the river Kan in the northwest and eastern edge of the Selenga River basin. The Selenga in the south is a zone of wide-type sympatric hybridization. The crossing zone between *P. laurifolia*

and *P. suaveolens* identified in this study is an evolutionarily new hybrid zone. This type of hybrid zone is not typical for *Populus* in Siberia. Throughout the entire area of overlapping habitats, the hybrid species *P. × moskoviensis* is widespread, resulting from numerous crosses between hybrids of different generations and their backcrossings with *P. suaveolens*, while *P. laurifolia* and, as a consequence, F₁ hybrids are not recorded. In common hybrid individuals, while externally similar to *P. suaveolens* (primarily the “shagreen” upper side of the leaf blade), a set of qualitative morphological characteristics of the leaf, different from the parent species, is observed. A sign that indicates the parental participation of *P. laurifolia* is the ribbing of the surface of the shoots. It shows high heritability across different hybridization patterns in *Populus* species. The observed structure of the hybrid zone in the Baikal region might have been formed as a result of long-term asymmetric introgressive hybridization provoked by the expansion of *P. suaveolens* after glaciation into the territory previously inhabited by *P. laurifolia*.

The article contains 3 Figures, 4 Tables and 38 References.

Keywords: *Populus*, introgressive hybridization, hybrid zones, morphological characters, phenotypes, populations

For citation: Klimov AV, Proshkin BV. *Populus × moskoviensis* in the south of Eastern Siberia. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2024;66:42-62. doi: 10.17223/19988591/66/3

Введение

Территория юга Восточной Сибири от р. Кан (правый приток Енисея), включая Прибайкалье до Ангары на севере и восточной окраины бассейна Селенги на юге, является зоной существовавшего в историческое время наложения ареалов *P. laurifolia* Ledeb. и *P. suaveolens* Fish. (секция *Tacamahaca*). М.В. Костина с соавт. [1] отмечают, что на данной территории произрастают деревья, которые соответствуют *P. suaveolens*, однако их удлиненные порослевые побеги ребристые по всей длине, что характерно для *P. laurifolia*. При этом здесь не выявлено взрослых особей, которые соответствуют описанию тополя лавролистного. В гербарных коллекциях, собранных на данной территории, видовая принадлежность определяется характером сбора материала: ветки кроны с укороченными цилиндрическими побегами – *P. suaveolens*, порослевые побеги с ребрами и угловатые укороченные побеги кроны – *P. laurifolia*. М.В. Костина с соавт. [1] приходят к выводу, что на изученной территории *P. laurifolia* не произрастает. С востока на запад наблюдается клинальная изменчивость признаков *P. suaveolens* в сторону *P. laurifolia*. По данным Ю.А. Насимовича с соавт. [2], восточная граница *P. laurifolia* в Сибири проходит в пойме р. Кан, где распространен именно тополь лавролистный и полностью отсутствует *P. suaveolens*. Однако еще В.Я. Поляков [3] отмечал, что в пойме верхнего и среднего течения р. Кан встречаются «формы тополей, похожие, с одной стороны, на тополь лавролистный, с другой стороны, на тополь дущистый». Н.А. Ястребова [4] также указывает на наличие здесь в среднем течении в окрестностях села Бражное форм тополя, определяемого разными авторами то как *P. suaveolens*, то как *P. laurifolia*, но отличных от последнего, произрастающего в Минусинской котловине. Следовательно, учитывая приведенные факты, можно полагать, что от р. Кан и на восток наблюдается зона естественной гибридизации *P. laurifolia* и *P. suaveolens*, сведений о которой

в литературе нет. Однако спонтанный гибрид указанных видов описан в культуре еще в XIX в. как тополь московский – *Populus × moskoviensis* R.I. Schrod.

В 2021 г. авторы исследовали виды рода тополь, произрастающие в пойме р. Вихоревка (в окрестностях г. Братска) и в долине р. Иркут (в окрестностях г. Шелехов) Иркутской области. В окрестностях Братска удалось обнаружить только один клон тополя, который по форме большей части листовых пластинок укороченных побегов, морщинистости верхней поверхности листьев и цилиндрическим удлиненным побегам кроны соответствовал *P. suaveolens*. Однако взрослые деревья были окружены многочисленными молодыми особями порослевого происхождения с хорошо выраженной ребристостью удлиненных побегов по всей их длине, выраженной даже у двухлетних побегов. В окрестностях г. Шелехова также преобладали особи, морфологически близкие к тополю душистому, но их порослевые побеги были ребристыми. Листовые пластинки у всех исследованных растений имели только заостренную форму верхушки как на укороченных, так и удлиненных побегах, типичную для *P. laurifolia*, характерная для *P. suaveolens* коротко-заостренная форма отсутствовала.

Как отмечали М.В. Костина с соавт. [1], 1/3 гербарных сборов из Западного Прибайкалья имеет хотя бы по одному листу с базальными желёзками (желёзки в основании листовой пластинки на участке соединения с черешком). Наши исследования также показали наличие особей с желёзками на листе. На исследованной территории также не удалось обнаружить взрослых особей тополя, соответствующих *P. laurifolia*. Поэтому авторы данной работы выдвинули гипотезу о том, что изученные растения представляют собой гибридогенный вид (*P. × moskoviensis*), сложившийся в результате частых скрещиваний между собой, и, возможно, *P. suaveolens*, отличный и от *P. laurifolia*, и от *P. suaveolens*. Исследуемая территория отличается от других гибридных зон *Populus* в Сибири. Поэтому цель настоящей работы – изучить особенности морфологических признаков тополей и фенотипического состава исследованных насаждений, дать их сравнительный анализ с *P. laurifolia* и *P. suaveolens* для выявления природы, типа гибридной зоны и ее структуры.

Материалы и методы

Для достижения поставленной цели авторы изучили две популяции *P. × moskoviensis*, расположенные в долине р. Иркут (в окрестностях г. Шелехова) Иркутской области. Исследованные участки в значительной степени подверглись антропогенной трансформации в ходе их хозяйственного освоения. Первое насаждение приурочено к пойме р. Олхи (правый приток Иркута), древостой не сомкнут, из отдельных рощ и клонов со злаково-разнотравным травостоем, разделенных дорогами и сенокосами. Вторая популяция в пойме р. Иркут – древостой сомкнутый, полнотой 0,4–0,5, травостой злаково-разнотравный (табл. 1).

Таблица 1 [Table 1]

Места сбора полевого материала
[Sites for collecting field material]

Вид [View]	Название популяции [Name of the population]	Географические координаты [Geographic coordinates]	Количество деревьев/листьев [Number of trees / leaves]
<i>P. laurifolia</i>	Бельсу [Belsu]	53°41'35" N 88°22'44" E	30/450
	Чулышман [Chulyshman]	50°55'36" N 88°11'07" E	30/450
<i>P. × moskoviensis</i>	Олха [Olkha]	52°13'32" N 104°07'43" E	30/450
	Иркут [Irkut]	52°11'41" N 104°04'11" E	30/450
<i>P. suaveolens</i>	Баймка [Baimka]	66°32'39" N 164°15'50" E	30/450
	Таллаг [Tallaght]	66°30'46" N 164°28'22" E	30/450
Итого: [Total:]			180/2 700

Идентификация гибридного происхождения у тополей возможна различными методами. Молекулярно-генетические методы пока мало доступны для многих прикладных исследований. В исследованиях авторов обычно использовался сравнительно-морфологический метод изучения комплекса качественных признаков и признаков петиолярной анатомии. Поскольку анатомические исследования черешков листьев легкодоступны, то их применение, на наш взгляд, самый надежный метод идентификации гибридов, родители которых отличаются по признакам петиолярной анатомии, т.е. относящихся к разным секциям или подсекциям [5]. Однако внутри секции все виды и гибриды имеют одинаковое анатомическое строение черешков, поэтому в случае с *P. × moskoviensis* возможно использование сравнительно-морфологического метода в сочетании с популяционными исследованиями качественных признаков (фенов).

В каждой популяции рандомизировано обследованы по 30 репродуктивно зрелых деревьев (с учетом склонности бальзамических тополей к образованию клонов). С южной стороны средней части кроны проводился сбор гербарного материала. С каждой особи отбиралось по 15 полностью развитых, неповрежденных листьев с укороченных побегов. При этом изучался комплекс признаков, рассматриваемых авторами как качественные: форма листовой пластинки, ее верхушка и основания, наличие базальных желёзок.

Описание морфологии проводилось по Ал.А. Федорову с соавт. [6]. Определение формы листовой пластинки проводили по индексу A/L [7], где A – расстояние между самой широкой частью листовой пластинки и её основанием (мм), L – длина листовой пластинки (мм), использовались следующие диапазоны: < 0,25 – треугольная; 0,25–0,35 – яйцевидно-треугольная; 0,35–0,45 – яйцевидная; 0,45–0,55 – эллиптическая; 0,55–0,65 – обратнояйцевидная; 0,65–0,75 – высокообратнояйцевидная; >0,75 – обратно-треугольная.

Опушение побега, черешка, листа, а также наличие железок исследовались с помощью стереоскопического микроскопа МБС-10 (ЛЗОС, Россия) при увеличении 16,3х. Степень развития трихом (морфотип) оценивали по шкале: 1ОП – слабо опущенный, трихомы рассеяны по поверхности; 2ОП – густо опущенный, трихомы покрывают до 50% поверхности; 3ОП – сильно (шерстисто) опущенный, опущено более 50%.

Для сравнительно-морфологического анализа исследованных растений с родительскими таксонами были использованы изученные авторами ранее равные выборки *P. laurifolia* и *P. suaveolens* из удаленных частей их ареалов на участках, где не отмечена их гибридизация с другими видами (см. табл. 1) [7, 8].

Две популяции *P. laurifolia* отобраны на территории Алтая-Саянской горной страны. Популяция Бельсу приурочена к пойме одноименного правого притока р. Томи (Кемеровская область – Кузбасс). Древостой не сомкнутый, с страусниково-высокотравным травостоем. Тополь лавролистный образует чистые насаждения и представлен одной серокорой формой [8]. Популяция Чулышман отобрана на правом берегу указанной реки в районе перевала Кату-Ярык (Республика Горный Алтай). Топольники здесь образованы исключительно *P. laurifolia* и сосредоточены в прирусовой части. Растения низкие, с искривленным стволом, часто образуют небольшие клоньи и представлены белокорой и серокорой формами [9]. Древостой сомкнутый, с злаково-разнотравным травостоем.

Популяции *P. suaveolens* – Баимка, Таллаг – отобраны на широте Северного полярного круга в поймах одноименных рек в бассейне р. Большой Анюй (Чукотский автономный округ) в тополево-чозениевых пойменных лесах. Древостой сомкнутый, образован тополем душистым с развитым кустарничково-разнотравным покровом [7].

Для каждой популяции рассчитаны частоты морф и показатели, характеризующие фенотипическую изменчивость, при этом использованы обобщенные показатели, предложенные Л.А. Животовским [10], В.П. Путенихиным с соавт. [11].

Частоты морф определены по формуле [10]

$$p = \frac{n}{N}, \quad (1)$$

где n – количество случаев обнаружения исследуемых морф в выборке; N – общий объем выборки.

Ошибки частот определяли по формуле

$$S_p = \sqrt{\frac{p(1-p)}{N}}. \quad (2)$$

Для оценки уровней изменчивости и сравнения популяций по полиморфным фенотипическим признакам использован показатель (индекс) внутрипопуляционного разнообразия Животовского (μ) [10]:

$$\mu = (\sqrt{p_1} + \sqrt{p_2} + \dots + \sqrt{p_m})^2, \quad (3)$$

где p_1, \dots, p_m – частоты морф в популяции.

Ошибка ($S\mu$) определена по формуле [10]

$$S_{\mu} = \sqrt{\frac{\mu(m-\mu)}{N}}, \quad (4)$$

где m – количество морф в популяции; N – общий объем выборки в популяции.

Принадлежность особей к определенному фенотипу определяли по сочетанию морфологических качественных признаков. Для оценки внутрипопуляционной и межпопуляционной изменчивости использовали критерий хи-квадрат, для попарного сравнения выборок – показатель фенотипического сходства популяций r :

$$r = \sum \sqrt{p_i \times q_i}, \quad (5)$$

где p_1 – встречаемость 1-го фенотипа в выборке из первой популяции, q_1 – встречаемость 1-го фенотипа в выборке из второй популяции [12].

Статистическую значимость показателя сходства оценивали по I -критерию идентичности Животовского [12]:

$$I = \frac{8 \times n_1 \times n_2}{n_1 + n_2} \times \left(1 - r - \frac{p_0 + q_0}{4}\right), \quad (6)$$

где p_0 – сумма частот фенотипов первой выборки, не представленных во второй, q_0 – сумма частот фенотипов второй выборки, не представленных в первой, а n_1 и n_2 – объёмы первой и второй выборок.

Критерий идентичности Животовского проверяет нулевую гипотезу о принадлежности обеих выборок к одной генеральной совокупности. Сама величина I имеет приблизительно распределение критерия хи-квадрат с m^{-1} степенями свободы, где m – количество морф, в нашем случае – фенотипов [12].

Результаты исследования и обсуждение

Изучение морфологических признаков особей *P. × moskoviensis* в исследованных популяциях показало, что для них, как и для всех представителей секции *Tacamahaca*, в том числе родительских таксонов, характерна дифференциация укороченных побегов кроны на дискобласти и лептобласти (рис. 1). Удлиненные побеги кроны цилиндрические, в то время как порослевые ребристые до самого основания (рис. 2) ребра нисходят по 3 от каждого листового рубца, нередко у молодых особей ребристость просматривается и на побегах второго года, что в целом характерно для *P. laurifolia*, и по данному признаку *P. × moskoviensis* полностью уклоняется к этому родительскому виду (рис. 3) [13].

Важнейшим качественным признаком, маркирующим *P. suaveolens*, является мелкоморщинистая, «шагреневая» верхняя сторона листовой пластинки, что абсолютно не характерно для *P. laurifolia* и полностью унаследовано всеми особями *P. × moskoviensis*. Листовые пластинки на порослевых побегах у тополя лавролистного продолговатые, реже ланцетовидные с клиновидным основанием и заостренной верхушкой, по краю железисто-пильчатые. У *P. suaveolens* – обратнояйцевидные, эллиптические с клиновидным или округло-клиновидным основанием и заостренной или коротко заостренной верхушкой. Для *P. × moskoviensis* характерны заостренно яйцевидные, яйцевидные листовые пластинки с округло-клиновидным основанием и заостренной верхушкой.



Рис. 1. Побеги кроны: А – *P. laurifolia*, В – *P. × moskoviensis*, С – *P. suaveolens*
[Fig. 1. Crown shoots: A - *P. laurifolia*, B - *P. × moskoviensis*, C - *P. suaveolens*]

На укороченных побегах кроны для *P. laurifolia* характерны листовые пластинки яйцевидно-треугольной и яйцевидной формы. Для *P. × moskoviensis* также обычны яйцевидные листовые пластинки, вообще не отмечены яйцевидно-треугольные листовые пластинки, свойственные *P. suaveolens* (см. рис. 1). Пластинки эллиптической формы в разной доле отмечены у всех трех исследованных видов. Для большинства деревьев *P. suaveolens* характерны обратнояйцевидные листовые пластинки, не отмеченные у других таксонов (см. рис. 1; табл. 2). Следовательно, по форме листовых пластинок гибридный *P. × moskoviensis* наследует часть признаков родительских видов и не характеризуется полным уклонением к тому или другому из них.



Рис. 2. Порослевой удлиненный побег *P. × moskoviensis*:
А – нижняя часть, В – верхняя часть
[Fig. 2. Copper elongated shoot *P. × moskoviensis*: A - bottom part, B - upper part]

Форма основания пластинки у *P. laurifolia* отражает его формовое разнообразие. В частности, в популяции Чулышман отмечено 12 деревьев белокорой формы с характерным сердцевидным основанием и 18 серокорых с округло-клиновидным, в насаждении Бельсу все особи серокорые с аналогичным основанием. В исследованных популяциях *P. suaveolens*, в отличие

от *P. laurifolia*, представлены деревья не только с округло-клиновидной, но и не характерной для последнего клиновидной формой основания листовой пластинки. У гибридного *P. × moskoviensis* единичные деревья (2–3 шт.) с клиновидным основанием листовой пластинки отмечены в изученных насаждениях (табл. 2).

На укороченных побегах в средней части кроны у всех листьев одного дерева всегда выражена только одна форма верхушки и основания листовой пластинки. Во всех изученных популяциях *P. suaveolens* преобладали особи с коротко заостренной (резко заостренной) верхушкой. У всех изученных особей *P. laurifolia* и *P. × moskoviensis* отмечена только заостренная верхушка (см. табл. 2).



Рис. 3. Порослевой удлиненный побег: А – *P. laurifolia*, В – *P. suaveolens*
[Fig. 3. Copper elongated shoot: A - *P. laurifolia*, B - *P. suaveolens*]

Поскольку родительские виды *P. laurifolia* и *P. suaveolens* характеризуются развитым опушением черешка, то данный признак не является важным для идентификации их гибрида *P. × moskoviensis* (см. табл. 2). Но он важен для выявления фенотипов родительских таксонов и гибридов.

В исследованных авторами популяциях *P. laurifolia* не было выявлено ни одного дерева с развитыми базальными желёзками, и в целом этот признак не характерен для данного таксона. Напротив, в насаждениях *P. suaveolens* преобладали особи с выраженным признаком, хотя на эндогенном уровне (в пределах особи) он сильно варьирует от полного отсутствия до 1–4 желёзок в основании пластиинки. Только в популяциях Билибино отмечено по 3 особи (10%), листья которых не имели желёзок. Здесь следует, однако, отметить, что наличие этого признака у *P. suaveolens* отнюдь не является общепри-

занным. И, как мы уже отмечали ранее [7], а также указывается в ряде работ, в частности, в сводке «Сосудистых растений советского Дальнего Востока» В.А. Недолужко [14], в ключе для определения видов рода *Populus* отсутствие желёзок рассматривается как характерный признак всех «душистых» тополей региона. Это, вероятно, указывает на разную степень выраженности признака наличия базальных желёзок в пределах обширного ареала *P. suaveolens*, что наблюдается, например, у североамериканского *P. deltoides* W. Bartram ex Marshall. В исследованных насаждениях *P. × moskoviensis* желёзки отмечены только у 10 особей в популяции Олха.

Попарное сравнение фенотипического состава всех выборок с использованием критерия хи-квадрат и *I*-критерия идентичности Животовского показало, что наблюдаемые различия между исследованными популяциями достоверны. В то же время по показателю фенотипического сходства популяций (*r*) исследованные насаждения в пределах одного вида сходны на 67,0–93,7%, а популяции *P. × moskoviensis* более близки к *P. laurifolia* (табл. 3).

По сочетанию изученных качественных морфологических признаков в исследованных популяциях *P. laurifolia* выявлено 9 фенотипов, *P. suaveolens* – 12, а *P. × moskoviensis* – только 6 (табл. 4). В частности, в популяции Бельсу тополя лавролистного оказались широко распространены деревья с густым опушением черешка, яйцевидной формой листовой пластинки с округло-клиновидным основанием и заостренной верхушкой (43%), а популяции Баймка *P. suaveolens* – деревья с густым опушением черешка, обратнояйцевидной формой листовой пластинки с клиновидным основанием и коротко заостренной верхушкой (37%). Доля единичных фенотипов не превышала 10% в популяциях родительских таксонов и 6–7% у *P. × moskoviensis*, что подтверждало значительное действие стабилизирующего отбора.

В ранее изученных нами зонах гибридизации видов *Populus*, принадлежащих к разным секциям, в естественных условиях количество фенотипов у гибридов обычно превосходило родительские таксоны. Данных о разнообразии фенотипов в зонах скрещивания таксонов в пределах одной секции в литературе нам выявить не удалось. Однако в изученных зонах мы всегда наблюдали по меньшей мере три группы растений: две, представленные родительскими таксонами, и одну гибриды. Последние в большинстве своем характеризовались промежуточными признаками и рассматривались нами как гибриды F₁. Плюс, как следствие асимметричной интрогрессии, выделялась группа особей, возникшая в результате возвратных скрещиваний с одним из родительских таксонов [15]. Следовательно, при естественной гибридизации в случае перекрывания ареалов *P. laurifolia* и *P. nigra*, *P. alba* и *P. tremula*, и при антропогенно спровоцированном скрещивании культивара *P. × sibirica* G.V. Krylov & G.V. Grig. ex A.K. Skvortsov с аборигенным *P. nigra* мы имеем дело с симпатрической локализованной гибридизацией. Это означает широкое перекрывание ареалов родительских видов, но их скрещивание протекает лишь на отдельных, изолированных участках [16] – очагах гибридизации [15].

Таблица 2 [Table 2]

Встречаемость качественных признаков в насаждениях

по несмещенной оценке, частота ($p \pm Sp$)[Occurrence of qualitative traits in stands according to unbiased estimation, frequencies ($p \pm Sp$)]

Признак [Trait]	Вариации [Variations]	<i>P. laurifolia</i>		<i>P. × moskoviensis</i>		<i>P. suaveolens</i>	
		Бельсу [Belsu]	Чулышман [Chulyshman]	Олха [Olkha]	Иркут [Irkut]	Баймка [Baimka]	Таллагт [Tallaght]
Форма листовой пластинки [Leaf blade shape]	Яйце-видно-треугольная [Ovoid-triangular]	156/0,347 ± 0,022	340/0,755 ± 0,020	—	—	—	—
	Яйцевидная [Ovoid]	282/0,627 ± 0,022	110/0,245 ± 0,020	210/0,467 ± 0,023	330/0,733 ± 0,021	—	—
	Эллиптическая [Elliptical]	12/0,026 ± 0,007	—	240/0,533 ± 0,023	120/0,267 ± 0,021	193/0,428 ± 0,023	169/0,375 ± 0,021
	Обратно-яйцевидная [Obovate]	—	—	—	—	257/0,572 ± 0,023	281/0,625 ± 0,023
Форма основания пластинки [Blade base shape]	Сердце-видная [Heart-shaped]	—	12/0,400 ± 0,089	—	—	—	—
	Клино-видная [Wedge-shaped]	—	—	2/0,067 ± 0,045	3/0,100 ± 0,054	18/0,600 ± 0,089	10/0,333 ± 0,086
	Округло-клино-видная [Rounded-wedge]	30/1,000 ± 0,000	18/0,600 ± 0,089	28/0,933 ± 0,045	27/0,900 ± 0,054	12/0,400 ± 0,089	20/0,667 ± 0,086
Форма верхушки пластинки [Blade top shape]	Коротко заостренная [Short pointed]	—	—	—	—	26/0,866 ± 0,062	24/0,800 ± 0,073
	Заостренная [Pointed]	30/1,000 ± 0,000	30/1,000 ± 0,000	30/1,000 ± 0,000	30/1,000 ± 0,000	4/0,134 ± 0,062	6/0,200 ± 0,073
Морфотип [Morphotype]	Слабо опущенный [Slightly pubescent]	5/0,167 ± 0,068	—	—	—	—	—
	Опущенный [Pubescent]	22/0,733 ± 0,080	16/0,533 ± 0,091	23/0,766 ± 0,077	24/0,800 ± 0,073	28/0,933 ± 0,045	20/0,667 ± 0,086
	Сильно опущенный [Heavily pubescent]	3/0,100 ± 0,054	14/0,467 ± 0,091	7/0,234 ± 0,077	6/0,200 ± 0,073	2/0,067 ± 0,045	10/0,333 ± 0,086

Признак [Trait]	Вариации [Variations]	<i>P. laurifolia</i>		<i>P. × moskoviensis</i>		<i>P. suaveolens</i>	
		Бельсу [Belsu]	Чулышман [Chulyshman]	Олха [Olkha]	Иркут [Irkut]	Баймка [Baimka]	Таллаг [Tallaght]
Железки [Glands]	Более чем у 50% [More than 50%]	—	—	3/0,10 ± 0,054	—	20/0,667 ± 0,086	25/0,833 ± 0,067
	Менее чем у 50% [Less than 50%]	—	—	7/0,233 ± 0,077	—	7/0,233 ± 0,077	5/0,167 ± 0,067
	Не выражены [Not expressed]	—	—	20/0,667 ± 0,086	—	3/0,10 ± 0,054	—

Примечание. p – частота морф, Sp – ошибка частоты морф.

[Note. p - Morph frequency, Sp - Morph frequency error].

Таблица 3 [Table 3]
Результаты попарного сравнения фенотипического состава выборок
[Results of pairwise comparison of phenotypic composition of samples]

***		<i>P. laurifolia</i>		<i>P. × moskoviensis</i>		<i>P. suaveolens</i>	
		Бельсу [Belsu]	Чулышман [Chulyshman]	Олха [Olkha]	Иркут [Irkut]	Баймка [Baimka]	Таллаг [Tallaght]
<i>P. laurifolia</i>	Бельсу [Belsu]		0,670/21,60**	0,569/32,76**	0,642/23,04**	0/60**	0,012/61,56**
	Чулышман [Chulyshman]	21,20**		0,330/41,40**	0,420/37,68**	0/60**	0/60**
<i>P. moskoviensis</i>	Олха [Olkha]	29,70**	41,05**		0,937/7,56	0/60**	0,196/52,56**
	Иркут [Irkut]	22,53**	28,16**	6,93		0/60**	0,141/52,08**
<i>P. suaveolens</i>	Баймка [Baimka]	60**	60**	0/60**	0/60**		0,699/20,16*
	Таллаг [Tallaght]	57,33**	60**	51,14**	52,00**	19,90*	

Примечание. Выше диагонали таблицы – показатель фенотипического сходства популяций (r) / критерий идентичности Животовского (I). Ниже диагонали таблицы – χ^2 .

[Note. Above the diagonal of the table is the indicator of phenotypic similarity of populations (r) / Zhivotovskiy identity criterion (I). Below the diagonal of the table is - χ^2].

Таблица 4 [Table 4]

**Встречаемость фенотипов и показатель
внутрипопуляционного разнообразия Животовского**
[Occurrence of phenotypes and Zhivotovsky's indicato of intrapopulation diversity]

Фенотип [Phenotype]	<i>P. laurifolia</i>		<i>P. × moskoviensis</i>		<i>P. suaveolens</i>	
	Бельсу [Belsu]	Чулышман [Chulyshman]	Олха [Olkha]	Иркут [Irkut]	Баймка [Baimka]	Таллаг [Tallaght]
1 ОП, Я, ОК, ЗА [1 OP, I, OK, ZA]	2/0,067	—	—	—	—	—
1 ОП, ЯТ, ОК, ЗА [1 OP, YT, OK, ZA]	3/0,1	—	—	—	—	—
2 ОП, ЯТ, ОК, ЗА [2 OP, YT, OK, ZA]	8/0,267	7/0,233	—	—	—	—
2 ОП, Я, ОК, ЗА [2 OP, I, OK, ZA]	13/0,433	7/0,233	9/0,3	17/0,567	—	—
2 ОП, ЭЛ, ОК, ЗА [2 OP, EL, OK, ZA]	1/0,033	—	12/0,401	4/0,133	—	2/0,067
2 ОП, ЭЛ, ОК, КЗ [2 OP, EL, OK, KZ]	—	—	—	—	5/0,167	3/0,1
2 ОП, ОЯ, ОК, КЗ [2 OP, OY, OK, KZ]	—	—	—	—	7/0,233	7/0,233
2 ОП, Я, КЛ, ЗА [2 OP, I, KL, ZA]	—	—	1/0,033	1/0,033	—	—
2 ОП, ОЯ, КЛ, ЗА [2 OP, OY, KL, ZA]	—	—	—	—	4/0,133	3/0,1
2 ОП, ОЯ, КЛ, КЗ [2 OP, OY, KL, KZ]	—	—	—	—	11/0,368	4/0,134
2 ОП, ЭЛ, КЛ, КЗ [2 OP, EL, KL, KZ]	—	—	—	—	1/0,033	—
2 ОП, ЭЛ, КЛ, ЗА [2 OP, EL, KL, ZA]	—	—	1/0,033	2/0,067	—	1/0,033
2 ОП, ЯТ, С, ЗА [2 OP, YT, C, ZA]	—	2/0,071	—	—	—	—
3 ОП, ЯТ, ОК, ЗА [3 OP, YT, OK, ZA]	1/0,033	3/0,1	—	—	—	—
3 ОП, ЭЛ, ОК, КЗ [3 OP, EL, OK, KZ]	—	—	—	—	1/0,033	—
3 ОП, ЯТ, С, ЗА [3 OP, YT, C, ZA]	—	10/0,33	—	—	—	—
3 ОП, Я, ОК, ЗА [3 OP, I, OK, ZA]	2/0,067	1/0,033	4/0,133	3/0,1	—	—
3 ОП, ОЯ, ОК, КЗ [3 OP, OY, OK, KZ]	—	—	—	—	—	7/0,233
3 ОП, ЭЛ, ОК, КЗ [3 OP, EL, OK, KZ]	—	—	—	—	—	1/0,033
3 ОП, ЭЛ, ОК, ЗА [3 OP, EL, OK, ZA]	—	—	3/0,1	3/0,1	—	—
3 ОП, ЭЛ, КЛ, КЗ [3 OP, EL, KL, KZ]	—	—	—	—	1/0,033	—
3 ОП, ОЯ, КЛ, КЗ [3 OP, OY, KL, KZ]	—	—	—	—	—	2/0,067

Фенотип [Phenotype]	<i>P. laurifolia</i>		<i>P. × moskoviensis</i>		<i>P. suaveolens</i>	
	Бельсу [Belsu]	Чулышман [Chulyshman]	Олха [Olkha]	Иркут [Irkut]	Баймка [Baimka]	Таллагт [Tallaght]
Количество фенотипов в популяции [Number of phenotypes in the population]	7	6	6	6	7	9
Количество фенотипов на всю выборку* [Number of phenotypes for the entire sample*]		9		6		12
Итого: [Total:]	30	30	30	30	30	30

Примечание. Морфотип: 1ОП – слабо опущенный, трихомы рассеяны по поверхности; 2ОП – опущенный, трихомы покрывают до 50% поверхности; 3ОП – сильно опущенный, опущено более 50%. Форма листовой пластинки: ЯТ – яйцевидно-треугольная, Я – яйцевидная, ЭЛ – эллиптическая, ОЯ – обратнояйцевидная. Основание листовой пластинки: С – сердцевидное; КЛ – клиновидное, ОК – округленно-клиновидное. Форма верхушки листовой пластинки: КЗ – коротко заострённая, ЗА – заострённая. * – с учетом перекрывающихся фенотипов.

[Note: morphotype: 1OP - slightly pubescent, trichomes scattered over the surface; 2OP - pubescent, trichomes cover up to 50% of the surface; 3OP - heavily pubescent, more than 50% pubescent. Leaf blade shape: YT - ovate-triangular, I - ovate, EL - elliptical, OY - obovate. Base of leaf blade: C - heart-shaped; KL - wedge-shaped, OK - rounded wedge-shaped. Shape of the tip of the leaf blade: KZ - short pointed, ZA - pointed. *- taking into account overlapping phenotypes].

В изученной в настоящее время зоне гибридизации отсутствует один из родителей – *P. laurifolia*, а у имеющихся особей наблюдается сочетание признаков родителей при внешнем сходстве с *P. suaveolens* (в первую очередь, по «шагреневой» верхней стороне листовой пластики), т.е. не наблюдается современная гибридизация между исходными родительскими таксонами с образованием гибридов F₁. Перед нами «унимодальная» гибридная зона *P. × moskoviensis*, в которой представлены в основном особи, возникшие в результате скрещивания гибридов различных поколений между собой, а также обратных скрещиваний [17–20]. Формирование такой структуры вполне могло произойти вследствие длительной асимметричной интрогресивной гибридизации [21]. Тем более, что близкородственные виды склонны к гибридизации чаще [22, 23], как и, вероятно, к интрогрессии. Относительно частое возникновение асимметричного потока генов в гибридных зонах указывает на ряд факторов, которые могут выступать в качестве причин этого явления, например, различная численность особей родительских видов, различия в производстве и оплодотворении гамет, а также в развитии эмбриона и выживании потомства [24–26]. Также одним из возможных вариантов возникновения асимметричной структуры с постепенным поглощением одного из родительских видов является вторжение-расселение второго родителя. Известно, что когда вид вторгается в область, занятую другим, и между ними происходит гибридизация, то односторонняя интрогрессия при этом обычно продолжается в сторону вторгающегося таксона [27], в нашем случае – в сторону *P. suaveolens*.

Следовательно, истоки формирования структуры современной гибридной зоны следует искать в истории расселения здесь родительских таксонов. Как известно, тополь лавролистный возник в неогене, на стыке гумидной и аридной областей на территории Алтая-Саянской горной страны [28]. По данным A. Narita et al. [29], *P. suaveolens* встречается в ископаемом виде с позднего миоцена во флорах северной Японии. Возможно, что *P. laurifolia* расселился на этой территории раньше *P. suaveolens*, продвигаясь по руслам рек от центра ареала (Алтая-Саянской горной страны) на север и северо-восток. В частности, известно, что максимальное распространение формации лавролистных топольников пришлось на средний неоплейстоцен [28]. В период четвертичного оледенения ареалы *P. laurifolia* и *P. suaveolens* могли быть изолированы друг от друга. Пережив ледниковую эпоху в северо-восточных рефугиумах [30, 31], тополь душистый начал активно расселяться, в том числе на юго-запад в Прибайкалье, заселяя область распространения тополя лавролистного.

Как мы уже отмечали выше, при изучении гибридизации у растений принято выделять гибридные зоны в зависимости от того, как отбор действует на гибриды и родительские виды. С этой точки зрения, если рассмотреть известные в Сибири зоны гибридизации между *P. laurifolia* и *P. nigra*, их можно охарактеризовать как соответствующие модели ограниченного гибридного превосходства [32]. Их естественный гибридогенетический вид *P. irtyschensis* Chang Y. Yang. обычно встречается единично в смешанных насаждениях родительских видов и образует скопления на отдельных экотонных участках, где ослабевает конкуренция со стороны родительских видов. Он произрастает на участках, нарушенных хозяйственной деятельностью, за пределами поймы, где действие естественного отбора определяют иные факторы. В связи с приуроченностью родительских видов к различным средам обитания мозаичными [33] можно считать все известные зоны скрещивания *P. alba* L. и *P. tremula* L., а также весьма обширные территории антропогенно спровоцированной гибридизации культивара *P. × sibirica* с аборигенным *P. nigra* [34, 35].

На рассматриваемой территории в результате длительного отбора в пойменных условиях фенотипический состав гибридного комплекса стабилизировался, и мы, вероятно, имеем дело с завершающим этапом гибридного видообразования. В отличие от ранее рассмотренных нами гибридных зон тополя в Сибири, зона гибридизации *P. laurifolia* и *P. suaveolens* является нам пример симпатической гибридизации широкого типа с зоной, заселённой гибридами по всей площади. Подобные зоны хорошо известны в Сибири, в частности, между родственными видами *Larix* Mill. [36]. Также ее не стоит относить к ограниченным зонам гибридного превосходства и мозаичным, это эволюционно-новая гибридная зона [37], где более высокая приспособленность некоторых гибридов позволяет им занимать новые местообитания или вытеснять родительский вид из среды обитания [17, 38].

К настоящему времени в ней сложился гибридогенетический вид, морфологически близкий к душистому тополю, в результате многочисленных скрещи-

ваний между собой гибридов различных поколений и их возвратных скрещиваний с *P. suaveolens* (экспансия которого, возможно, еще продолжается). В результате асимметричной интроверсии *P. laurifolia* буквально растворился в *P. suaveolens*, и, возможно, о нем и не вспомнили бы, если бы не один, но важнейший маркирующий данный вид морфологический признак – ребристость формы поверхности порослевых побегов. Как уже отмечалось, гибридные зоны допускают относительно беспрепятственную интроверсию полезных адаптивных аллелей. Ребристость побега – признак, который демонстрирует высокую наследуемость при разных вариантах гибридизации у видов *Populus*.

Опираясь на имеющиеся данные, можно приблизительно очертить границы зоны гибридизации между *P. laurifolia* и *P. suaveolens*. На западе она простирается от р. Кан, охватывая на востоке левые притоки Ангары, а на юго-востоке простирается до восточной границы бассейна р. Селенги. Именно на этой обширной территории, как справедливо отмечали М.В. Ко-стина с соавт. [1], видовая принадлежность образцов к *P. laurifolia* или *P. suaveolens* определяется исключительно характером сбора материала – как говорится, «докуда дотянулся». Большинство исследователей пытается найти именно родительские виды, а находит только их отдельные диагностические признаки. В частности, до р. Селенги в этой зоне гибридизации доходит не *P. laurifolia*, а только один из маркирующих его признаков – ребристость порослевых побегов, как и «шагреневость» верхней стороны листовой пластинки на западе проникает до р. Кан, но не чистый *P. suaveolens*.

Выводы

1. Юго-Восточная Сибирь от р. Кан на северо-западе и до восточной окраины бассейна р. Селенги на юге относится к территории гибридизации *P. laurifolia* и *P. suaveolens*. Рассмотренная зона является примером симпатрической гибридизации широкого типа с «унимодальной» структурой. То есть обширной территорией, заселенной по всей площади гибридогенным видом – тополем московским (*P. × moskoviensis*). Такой тип гибридной зоны не типичен для *Populus* в Сибири.

2. В настоящее время фенотипический состав гибридного комплекса в изученной зоне стабилизировался: в нем не фиксируются *P. laurifolia* и как следствие гибриды F₁, а у распространенных гибридных особей при внешнем сходстве с *P. suaveolens* (в первую очередь, «шагреневой» верхней стороне листовой пластинки) наблюдается совокупность качественных морфологических признаков листа, отличных от родительских видов.

3. Признаком, фиксирующим родительское участие *P. laurifolia*, является ребристость формы поверхности порослевых побегов. Он демонстрирует высокую наследуемость при разных вариантах гибридизации у видов *Populus*. Кроме того, по показателю фенотипического сходства популяций исследованные насаждения *P. × moskoviensis* более близки к *P. laurifolia*.

Формирование современной структуры гибридной зоны вполне могло произойти вследствие длительной асимметричной интроверсивной гибридизации, спровоцированной экспансией *P. suaveolens* после четвертичного оледенения на территорию, ранее заселенную *P. laurifolia*.

Список источников

1. Костина М.В., Васильева Н.В., Насимович Ю.А. Природные и культивируемые тополя Иркутской области и Бурятии // Социально-экологические технологии. 2018. № 3. С. 9–21. doi: 10.31862/2500-2961-2018-3-9-21
2. Насимович Ю.А., Костина М.В., Васильева Н.В. Концепция вида у тополей (genus *Populus* L., *Salicaceae*) на примере представителей подрода *Tacamahaca* (Spach) Penjikovsky, произрастающих в России и сопредельных странах // Социально-экологические технологии. 2019. Т. 9, № 4. С. 426–466. doi: 10.31862/2500-2961-2019-9-4-426-466
3. Поляков В.Я. Тополи и тополевые леса Ангаро-Енисейского бассейна : автореф. дис. д-ра биол. наук. М., 1950. 40 с.
4. Ястребова Н.А. Спонтанные межвидовые гибриды тополя в Красноярском крае // Флора и растительность Сибири и Дальнего Востока : тез. докл. конф. Красноярск : Ин-т леса и древесины СО АН СССР, 1991. С. 59–60.
5. Прошкин Б.В., Клинов А.В. Использование признаков петиолярной анатомии для идентификации гибридов и видов секции *Aigeiros* и *Tacamahaca* рода *Populus* // *Turczaninowia*. 2019. Т. 22, № 3. С. 80–90. doi: 10.14258/turczaninowia.22.3.3
6. Федоров Ал.А., Кирпичников М.Э., Артюшенко З.Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Лист. М. : Изд-во АН СССР, 1956. 304 с.
7. Клинов А.В., Прошкин Б.В. Морфология *Populus suaveolens* Fisch. в популяциях Северо-Востока России // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2021. № 55. С. 19–41. doi: 10.17223/19988591/55/2
8. Клинов А.В., Прошкин Б.В. Популяционно-фенетическая структура тополя лавролистного *Populus laurifolia* Ledeb. в бассейне реки Томи // Сибирский лесной журнал. 2018. № 5. С. 62–75. doi: 10.15372/SJFS20180506
9. Клинов А.В., Прошкин Б.В. Влияние эволюции речной системы Алтас-Саянской горной страны на формовое разнообразие современных популяций тополя лавролистного // Сибирский лесной журнал. 2024. № 1. С. 49–56. doi: 10.15372/SJFS20240106
10. Животовский Л.А. Популяционная биометрия. М. : Наука, 1991. 270 с.
11. Путенихин В.П., Фарукшина Г.Г., Шиганов З.Х. Лиственница Сукачева на Урале : изменчивость и популяционно-генетическая структура. М. : Наука, 2004. 276 с.
12. Животовский Л.А. Показатели сходства популяций по полиморфным признакам // Общая биология. 1979. № 4. С. 587–602.
13. Клинов А.В., Прошкин Б.В. Использование морфо-анатомических признаков для выявления гибридных растений в зоне естественной гибридизации *Populus laurifolia* и *P. nigra* в Сибири, Россия // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2019. № 46. С. 64–81. doi: 10.17223/19988591/46/4
14. Сосудистые растения советского Дальнего Востока // Salicaceae – Ивовые Mirb. / под ред. В.А. Недолужко. СПб. : Наука, 1995. Т. 7. С. 145–155.
15. Клинов А.В., Прошкин Б.В. Интгрессивная гибридизация *Populus laurifolia* Ledeb. и *P. nigra* L. в бассейне реки Томи: масштабы, направление и значение // Сибирский лесной журнал. 2021. № 2. С. 43–52. doi: 10.15372/SJFS20210204
16. Боркин Л.Я., Литвинчук С.Н. Гибридизация, видеообразование и систематика животных // Труды Зоологического института РАН. Приложение № 2. 2013. С. 83–139.
17. Abbott R.J. Plant speciation across environmental gradients and the occurrence and nature of hybrid zones // Journal of Systematics and Evolution. 2017. Vol. 55, № 4. PP. 238–258. doi: 10.1111/jse.12267
18. Abbott R.J., Barton N.H., Good J.M. Genomics of hybridization and its evolutionary consequences // Molecular Ecology. 2016. Vol. 25, № 11. PP. 2325–2332. doi: 10.1111/mec.13685
19. Harrison R.G., Bogdanowicz S.M. Patterns of variation and linkage disequilibrium in a field cricket hybrid zone // Evolution. 1997. Vol. 51, № 2. PP. 493–505. doi: 10.1111/j.1558-5646.1997.tb02437.x

20. Arntzen J.W., Vries W.D., Canestrelli D., Martínez-Solano I. Hybrid zone formation and contrasting outcomes of secondary contact over transects in common toads // Molecular Ecology. 2017. № 26. PP. 5663–5675. doi: 10.1111/mec.14273
21. Zheng W., Yan L.J., Burgess K.S., Luo Y.H., Zou J.Y., Qin H.T., Wang J.H., Gao L.M. Natural hybridization among three Rhododendron species (Ericaceae) revealed by morphological and genomic evidence // BMC Plant Biology. 2021. Vol. 21, № 1. PP. 529. doi: 10.1186/s12870-021-03312-y
22. Abbott R., Albach D., Ansell S., Arntzen J.W., Baird S.J.E., Bierne N., Boughman J., Brelsford A., Buerkle C.A., Buggs R., Butlin R.K., Diekmann U., Eroukhmanoff F., Grill A., Helms Cahan S., Hermansen J.S., Hewitt G., Hudson A.G., Jiggins C., Jones J., Keller B., Maczewski T., Mallet J., Martinez-Rodriguez P., Most M., Mullen S., Nichols R., Nolte A.W., Parisod C., Pfennig K., Rice A.M., Ritchie M.G., Seifert B., Smadja C.M., Stelkens R., Szymura J.M., Vainola R., Wolf J.B.W., Zinner D. Hybridization and speciation // Journal of Evolutionary Biology. 2013. Vol. 26, № 2. PP. 229–246. doi: 10.1111/j.1420-9101.2012.02599.x
23. Jiang D., Feng J., Dong M., Wu G., Mao K., Liu J. Genetic origin and composition of a natural hybrid poplar *Populus × trityschensis* from two distantly related species // Plant Biology. 2016. Vol. 16, № 1. PP. 88–99. doi: 10.1186/s12870-016-0776-6
24. Tiffin P., Olson M.S., Moyle L.C. Asymmetrical crossing barriers in angiosperms // Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences. 2001. Vol. 268(1469). PP. 861–867. doi: 10.1098/rspb.2000.1578
25. urelli M., Moyle L.C. Asymmetric postmating isolation: Darwin's corollary to Haldane's Rule // Genetics. 2007. Vol. 176, № 2. PP. 1059–1088. doi: 10.1534/genetics.106.065979
26. Lowry D.B., Modliszewski J.L., Wright K.M., Wu C.A., Willis J.H. The strength and genetic basis of reproductive isolating barriers in flowering plants // Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences. 2008. Vol. 363 (1506). PP. 3009–3021. doi: 10.1098/rstb.2008.0064
27. Currat M., Ruedi M., Petit R.J., Excoffier L. The hidden side of invasions: Massive introgression by local genes // Evolution. 2008. Vol. 62, № 8. PP. 1908–1920. doi: 10.1111/j.1558-5646.2008.00413.x
28. Маскаев Ю.М. Леса из тополя лавролистного // Геоботанические исследования в Западной и Средней Сибири. 1987. С. 93–104.
29. Narita A., Yabe A., Uemura K., Matsumoto M. Late middle Miocene Konan flora from northern Hokkaido, Japan // Acta Palaeobotanica. 2020. Vol. 60, № 2. PP. 259–295. doi: 10.35535/acpa-2020-0012
30. Шило Н.А., Ложкин А.В., Андерсон П.М., Браун Т.А. Ледниковый рефугиум *Pinus pumila* (Pall.) Regel на Северо-Востоке Сибири // ДАН. 2007. Т. 412, № 3. С. 401–403.
31. Важенина Л.Н., Ложкин А.В. Нижнеголоценовые торфяники Северо-Востока Сибири // Известия Российской академии наук. Серия географическая. 2013. № 5. С. 74–84.
32. Moore W.S. An evaluation of narrow hybrid zones in vertebrates // The Quarterly Review of Biology. 1977. № 52. PP. 263–278. doi:10.1086/409995
33. Harrison R.G., Rand D.M. Mosaic hybrid zones and the nature of species boundaries // Speciation and its consequences. 1989. PP. 111–133.
34. Прошкин Б.В., Климов А.В. Антропогенная гибридизация *Populus × sibirica* и *Populus nigra* в Сибири. Скрещивание в естественных местообитаниях // Социально-экологические технологии. 2023. Т. 13, № 1. С. 41–56. doi: 10.31862/2500-2961-2023-13-1-41-56
35. Климов А.В., Прошкин Б.В. Антропогенная гибридизация *Populus × sibirica* и *Populus nigra* в Сибири. Скрещивание на рудеральных (нарушенных) местообитаниях // Социально-экологические технологии. 2023. Т. 13, № 2. С. 117–132. doi: 10.31862/2500-2961-2023-13-2-117-132
36. Коропачинский И.Ю., Милютин Л.И. Естественная гибридизация древесных растений. Новосибирск : Гео, 2006. 223 с.
37. Arnold M.L. Natural hybridization and evolution. Oxford : Oxford University Press, 1997. 214 p.

38. Abbott R.J., Brennan A.C. Altitudinal gradients, plant hybrid zones and evolutionary novelty // Philosophical Transactions of the Royal Society B. 2014. Vol. 369 (1648). PP. 20130346. doi: 10.1098/rstb.2013.0346

References

1. Kostina MV, Vasilieva NV, Nasimovich YuA. Natural and cultivated poplars of Irkutsk Province and Buryat Republic. *Socialno-ecologicheskie technologii*. 2018;3:9-21. doi: 10.31862/2500-2961-2018-3-9-21 In Russian, English summary.
2. Nasimovich YuA, Kostina MV, Vasilyeva NV. The concept of a species in poplars (genus *Populus* L., Salicaceae) on the example of representatives of the subgenus *Tacamahaca* (Spach) Penjovsky, growing in Russia and neighboring countries. *Socio-ecological technologies*. 2019;9(4):426-466. doi: 10.31862/2500-2961-2019-9-4-426-466 In Russian, English summary.
3. Polyakov VYa. Topoli i topolevyye lesa Angaro-Yeniseyskogo basseyna: avtoreferat dis. ...d-ra. biol. nauk [Poplars and poplar forests of the Angara-Yenisei basin: abstract of the dissertation. ... Dr. Biol]. Moscow. 1950. 40 p. In Russian
4. Yastrebova NA. Spontannyye mezhvidovyye gibridy topolya v Krasnoyarskom kraye [Spontaneous interspecific hybrids of poplars in the Krasnoyarsk Territory]. *Flora and vegetation of Siberia and the Far East: Thesis. dokl. conf. – Krasnoyarsk: Institute of Forests and Timber SB of the USSR Academy of Sciences*. 1991:59-60. In Russian
5. Proshkin BV, Klimov AV. Using petiole anatomy to identify hybrids between and species of *Populus* sections *Aigeiros* and *Tacamahaca*. *Turczaninowia*. 2019;22(3):80-90. doi: 10.14258/turczaninowia.22.3.3
6. Fedorov AlA, Kirpichnikov ME, Artyushenko ZT. Atlas po opisatel'noy morfologii vysshih rasteniy. List [Atlas of descriptive morphology of higher plants. Liszt]. Moscow: Academy of Sciences of the USSR Publ.; 1956. 304 p. In Russian
7. Klimov AV, Proshkin BV. *Populus suaveolens* Fisch. morphology in the populations of the North-East of Russia. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2021;55:19-41. doi: 10.17223/19988591/55/2 In Russian, English summary.
8. Klimov AV, Proshkin BV. Population and phenetic structure of laurel poplar *Populus laurifolia* Ledeb. in the Tom river basin. *Siberian Journal of Forest Science*. 2018;5:62-75. doi: 10.15372/SJFS20180506 In Russian, English summary.
9. Klimov AV, Proshkin BV. The influence of the evolution of the river system of the Altai-Sayan mountain country on the form diversity of modern populations of laurel poplar. *Siberian Journal of Forest Science*. 2024;1:49-56. doi: 10.15372/SJFS20240106. In Russian, English summary.
10. Zhivotovskiy LA. Populyatsionnaya biometriya [Population biometrics]. Moscow: Nauka Publ.; 1991. 270 p. In Russian
11. Putenikhin VP, Farukshina GG, Shiganov ZKh. Listvennitsa Sukacheva na Urale: izmenchivost' i populyatsionno-geneticheskaya struktura [Sukachevs Larch in the Urals: Variability and Population Genetic Structure]. Moscow: Nauka Publ.; 2004. 276 p. In Russian
12. Zhivotovsky LA. Pokazateli skhodstva populyatsiy po polimorfnym priznakam [Indicators of the similarity of populations according to polymorphic traits]. *Obshchaya Biologiya*. 1979;4:587-602. In Russian
13. Klimov AV, Proshkin BV. Using morphological and anatomical characteristics to identify hybrid plants in the area of *Populus laurifolia* and *P. nigra* natural hybridization in Siberia, Russia. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2019;46:64-81. doi: 10.17223/19988591/46/4 In Russian, English summary.
14. Sosudistnye rasteniya sovetskogo Dal'nego Vostoka. Salicaceae - Ivovye [Vascular plants of the Soviet Far East. Salicaceae - Willow]. Vol. 7. Nedoluzhko VA, editor. St. Petersburg: Nauka Publ.; 1995. pp. 145-155. In Russian

15. Klimov AV, Proshkin BV. Introgressive hybridization of *Populus laurifolia* Lebed. and *Populus nigra* L. in the Tom River basin: scale, direction and significance. *Siberian Journal of Forest Science*. 2021;2:43-52. doi: 10.15372/SJFS20210204 In Russian, English summary.
16. Borkin LYa., Litvinchuk SN. Gibridizatsiya, videoobrazovaniye i sistematika zhivotnykh [Hybridization, speciation and taxonomy of animals]. *Proceedings of the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences Appendix*. 2013;2:83-139. In Russian
17. Abbott RJ. Plant speciation across environmental gradients and the occurrence and nature of hybrid zones. *Journal of Systematics and Evolution*. 2017;55(4):238-258. doi.org/10.1111/jse.12267
18. Abbott RJ., Barton N.H., Good J.M. Genomics of hybridization and its evolutionary consequences. *Molecular Ecology*. 2016;25(11):2325-2332. doi: 10.1111/mec.13685
19. Harrison RG, Bogdanowicz SM. Patterns of variation and linkage disequilibrium in a field cricket hybrid zone. *Evolution*. 1997;51(2):493-505. doi: 10.1111/j.1558-5646.1997.tb02437.x.
20. Arntzen JW, Vries WD, Canestrelli D, Martínez-Solano I. Hybrid zone formation and contrasting outcomes of secondary contact over transects in common toads. *Molecular Ecology*. 2017;26:5663-75. doi: 10.1111/mec.14273
21. Zheng W, Yan LJ, Burgess KS, Luo YH, Zou JY, Qin HT, Wang JH, Gao LM. Natural hybridization among three Rhododendron species (Ericaceae) revealed by morphological and genomic evidence. *BMC Plant Biology*. 2021;21(1):529. doi.org/10.1186/s12870-021-03312-y
22. Abbott R, Albach D, Ansell S, Arntzen JW, Baird SJE, Bierne N, Boughman J, Brelsford A, Buerkle CA, Buggs R, Butlin RK, Diekmann U, Eroukhmanoff F, Grill A, Cahan HS, Hermansen JS, Hewitt G, Hudson AG, Jiggins C, Jones J, Keller B, Maczewski T, Mallet J, Martinez-Rodriguez P, Most M, Mullen S, Nichols R, Nolte AW, Parisod C, Pfennig K, Rice AM, Ritchie MG, Seifert B, Smadja CM, Stelkens R, Szymura JM, Vainola R, Wolf JBW, Zinner D. Hybridization and speciation. *Journal of Evolutionary Biology*. 2013;26(2):229-246. doi: 10.1111/j.1420-9101.2012.02599.x
23. Jiang D, Feng J, Dong M, Wu G, Mao K, Liu J. Genetic origin and composition of a natural hybrid poplar *Populus × jrtyschensis* from two distantly related species. *Plant Biology*. 2016;16(1):88-99. doi: 10.1186/s12870-016-0776-6
24. Tiffin P, Olson MS, Moyle LC. Asymmetrical crossing barriers in angiosperms. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*. 2001;268(1469):861-867. doi: 10.1098/rspb.2000.1578
25. Turelli M, Moyle LC. Asymmetric postmating isolation: Darwin's corollary to Haldane's Rule. *Genetics*. 2007;176(2):1059-1088. doi: 10.1534/genetics.106.065979
26. Lowry DB, Modliszewski JL, Wright KM, Wu CA, Willis JH. The strength and genetic basis of reproductive isolating barriers in flowering plants. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*. 2008;363(1506):3009-3021 doi: 10.1098/rstb.2008.0064
27. Currat M, Ruedi M, Petitit RJ, Excoffier L. The hidden side of invasions: Massive introgression by local genes. *Evolution*. 2008;62(8):1908-1920. doi: 10.1111/j.1558-5646.2008.00413.x
28. Maskaev YuM. Lesa iz topolya lavrolistnogo [Forests of laurel poplar]. *Geobotanical research in Western and Central Siberia*. 1987:93-104. In Russian
29. Narita A, Yabe A, Uemura K, Matsumoto M. Late middle Miocene Konan flora from northern Hokkaido, Japan. *Acta Palaeobotanica*. 2020;60(2):259-295. doi.org/10.35535/acpa-2020-0012
30. Shilo NA, Lozhkin AV, Anderson PM, Brown TA. Lednikovyy refugium *Pinus pumila* (Pall.) Regel na Severo-Vostoke Sibiri [Glacial refugium of *Pinus pumila* (Pall.) Regel in the North-East of Siberia]. *DAN*. 2007;412(3):401-403. In Russian
31. Vazhenina LN, Lozhkin AV. Lower Holocene peatlands of North-East Siberia. *Proceedings of the Russian Academy of Sciences. Geographical series*. 2013;5:74-84. In Russian, English summary.
32. Moore WS. An evaluation of narrow hybrid zones in vertebrates. *The Quarterly Review of Biology*. 1977;52:263-78. doi:10.1086/409995

33. Harrison RG, Rand DM. Mosaic hybrid zones and the nature of species boundaries. *Speciation and its consequences*. 1989;111-133.
34. Proshkin BV, Klimov AV. Anthropogenic hybridization of *Populus × sibirica* and *Populus nigra* in Siberia. Crossbreeding in natural habitats. *Environment and Human: Ecological Studies*. 2023;13(1):41-56. doi: 10.31862/2500-2961-2023-13-1-41-56 In Russian, English summary.
35. Proshkin BV, Klimov AV. Anthropogenic hybridization of *Populus × sibirica* and *Populus nigra* in Siberia. Crossbreeding in ruderal (disturbed) habitats. *Environment and Human: Ecological Studies*. 2023;13(2):117-132. doi: 10.31862/2500-2961-2023-13-2-117-132 In Russian, English summary.
36. Koropachinsky IYu, Milyutin LI. Yestestvennaya gibridizatsiya drevesnykh rasteniy [Natural hybridization of woody plants]. Novosibirsk: Academic Publishing House "GEO". 2006. 223 p. In Russian.
37. Arnold ML. Natural hybridization and evolution. *Oxford: Oxford University Press*. 1997. 214 p.
38. Abbott RJ, Brennan AC. Altitudinal gradients, plant hybrid zones and evolutionary novelty. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*. 2014;369(1648):20130346. doi: 10.1098/rstb.2013.0346

Информация об авторах:

Климов Андрей Владимирович, канд. биол. наук, директор по научной работе, ООО ИнЭкА-консалтинг (Новоокузненск, Россия); н. с., Западно-Сибирское отделение Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН – филиала Федерального исследовательского центра «Красноярский научный центр СО РАН» (Новосибирск, Россия).

ORCID iD: 0000-0002-6750-4807

E-mail: populus0709@mail.ru

Прошкин Борис Владимирович, канд. биол. наук, с. н. с., организационно-научное и редакционно-издательское отделения, ФКОУ ВО Кузбасский институт ФСИН России, (Новоокузненск, Россия); с. н. с., Западно-Сибирское отделение Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН – филиала Федерального исследовательского центра «Красноярский научный центр СО РАН» (Новосибирск, Россия).

ORCID iD: 0000-0003-2351-9879

E-mail: boris.vladimirovich.93@mail.ru

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Information about the authors:

Andrei V. Klimov, Cand. Sci. (Biol.) Director For Scientific Work of LLC InEkA-consulting (Novokuznetsk, Russian Federation), Researcher at the West Siberian Branch of the V.N. Sukachev Institute of Forestry SB RAS – branch of the Federal Research Center “Krasnoyarsk Scientific Center SB RAS” (Novosibirsk, Russian Federation).

ORCID iD: 0000-0002-6750-4807

E-mail: populus0709@mail.ru

Boris V. Proshkin, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher of the Organizational, Scientific and Editorial and Publishing Department, Kuzbass Institute of the Federal Penal Service of Russia (Novokuznetsk, Russian Federation); Senior researcher at the West Siberian Branch of the V.N. Sukachev Institute of Forestry SB RAS – branch of the Federal Research Center “Krasnoyarsk Scientific Center SB RAS” (Novosibirsk, Russian Federation).

ORCID iD: 0000-0003-2351-9879

E-mail: boris.vladimirovich.93@mail.ru

The Authors declare no conflict of interest.

*Статья поступила в редакцию 23.01.2024;
одобрена после рецензирования 21.03.2024; принята к публикации 14.06.2024.*

*The article was submitted 23.01.2024;
approved after reviewing 21.03.2024; accepted for publication 14.06.2024.*

Научная статья

УДК 581.9:[581.526.425+581.526.426.2](470)

doi: 10.17223/19988591/66/4

Ценотические позиции субокеанических пустошно-боровых и влажнолуговых видов растений в таежной зоне Европейской России

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

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

² Национальный исследовательский Томский государственный университет,
Томск, Россия

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

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

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

Аннотация. Анализируются ценотические позиции океанических и субокеанических видов сосудистых растений в различных подзонах таежной зоны Европейской России в сравнении с Атлантической и Центральной Европой. В основу анализа положена выборка из 5 844 геоботанических описаний, выполненных в 1996–2018 гг. Использованы данные по двум пустошно-боровым (*Calluna vulgaris* и *Empetrum nigrum* s.str.) и 8 мезотрофно-влажнолуговым субокеаническим видам, а также *Molinia caerulea*, относящейся к обеим группам видов. Субокеанические доминанты атлантических и центральноевропейских безлесных кустарничковых пустошей *Calluna vulgaris* и *Empetrum nigrum* в Восточной Европе переходят под полог сосновых боров на песках и / или на кочки и гряды верховых болот в зависимости от климатических особенностей региона и экологических предпочтений видов. Восточноевропейская ценофлора мелкоосоковых лугов с господством *Carex nigra* сформировалась в результате слияния ценофлор мезотрофных осоково-сфагновых болот и белоусовых пустошей в лесном поясе гор Центральной Европы. Статистически значимое снижение проективного покрытия большинства рассматриваемых видов с увеличением континентальности климата сочетается с нейтральностью этих видов по отношению к факторам теплообеспеченности вегетации. Конtrастные изменения приуроченности *Molinia coerulea* к сообществам с различным уровнем минерального богатства почв в разных частях ее ареала не обусловлены генетически и требуют экологических объяснений. Основные волны расселения океанических видов на восток в четвертичном периоде Европейской России пришли на микулинское межледниковье и атлантический оптимум голоцен. Ареалы *Calluna vulgaris* и *Molinia coerulea* в Западной Сибири сформировались в первую из волн, *Empetrum nigrum* – во вторую.

Ключевые слова: вересковые пустоши, верховые болота, Европейская Россия, история флоры и растительности, луга, океанический флороэлемент, океаничность / континентальность климата, сосновые леса, субокеанический флороэлемент

Источник финансирования: работа И.Б. Кучерова выполнена в рамках действующего государственного задания БИН РАН по теме 121032500047-1, А.А. Зверева – согласно действующему государственному заданию ЦСБС СО РАН АААА-A21-121011290026-9.

Благодарность: авторы признательны к б.н. С.Ю. Попову (МГУ им. М.В. Ломоносова), к.б.н. С.А. Кутенкову (ИБ КарНЦ РАН) и Д.Е. Гимельбронту (БИН РАН) за предоставление неопубликованных описаний, д.б.н. А.Ю. Королюку (ЦСБС СО РАН) и д.б.н. О.В. Созинову (Гродненский университет им. Янки Купалы) за помочь при поиске литературы.

Для цитирования: Кучеров И.Б., Зверев А.А. Ценотические позиции субокеанических пустошно-боровых и влажнолуговых видов растений в таежной зоне Европейской России // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2024. № 66. С. 63–103. doi: 10.17223/19988591/66/4

Original article
doi: 10.17223/19988591/66/4

Phytocoenotical positions of suboceanic heath and wet-meadow plants in boreal-forest zone of European Russia

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

¹ V.L. Komarov Botanical Institute of Russian Academy of Sciences, St. Petersburg,
Russian Federation

² Tomsk National Research State University, Tomsk, Russian Federation

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

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

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

Summary. The study is aimed at revealing changes in phytocoenotical positions of oceanic and suboceanic vascular plant species in different subzones and longitudinal sectors of boreal-forest zone of European Russia in comparison with those in Atlantic and Central Europe. For this purpose, we use the set of 5844 relevés made in 1996–2018 (see Fig. 1). We analyze changes in constancy and cover of the two heath-redwood (*Calluna vulgaris* and *Empetrum nigrum* s.str.) and 8 mesotrophic wet-meadow suboceanic species, also *Molinia caerulea*, referred to both species groups, and *Nardus stricta*, closely related to the latter in the observed plant cover. Species positions are checked in vegetation units distinguished by means of the dominant-determinant approach to vegetation (see Table 1). Geographical changes in species positions are traced following the combinations of these units in rows for analogous habitats in different subzones.

The oceanic species either never reach the western borders of Russia (*Erica tetralix*, *Narthecium ossifragum*), or occur at the easternmost limits of their distribution along the Gulf of Finland shores (*Juncus squarrosus*, *Myrica gale*, *Drosera intermedia*) or in relict isolates of the Riss-Würm (*Corynephorus canescens*, *Sieglungia decumbens*) or Atlantic (*Festuca filiformis*) ages. But *Calluna vulgaris* and *Empetrum nigrum* s.str., the suboceanic dominants of treeless Atlantic- and Central-European dwarfshrub heaths, are common under the canopy of Scots pine forest and/or on peatmoss hillocks and ridges in raised bogs of East Fennoscandia and the North-West of the Russian Plain. *Calluna vulgaris* prefers warm soils and fails to withstand their prolonged frost penetration. Hence it escapes from bogs but keeps on growing in pine forests in the North-East of European Russia. It also occurs in the Upper and Middle Volga areas, reaches the Middle Urals, and penetrates the West-Siberian hemiboreal subzone, with its relict findings also known from the Western Sayan Mts. On the contrary, *Empetrum nigrum* remains only in bogs in the middle- and southern-boreal subzones of the Dvina-Pechora area. But it reaches the Middle Urals as well and occurs in raised bogs of southern-boreal Western Siberia.

The East-European low-sedge meadows with the dominance of *Carex nigra* originated as a result of integration of mesotrophic sedge-peatmoss mires and matgrass (*Nardus stricta*) grasslands in the montane belt of the east of Central Europe. Many species which constantly occur in such meadows (*Agrostis canina*, *Carex echinata*, *Juncus conglomeratus*, *Viola palustris*, etc.) also reach the Urals and the Trans-Urals but do not penetrate further eastwards. *Carex nigra*, *Potentilla erecta*, and *Succisa pratensis* serve as exclusions as they also occur in Southern Siberia. In the North-West of Russia, *Carex nigra* grows not only in meadows but also in Scots pine bog forests. The other two species are typical for both meadows and small-leaved forests which replace the latter in the course of the succession both in European Russia and Western Siberia. The genesis of meadow community types is considered natural because these communities occur at the initial stages of secondary successions, driven by both natural and anthropogenic causes.

The decrease in cover of the most of the studied species with an increase of Conrad continentality index, statistically testified by means of Spearman rank correlations r_s , typically coincide with the lack of correlation between the cover of these species and the vegetation period warmth supply (see Table 2). As regards mineral nutrition and soil acidity requirements, the studied plants belong to acidophytes, oligotrophic or mesotrophic in cases of heath or wet-meadow plants, respectively.

Molinia coerulea is typical for heaths and mires as well as meadows of different types, developed on both acidic soil (with *Calluna vulgaris* and *Nardus stricta*) and limestone, in Atlantic and Central Europe. It also occurs in beech, oak, birch-oak, and Scots pine forests on nutrient-poor acidic soil there. But the same species is restricted to aapa-mires and spring peatmoss pine forests, i. e. minerotrophic conditions, and avoids the oligotrophic ones in northern-boreal Fennoscandia. In the meantime, it grows and is often abundant in oligotrophic pine and birch forests at the initial stages of paludification but avoids the eutrophic conditions in the southern-boreal subzone of North-West Russia and the Cis- and Trans-Volga areas. In the Trans-Urals, the species occurs in meadows on rich soil again and even prefers the increased salinity conditions. These contrast changes in soil nutrition preferences in different parts of the *Molinia coerulea* area in Eastern Europe and Western Siberia influence the character of correlations when testifying the suboceanic character of species ranges. But they are not confirmed by any genetical differences (ITS) and should be explained in terms of species ecology.

Dry-grassland records of *Nardus stricta* which mark its Middle-Pleistocene periglacial distribution are known for Eastern Europe. But the main Quaternary migration flows of warmth-demanding suboceanic plant species to the east correspond to the Riss-Würm interglacial or the Atlantic thermal optimum of the Holocene in European Russia. The West-Siberian parts of areas of *Calluna vulgaris*, *Carex nigra*, *Potentilla erecta*, and *Succisa pratensis* originated due to the first flow mentioned, and that of *Empetrum nigrum* due to the second one. *Calluna vulgaris* also penetrated Karelia and the south of the Kanin Peninsula in the Atlantic period. But many Atlantic migrants from Europe could not achieve their far-off distribution in Siberia because of the pre-Atlantic Boreal thermal optimum there, preceding that in Europe. Populations of *Molinia coerulea*, associated with the eutrophic and oligotrophic soil, respectively, probably migrated in different areas and periods: the former in the Riss-Würm interglacial of Siberia and then in the Atlanticum of the European North, and the latter only in the Atlanticum of the Russian Plain. The post-Atlantic species migration has played a minor role in the community flora formation.

The paper contains 2 Tables, 1 Figure, and 80 References.

Keywords: bogs, boreal-forest zone, climate oceanicity/continentality, European Russia, heathlands, history of flora and vegetation, meadows, oceanic floristical element, pine forests, suboceanic floristical element

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

Acknowledgements. The authors are grateful to Dr. S.Yu. Popov (M.V. Lomonosov Moscow State University), Dr. S.A. Kutenkov (Inst. Biology, Karelian Research Centre RAS), and D.Ye. Gimelbrant (Komarov Botanical Institute RAS) for their permissions to use the unpublished relevés and to Dr. A.Yu. Korolyuk (Central Siberian Botanical Garden SB RAS) and Dr. O.V. Sozinov (Yanka Kupala Grodno State University) for their help with finding the necessary published sources.

For citation: Kucherov IB, Zverev AA. Phytocoenotical positions of suboceanic heath and wet-meadow plants in boreal-forest zone of European Russia. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology.* 2024;66:63–103. doi: 10.17223/19988591/66/4

Введение

Вслед за рассмотрением широтной изменчивости ценотических позиций растений [1–4] следует проанализировать аналогичные явления долготной (секторальной) изменчивости. Настоящая статья посвящена роли океанических и субokeанических видов в сообществах таежной зоны и сопредельных зональных выделов Европейской России, отчасти также Западной Сибири.

Для большинства океанических и субokeанических видов характерны амфиатлантические, европейские и европейско-средиземноморские, реже амфookeанические или (в случае неморальных видов) дизъюнктивные евразиатские ареалы и ценоареалы [5]. Собственно океанические (атлантические и атлантико-центральноевропейские) виды в современную эпоху не заходят в Восточную Европу или едва достигают западных областей России. Проникновение этих видов наблюдается вдоль берегов Финского залива (*Rhynchospora fusca* (L.) Ait.fil., *Juncus bulbosus* L., *Myrica gale* L., *Drosera intermedia* Drev. et Hayne) либо также в Западной Карелии (*Carex pulchella* (Loenn.) Lindm., *Juncus squarrosus* L.) или в бассейне р. Западной Двины (*Rubus plicatus* Weihe et Nees s.l.). В то же время многие субokeанические (субатлантические) виды широко распространены на западе и северо-западе Европейской России. Некоторые из них достигают Поволжья (*Cynosurus cristatus* L., *Holcus lanatus* L., *H. mollis* L., *Sieglungia decumbens* (L.) Bernh., *Carex pilulifera* L.) и Урала (*Nardus stricta* L., *Carex flava* L., *Linum catharticum* L.) и даже юга Западной (*Molinia caerulea* (L.) Moench, *Potentilla erecta* (L.) Raeusch., *Succisa pratensis* (L.) Moench) и Средней (*Calluna vulgaris* (L.) Hull) Сибири. Однако при этом большинство из упомянутых видов редки или вообще отсутствуют в Двино-Печорском регионе. Северо-восточные границы ареалов многих из них проходят по р. Онеге, которую А.П. Шенников [6] считал основным ботанико-географическим рубежом, исторически разделяющим Фенноскандию и Русскую равнину. Очертания ареалов, взятые в целом, во многом определяются широтной интенсивностью атлантической циркуляции воздушных масс и зависят от положения барьерных горных массивов на путях западного переноса.

Наше понимание океанических и субокеанических видов растений созвучно таковому в работах Н.А. Миняева [7–8], но отличается от их трактовки западноевропейскими авторами [9, 10], рассматривающими территорию в более крупном масштабе. В фитоиндикационных шкалах Г. Элленберга [9] океаническими считаются виды, распространенные в Атлантической Европе и лишь отчасти – в западной части Центральной Европы. К субокеаническим относятся центральноевропейские виды, проникающие в сопредельные восточноевропейские районы. Виды, обычные и обильные в субокеанической Центральной Европе, но широко распространенные и в Восточной, часто отнесены уже к нейтральному или даже к субконтинентальному типам распространения. Тем не менее оценки океаничности видов, полученные нами и Элленбергом, почти всегда совпадают (см. ниже).

Исторические свиты океанических (в широком смысле) видов весьма разнообразны. Некоторые из этих свит уже рассматривались нами, а именно: неморальные (тилиетальные, фагетальные) и бореонеморальные (кверцетальные) [2] и пустошно-боровые гипоарктические [3] виды, а также представители гипоаркто- boreальных видов, подобные *Avenella flexuosa* (L.) Drej. [4]. Эта статья посвящена бореальным и бореально-полизональным пустошно-боровым и сопряженным с ними в растительном покрове мезотрофно-влажнолуговым субокеаническим видам. Работа ставит своей целью сравнение цено-тических позиций этих видов в различных широтных и долготных выделах, оценку зависимости этих позиций от климатических и топоэдафических условий и выявление исторических этапов расселения видов. Мезоэвтрофные альнетальные субокеанические виды древнесредиземноморского генезиса планируется рассмотреть в отдельной публикации.

Материалы и методика исследования

В качестве модельных избраны два пустошно-боровых (*Empetrum nigrum* L. s.str., *Calluna vulgaris*) и 8 мезотрофно-влажнолуговых (*Agrostis canina* L., *Carex echinata* Murr., *C. flava*, *C. nigra* (L.) Reichard, *Juncus conglomeratus* L., *Potentilla erecta*, *Viola palustris* L., *Succisa pratensis*) субокеанических видов сосудистых растений, а также *Molinia caerulea*, которую можно отнести к обеим свитам. Учтены и иные, более редкие субокеанические виды (*Chrysaspis spadicea* (L.) Greene, *Ptarmica vulgaris* Blakw. ex DC. и др.), тяготеющие к влажнолуговой свите и сопряженные с модельными видами в своем распространении. Кроме того, вновь обсуждаются позиции *Nardus stricta* [3], без учета которого некорректно рассматривать обе свиты.

В основу анализа положена выборка из 5 844 описаний растительности, выполненных при обследованиях малонарушенных, в основном охраняемых природных территорий Европейской России в 1996–2018 гг. (рис. 1; табл. 1). Из них 4 720 сделаны И.Б. Кучеровым лично либо вместе с товарищами по экспедициям [2–4, 11]. Описания производились в процентной шкале проективных покрытий (ПП) по ярусам в границах однородных участков: лугов – на площади не менее 100 м², лесов – не менее 400 м² при древостое глазомерно не моложе VI класса возраста. Методика подробно изложена ранее [11].

Еще 673 описания предоставлены авторам их коллегами: 554 описания из Пинежского заповедника и района Костромской таежной станции – С.Ю. Поповым (МГУ им. М.В. Ломоносова), 115 описаний из окрестностей заповедника «Костомукшский» – С.А. Кутенковым (ИБ КарНЦ РАН), 4 описания с островов Белого моря – Д.Е. Гимельбронтом (БИН РАН). Из литературы взято 451 описание [12–22]. Все описания хранятся в базе данных интегрированной ботанической информационной системы IBIS 7.2 [23]. Описания, сделанные в шкалах рангов Ж. Браун-Бланке и О. Друде, приведены к шкале ПП [3, 11]. При выборе модельных видов учитывалась их представленность в описаниях.

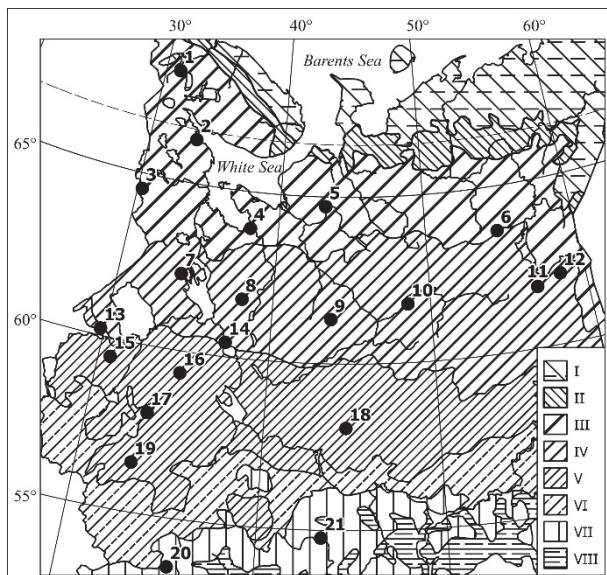


Рис. 1. Местоположение обследованных территорий. Заповедники: 1 – «Лапландский»; 3 – «Костомукшский»; 5 – «Пинежский» (вместе с верховьями р. Кулой); 7 – «Кивач»; 11, 12 – «Печоро-Илычский», лесничества: 11 – Якшинское, 12 – Верхнепечорское; 19 – «Центрально-Лесной» (вместе с низовьями р. Мёжи); 20 – «Калужские засеки»; 21 – «Мордовский». Национальные парки: 8 – «Кенозерский»; 17 – «Валдайский». 2 – южный берег губы Чупа; 4 – зеленая зона г. Онега; 6 – окрестности п. Нижний Одес; 9 – среднее течение р. Устьи; 10 – низовья р. Вычегды; 13 – северное побережье Финского залива; 15 – заказник «Лисинский»; 16 – окрестности п. Сомино; 18 – Костромская таежная станция. Зоны и подзоны [25]: I – тундры; II – предтундровые редколесья; III–VI – тайга: III – северная, IV – средняя, V – южная, VI – подтайга; VII – широколиственные леса; VIII – луговые степи

[**Fig. 1.** Location of the study areas. Biosphere and strict nature reserves: 1 - Lapland; 3 - Kostomuksha; 5 - Pinega (together with the Kuloy River upper reaches); 7 - Kivach; 11, 12 - Pechora-Ilych; 11 - Yaksha Forestry, 12 - Upper-Pechora Forestry; 19 - Central-Forest (together with the Myoza River lower reaches); 20 - Kaluzhskiy Zaseki; 21 - Mordovian. National parks: 9 - Kenozero; 17 - Valday. 2 - Chupa Bay southern shore; 4 - Onega Town green belt; 6 - Nizhniy Odes Stlmnt vicinities, 9 - Ustya River middle reaches; 10 - Vychegda River lower reaches; 13 - northern coast of the Gulf of Finland; 15 - Lisino Partial Nature Reserve; 16 - Somino Stlmnt vicinities; 18 - Kostroma Taiga Permanent Study Area. Zones and subzones [25]: I - tundras; II - open subarctic woodlands; III-VI - boreal forests: III - northern-boreal, IV - middle-boreal, V - southern-boreal, and VI - hemiboreal subzones; VII - broadleaved forests; VIII - meadow steppes]

Помимо описаний, использованы наблюдения И.Б. Кучерова в национальных парках «Heiliges Meer» (Германия) и «Hoge Veluwe» (Нидерланды), сделанные в 2001 г.

При распределении описаний по ценофлорам в объеме формаций и групп ассоциаций использована доминантно-детерминантная классификация в традициях школы В.Н. Сукачева [24] с уточнениями [11]. В данной статье выделены следующие укрупненные типы сообществ.

I – ельники (из *Picea abies* (L.) Karst. s.l.): I.1 – зонального ряда (воронично-черничные (с *Empetrum hermaphroditum* (Lange) Hagerup и *Vaccinium myrtillus* L.) зеленомошные (с *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt. и *Hylocomium splendens* (Hedw.) Bruch et al.) в северной, черничные зеленомошные в средней, кисличные (с *Oxalis acetosella* L.) в южной тайге, широкотравные (с *Aegopodium podagraria* L., *Pulmonaria obscura* Dum. и др.) в подтайге и широколиственных лесах), I.2 – высокотравные (с *Aconitum septentrionale* Koelle, *Geranium sylvaticum* L. s.l. или *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim.), I.3 – мезоэвтрофные сфагновые (со *Sphagnum warnstorffii* Russ.), I.4 – мезотрофные (со *S. girgensohnii* Russ.) и олиготрофные (со *S. angustifolium* (C.Jens. ex Russ.) C.Jens.) сфагновые.

II – сосняки (из *Pinus sylvestris* L.): II.1 – лишайниковые и лишайниково-зеленомошные (с господством кустистых *Cladonia* spp. и *Pleurozium schreberi*), II.2 – кустарничковые (с *Vaccinium myrtillus* и *V. vitis-idaea* L.) зеленомошные, II.3 – мезотрофные и олиготрофные сфагновые.

III – кустарничковые (вересковые с *Calluna vulgaris*, приморские вороничные с *Empetrum hermaphroditum*, лапландские приозерные голубичные с *Vaccinium uliginosum* L.) и овсяницевые (с *Festuca ovina* L.) пустоши.

IV – сероольшаники (из *Alnus incana* (L.) Moench, всех типов). Многие растения сырьих луговдерживаются под пологом мелколесий этой формации в качестве сукцессионных реликтов (см. ниже).

V – сырьи луга: V.1 – щучковые (с *Deschampsia cespitosa* (L.) P.Beauv.), V.2 – влажноразнотравные (с господством двудольных гигромезофильных трав: *Trollius europaeus* L., *Geranium sylvaticum*, в южной тайге – *G. palustre* L., *Succisa pratensis*), V.3 – молиниевые (с *Molinia caerulea*), V.4 – мелкоосоковые (с господством *Carex nigra*, участием *C. echinata*, *C. flava* и других мезогигрофильных осок), V.5 – белоусовые (с обилием *Nardus stricta*).

VI – болота: VI.1 – сфагновые кочки и гряды (из *Sphagnum fuscum* (Schimp.) Klinggr., *S. magellanicum* Brid. s.l. или *S. angustifolium*), VI.2 – сфагновые ковры (из *S. angustifolium*, *S. fallax* (Klinggr.) Klinggr. и др.) и мочажины (со *S. fallax*, *S. majus* (Russ.) C.Jens. и др.), VI.3 – гипновые (в том числе ключевые, с *Warnstorffia* spp., *Calliergon* spp. и др.) болота и водотоки аапа-болот.

Данные о постоянстве (%) и ПП (%) модельных видов, а также распределение описаний по типам сообществ и географическим пунктам представлены в табл. 1. Таежные березовые (из *Betula pubescens* Ehrh.) и осиновые (из *Populus tremula* L.) леса исключены из таблицы из соображений ее объема, но обсуждаются в тексте.

Таблица 1 [Table 1]

Постоянство и проективное покрытие субокеанических видов сосудистых растений в сообществах таежной и широколиственно-лесной зон Европейской России

[Constancy and cover of suboceanic vascular plant species in boreal- and nemoral-forest zone communities in European Russia]

Виды [Species]	Типы сообществ [Community types]																
	I.1	I.2	I.3	I.4	II.1	II.2	II.3	III	IV	V.1	V.2	V.3	V.4	V.5	VI.1	VI.2	VI.3
1. Заповедник «Лапландский», крайнесеверная тайга																	
[Lapland Biosphere Reserve, northernmost-boreal forest belt], 68°N, 31°E; GDD = 208; K = 32,2																	
<i>Molinia caerulea</i>	—	—	11 ¹	3 ⁺	—	—	16 ⁺	50 ⁵	—	—	60 ⁶	100 ⁶	—	1 ³	45 ⁴	19 ¹	50 ⁴
<i>Nardus stricta</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2 ⁴	—	3 ⁹	—	—	—
<i>Carex flava</i>	—	—	—	—	—	—	—	33 ²	—	—	20 ⁺	50 ⁸	—	—	2 ⁺	2 ⁺	4 ⁺
<i>Potentilla erecta</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	40 ⁴	33 ³	—	—	—	—	—
<i>Calluna vulgaris</i>	4 ⁺	—	2 ⁺	13 ⁺	33 ¹	46 ¹	78 ⁷	67 ⁴	—	20 ⁺	50 ²	—	3 ²	61 ²	6 ⁺	8 ⁺	
n (Σ = 419)	55	24	45	40	42	13	37	12	7	0	5	6	0	3	51	53	26
2. Южный берег губы Чупа, «типичная» северная тайга																	
[Chupa Bay S shore, “typical” northern-boreal belt], 66°N, 33°E; GDD = 281; K = 34,4																	
<i>Agrostis canina</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	11 ⁺	—	44 ⁸	—	4 ⁺	3 ⁺	5 ⁺	
<i>Molinia caerulea</i>	—	13 ³	—	1 ⁺	—	—	4 ⁺	—	2 ⁸	—	—	2 ⁶⁰	11 ⁺	—	22 ²	5 ⁺	27 ³
<i>Nardus stricta</i>	—	—	—	—	—	—	—	1 ⁺	—	20 ⁺	22 ⁺	—	11 ⁺	100 ⁸	—	—	—
<i>Carex echinata</i>	—	—	—	—	—	—	3 ⁺	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4 ⁺
<i>C. flava</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	22 ⁺	—	11 ⁺	—	—	—	2 ⁺
<i>C. nigra</i>	—	—	11 ⁺	7 ⁺	2 ⁺	—	4 ⁺	4 ⁺	—	30 ⁺	33 ⁺	—	100 ⁴	83 ²	2 ⁺	—	7 ⁺
<i>Potentilla erecta</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	11 ⁺	—	—	17 ⁺	—	—	—
<i>Empetrum nigrum</i>	—	—	6 ⁺	16 ⁺	9 ¹	—	32 ⁴	—	—	—	—	—	—	—	18 ²	3 ⁺	—
<i>Viola palustris</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	30 ²	—	—	11 ⁺	—	—	—	2 ⁺
<i>Calluna vulgaris</i>	9 ⁺	—	—	5 ⁺	55 ⁸	14 ⁺	51 ⁶	41 ¹⁰	—	—	—	—	—	—	43 ³	8 ¹	9 ¹
n (Σ = 531)	57	8	18	76	56	56	75	4	3	10	9	2	9	6	49	38	55
3. Заповедник «Костомукшский», «типичная» северная тайга																	
[Kostomuksha Strict Nature Reserve, “typical” northern-boreal belt], 64°N, 30°E; GDD = 382; K = 36,0																	
<i>Agrostis canina</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2 ⁺	—	
<i>Molinia caerulea</i>	—	—	—	4 ⁺	—	—	8 ⁺	—	—	—	—	—	—	—	62 ³	36 ²	43 ¹
<i>Carex echinata</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	16 ⁺	11 ⁺	—
<i>C. flava</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4 ⁺	4 ⁺	—
<i>C. nigra</i>	—	—	—	2 ⁺	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3 ⁺	—	14 ⁺
<i>Calluna vulgaris</i>	8 ⁺	—	—	6 ⁺	93 ¹¹	44 ³	15 ⁺	100 ⁸	—	—	—	—	—	—	53 ¹	9 ⁺	—
n (Σ = 269)	12	0	19	53	40	27	13	12	1	0	0	0	0	0	32	53	7
4. Зеленая зона г. Онега, «типичная» северная тайга																	
[Green belt of the Onega Town, “typical” northern-boreal belt], 63–64°N, 38°E; GDD = 471; K = 37,3																	
<i>Agrostis canina</i>	—	—	20 ⁺	2 ⁺	—	—	2 ⁺	—	13 ⁺	—	—	—	—	—	—	—	25
<i>Molinia caerulea</i>	—	—	—	—	—	—	2 ⁺	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Nardus stricta</i>	—	—	—	—	—	—	4 ⁺	—	13 ¹	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Carex echinata</i>	—	—	—	—	—	—	9 ⁺	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>C. nigra</i>	—	—	—	4 ⁺	—	—	20 ⁺	—	13 ⁺	—	—	—	—	—	1 ⁺	—	—
<i>Empetrum nigrum</i>	—	—	—	2 ⁺	45 ⁹	92 ⁴	41 ⁵	—	—	—	—	—	—	—	2 ³	—	—
<i>Viola palustris</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	13 ²	—	—	—	—	—	—	—	5
<i>Calluna vulgaris</i>	7 ⁺	—	—	—	94 ¹³	63 ¹	26 ³	—	—	—	—	—	—	—	1 ¹⁰	—	—
n (Σ = 231)	45	6	5	52	31	35	46	0	8	0	0	0	0	0	2	0	1
5. Заповедник «Пинежский» и верховья р. Кулой, «типичная» северная тайга																	
[Pinega Strict Nature Reserve and Kuloy River upper reaches, “typical” northern-boreal belt], 64°N, 43°E; GDD = 451; K = 38,4																	
<i>Carex flava</i>		—		—		—		—		—		—		—		—	4 ⁺

Виды [Species]	Типы сообществ [Community types]																
	I.1	I.2	I.3	I.4	II.1	II.2	II.3	III	IV	V.1	V.2	V.3	V.4	V.5	VI.1	VI.2	VI.3
<i>C. nigra</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	11 ¹	—	—	—	3 ⁵⁵	—	—	1 ⁺	—
<i>Empetrum nigrum</i>	—	—	—	—	—	—	4 ²	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Calluna vulgaris</i>	1 ⁺	—	—	1 ⁺	77 ⁴	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>n</i> ($\Sigma = 577$)	61	68	26	83	48	61	28	6	9	0	4	0	3	0	60	92	28
6. Окрестности п. Нижний Одес, «типичная» северная тайга																	
[Nizhniy Odes Stlmnt vicinities, “typical” northern-boreal belt], 64°N, 55°E; GDD = 410; K = 44,1																	
<i>Carex nigra</i>	3 ⁺	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>n</i> ($\Sigma = 275$)	36	6	17	85	12	8	76	3	0	0	1	0	0	0	7	24	0
7. Заповедник «Кивач», средняя тайга [Kivach Strict Nature Reserve, middle-boreal subzone], 62°N, 33°E; GDD = 484; K = 35,6																	
<i>Agrostis canina</i>																	
<i>Molinia caerulea</i>	—	—	5 ⁺	—	—	—	1 ⁺	13 ⁺	5 ⁺	7 ⁺	—	2 ⁴	67 ²	18 ⁵	—	10 ⁺	11 ⁺
<i>Nardus stricta</i>	—	—	6 ⁺	—	—	—	1 ⁺	—	16 ¹	14 ⁺	—	4 ³⁸	17 ⁺	—	—	—	—
<i>Carex echinata</i>	—	—	2 ⁺	—	—	—	5 ⁺	—	—	7 ⁺	7 ⁺	1 ⁺	50 ¹	82 ¹¹	—	—	—
<i>C. flava</i>	—	—	3 ⁺	—	—	—	—	—	5 ⁺	29 ⁺	21 ⁺	1 ³	67 ⁴	45 ⁴	—	—	11 ⁺
<i>C. nigra</i>	—	—	3 ⁺	5 ⁺	—	—	1 ⁺	—	—	29 ¹	—	1 ⁺	100 ⁴	64 ¹	—	—	33 ¹
<i>Juncus conglomeratus</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	17 ⁺	27 ⁺	—	—	—
<i>Potentilla erecta</i>	—	—	3 ⁺	—	—	4 ⁺	3 ⁺	—	14 ¹	71 ⁴	57 ⁵	2 ⁵	100 ⁹	100 ⁹	—	—	22 ⁺
<i>Empetrum nigrum</i>	—	—	5 ⁺	—	5 ⁺	2 ⁺	13 ⁺	—	—	—	—	—	—	—	13 ⁺	—	—
<i>Viola palustris</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	14 ⁺	—	—	33 ¹	18 ¹	—	—	11 ¹
<i>Calluna vulgaris</i>	5 ⁺	—	—	—	92 ⁹	66 ¹	18 ⁺	100 ²	—	—	—	—	—	10 ¹	—	—	—
<i>Ptarmica vulgaris</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	3 ⁺	—	—	—	9 ⁺	—	—	—	—
<i>n</i> ($\Sigma = 509$)	40	28	66	41	37	47	80	8	44	14	14	4	6	11	31	29	9
8. Национальный парк «Кенозерский», средняя тайга																	
[Kenozero National Park, middle-boreal subzone], 61°N, 38°E; GDD = 544; K = 38,4																	
<i>Agrostis canina</i>	—	—	4 ⁺	—	—	—	2 ⁺	—	—	15 ⁺	—	5 ⁺	60 ⁴	—	—	—	—
<i>Molinia caerulea</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	8 ¹	—	—	100 ⁵	20 ⁺	—	—	—	—
<i>Nardus stricta</i>	—	—	—	—	—	—	—	40 ²	—	8 ¹	8 ⁺	16 ⁺	—	100 ²⁷	—	—	—
<i>Carex flava</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2 ⁺	—	—	11 ¹	—	—	—	3 ⁺
<i>C. nigra</i>	—	—	8 ⁺	—	—	—	—	11 ⁺	20 ⁺	2 ⁺	30 ¹	—	32 ⁺	100 ²⁴	50 ⁺	14 ⁺	13 ⁺
<i>Potentilla erecta</i>	5 ⁺	—	4 ⁺	—	—	2 ⁺	3 ⁺	20 ²	9 ⁺	15 ⁺	17 ²	79 ¹	20 ¹	50 ¹⁰	—	—	5 ⁺
<i>Empetrum nigrum</i>	—	—	—	—	—	6 ⁺	3 ⁺	—	—	—	—	—	—	—	5 ⁺	—	—
<i>Viola palustris</i>	2 ⁺	—	2 ⁺	—	—	—	—	—	6 ⁺	8 ³	—	5 ⁺	60 ²	—	—	—	—
<i>Calluna vulgaris</i>	—	—	—	—	82 ²	34 ¹	6 ⁺	40 ⁷	2 ⁺	—	—	16 ⁺	—	17 ⁺	9 ²	—	—
<i>n</i> ($\Sigma = 502$)	43	69	49	42	11	47	65	5	53	13	12	19	5	6	22	3	38
9. Среднее течение р. Устьи, средняя тайга																	
[Ustya River middle reaches, middle-boreal subzone], 61°N, 43°E; GDD = 595; K = 40,3																	
<i>Agrostis canina</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2 ⁺	—	—	—	2 ³
<i>Carex nigra</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1 ⁺	—	—	3 ¹⁶	—	—	—	1 ¹
<i>Potentilla erecta</i>	—	—	—	1 ⁺	—	—	—	—	—	1 ⁺	—	—	—	—	—	—	1 ⁺
<i>Viola palustris</i>	—	—	11 ⁺	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>n</i> ($\Sigma = 276$)	21	42	9	78	14	32	38	0	23	4	3	0	3	0	3	4	2
10. Низовья р. Вычегды, средняя тайга [Vychegda River lower reaches, middle-boreal subzone], 62°N, 49°E; GDD = 573; K = 40,7																	
<i>Carex nigra</i>	—	—	—	—	—	—	2 ⁺	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Empetrum nigrum</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5 ⁺	—	—	—
<i>Calluna vulgaris</i>	—	—	—	—	86 ²	—	5 ⁺	—	—	—	—	—	—	5 ¹	—	—	—
<i>n</i> ($\Sigma = 184$)	11	26	13	28	28	7	44	1	0	2	2	0	0	0	19	3	0

Виды [Species]	Типы сообществ [Community types]																
	I.1	I.2	I.3	I.4	II.1	II.2	II.3	III	IV	V.1	V.2	V.3	V.4	V.5	VI.1	VI.2	VI.3
11. Заповедник «Печоро-Ильчский», Якшинское лесничество, средняя тайга [Pechora-Ilych Biosphere Reserve, Yaksha Forestry, middle-boreal subzone],																	
62°N, 57°E; GDD = 468; K = 44,4																	
<i>Nardus stricta</i>	-	-	-	-	-	-	2 ⁺	-	-	-	-	-	40	-	-	-	
<i>Carex nigra</i>	-	-	-	-	-	-	2 ⁺	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Empetrum nigrum</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3⁺	-	-	
<i>Viola palustris</i>	-	-	6 ⁺	-	-	-	-	6 ⁺	-	-	12	-	-	-	-	-	
<i>n</i> ($\Sigma = 291$)	18	17	16	18	25	25	47	3	16	7	5	0	1	1	31	58	3
12. Заповедник «Печоро-Ильчский», Верхнепечорское лесничество, средняя тайга [Pechora-Ilych Biosphere Reserve, Upper-Pechora Forestry, middle-boreal subzone],																	
62°N, 58°E; GDD = 388; K = 45,6																	
<i>Viola palustris</i>	-	-	8 ⁺	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>n</i> ($\Sigma = 177$)	8	42	12	21	10	9	4	2	3	0	10	0	0	0	11	12	33
13. Северное побережье Финского залива, граница средней и южной тайги [Northern coast of the Gulf of Finland, transition between middle- and sotthern-boreal subzones],																	
60°N, 29°E; GDD = 619; K = 31,2																	
<i>Agrostis canina</i>	-	-	-	2 ⁺	-	-	6 ⁺	-	-	-	-	-	-	-	-	1	
<i>Molinia caerulea</i>	-	-	-	18 ⁺	-	-	40 ³	-	-	-	-	-	-	-	3⁺	-	
<i>Carex echinata</i>	-	-	-	5 ⁺	-	-	15 ⁺	-	-	-	-	-	-	-	8⁺	-	
<i>C. nigra</i>	-	3 ⁺	-	13 ⁺	-	-	23 ¹	-	-	-	-	-	-	-	13⁺	18²	
<i>Juncus</i>	-	-	-	-	-	-	2 ⁺	-	-	-	-	-	-	-	3⁺	-	
<i>conglomeratus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Potentilla erecta</i>	5 ⁺	-	-	4 ⁺	-	-	11 ⁺	-	-	-	-	-	-	-	3⁺	-	
<i>Empetrum nigrum</i>	-	-	-	-	33 ⁺	19 ⁺	32 ¹	-	-	-	-	-	-	-	94⁶	11⁺	
<i>Viola palustris</i>	-	-	-	3 ⁺	-	-	2 ⁺	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Calluna vulgaris</i>	-	-	-	4 ⁺	100⁷	75 ³	53 ¹	-	-	-	-	-	-	-	73¹⁵	8⁺	
<i>n</i> ($\Sigma = 249$)	19	26	6	61	6	16	53	1	7	0	0	0	0	0	15	38	1
14. Бассейн р. Кемы, граница средней и южной тайги [Kema River basin, transition between middle- and southern-boreal subzones], 60°N, 37°E; GDD = 569; K = 36,9																	
<i>Agrostis canina</i>	-	-	12 ⁺	-	-	-	3 ⁺	-	-	-	-	-	-	-	-	25⁺	
<i>Nardus stricta</i>	-	-	-	-	-	-	4 ⁺	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Carex echinata</i>	-	-	6 ⁺	3 ⁺	-	-	3 ⁺	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>C. flava</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>C. nigra</i>	-	-	18 ⁺	24 ⁺	-	-	30 ¹	-	-	1 ¹	-	-	-	-	25⁺	-	
<i>Potentilla erecta</i>	4 ⁺	-	6 ⁺	3 ⁺	-	-	3 ⁺	17 ¹	-	1 ⁺	-	-	-	-	-	-	
<i>Empetrum nigrum</i>	-	-	-	4 ⁺	2 ⁺	15 ¹	-	-	3 ⁺	-	-	-	-	-	22¹	22⁺	
<i>Viola palustris</i>	-	-	-	-	-	-	3 ⁺	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Calluna vulgaris</i>	-	-	-	3 ⁺	100⁹	72 ¹	3 ⁺	17 ¹	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>n</i> ($\Sigma = 269$)	25	15	17	29	23	50	40	6	21	2	3	0	0	0	9	21	8
15. Заказник «Лисинский», южная тайга [Lisino Partial Nature Reserve, southern-boreal subzone], 59°N, 30°E; GDD = 686; K = 32,3																	
<i>Agrostis canina</i>	2 ⁺	18 ⁺	43 ⁺	21 ⁺	-	-	-	-	-	-	-	-	+	2 ⁺	-	-	50⁺
<i>Molinia caerulea</i>	-	-	-	-	-	-	6 ⁺	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Nardus stricta</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3³³	-	-	
<i>Carex echinata</i>	-	-	-	6 ⁺	-	-	6 ⁺	-	-	-	-	-	-	1 ⁺	-	-	13⁺
<i>C. flava</i>	-	-	21 ⁺	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,5	-	-	-	25⁺
<i>C. nigra</i>	-	-	-	-	-	-	16 ²	-	-	2 ¹	-	-	2	2 ⁺	-	-	
<i>Juncus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2 ¹	-	-	5	-	-	-	
<i>conglomeratus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Potentilla erecta</i>	9 ⁺	-	14 ⁺	3 ⁺	-	-	6 ⁺	2	-	1 ¹	-	-	5	3¹⁰	-	-	
<i>Empetrum nigrum</i>	-	-	-	-	-	-	16 ⁺	-	-	-	-	-	-	94¹³	-	-	
<i>Viola palustris</i>	-	-	-	-	-	-	3 ⁺	-	-	-	-	-	-	3¹²	-	-	

Виды [Species]	Типы сообществ [Community types]																	
	I.1	I.2	I.3	I.4	II.1	II.2	II.3	III	IV	V.1	V.2	V.3	V.4	V.5	VI.1	VI.2	VI.3	
<i>Calluna vulgaris</i>	—	—	—	—	—	—	3 ⁺	10	—	—	—	—	—	2 ¹	28 ⁵	—	—	
<i>Succisa pratensis</i>	2 ⁺	—	36 ⁺	3 ⁺	—	—	3 ⁺	—	—	1 ¹	—	—	3	—	—	—	—	
<i>n</i> ($\Sigma = 185$)	43	11	14	29	0	3	31	1	13	4	0	0	1	3	18	6	8	
16. Окрестности п. Сомино, южная тайга [Somino Stlmnt vicinities, southern-boreal subzone], 59°N, 35°E; GDD = 658; K = 36,1																		
<i>Agrostis canina</i>	—	—	—	3 ³	—	—	—	4 ⁺	—	—	—	—	2 ⁷	—	—	16 ¹	—	
<i>Molinia caerulea</i>	—	—	—	2 ¹	—	3 ⁺	19 ¹	—	—	—	—	—	30	—	—	3 ⁺	—	
<i>Nardus stricta</i>	—	—	—	—	—	3 ⁺	4 ¹	17 ⁺	—	—	1 ²	—	—	—	—	2 ⁺	—	
<i>Carex echinata</i>	—	—	—	1 ⁺	—	—	8 ⁺	—	—	—	—	—	—	1 ¹	—	—	5 ¹	—
<i>C. nigra</i>	—	—	—	—	—	—	15 ¹	—	—	—	—	—	2¹⁰	—	—	7 ⁺	—	
<i>Juncus conglomeratus</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1 ¹	—	—	—	—	
<i>Potentilla erecta</i>	21 ⁺	—	—	—	—	7 ⁺	15 ⁺	28 ⁺	4 ⁺	80 ³	2 ⁶	3	2 ¹	—	—	7 ⁺	29 ⁺	
<i>Empetrum nigrum</i>	—	—	—	—	—	7 ⁺	8 ⁺	—	—	—	—	—	—	—	—	54 ³	5 ⁺	—
<i>Viola palustris</i>	5 ⁺	—	—	—	—	—	4 ⁺	—	—	10 ⁺	—	—	2 ²	—	—	5 ⁺	—	
<i>Calluna vulgaris</i>	5 ⁺	—	—	—	100¹³	76 ⁴	23 ¹	39 ⁴	—	—	—	—	—	3 ⁺	—	—	—	
<i>Succisa pratensis</i>	—	—	—	—	—	—	—	4 ⁺	10 ⁺	1 ⁵	—	—	—	—	—	—	—	
<i>n</i> ($\Sigma = 229$)	19	6	0	4	10	29	26	18	24	10	3	1	3	0	35	44	7	
17. Национальный парк «Валдайский», южная тайга [Valday National Park, southern-boreal subzone], 58°N, 33°E; GDD = 727; K = 34,9																		
<i>Agrostis canina</i>	—	—	—	—	—	—	—	5 ⁺	—	11 ⁺	—	80 ³	—	—	10 ¹	4 ⁺		
<i>Nardus stricta</i>	—	—	—	—	—	4 ⁺	—	—	10 ⁺	—	—	—	2 ⁶	—	—	—		
<i>Carex echinata</i>	—	—	—	1 ⁺	—	—	—	—	—	—	—	—	60 ²	1 ⁺	5 ⁺	—		
<i>C. flava</i>	—	—	—	—	—	—	—	3 ⁺	10 ¹	22 ⁺	—	60 ⁴	—	—	—	4 ⁺		
<i>C. nigra</i>	—	—	—	—	—	—	33 ³	8 ¹	—	—	33 ⁺	—	100⁸	2 ³	14 ⁺	35 ¹	38 ¹	
<i>Juncus conglomeratus</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	40 ⁺	—	—	5 ⁺	8 ⁺	
<i>Potentilla erecta</i>	—	—	—	—	—	—	6 ⁺	4 ⁺	3 ⁺	40 ³	78 ⁴	—	80 ⁵	2¹¹	—	—	8 ⁺	
<i>Empetrum nigrum</i>	—	—	—	—	—	—	17 ⁺	—	—	—	—	—	—	—	57 ¹	—	—	
<i>Viola palustris</i>	—	1 ¹	—	1 ⁺	—	—	—	—	11 ⁺	—	—	—	40 ¹	2¹⁴	—	5 ⁺	4 ⁺	
<i>Calluna vulgaris</i>	6 ⁺	—	—	—	100¹¹	85 ¹	22 ⁺	16 ¹	—	—	—	—	20 ⁺	—	5 ⁺	—	—	
<i>Succisa pratensis</i>	—	—	—	—	—	—	—	4 ⁺	3 ⁺	—	11 ¹	—	—	1 ⁵	—	—	—	
<i>n</i> ($\Sigma = 235$)	18	3	5	3	9	27	18	25	36	10	9	0	5	2	21	20	24	
18. Костромская таежная станция, южная тайга [Kostroma Taiga Permanent Study Area, southern-boreal subzone], 58°N, 45°E; GDD = 766; K = 40,9																		
<i>Agrostis canina</i>	—	—	—	—	—	—	—	20 ⁺	1 ¹	—	—	—	—	—	—	13 ⁺	11 ²	
<i>Molinia caerulea</i>	—	4 ⁺	—	20 ⁶	—	54¹⁰	51¹⁴	—	—	—	—	—	—	40 ⁺	13 ⁺	—		
<i>Carex echinata</i>	—	—	—	—	—	—	—	7 ⁺	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
<i>C. nigra</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	20	—	—	—	—	
<i>Juncus conglomeratus</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5	—	—	—	—	
<i>Potentilla erecta</i>	—	—	—	—	—	—	3 ⁺	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
<i>Viola palustris</i>	—	—	—	—	—	—	—	7 ⁺	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
<i>Calluna vulgaris</i>	—	—	—	—	83²³	54 ⁴	34 ²	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
<i>n</i> ($\Sigma = 167$)	8	27	7	5	18	24	35	2	15	3	0	0	1	0	5	8	9	
19. Центрально-Лесной заповедник и бассейн р. Мёжи, граница южной тайги и подтайги [Central-Forest Strict Nature Reserve and Myozha River basin, transition between southern-boreal and hemiboreal subzones], 56°N, 32°E; GDD = 769; K = 33,9																		
<i>Agrostis canina</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	42 ²	—		
<i>Molinia caerulea</i>	—	—	—	0,5	—	20 ⁺	17 ¹	—	—	—	—	—	—	—	—	—		
<i>Nardus stricta</i>	—	—	—	—	—	—	17 ⁺	30 ⁺	—	40 ¹	—	—	—	4³⁵	—	8 ⁺		
<i>Carex echinata</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	10 ⁺	—	—	—	—	—	—	8 ⁺		

Виды [Species]	Типы сообществ [Community types]																
	I.1	I.2	I.3	I.4	II.1	II.2	II.3	III	IV	V.1	V.2	V.3	V.4	V.5	VI.1	VI.2	VI.3
<i>C. flava</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	10 ⁺	—	—	+	—	—	—	—
<i>C. nigra</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	40 ¹	21 ⁺	—	15	1 ⁺	1 ¹	17 ²	—
<i>Juncus</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	30 ¹	—	—	—	1 ⁺	—	8 ⁺	—
<i>conglomeratus</i>																	
<i>Potentilla erecta</i>	—	—	—	—	—	—	17 ⁺	—	11 ⁺	80 ⁴	100 ⁵	—	+	3 ⁵	—	8 ⁺	—
<i>Empetrum nigrum</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	8 ⁺	—
<i>Viola palustris</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	10 ¹	21 ⁺	—	—	1 ⁺	—	17 ⁺	—
<i>Calluna vulgaris</i>	—	—	—	—	1 ⁸	80 ¹	67 ⁺	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Succisa pratensis</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	16 ⁺	50⁸	75¹¹	—	1	3⁸	—	—	—
<i>n</i> ($\Sigma = 137$)	19	20	0	1	2	5	6	10	19	10	24	0	1	4	2	12	2

20. Заповедник «Калужские засеки», зона широколиственных лесов

[Kaluzhskie Zaseki Strict Nature Reserve, nemoral-forest zone], 53°N, 35°E; GDD = 989; **K** = 38,1

<i>Agrostis canina</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Molinia caerulea</i>	—	—	—	67 ³	—	19 ¹	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Carex flava</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1 ¹
<i>C. nigra</i>	—	—	—	44 ¹	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Potentilla erecta</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3 ⁺	—	—	—	—	—
<i>Calluna vulgaris</i>	—	—	—	—	—	6 ⁺	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>n</i> ($\Sigma = 64$)	11	5	0	9	0	16	0	8	0	1	4	0	0	0	0	6	4

21. Мордовский заповедник, зона широколиственных лесов

[Mordovian Strict Nature Reserve, nemoral-forest zone], 54°N, 43°E; GDD = 1075; **K** = 42,7

<i>Agrostis canina</i>	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	7 ⁺	—
<i>Molinia caerulea</i>	1 ⁺	—	10	3 ⁴	+	56 ⁵	88²³	—	—	—	—	—	—	—	—	20 ²	—
<i>Nardus stricta</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	50	—	—	—
<i>Carex nigra</i>	—	—	—	—	—	—	18 ⁺	—	—	—	—	—	—	—	—	7 ⁺	—
<i>Potentilla erecta</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Viola palustris</i>	—	—	—	—	—	—	—	6 ⁺	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Calluna vulgaris</i>	—	—	—	1 ⁺	—	67 ²	18 ¹	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>n</i> ($\Sigma = 68$)	4	0	1	3	1	9	17	4	0	0	1	0	0	1	8	15	4

Примечание. Типы сообществ: I – ельники: I.1 – зонального ряда, I.2 – высокотравные, I.3 – мезоэвтрофные сфагновые, I.4 – мезотрофные и олиготрофные сфагновые. II – сосняки: II.1 – лишайниковые и лишайниково-зеленошманные, II.2 – кустарничковые зеленошманные, II.3 – мезотрофные и олиготрофные сфагновые. III – кустарничковые и осенницеевые пустоши. IV – сероольшаники. V – сырье луга: V.1 – щучковые, V.2 – влажноразнотравные, V.3 – молиниевые, V.4 – мелкоосоковые, V.5 – белоусовые. VI – болота: VI.1 – сфагновые кочки и гряды, VI.2 – сфагновые ковры и мочажины, VI.3 – гипновые болота и мочажины аапа-болот. Для видов приводятся постоянство (%) и (в надстрочном регистре) среднее проективное покрытие (ПП) (%). При числе описаний менее 5 постоянство выражено как число регистраций. Для единственного описания даются только покрытия. Значения постоянства и ПП доминантов и субдоминантов выделены полужирным шрифтом. ПП менее 0,5% отмечены знаком «+». Прочерк «–» означает отсутствие вида; *n* – число описаний. GDD – сумма градусо-дней выше 10°C; **K** – коэффициент континентальности Конрада.

[Note. Community types: I - Norway/Siberian spruce forests: I.1 - zonal, I.2 - tall-herb, I.3 - meso-eutrophic peat-moss, I.4 - mesotrophic and oligotrophic peat-moss. II - Scots pine forests: II.1 - lichen and lichen-feathermoss, II.2 - dwarfshrub feathermoss, II.3 - mesotrophic and oligotrophic peatmoss. III - dwarfshrub heath or dry fescue grasslands. IV - gray alder groves (all types). V - mesic to wet meadows: V.1 - limegrass, V.2 - mesic forb, V.3 - purple moorgrass, V.4 - low sedge, V.5 - matgrass. VI - mires: VI.1 - peatmoss bog ridges and hillocks, VI.2 - peatmoss bog carpets and hollows, VI.3 - brownmoss fens and aapa-mire hollows. Constancy (%) and average cover (% in superscripts) are given for species. Constancy values are represented as numbers of relevés for community types with less than 5 relevés, and only cover values are listed for single relevés. Cover and constancy values are shown in bold for dominants and subdominants. Average species cover less than 0,5% is given as “+”; missed species are marked with “–”; *n* is number of relevés. GDD – a sum of growing degree-days above 10°C, and **K** is Conrad continentality index].

Для выявления влияния зональности на ценотические позиции видов сообщества объединены в следующие широтные ряды. 1) Ряд в сосняках лишайниковых и лишайниково-зеленомошных на бедных песчаных и каменистых почвах. 2) Ряд в сосняках на заболоченных кислых почвах с неглубокой торфяной залежью. 3) Ряд на торфяных грядах и кочках олиготрофных и мезотрофных болот. 4) Ряд на сфагновых коврах и в мочажинах (аналогично). 5–7) Ряды соответственно на щучковых, влажноразнотравных и мелкоосоковых лугах.

Для оценки значимости изменений видовых ПП для каждого из рядов в программе Statsoft Statistica 7 рассчитаны ранговые корреляции Спирмена (r_s) [26] между ПП и характеристиками теплообеспеченности и континентальности климата (см. табл. 1). Теплообеспеченность оценена по среднегодовой сумме градусо-дней выше 10°C ($GDD, ^\circ\text{C}$) (наибольшему слагаемому суммы эффективных температур) по данным сети многолетней (1983–2004) спутниковой метеосъемки [27]. Для оценки континентальности на основе сведений из этой сети рассчитан коэффициент континентальности Конрада (K), учитывающий разность среднемноголетних температур самого теплого и самого холодного месяца и географическую широту [28]. Значения r_s приводятся в табл. 2. Коэффициент Спирмена избран для расчетов, поскольку выборки описаний неравновелики [3]. Данные по рядам в ельниках на пла-корах и в высокотравных ельниках на богатых почвах не внесены в табл. 2: роль видов обсуждаемых свит в лесах этих типов не выражена. Значения r_s для видов на белоусовых лугах близки к таковым для мелкоосоковых лугов.

При анализе четвертичного расселения рассматриваемых видов привлечены данные о растительности более обширных территорий – от Атлантической и Центральной Европы до Сибири. Синхронная периодизация голоценена для всех регионов принята по Н.А. Хотинскому [29].

Номенклатура сосудистых растений дана по С.К. Черепанову [30], мхов – по М.С. Игнатову с соавт. [31]. Виды, отсутствующие в этих источниках, приведены по чек-листу мировой флоры [32]. Геоботаника требует стабильности таксономической номенклатуры, и мы осознанно придерживаемся консервативного подхода, по возможности следуя таксономическим стандартам советских и постсоветских лет. Это не только упрощает сопоставление геоботанических описаний, списков флор и ценофлор, выполненных разными авторами, но и благоприятствует реконструкции истории ценофлор, так как нередко позволяет оперировать таксонами большего объема. Именно такого подхода придерживался в своих работах классик флогенетики Р.В. Камелин [33, 34 и др.].

Результаты исследования и обсуждение

1. Ценотические позиции видов пустошно-боровой свиты

1.1. Самыми известными сообществами, сформированными видами пустошно-боровой свиты, являются западноевропейские верещатники. На бедных сухих песках плейстоценовых равнин Северо-Западной Германии и Ни-

дерландов господствующему *Calluna vulgaris* сопутствуют *Festuca filiformis* Pourr., *Avenella flexuosa*, *Nardus stricta*, *Sieglungia decumbens*, *Carex pilulifera*, *Cladonia portentosa* (Dufour) Coem. и др. Активизация роли психрофильных видов злаков характерна для регионов с атлантическим климатом [35]. Верещатники перемежаются с овсяницевыми (*Festuca filiformis*) пустошами или белоусниками с господством *Nardus stricta*. На участках с повышенной влагоемкостью почвы к *Calluna vulgaris* примешивается *Erica tetralix* L.

При зарастании дюн по берегам Северного и Балтийского морей верещатникам предшествуют вороничники с густыми шпалерами *Empetrum nigrum* s. str. Они развиты на подвижных песках и сменяются верещатниками после стабилизации дюн. Смены не происходит лишь на островах Северного моря и на побережье Нидерландов, где вороничники устойчивы, хотя после нарушений *Calluna vulgaris* появляется и в них. В сообществах присутствуют также *Corynephorus canescens* (L.) P. Beauv., *Ornithopus perpusillus* L., *Lotus corniculatus* L. s.l. и другие растения западноевропейской дюнной флоры [36].

На почвах большего минерального богатства в материковых районах, как, например, на обширной Лунебургской пустоши южнее г. Гамбурга обилие *Empetrum* снижается. Одновременно к *Calluna vulgaris*, *Erica tetralix* и пустошным видам злаков добавляются *Genista anglica* L., *G. pilosa* L., *Potentilla erecta*, *Polygala serpyllifolia* Hosé, *Galium hercynicum* Weig. [36]. Появление видов *Genista* знаменует первый этап в ряду постепенного перехода от североатлантических верещатников к средиземноморским сообществам ксеро- и термофильных кустарниковых и кустарничковых бобовых [33]. В Германии и Нидерландах нередки и кустарниковые сообщества из *Ulex europeaeus* L., *Sarothamnus scoparius* (L.) Koch и *Rubus plicatus* s.l., представляющие собой одну из первых стадий зарастания верещатников и белоусников лесом [36]. Кроме того, вересковые пустоши часто сочетаются с зарослями древовидного *Juniperus communis* L. по их окраинам.

С другой стороны, очевидно родство атлантических кустарничковых сообществ и сопряженных с ними белоусников с плакорными олиготрофными кустарничковыми тундрами Гипоарктики [35]. В первую очередь это касается вороничников. По берегам Баренцева и Белого морей их формирует уже не *Empetrum nigrum*, но гипоарктомонтанная *E. hermaphroditum* [3].

На сырьих экотопах господство от *Calluna vulgaris* переходит к *Erica tetralix*. Последнему сопутствуют *Molinia caerulea*, *Myrica gale*, *Trichophorum cespitosum* (L.) C.Hartm. subsp. *germanicum* (Palla) Brodd., *Agrostis canina*, мох *Hypnum jutlandicum* Holmen et E.Warncke, а в заболоченных понижениях – *Rhynchospora fusca*, *Juncus bulbosus*, *J. squarrosum*, *Drosera intermedia* и (во-круг озерков) *Hydrocotyle vulgaris* L. Часто формируются сфагновые ковры из *Sphagnum papillosum* Lindb. с примесью *S. molle* Sull., по которым растет *Narthecium ossifragum* (L.) Huds.

В промежуточных условиях увлажнения *Calluna vulgaris* и *Erica tetralix* согласуются. Значимого обилия при этом может достигать и *Molinia caerulea*, особенно при эвтрофикации почвы из-за кислотных дождей. Характерны также *Juncus squarrosum* и *Trichophorum cespitosum* subsp. *germanicum*. На востоке верещатники с *Calluna vulgaris* и *Erica tetralix* (acc. *Genisto-*

Callunetum Tüxen 1937) достигают г. Гданьска в Польше, а вороничники распространены и восточнее [36].

В выраженно океаническом климате Нормандии и Британских островов в ценофлору сырых верещатников включаются *Ulex minor* Roth (с тенденцией к господству), *U. gallii* Planch., *Lobelia urens* L. [37]. В Шотландии описаны циклические сукцессии, обеспечивающие устойчивость верещатников [38, 39] в силу взаимной дополнительности стратегий жизни *Calluna vulgaris* и его спутников. *Erica cinerea* L. может расти в тени *Calluna vulgaris*; *Potentilla erecta* существует с ним благодаря выносу годичных побегов за пределы вересковой куртины; парциальные кусты *Vaccinium vitis-idaea* заполняют прогалины и т.д. [40]. Однако в материковой Европе верещатники устойчивы крайне редко. Обычно они зарастают сосновым лесом или из-за эвтрофикации сменяются молиниевыми лугами, где вереск сохраняется лишь в качестве сукцессионного реликта [36].

В субконтинентальных районах Центральной Европы *Calluna vulgaris* сочетается уже с *Genista germanica* L., а верещатник обогащается кальцефильными луговыми и лесостепными видами (*Helicotrichon pratense* (L.) Bess., *Carex caryophyllea* Latourr. и др.). В то же время на гипсах в Тюрингии ацидофильные *Calluna vulgaris* и *Artemisia campestris* L. обычны на лугах и формируют под своими куртинами кислую подстилку. Верещатники на южных склонах предгорий Альп экологически отличны от северных типов и приближаются к средиземноморским, существующим на фоне выраженных летних засух [36].

По данным спорово-пыльцевого анализа, многие центральноевропейские массивы верещатников возникли еще в конце атлантического периода голоцена 4 600 л. н. Распространению этих сообществ способствовало сочетание океанического климата с хозяйственной деятельностью человека в Средние века, включая вырубку лесов, выпас овец и палы [36]. В то же время развитию верещатников и вороничников Шотландии и Норвегии благоприятствовал собственно прохладный и влажный климат субатлантического периода голоцена [39, 41]. Многие верещатники на балтийских дюнах, видимо, тоже можно считать первичными.

Помимо пустошей, *Calluna vulgaris* обычен и обилен на кочках верховых болот, сформированных *Sphagnum magellanicum* s.l., в омбротрофных, ацидофильных, сравнительно сухих условиях. Здесь под влиянием климата он доминирует независимо от частоты пожаров, нередко вместе с *Empetrum nigrum*, которой, однако, на болотах требуется большее минеральное богатство субстрата, нежели вереску. В горах Гарца *Calluna vulgaris* вместе с *Trichophorum cespitosum* subsp. *germanicum* типичен и для эродированной поверхности осущенных болот. Менее обычен он на переходных болотах. Однако *Erica tetralix* в северо-западных районах Центральной Европы растет и на верховых, и на переходных болотах, как на кочках, так и в межкочьях [36, 42].

1.2. Известно, что чем прохладнее и влажнее климат, тем выше уровень минимальной освещенности, необходимой любому виду растений. Теневыносливость *Calluna vulgaris* в субконтинентальных районах много выше,

чем в океанических. В результате он проникает под полог леса, доминируя в березово-дубовых (с *Quercus robur* L. и *Betula pubescens*) лесах на бедных кислых почвах Северной Германии вместе с *Avenella flexuosa*, *Holcus mollis*, *Vaccinium vitis-idaea* и *V. myrtillus* [36, 43]. *Calluna* постоянен и в ацидофитных буковых (из *Fagus sylvatica* L.) лесах, и в субоceanических дубравах с сосной без участия буков. В них он отмечен вместе с *Pyrola chlorantha* Sw., *Moneses uniflora* (L.) A.Gray, *Chimaphila umbellata* (L.) Barton, *Goodyera repens* (L.) R.Br. и опять-таки *Avenella flexuosa*. В Польше вид обыччен в сосняках с дубом черничных, но большего обилия достигает в сосняках лишайниково-зеленомошных на песках по покрову *Leucobryum glaucum* (Hedw.) Aongstr., *Pleurozium schreberi*, *Dicranum polysetum* Sw. и *Cladonia* spp. [36]. В Карпатах *Calluna vulgaris* тоже населяет сосняки с дубом, но и здесь он более типичен для чистых сосняков [43].

В субконтинентальных районах океанические верещатники в какой-то мере замещаются зарослями *Juniperus communis*, развитыми чаще всего по окраинам больших городов от Бранденбурга до Калининграда, но также на зеленых песках и прибалтийских альвалах [36].

Вороничники из *Empetrum nigrum* встречаются по берегам Балтики вплоть до Финского залива наряду с более обычными здесь вороничными сосняками [11, 44].

1.3. В таежной зоне Норвегии *Calluna vulgaris* характерен как для приморских верещатников и вороничников, зарастающих дюн, кочкарных омбротрофных болот, так и для сосняков разных типов, прежде всего лишайниковых и зеленомошных. Примечательно, что для некоторых типов пустошей в числе сопутствующих видов отмечены не только *Nardus stricta*, *Molinia caerulea*, *Agrostis canina* и *Potentilla erecta*, но также *Carex nigra* и *C. panicoides* L. (см. ниже). В горах *Calluna vulgaris* поднимается и в гипоаркто-кустарничковые тундры [45], но растет лишь там, где зимой укрыт достаточно мощным слоем снега [43]. В зональных тундрах Северной Фенноскандии *C. vulgaris* встречается лишь в их океанических и нейтральных (в отношении континентальности) моховых типах вдоль границы с крайнесеверной тайгой, тоже в мезохиональных условиях [46].

К понижениям с умеренным накоплением снега *Calluna vulgaris* тяготеет и в высокогорьях Альп. В то же время он населяет и теплообеспеченные склоны в нижней части альпийского пояса, где снег стаивает рано. В субальпийском поясе верещатники сменяются сообществами *Rhododendron ferrugineum* L. или *Vaccinium uliginosum* s.l. при более позднем стаивании снега и / или при выпасе, но удерживаются на вершинах низкогорий (1 400–1 600 м над у. м.), где снежный покров не столь значителен. В Судетах к таким верещатникам приурочены находки арктоальпийских гляциальных реликтов: *Hieracium alpinum* L. s.l., *Carex bigelowii* Torr. ex Schwein., *Juncus trifidus* L., *Alectoria ochroleuca* (Hoffm.) Massal. и др. [36].

Средиземноморские и макаронезийские изоляты *Calluna vulgaris* на Корсике, Сардинии, Азорских о-вах и в горах Атласа [5] приурочены к высотам 1 600–2 100 м над у. м. Здесь влажность воздуха достаточно высока для формирования самых южных горных верещатников. Ниже по склону *C. vulgaris*

встречается редко, в малом обилии, лишь во вторичных сообществах. Находки вида в турецком Лазистане сделаны уже в сосняках [43].

1.4. На Северо-Западе России, включая юг Карелии, *Calluna vulgaris* и *Empetrum nigrum* совместно произрастают в сосняках на боровых песках (брусничных лишайниково-зеленомошных и бруснично-черничных зеленомошных) и по окраинам болот, а также на омбротрофных сфагновых кочках и грядах в центральной части последних (здесь и далее до конца раздела 2 табл. 1). *Calluna vulgaris* особенно характерен для сосняков лишайниковых, где часто доминирует. В таких случаях нередко описывают особый тип леса – *Pinetum callunosum*. Обилие вереска и в этих лесах, и на болотах зависит от периодичности и интенсивности низовых пожаров [11]. В малом обилии вид может присутствовать и в ельниках зеленомошных, особенно на прогалинах, а также на кочках облесенных молиниевых болот смешанного или ключевого питания. В сосняках сфагново-зеленомошных *Calluna vulgaris* тоже нередко растет по соседству с *Molinia caerulea*.

Моно- или бидоминантные (с участием *Avenella flexuosa*) вересковые пустоши развиваются лишь на гарях и имеют кратковременно-производный характер, очень быстро заастая сосной. Эти сообщества бедны видами сосудистых растений, в том числе и европейскими спутниками вереска. Иногда здесь можно встретить *Nardus stricta* или *Potentilla erecta*, но не *Empetrum nigrum*. В малом обилии *Calluna vulgaris* может также присутствовать на боровых пустошах с господством *Festuca ovina* и на белоусовых лугах.

Примечательно, что *Carex panicea* и *Linum catharticum*, спутники вереска и молинии на западноевропейских пустошах на бедных почвах, в Ленинградской обл. и Карелии переходят на сырьи мелконосоковые луга богатых почв и даже на ключевые болота. На пустошах они более не встречаются.

В Карелии и Мурманской обл. *Calluna vulgaris* достигает северных пределов таежной зоны. К списку характерных для него сообществ здесь добавляются сосняки скальные на силикатных породах, прежде всего лишайниковые, где вереск обилен, как и другие эрикоидные кустарнички, но также зеленомошные и сфагново-зеленомошные [11]. На Кольском п-ове вид выходит на Мурманское побережье [48]. Здесь его распространение примерно совпадает с таковым *Nardus stricta* и *Potentilla erecta*, хотя последний вид тяготеет не столько к тундрам и пустошам, сколько к травяным березовым криволесьям [49]. В Хибинах *Calluna vulgaris* растет в примеси к *Betula nana* L. в долинных тундрах лесного пояса и заходит в нижнюю полосу горных тундр [43], а в Лапландском заповеднике приурочен к пустошам северных склонов гор со сниженной верхней границей леса.

Empetrum nigrum может быть очень обильной в сосняках вороничных по берегам Финского залива и Ладожского озера (сами эти сообщества, однако, встречаются не так часто) и особенно на болотах, в том числе в отсутствие *Calluna vulgaris*. А.А. Ниценко [47] на Северо-Западе бывшего СССР относит *Empetrum nigrum* к олиготрофной грядово-болотной эколого-ценотической свите, тогда как *Calluna vulgaris* – к северноборовой, указывая, однако, на связь видов этой свиты не только с сосновыми борами, но и с грядами верховых болот.

В северной тайге Карелии *Empetrum nigrum* уступает свое место *E. hermaphroditum* как в незаболоченных лесах, так и на морском берегу. В малом обилии она сохраняется лишь в сосняках багульниковых (с *Ledum palustre L.*) сфагновых и на верховых болотах. Вдоль Онежского берега Белого моря *E. nigrum* обычна в сосняках на приморских террасах атлантического возраста. Но на больших высотах она встречается редко и тоже лишь на болотах и в заболоченных сосняках, в то время как *E. hermaphroditum* равно обычна при любой степени заболоченности [11]. В Мурманской обл. *E. nigrum* редка, известна в основном по Кандалакшскому берегу Белого моря, но отмечена также в Ловозерских горах и на Айновых островах [48].

1.5. В Двино-Печорском регионе, а также к югу от него в Поволжье ценоотические позиции *Calluna vulgaris* и *Empetrum nigrum* становятся различны. В северной тайге до р. Мезень, по которой проходит северо-восточная граница ареала *Calluna vulgaris* [5, 50], вид произрастает и в лишайниковых и брусличных сосняках на песках, и в заболоченных сосняках и на верховых болотах. Он может быть обилен в сообществах всех этих типов (в том числе с ПП 20% на болоте в верховьях р. Кулой), но только на силикатах. На пинежских гипсах вереск отмечен нами лишь однажды на нарушенном отрезке просеки среди ельника.

Calluna vulgaris встречается и на юге п-ова Канин, но только в лесных «островах» и на торфяных болотах, не проникая в тундровые сообщества [51]. Восточнее в тундровой зоне вид также не найден. Распространение *C. vulgaris* на заполярном Северо-Востоке Европейской России отражено и в языке коренного населения региона. Слово *харнипайг*, обозначающее вереск по-ненецки, имеется лишь в канинском говоре этого языка [52], но отсутствует в большемельском и тем более в ямальских говорах [53].

В средней тайге *C. vulgaris* по соснякам на песках достигает нижнего течения р. Вычегды. На западе Архангельской обл. он был отмечен и на белоусовых лугах по берегам озер Кенозерской системы, в том числе на известняках, перекрытых тонким слоем торфа. При этом вид повсюду исчезает с заболоченных экотопов, по крайней мере ненарушенных, о чем писали и ранее [43]. По нашим наблюдениям 2008 г. в низовьях Вычегды, *C. vulgaris* обильно рос на просеке, проложенной через багульниковый сфагновый сосняк, но нигде не проникал на кочки вдоль края просеки. Одновременно с *C. vulgaris* с заболоченных экотопов исчезает и *Juniperus communis*.

При классификации сосняков средней и северной тайги Европейской России *Calluna vulgaris* выступает наиболее значимым видом из числа дифференцирующих западные (карельские и карельско-северодвинские) варианты ассоциаций от восточных (двино-печорских и печорских) [11]. В южной тайге, однако, *C. vulgaris* вновь появляется в заболоченных сосняках Поволжья и Заволжья, но никогда не доминирует в них и не проникает на безлесные болота.

Empetrum nigrum в Двино-Печорском регионе полностью отсутствует в северной тайге и в боровых лесах средней тайги. Указания на нее в данных условиях [50] относятся к *E. hermaphroditum*. Вместе с тем *E. nigrum* редко, но регулярно встречается на грядах верховых болот и на кочках в сфагновых

сосняках средней тайги на восток до Печорского Предуралья. Иначе говоря, ее ценотические позиции меняются прямо противоположно таковым *Calluna vulgaris*. В южной тайге Поволжья и Заволжья вид в описаниях не отмечен.

1.6. *Calluna vulgaris* и *Molinia caerulea* вместе с *Nardus stricta*, *Potentilla erecta*, *Succisa pratensis* и рядом бореально-лесных видов были отмечены на сфагновых болотах в окружении луговых степей под г. Курском. В этом же регионе среди дубрав нередки западины с *Betula pubescens* и *Molinia caerulea* [54], что можно считать фрагментарным дериватом центральноевропейских березово-дубовых лесов [36]. Восточнее в подтайге и тем более лесостепи Поволжья и Заволжья *Calluna vulgaris* исчезает не только с болот и из заболоченных сосняков, но и с боровых пустошей, гарей и вырубок. Самая восточная вырубка с вереском описана с р. Большой Кокшаги в Республике Марий Эл [43]. Единственным типом сообществ, населяемым *C. vulgaris*, остаются сосновые боры, пусть даже по окраинам болот, но на сухом песке. Именно в составе боровых ценофлор вид произрастает в Мордовии [55], Пензенской [56] и Саратовской [57] областях и достигает Среднего Урала.

На востоке Свердловской обл. *Calluna vulgaris* отмечен в борах на песках по берегам озер или близ полосы контакта с болотами. На Урале он считается редким видом, однако на юге таежной зоны Западной Сибири и в лесостепном Зауралье вновь достигает массовости. Здесь вереск тяготеет к крупным массивам сосновых боров-брусничников в бассейне левых притоков р. Иртыш на юг до г. Кургана. Иногда он встречается и в сосняках на песчаных островах среди болот, но не заселяет сами болота, а также гаря и вырубки [43, 58]. Реликтовые изоляты *C. vulgaris* отмечены в Хакасии, на юге Красноярского края (в том числе в Западном Саяне) и в борах Казахского мелкосопочника. Близ г. Бердска в Новосибирской обл. вереск исчез лишь в XX в. [58, 59].

Eriophorum nigrum приводилась К.Ф. Ледебуром для окрестностей г. Пензы [56]. Восточнее она очень редка на верховых и переходных болотах в центральной части Удмуртии [60]. На верховых болотах вид известен и на Среднем Урале, а также в подзоне южной тайги Западной Сибири севернее г. Тобольска, где он вновь становится обычным [58]. Однако указания *E. nigrum* s.str. для заполярного севера Сибири [61] следует относить к иному таксону – *E. stenopetalum* V.Vassil., а на Дальнем Востоке – также к *E. sibiricum* V.Vassil. [62].

2. Ценотические позиции видов мезотрофно-влажнолуговой свиты

2.1. Источниками для формирования мезотрофно-влажнолуговой свиты субокеанических видов служат ценофлоры осоково-сфагновых мезотрофных болот, белоусников и молиниевых лугов на бедных почвах.

По всей Центральной Европе от равнин до альпийского пояса гор обычны осоково-сфагновые болота с *Carex nigra*, *C. echinata*, *C. canescens* L. и *C. paupercula* Michx. по ковру *Sphagnum fallax*, *S. girgensohnii*, *S. molle* и других видов сфагновых мхов. Такие болота часто развиваются по окраинам

массивов олиготрофных торфяников. Как правило, на них доминируют *Carex nigra* и *C. canescens*. Первый из видов участвует и в формировании черноосоково-ситниковых сфагновых топяных болот и (вместе с *C. trinervis* Degl. и *Salix repens* L.) мезотрофных болот междюнных понижений. В то же время он вместе с *Carex panicea* проникает на сырьи щучковые (с *Deschampsia cespitosa*) луга. Выше верхней границы леса в Альпах *Carex nigra* сопутствует арктоальпийской *Eriophorum scheuchzeri* Hoppe на болотах вокруг горных озер.

Для осоково-сфагновых ковров характерны также *Agrostis canina* и *Viola palustris*, индикаторы неглубокого залегания минеральной почвы. Кроме них на равнинных болотах почти всегда присутствуют луговые виды, включая *Molinia caerulea* и *Succisa pratensis*. Названные виды доминируют при снижении уровня грунтовых вод и тем маркируют переход от болот к лугам. *Molinia caerulea* постоянна и на мезотрофных болотах в Гарце на высоте 800 м над у. м. [36]. В океаническом климате Уэльса и Южной Англии описаны как бедные видами, переходные к пустошам, так и многовидовые ключевые молиниевые болота. Последним свойственна и *Carex flava* [37], в горах Центральной Европы более типичная для мелкоосоковых болот на известняках [36].

2.2. И на равнине, и особенно в лесном поясе гор Центральной Европы черноосоковые болота регулярно сочетаются с белоусниками. Для последних в примеси к господствующему *Nardus stricta* характерны *Avenella flexuosa*, *Festuca rubra* L., *Sieglungia decumbens*, *Holcus lanatus*, *Potentilla erecta*, *Galium hercynicum*, *Succisa pratensis*, на равнине *Festuca filiformis*. Постоянны также *Calluna vulgaris*, *Genista anglica* и *G. pilosa*, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea* и *Pleurozium schreberi*, что указывает на тесную связь ценофлор белоусников и верещатников. И те, и другие часто произрастают на месте сведенных буковых лесов, т.е. предшествуют им в качестве пионерной стадии вторичной сукцессии. Распространению белоусников способствует выпас скота, особенно в условиях дождливого климата. Однако доминирование *Nardus stricta* возможно и в силу естественных причин, например, в понижениях с регулярным чередованием периодов недостаточного и избыточного увлажнения. Примечательна ассоциация атлантических белоусников ***Gentiano-Nardetum*** Preising 1950. В числе ее диагностических видов *Erica tetralix* сочетается с субконтинентальной *Gentiana pneumonanthe* L., широко распространенной в подтаежной и лесостепной зонах Европейской России и Сибири, и в то же время с неморальным атлантико- и центральноевропейским *Cirsium dissectum* (L.) Hill. В субатлантических белоусниках встречается и *Agrostis canina*, а для подтопленных участков с обилием *Juncus squarrosus* характерны также *Carex nigra* и *Molinia caerulea*.

С белоусниками сопряжены и луга из *M. caerulea* на сырьих кислых почвах, входящие в ряды демутации заболоченных березовых и влажных бересово-дубовых лесов. На этих лугах обычны *Potentilla erecta* и *Succisa pratensis*, общие с белоусниками, а кроме того – *Juncus conglomeratus* вместе с аль-

нетальным *J. effusus* L. Иногда сюда проникают и пустошные злаки – *Sieglingia decumbens* и собственно *Nardus stricta*. Под влиянием длительного выпаса молиниевый луг может и сам смениться белоусником.

Белоусники альпийского пояса от равнинных и низкогорных отличают *Anthoxanthum alpinum* A. et D. Löve, *Leucorchis albida* (L.) E. Mey. и другие гипоарктомонтанные виды [36]. Некоторые из них проникают и в краевую часть сообществ горных болот из *Eriophorum scheuchzeri* и *Carex nigra* (см. выше).

2.3. В Норвегии, как и в Центральной Европе, рассматриваемые виды тяготеют к ценофлорам мезотрофных болот и белоусников (*Agrostis canina*, *Molinia caerulea*, *Carex echinata*, *C. nigra*, *Viola palustris*) или только к последним (*Nardus stricta*, *Juncus conglomeratus*, *Potentilla erecta*, *Succisa pratensis*). Мезотрофно-болотные виды и *Potentilla erecta* характерны и для осоково-сфагновых сосняков по краю болот [45]. В этих сообществах они наблюдаются и в Восточной Фенноскандии вплоть до Карельского перешейка. Помимо этого, *Viola palustris* и *Succisa pratensis* вместе с *Potentilla erecta* иrradiируют в незаболоченные типы сосновых, березовых и даже широколиственных лесов, а первые два вида и *Carex nigra* проникают на влажно-разнотравные и таволговые (с *Filipendula ulmaria*) луга. *Viola palustris* характерна и для гипоаркто-кустарничковых горных тундр с господством *Vaccinium myrtillus* и *Empetrum hermaphroditum*. *Carex flava* произрастает на ключевых болотах и на молиниевых лугах на богатых почвах [45].

2.4. Взаимное обогащение ценофлор черноосоковых болот, белоусников и молиниевых лугов, наблюдающееся в лесном поясе гор, приводит к тому, что в умеренно континентальном климате востока Центральной Европы происходит интеграция этих ценофлор с образованием новых типов горно-луговых сообществ. Как мезотрофно-болотными, так и пустошными видами обогащаются и влажно-разнотравные луга. Так, на кислых почвах в Богемском массиве и Судетах описана луговая ассоциация *Angelico sylvestris-Cirsietum palustris* Darimont ex Balátová-Tuláčková 1973. В ней наряду с *Caltha palustris* L. доминируют *Carex nigra* и *Juncus filiformis* L. В числе диагностических видов отмечены *Carex echinata*, *C. panicea*, *Nardus stricta*, *Agrostis canina*, *Holcus lanatus*, *Juncus conglomeratus*, *Potentilla erecta* и *Viola palustris*. Развит ковер из мезотрофных видов мхов [63]. Очевидна близость лугов данного типа к мелкоосоковым лугам Восточной Европы с господством *Carex nigra*.

К. Лейшнер и Г. Элленберг [36] считают, что мелкоосоковым лугам, как и белоусникам, свойствен лишь антропогенный генезис. Однако наблюдение этих сообществ на заповедных территориях России убеждает в ином. Ценофлоры мелкоосоковых лугов и белоусников сформировались под влиянием естественных причин, хотя практика землепользования в последнее тысячелетие, безусловно, многократно увеличила площади, занятые этими сообществами. В Европейской России белоусники и мелкоосоковые луга выступают стадиями возобновления березняков и / или сосняков на влажных почвах мезотрофного ряда независимо от причины, приведшей к началу вторичной смены. Видимо, это справедливо и для Центральной Европы, а также Западной Фенноскандии, судя по обычности *Potentilla erecta* в березовых, сосновых

и широколиственных лесах [36, 45] (см. выше). Для Подмосковья аналогичные выводы были сделаны С.М. Разумовским [64], и, вероятно, следует с ними согласиться. Как реликт вторичной сукцессии можно рассматривать и *Succisa pratensis* в березняках, осинниках и далее ельниках. Вместе с тем возможна и новейшая экспансия этого вида, обусловленная увеличением количества осадков, как в лесах заказника «Лисинский» в Ленинградской обл. Сложнее случай с *Molinia caerulea*. Она столь обычна в центральноевропейских ацидофитных дубовых, буковых и хвойных лесах, что ее можно рассматривать не как реликт сукцессии, но как вид, изначально свойственный этим лесам [36].

2.5. В Ленинградской и Новгородской областях и в Южной Карелии наблюдаются уже типичные мелкоосоковые луга с господством *Carex nigra* и *Juncus filiformis* по ковру *Sphagnum* spp. и других мезогигрофильных видов мхов. На этих лугах обычны *Potentilla erecta*, *Viola palustris*, *Agrostis canina*, в подзоне южной тайги – *Juncus conglomeratus* и *Succisa pratensis*. Встречаются и *Nardus stricta* и *Carex echinata*. Последняя, однако, более типична для сфагновых сосняков и ельников по краю болот, где она сопутствует господствующим *C. nigra* и *Eriophorum vaginatum* L. Как уже говорилась, *Carex panicea* переходит на луга на почвах большего минерального богатства. Вместо нее в ценофлору мелкоосоковых лугов из состава болотно-ключевой ценофлоры интегрируются *C. flava* и более редкая *Eriophorum latifolium* Hoppe, а из пойменно-луговой ценофлоры – *Ptarmica vulgaris*. *Molina caerulea* в Южной Карелии все еще формирует изредка встречающиеся молиниевые луга на кислых почвах, а также заходит под полог сероольшаников, которыми зарастают эти луга. В Ленинградской обл., однако, *M. caerulea* произрастает уже не на подобных лугах, а под пологом хвойных лесов сфагново-зеленомошного типа.

Формирующиеся по соседству с мелкоосоковыми сырьи белоусовые луга обогащены *Carex nigra* и *C. flava*, а *Potentilla erecta* и *Viola palustris* становятся на них доминантами наравне с *Nardus stricta*. Впрочем, в последние десятилетия на этих лугах наблюдается снижение обилия *Nardus* и замещение его на *Festuca rubra*. *Potentilla erecta* и (в южной тайге) *Succisa pratensis* обильны и на лугах с господством *Deschampsia cespitosa*.

Согласно А.А. Ниценко [47], *Nardus stricta*, *Potentilla erecta* и *Succisa pratensis* относятся к белоусовой свите, связанной с лугами на бедных оподзоленных почвах, тогда как *Carex nigra*, *Agrostis canina* и *Viola palustris* – к торфянисто-луговой, ассоциированной с оторфованными кислыми оглеенными почвами, а *Carex flava* – к лугово-болотной. Этот же автор [65] указывает на проникновение многих из рассматриваемых нами видов под полог вторичных мелколиственных лесов. На месте ельников сфагново-зеленомошных формируются долгомошно-мелкоосоковые и долгомошно-молиниевые березняки, осинники и сероольшаники с *Carex nigra* и *Molinia caerulea*. Для лесов перечисленных формаций на психрофильных местообитаниях, особенно при выпасе и сенокошении, характерны *Nardus stricta*, *Succisa pratensis* и (чаще всего) *Potentilla erecta*. Последний вид встречается и в березняках на месте ельников черничных на почвах среднего увлажнения.

В северной тайге Карелии *Juncus conglomeratus*, *Succisa pratensis* и *Ptarmica vulgaris* исчезают. *Carex echinata* и *Agrostis canina* изреживаются в ее типичной (южной) полосе, где вновь приурочены к болотам, и не заходят в крайнесеверную тайгу Мурманской обл. [48]. *Carex nigra* еще доминирует на мелкоосоковых лугах в Керетском Беломорье, и именно на них нами был отмечен *Chrysaspis spadicea*. Но далее к северу исчезает и она. По берегам озер в Лапландском заповеднике наблюдаются лишь луга из *Molinia caerulea* с обильной *Carex flava*. *Viola palustris* при этом нередка по всему побережью Кольского п-ова и более обычна, чем в северной тайге Карелии [48]. Это напоминает о произрастании вида в горных тундрах Норвегии (см. выше).

2.6. На юго-западе Архангельской обл. еще встречаются молиниевые луга с *Nardus stricta*, *Potentilla erecta* и *Calluna vulgaris*. Однако восточная граница ареала *Molinia caerulea* проходит по р. Онеге (см. выше). У *Chrysaspis spadicea* аналогичная граница идет по рекам Кулою и Пинеге, а у *Ptarmica vulgaris* – по Мезени. К востоку и северо-востоку области изреживаются *Agrostis canina*, *Carex echinata*, *C. flava*, *Potentilla erecta* [50], а *Viola palustris* хотя и достигает Урала, но тоже становится редкой. *Nardus stricta* на юге Архангельской обл. тяготеет к тропам и просекам в заболоченных хвойных лесах и лишь в Предуралье вновь доминирует на лугах, а на Северном Урале – на пустошах и в горных тундрах. Примечательно, что в равнинной части Двино-Печорского региона этот вид не доходит до северной границы леса [3, 5]. Лишь *Carex nigra* остается обычным влажнолуговым видом и тоже отмечена в Печорском Предуралье. Возможно, однако, что за нее часто принимаются дерновинные формы евросибирской бореальной *C. juncella* (E.Fr.) T.Fr., более обычной в континентальных условиях.

2.7. В Среднем Поволжье и Заволжье ценотическая приуроченность изучаемых видов аналогична таковой на Северо-Западе России, но сами виды более редки. Исключение вновь составляют *Carex nigra*, обычная и часто массовая [55, 56, 60], и *Molinia caerulea*. Последняя обильна на сырьих лугах, особенно в подвергавшейся оледенению западной части региона [55, 56]. Еще более примечательны постоянство и ПП молинии в сосняках, березняках и (отчасти) ельниках сфагново-зеленомошных по краю болот на западе Мордовии. Они сопоставимы с аналогичными показателями в лесах Центральной Европы и даже превышают их. При неглубоком залегании грунтовых вод *M. caerulea* встречается и в сосняках травяно-зеленомошных с *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn. и *Convallaria majalis* L. на древней террасе Приволжской возвышенности. В этих лесах обычная и *Potentilla erecta* [66]. И травяно-, и сфагново-зеленомошные сосняки с молинией типичны и для южнотаежного Приветлужья. Однако в Прикамье изредка встречаются лишь вторые [60]. Белоусовые луга и пустоши, равно сухие и сырьи, известны в Пензенской [56] и Ульяновской [66] областях, сухие также по опушкам сосновых боров в Удмуртии [60]. На таких пустошах *Nardus stricta*, вероятно, является перигляциальным реликтом [3]. Этот вид обычен и в горных тундрах от Приполярного до Среднего Урала, в том числе на его восточном макро склоне [3, 5]. Но в Южной Сибири, включая окрестности г. Кемерово и горные луга Хамар-Дабана [67], он, скорее всего, заносный.

На Среднем Урале нет *Carex flava*, а *C. echinata* редка. *Agrostis canina* обычна, но уже в Зауралье замещается родственными сибирскими таксонами [5]. Прочие рассматриваемые виды представлены и на сырых лугах Зауралья, но в той или иной мере редки и по большей части находятся на восточном пределе своего распространения. Лишь ареал *Carex nigra* иррадиирует на восток вплоть до Алтая и бассейна р. Ангары [58], а *Molinia caerulea* – до центрального сектора Западной Сибири [68], а также на юг, в Арапо-Каспийский регион. При этом не только в нем, но еще в Башкирском Зауралье [69] заметно тяготение молинии к засоленным почвам. Ареалы *Potentilla erecta* и *Succisa pratensis* тоже достигают Алтая. Первый из видов приурочен здесь не столько к лугам, сколько к разреженным лесам подтайги – сосновым либо березовым из *Betula pendula* Roth.

3. Влияние климатических и топоэдафических факторов на ценотические позиции видов

3.1. Статистически значимые негативные зависимости ПП большинства модельных видов от **K** (табл. 2) подтверждают характеристику этих видов как субокеанических. Для *Calluna vulgaris* и *Empetrum nigrum* зависимости подтверждаются в сосновках на бедных почвах и / или на болотах, для *Carex echinata* – в заболоченных сосняках, для прочих видов осок, *Potentilla erecta* и *Succisa pratensis* – на лугах различных типов, для *Carex nigra* и *Juncus conglomeratus* – на сфагновых коврах и в мочажинах болот. Неожиданно позитивная связь ПП *Carex nigra* с **K** на мелкоосоковых лугах, видимо, объясняется ошибками идентификации вида в Пинежье и Предуралье, где за него была принята континентальная *C. juncella* (см. выше). Аналогичные зависимости для ПП *Nardus stricta* обоснованы ранее [3]. В то же время для *Viola palustris*, *Agrostis canina*, *Chrysaspis spadicea* и *Ptarmica vulgaris* (последние три вида не внесены в табл. 2) связи оказались незначимы. В число таких видов вошла и *Molinia caerulea*, чей субокеанический ареал служит хрестоматийным примером в географии растений. Причиной тому являются изменения ее ценотической приуроченности в разных частях ареала [70], о чем будет сказано ниже.

Заметим, что шкалы Элленберга [9] характеризуют все названные виды, включая и нейтральные по данным нашей выборки, как субокеанические, несмотря на произрастание их в Восточной Европе.

Таблица 2 [Table 2]

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

Виды [Species]	PhIE	Ряды зональных сравнений [Series of zonal comparisons]														
		Im		PB		R		H		L		MF		LS		
		T _E	K _E	GDD	K	GDD	K	GDD	K	GDD	K	GDD	K	GDD	K	
<i>Molinia caerulea</i>	×	3	0,4	0,3	0,4	-0,4	-0,4	-0,3	-0,1	-0,2	-0,3	-0,2	-0,4	-0,4	-0,5	-0,2
<i>Carex echinata</i>	×	3	×	×	0,04	-0,5*	-0,1	-0,1	0,2	-0,4	0,02	-0,4	×	×	0,1	-0,2
<i>C. flava</i>	×	2	×	×	×	-0,4	-0,3	-0,5*	-0,3	0,2	-0,5	-0,3	-0,6*	0,2	-0,8*	
<i>C. nigra</i>	×	3	-0,3	-0,3	0,4	-0,4	0,05	-0,5*	0,7*	-0,3	-0,2	-0,6*	0,2	-0,6*	-0,4	0,7*
<i>Juncus conglomeratus</i>	5	3	×	×	0,1	-0,4	×	×	0,4	-0,5*	0,4	-0,6*	×	×	0,5	-0,2

Виды [Species]	PhIE	Ряды зональных сравнений [Series of zonal comparisons]														
		Im		PB		R		H		L		MF		LS		
		T _E	K _E	GDD	K	GDD	K	GDD	K	GDD	K	GDD	K	GDD	K	
<i>Potentilla erecta</i>	×	3	×	×	0,6*	-0,3	×	×	0,3	-0,4	-0,03	-0,5	0,2	-0,8*	-0,1	-0,6
<i>Empetrum nigrum</i>	×	3	-0,2	-0,4	-0,1	-0,4	0,2	-0,5*	0,1	-0,5*	0,2	-0,2	×	×	0,3	-0,2
<i>Viola palustris</i>	×	3	×	×	0,5*	-0,2	×	×	0,4	-0,3	-0,3	-0,4	0,3	-0,4	-0,3	0,3
<i>Calluna vulgaris</i>	×	3	0,2	-0,5*	0,1	-0,5	-0,2	-0,7*	-0,5*	-0,6*	0,4	0,4	-0,4	-0,4	0,4	0,4
<i>Succisa pratensis</i>	5	3	-0,04	-0,2	0,1	-0,3	-0,1	-0,1	×	0,4	-0,6*	0,5	-0,5	0,5	-0,7*	

Примечание. PhIE – значения фитоиндикационных индексов видов по шкалам Г. Элленберга [9] для Центральной Европы: T_E – теплообеспеченность, K_E – континентальность. Зональные ряды: Im – обедненный на песках, PB – сосновки на заболоченных кислых почвах, R – гряды и кочки на сфагновых болотах, H – мочажины и ковры (аналогично), L – щучковые, MF – влажноразнотравные, LS – мелкоосоковые луга. Значения r_s, подтвержденные на уровне значимости $\alpha = 0,05$, выделены полужирным шрифтом и помечены звездочкой (*). × – индекс / коэффициент не определен. Прочее как в табл. 1.

[Note. PhIE are phytoindication indices for Central Europe according to H. Ellenberg et al. [9]: T_E is warmth supply, and K_E is continentality. Zonal series: Im - species-poor pine forests on sand, PB - pine forests on bogged acidic soil, R - bog ridges and hillocks, H - bog moss carpets and hollows, L - limegrass meadows, MF - mesic forb meadows, LS - low sedge meadows. The r_s values, confirmed at the significance level $\alpha = 0.05$, are shown in bold and marked by the asterisk (*). “×” means lacking definition or coefficient. For other notes, see Table 1].

В средней и северной тайге Европейской России при расчете коэффициентов корреляции Пирсона r негативные зависимости ПП от K наблюдались у *Calluna vulgaris* в общей выборке сосновок ($r^2 0,5*$) и в ельниках черничных, а также у *Molinia caerulea* в сосновках болотно-ключевых ($r^2 0,6*$). Последний вид встречается в Карелии при $K \leq 36$ и исчезает в Двино-Печорском регионе при дальнейшем росте значений K [11].

Не меньшее влияние, чем перепады температур, на океанические виды оказывает режим влажности. Основная часть верещатников и белоусников Атлантической и Центральной Европы развивается во влажном и мягком климате с обильными осадками [35, 36]. Для существования верещатника необходимо не менее 115 дождливых дней в году [39]; при этом значения K не превышают 12–15 [11]. От влажности приземного слоя воздуха зависит и *Empetrum nigrum* в прибалтийских сосновках вороничных [44]. Внутри куртин *E. nigrum* и *Calluna vulgaris* формируется собственный микроклимат с повышенной влажностью и сглаженной амплитудой колебаний температур [36]. Ареалы океанических видов мхов тоже лимитированы частотой и интенсивностью осадков [10].

3.2. Позитивные связи ПП с GDD выявлены только у *Viola palustris* и *Potentilla erecta* в заболоченных сосновках и у *Carex nigra* на коврах мезотрофных болот, где *C. flava*, напротив, демонстрирует негативные зависимости. В основном же модельные субокеанические виды нейтральны в отношении факторов теплообеспеченности (см. табл. 2), что закономерно. Этим они отличаются от альнетальных с выраженным позитивными связями ПП и GDD, как, например, у *Juncus effusus* ($r_s 0,6$ в заболоченных сосновках и 0,8 на щучковых лугах).

В сосновках средней и северной тайги Европейской России ПП *Calluna vulgaris* и *Molinia caerulea* с ростом GDD даже снижалось ($r^2 0,5–0,8*$) [11]. Однако расчеты велись без учета южной тайги и подтайги, что сказалось на

результатах. *Calluna vulgaris* требуется сравнительно теплый и продолжительный период вегетации. Его почки раскрываются лишь при температуре воздуха 7,2°C [36]. В целом, однако, ареалы океанических видов сосудистых растений лимитированы не теплообеспеченностью вегетации, но зимними морозами. Э. Даль [10] относит *Narthecium ossifragum* и *Erica tetralix* к скандинавско-атлантическому субэлементу: их ареалы ограничены изотермами зимних температур -4°C. Почки *E. tetralix* и *Calluna vulgaris* фактически лишены покровных чешуй, что указывает на южное происхождение видов. В Альпах и горах Шотландии часто наблюдается морозное побурение побегов *C. vulgaris* из-за обезвоживания. Этого не происходит, если растения укрыты снегом или растут под пологом леса. *Empetrum nigrum* менее чувствительна к морозам, чем *Calluna vulgaris* [10, 36].

На Урале *C. vulgaris* тяготеет к более прогреваемым, быстро протаивающим почвам и не заселяет гари и вырубки из-за резких колебаний температур на открытых экотопах [43]. Потребность вида в прогреваемых почвах объясняет его исчезновение с болот в Двино-Печорском регионе, Поволжье и Западной Сибири.

Ареал *Molinia caerulea* в Северной Европе ограничен изотермой января -11°C [10]. Из-за суровости зим, а еще более из-за ранних заморозков этот вид с поздним началом вегетации встречается лишь к югу от Двино-Печорского региона. В то же время *Nardus stricta* в Европе отнесен к «широко распространенному бореальному элементу», чей ареал лимитирован не зимними, но максимальными летними температурами +33°C [10].

3.3. Все рассматриваемые виды тяготеют к умеренно или сильно кислым почвам с низкой насыщенностью основаниями и недостатком азота и фосфора. В ряде горных районов Центральной Европы *Calluna vulgaris* произрастает и на известняках, но отличается при этом низкой конкурентоспособностью.

Верещатники и белоусники откладывают грубый гумус, закисляющий почву до $pH_{H_2O} < 5$. *Molinia caerulea* на сырьих лугах и болотах откладывает мезотрофный торф, но способствует разложению грубого гумуса верещатников, так как в ее ризосфере быстрее минерализуются органические соединения азота. Ее корни очень чувствительны к гипоксии, что объясняет зависимость вида от близкого залегания грунтовых вод.

Calluna vulgaris хорошо растет при питании аммиачным азотом или смесью NH_4^+/NO_3^- , но не чистым нитратным азотом: в его корнях почти не идет синтез нитратредуктазы. *Nardus stricta* и *Avenella flexuosa* тоже предпочитают аммиачный азот, но усваивают и нитратный. Это еще более характерно для *Molinia caerulea*. Ее ПП на болотах возрастает из-за их эвтрофикации вследствие кислотных дождей. Арбускулярная микориза *M. caerulea* повышает ее конкурентоспособность при низком содержании фосфора, что отмечено и у *Nardus stricta* [36].

Пожары создают благоприятные условия для прорастания семян *Calluna vulgaris* и *Erica tetralix*, особенно на бедных почвах [39]. Они косвенно благоприятствуют и *Molinia*, чьи грубые основания стеблей, служащие органами запасания, способны после пожара быстро давать новые побеги [36].

4. Феномен изменчивости ценотических позиций *Molinia caerulea*

У *Molinia caerulea* в разных частях ареала наблюдаются контрастные типы ценотической приуроченности.

В Северной Фенноскандии, включая Мурманскую обл., северную тайгу Карелии и северо-запад Архангельской обл. до р. Онеги, *Molinia caerulea* приурочена к коврам и мочажинам аапа-болот и к соснякам по окраинам последних, а также к сфагновым соснякам ключевого питания, т.е. к сообществам с повышенным уровнем богатства почв. При этом вид отсутствует на бедных почвах и очень редок на лугах. Исключением служат лишь молиниевые луга на выщелоченном делювии известняка по берегам озер Кенозерской системы.

В то же время в Белоруссии, на южнотаежном Северо-Западе России, в Верхнем и Среднем Поволжье и Заволжье *M. caerulea* встречается и зачастую доминирует лишь на бедных почвах, преимущественно в сосняках и ельниках сфагново-зеленомошной и сфагновой групп типов по окраинам верховых и переходных болот, на западе территории также на самих болотах. Реже вид проникает в незаболоченные сосняки зеленомошные и травяно-зеленомошные на песках при неглубоком залегании грунтовых вод. На богатых экотопах он более не встречается, разве что случайно заходит на нарушенные вторичные луга [70].

Переходная полоса, где *M. caerulea* произрастает на почвах обоих типов богатства, в Европейской России охватывает лишь среднюю тайгу Южной Карелии и северо-востока Карельского перешейка. Это, по сути, восточная граница атлантико- и центральноевропейской части ареала вида, в пределах которой он равнно характерен как для дубрав, сосняков, верещатников и белоусников на бедных кислых почвах, так и для ключевых болот и богатых видами лугов на известняках и мраморах. При этом представлены и молиниевые луга на бедных почвах. Их диагностическими видами служат *Calluna vulgaris*, *Nardus stricta*, *Carex pilulifera* и др., тогда как у лугов на известняках – *Selinum carvifolia* (L.) L., *Serratula tinctoria* L., *Cirsium tuberosum* (L.) All., *Sanguisorba officinalis* L., *Silaum silaus* Schinz et Thell. На лугах обоих типов постоянны *Succisa pratensis*, *Potentilla erecta*, *Deschampsia cespitosa*, *Sieglungia decumbens*, *Holcus lanatus*, в меньшей степени *Carex panicea*, *Linum catharticum*, *Ptarmica vulgaris*, *Gentiana pneumonanthe* [36, 37, 71–73]. Крайним восточным форпостом молиниевых лугов на известняках выступает луговой массив с sogospодством *Molinia caerulea* и *Sesleria uliginosa* Opiz в пойме р. Ижоры близ д. Пудость в Ленинградской обл. Для лугов на известняках Кенозерья типичны уже *Calluna vulgaris*, *Nardus stricta* и другие растения кислых почв.

На Кавказе *Molinia caerulea* в среднегорьях тяготеет к лугам на богатых почвах (например, на г. Бештау) и мезотрофным болотам, но в низкогорьях и предгорьях – вновь к дубравам на бедных почвах [70].

В Южном Зауралье и Западной Сибири *M. caerulea* опять приурочена к богатым, вдобавок засоленным почвам, в Казахстане вплоть до мокрых солончаков. В Челябинской обл. она встречается на мезоэвтрофных болотах, а в лесостепном Зауралье Башкортостана характерна для засоленных лугов, где произрастает вместе с *Cirsium canum* (L.) All., *C. esculentum* (Siev.) C.A. Mey., *Serratula coronata* L., *Inula aspera* Poir. и *Sanguisorba officinalis* [69]. В лесостепи Тобол-Иртышского и Обь-Иртышского междуречий по

краю болот развиты флористически близкие слабозасоленные луга на полу-гидроморфных почвах. Здесь *Molinia caerulea* сопутствует более обычным *Cirsium canum*, *Serratula coronata* и *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth [68].

Западноевропейские ботаники привыкли считать *Molinia caerulea* видом с бимодальным распределением по градиенту богатства почвы, не задаваясь вопросом, чем обусловлено такое распределение. Однако на остальной части ареала районы с различными типами ценотической приуроченности вида разобщены географически. У *M. caerulea* выявлено несколько цитотипов, но география их распространения не соответствует таковой типов ценотической приуроченности. И на бедных, и на богатых почвах преобладает тетраплоидный цитотип с $2n = 36$ [70]. Различия могли бы объясняться тем, что в рамках комплекса *M. caerulea* существуют разные криптовиды – «эвтрофный» и «олиготрофный». Однако по результатам секвенирования ДНК (ITS) эта гипотеза не подтвердилась, т.е. в пределах Европейской России и Зауралья все популяции *M. caerulea* генетически однородны [N.N. Nosov, pers. comm.]. Причину различий остается искать лишь в области экологии и экофизиологии вида.

5. Распределение океанических видов по экоценотическим и ценогенетическим элементам

5.1. Наиболее древними типами сообществ океанических видов из числа рассматриваемых нами представляются вороничники и верещатники, существовавшие на приморских пустошах и дюнах вдоль берегов Атлантики еще в олигоцен-миоценовое время одновременно со становлением тургайской флоры.

Б.А. Юрцев [35] предполагает атлантический пустошный генезис рода *Empetrum* L. и его происхождение от какого-либо из двух более южных родов боровых кустарников – амфиатлантического *Corema* D.Don или восточноамериканского *Ceratiola* Michx. Молекулярно-таксономическая реконструкция (nrDNA ITS, matK [74]) подтверждает атлантический генезис рода, однако последний представляет собой сестринскую кладу относительно двух других родов Empetraceae. Наиболее примитивны в роде *Empetrum* двудомные красноплодные диплоидные ($2n = 26$ [75]) виды рода *E. rubrum* L., сохранившиеся в субантарктической Южной Америке, ранее же, видимо, распространенные биполярно. Однако *E. rubrum* теснее связан не с североамериканским красноплодным *E. eamesii* Fern. et Wieg., а именно с европейским черноплодным *E. nigrum* s.l., тоже двудомным и диплоидным. Это отодвигает время формирования комплекса *E. nigrum* s.l. в олигоцен, когда Европа еще соединялась с Гренландией, если не в эоцен – эпоху моста суши между Европой и Северной Америкой.

В раннем плиоцене из вида, предкового по отношению к *E. nigrum* s.str., выделился однодомный тетраплоид ($2n = 52$ [75]) *E. hermafroditum*, видимо, тоже на приморских пустошах. Он оказался не производным от *E. nigrum* s.str., как мы считали ранее [3], а сестринским по отношению к нему. Между тем атлантический предок *E. nigrum* расселился вдоль северного побережья Евразии на восток, навстречу *Vaccinium uliginosum* s.str. и

другим видам эрикоидных кустарничков, мигрировавшим с востока на запад [4, 42]. К началу плейстоцена произошла его дивергенция на европейский *Empetrum nigrum* s.str. с короткожелезистым опушением годичных побегов, пацифический *E. sibiricum* с шерстистым опушением из прямых волосков и переходный сибирский *E. stenopetalum*. Плейстоценовая континентализация последнего вида привела к смещению времени его цветения с ранней весны на середину лета [62]. Это позволило ему произрастать в зональных кустарничковых тундрах, подняться на гольцы и наряду с тетрапloidным *E. subholarcticum* V.Vassil., выделившимся уже из *E. sibiricum*, сформировать гибоарктомонтанный континентальный ареал.

Видимо, вороничники исторически моложе верещатников, так как сукцессионно предшествуют им при зарастании дюн. Выше говорилось о связи атлантических верещатников с формациями средиземноморских кустарничковых и кустарниковых Fabaceae. Очевидна и их связь с сообществами древовидных видов *Erica* [33]. Пыльца *Calluna vulgaris* известна из третичных отложений Европы [42]. *Potentilla erecta* также присутствует в Европе издавна, учитывая вероятный древнесредиземноморский генезис этого вида.

Ценофлоры атлантических ключевых болот, в основе своей неморальные, видимо, тоже начали формироваться еще в тургайское время и окончательно сложились при утрате третичными лесными болотами древесного яруса в позднем плиоцене [76]. Атлантическим и позднетретичным представляется и генезис первых белоусников [3, 35]. Однако ценофлоры современных белоусников сравнительно молоды, так как сложены разными стадиальными элементами. Это видно на примере упомянутой выше ассоциации *Gentiano-Nardetum*. *Nardus stricta* расселялся в составе комплексов перигляциальной растительности, хотя и не в криоксеротические максимумы оледенений, а в гигротические фазы деградации ледниковых щитов. *Gentiana pneumonanthe* – наследие евросибирской плейстоценовой лесостепи, по данным палинологических реконструкций достигавшей Атлантической Европы в максимум валдайского оледенения [77] и тем более в среднем плейстоцене. В то же время *Erica tetralix* и *Cirsium dissectum* могли расселяться лишь во влажные и теплые интервалы межледниковых и послеледниковых.

Учитывая амфиатлантический ареал *Carex nigra* и североамериканский центр разнообразия родственных ей видов из секции *Phacocystis* Dumort., она либо ее предок должны были проникнуть из Америки в Европу еще во время существования атлантического моста суши. Остатки мешочеков *C. cf nigra* известны из плиоцена Среднего Поволжья [78]. В Англии достоверная *C. nigra* обнаруживается уже в кромерских слоях миндель-рисского (лихвинского) межледникового. К этому же времени относят формирование четвертичных типов европейских осоковых болот с ярусом сфагновых мхов [42]. Более молоды влажнолуговые ценофлоры, особенно вторичные щучковые луга, сложенные видами с разнотипными ареалами и формировавшиеся уже под влиянием человека [33, 36]. Однако молиниевые луга на кислых почвах древнее щучковых. Их ценофлора более однородна хорологически, да и экологически, хотя ее возраст все же вряд ли превышает микулинский.

5.2. Во флоре Северо-Запада бывшего СССР *Calluna vulgaris* и *Empetrum nigrum* s.str., а также *Erica tetralix*, *Corynephorus canescens*, *Sieglungia decumbens*, *Rhynchospora fusca*, *Carex pilulifera*, *Juncus squarrosum*, *Drosera intermedia* и другие растения верещатников, белоусников и молиниевых лугов отнесены Н.А. Миняевым [7–8] к неморальному океаническому (атлантическому) миграционно-генетическому элементу. *Molinia caerulea* и *Linum catharticum* отнесены к неморальному субокеаническому элементу, а *Carex nigra*, *Potentilla erecta* и *Succisa pratensis* – на наш взгляд, ошибочно к геминеморальному субконтинентальному.

Плейстоценовые волны расселения океанических и субокеанических видов с запада на восток происходили в периоды повышенной влажности климата, преимущественно (хотя и не всегда) во время потеплений. Судя по реликтовым изолятам *Juncus squarrosum* в бассейне Дона и *Drosera intermedia* в среднем течении Днепра [5], распространение видов, характерных для сырых верещатников, имело место в лихвинское межледниковые [7–8]. Затем в перигляциале Поволжья и Прикамья на завершающих этапах среднеплейстоценового оледенения, т.е. на исходе похолодания, расселялся уже *Nardus stricta* [3, 60]. Основная же волна расселения атлантических и субатлантических видов на восток связана с наступившим вслед за этим микулинским межледниковым.

В первую половину межледниковых шла миграция субсредиземноморских кверцетальных видов с юго-запада на северо-восток в полосе современной лесостепи. Затем по мере увеличения влажности климата ее сменила миграция центральноевропейских фагетальных и тилюстальных видов с запада на восток и северо-восток в зоне широколиственных лесов и в подтайге, но отчасти и в южной тайге, поскольку климат был теплее современного. Обе волны расселения в силу их широтной локализации были приурочены к тяжелым, в том числе карбонатным почвам [79]. Расселению фагетальных видов сопутствовала миграция *Potentilla erecta* и *Succisa pratensis*, а также мезотрофно-болотных видов синузии *Carex nigra*, причем упомянутый вид успел достичь юга Средней Сибири. В это же время в Западную Сибирь и Казахстан распространилась *Molinia caerulea*, ассоциированная с богатыми, в том числе засоленными почвами (если только в Казахстане этот вид не относится к более древним реликтам древнесредиземноморской природы).

Calluna vulgaris и другие растения верещатников и тесно связанный с ними дюнной флоры могли расселяться как со второй, так отчасти и с первой волной микулинских мигрантов. Именно реликтами микулинского времени следует считать находки этих видов параллельно линии, маркирующей край материкового льда максимальной стадии ранневалдайского (калининского) оледенения. Это *Corynephorus canescens* на боровых песках по Днестру, Оке и в верховьях Ловати, *Sieglungia decumbens* в верхнем течении Днепра и на западе Верхне-Волжского региона, аналогичные находки *Juncus squarrosum*, *Drosera intermedia* и других океанических видов. К последним можно отнести и водную *Lobelia dortmanna* L. в верховьях Днепра. Однако основная часть ареала этого вида на Северо-Западе России сформировалась лишь в «половецкое потепление» пребореального периода голоцен [5, 8].

Видимо, микулинским является и реликтовый изолят *Calluna vulgaris* в Саратовской обл., хотя Д.И. Литвинов [66] и И.И. Спрыгин [57] считают этот вид (как и другие растения зеленомошных сосняков) свойственным еще поволжским «горным соснякам» позднего плиоцена. Вряд ли, однако, вереск, не выносящий морозов, бесснежья, сухости воздуха и промерзания почвы, да и сами «горные сосняки» могли пережить криоксеротический интервал среднего плейстоцена на свойственных им ныне экотопах.

Проникновение *C. vulgaris* на юг Западной Сибири и его находки на Западном Саяне, на наш взгляд, тоже следует датировать микулинской эпохой. Временем миграции объясняется и массовость *C. vulgaris* и *Molinia caerulea* в пределах сравнительно узкой подтаежно-лесостепной полосы их расселения в Зауралье. Последовавшие за межледниками зырянское, а затем и сартанское оледенения севера Западной Сибири не были столь суровы, как валдайское оледенение в Европе [58]. Это подтверждают и палинологические данные, указывающие на существование 16 000 л. н. в Зауралье на широте современных подтайги и лесостепи комплексов таежно-лесной растительности [77], т.е. условий, в которых местные популяции *Calluna vulgaris* и *Molinia caerulea* могли благополучно дожить до послеледниковья. К западу от Урала климат этому не благоприятствовал.

Следует учесть, однако, что Р.В. Камелин, исходя из находок *Calluna vulgaris* в Кокчетавской обл. Казахстана, отодвигает его расселение на юге Западной Сибири в плювиальный период среднего плейстоцена, соответствующий максимуму днепровского оледенения. В это время могла существовать полоса сосновых боров от Урала и Мугоджар до Южного Алтая, обеспечившая виду миграционный коридор [34].

5.3. Новая волна распространения растений атлантических вересковых пустошей реконструируется для соминского интерглациала валдайского оледенения на фоне повышенной влажности климата и экспансии широколистенных видов деревьев в северо-западном секторе Восточноевропейской равнины. В числе этих пустошных видов *Corynephorus canescens*, *Sieglungia decumbens*, *Drosera intermedia*, в западной части региона также *Rhynchospora fusca*. Начальные этапы отступления поздневалдайского (осташковского) ледникового щита маркированы расселением *Juncus squarrosus* [8]. Более поздние осцилляции ареала *Nardus stricta* в позднеледниковые Северо-Западного региона документированы для среднего и верхнего дриаса [3]. При этом в межледниковых отложениях бёллинга и аллера Карелии обнаруживаются уже *Calluna vulgaris* и *Empetrum nigrum* s.l., а также водная амфиокеанская *Myriophyllum alterniflorum* DC. [48].

В середине пре boreального периода голоцене («половецкое потепление») расселение *Juncus bulbosus*, *Drosera intermedia* и особенно *Myrica gale* прослеживается в Восточной Прибалтике по берегам Ильдиевого моря. Видимо, вместе с этими видами распространялись также *Carex pilulifera* и *C. hostiana* DC. [8].

Новый импульс к расселению океанические виды получают в атлантическом периоде. В это время миграция видов проходила севернее, чем микулинская, по территории современной таежной зоны, на бескарбонатных лес-

ных почвах, в том числе легкого гранулометрического состава [79], что благоприятствовало растениям верещатников. Вдоль побережий Литоринового моря на восток продвинулись *Erica tetralix*, *Corynephorus canescens*, *Sieglinia decumbens*, *Rhynchospora fusca*, *Juncus squarrosum*, *Salix repens*, *Myrica gale* и другие растения пустошей и сообществ, ассоциированных с ними, а также *Galium hercynicum* [7–8]. Одновременно *Calluna vulgaris* массово прослеживается в атлантических торфах Карелии [48] и достигает Мезени и юга п-ова Канин [51], а *Empetrum nigrum* s.str. – Карельского и Онежского берегов Белого моря [11]. Атлантические изоляты *Festuca filiformis* выявлены на Верхней и Средней Волге [80]. В Поволжье с запада проникает и *Molinia caerulea*, на этот раз ассоциированная с олиготрофными почвами. В поволжских сосновых лесах этот вид достигает массовости. Одновременно по мезоэвтрофным экотопам аапа-болот Фенноскандии *M. caerulea* расселяется на север до Мурманского берега Кольского п-ова и на северо-восток до Кенозерья и кряжа Ветреный Пояс.

Calluna vulgaris по сосновым борам южной тайги и подтайги достиг Среднего Урала [43]. Независимо от него по верховым болотам вплоть до Урала расселилась и *Empetrum nigrum* [58]. Как известно [29, 42, 48], площадь верховых болот возросла к концу атлантического периода; одновременно с этим по мере нарастания мощности торфяных залежей снизилась их трофность.

Многие субокеанические виды мезотрофно-влажнолуговой свиты прошли и в Зауралье. Однако здесь их позиции оказались достаточно слабы, и, в отличие от микулинских мигрантов, эти виды не распространились дальше на восток [58]. Объяснение этому кроется в асинхронности термических оптимумов, а также гигротических фаз в голоцене Европейской России и Сибири. Сибирский термический оптимум наступил еще в первой половине бореального периода. К началу атлантического периода он уже завершился. Влажная климатическая фаза продолжалась еще до середины периода, но затем климат стал засушливым [29]. Во время сибирского бореального оптимума европейские океанические мигранты еще не расселялись на восток. Но в атлантическом периоде они уже не могли распространяться по Сибири из-за неблагоприятного для них климата, отличного от европейского, и остановились вблизи Урала. Исключением служит лишь *Empetrum nigrum*, проникшая на верховые болота Западной Сибири из аналогичных сообществ Среднего Урала, именно в подзоне южной тайги. В более южных зональных выделах Зауралья этот вид, видимо, отсутствует.

5.4. К западу от Урала гигротическая фаза продолжилась и после походления климата в суббореальном периоде [29]. В суббореале происходило расселение ряда атлантических видов, включая *Myrica gale*, по литориновой террасе Финского залива, а также внедрение этого вида в сфагновые сосняки. В субатлантическом периоде во время Малой ледниковой эпохи вдоль берегов залива расселялась и *Empetrum nigrum* [8, 11]. Вплоть до ХХ в. увеличение занятых площадей наблюдалось и у всех приморских типов верещатников, хотя в наши дни в странах Центральной Европы их относят к сообществам, находящимся под угрозой исчезновения [36].

Основных волн расселения океанических видов в Европейской России, однако, все же было только две – микулинская и атлантическая.

Выводы

1. Субокеанические доминанты безлесных атлантических и центральноевропейских кустарничковых пустошей *Calluna vulgaris* и *Empetrum nigrum* s.str. в Восточной Европе переходят под полог сосновых боров на песках и / или на кочки и гряды верховых болот в зависимости от климатических особенностей региона и экологических требований видов.

2. Восточноевропейская ценофлора мелкоосоковых лугов с господством *Carex nigra* сформировалась в результате слияния ценофлор мезотрофных осоково-сфагновых болот и белоусовых пустошей в лесном поясе гор Центральной Европы.

3. Статистически значимое снижение проективного покрытия большинства рассматриваемых видов с увеличением континентальности климата сочетается с нейтральностью этих видов по отношению к факторам теплообеспеченности вегетации.

4. Контрастные изменения приуроченности *Molinia coerulea* к сообществам с различным уровнем минерального богатства почв в разных частях ее ареала не имеют под собой генетической обусловленности и должны объясняться исходя из неучтенных пока экологических особенностей вида.

5. Ареалы *Calluna vulgaris* и *Molinia coerulea* в Западной Сибири сформировались во время микулинского межледникового, тогда как аналогичный ареал *Empetrum nigrum* – в атлантическом периоде голоцене.

Список источников

1. Кучеров И.Б., Зверев А.А. Ценотические позиции бореальных видов растений в сообществах широколиственно-лесной зоны // *Turczaninowia*. 2021. Т. 24, № 3. С. 89–110. doi: 10.14258/turczaninowia.24.3.8
2. Кучеров И.Б., Зверев А.А. Ценотические позиции неморальных и бореонеморальных видов растений в сообществах таежной зоны // *Turczaninowia*. 2022. Т. 25, № 3. С. 129–152. doi: 10.14258/turczaninowia.25.3.13
3. Кучеров И.Б., Зверев А.А., Чиненко С.В. Ценотические позиции гипоарктических видов растений в сообществах таежной зоны Европейской России // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2023. № 61. С. 45–87. doi: 10.17223/19988591/61/3
4. Кучеров И.Б., Зверев А.А., Чиненко С.В. Ценотические позиции гипоаркто-бореальных видов растений и лишайников в сообществах тундры и тайги Европейской России // Разнообразие растительного мира. 2024. № 1. С. 4–45. doi: 10.22281/2686-9713-2024-1-4-45
5. Hultén E., Fries M. *Atlas of North European vascular plants, north of the Tropic of Cancer*: In 3 t. Königstein : Koeltz Sci. Publ., 1986. 1172 p. doi: 10.1111/j.1756-1051.1988.tb01702.x
6. Шенников А.П. К ботанической географии лесного северо-востока европейской части СССР // Тр. БИН АН СССР. Серия 3: Геоботаника. 1941. Т. 4. С. 35–46.
7. Миняев Н.А. История развития флоры северо-запада европейской части СССР с конца плейстоцена : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Л. : Ленинградский государственный университет, 1966. 38 с.

8. Миняев Н.А. Разработка вопросов истории формирования и структуры современной флоры северо-запада европейской части СССР в связи с ее охраной. Л., 1985. 53 с. (Рукопись на кафедре ботаники СПбГУ.)
9. Ellenberg H., Weber H.E., Düll R., Wirth W., Werner W., Paulissen D. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. 2 Aufl. // Scripta Geobotanica. 1992. Bd 18. S. 1–258.
10. Dahl E. The phytogeography of Northern Europe (British Isles, Fennoscandia and adjacent areas). Cambridge : Cambridge Univ. Press, 1998. 297 p.
11. Кучеров И.Б. Ценотическое и экологическое разнообразие светлохвойных лесов средней и северной тайги Европейской России. СПб. : Марафон, 2019. 568 с.
12. Самбук Ф.В. Печорские леса // Тр. Ботанического музея АН СССР. 1932. Т. 24. С. 63–245.
13. Благовещенский Г.А. Эволюция растительного покрова болотного массива «1007 км» у ст. Лоухи (Карелия) // Тр. БИН АН СССР. Серия 3: Геоботаника. 1936. Т. 3. С. 141–232.
14. Некрасова Т.П. Растительность альпийского и субальпийского поясов Чуна-тундры // Тр. Лапландского государственного заповедника. М., 1938. Т. 1. С. 7–176.
15. Корчагин А.А. Растительность северной половины Печорско-Ылъгического заповедника // Тр. Печорско-Ылъгического заповедника. 1940. Т. 2. С. 5–415.
16. Шапошников Е.С., Коротков К.О., Минаева Т.Ю. К синтаксономии еловых лесов Центрально-Лесного заповедника. Ч. I: Неморальные и травяно-болотные ельники. М. : Деп. ВИНИТИ № 4083-В88, 1988. 72 с. (Рукопись.)
17. Коротков К.О. Леса Валдая. М. : Наука, 1991. 160 с.
18. Морозова О.В., Коротков В.Н. Классификация лесной растительности Костомушского заповедника // Заповедное дело. 1999. Т. 5. С. 56–78.
19. Галанина О.В., Андреева Е.Н., Кузьмина Е.О. Растительный покров охраняемой части Кудровского болота (Ленинградская область) // Ботанический журнал. 2001. Т. 86, № 11. С. 109–121.
20. Морозова О.В., Заугольнова Л.Б., Исаева Л.В., Костина В.А. Классификация boreальных лесов севера Европейской России. I: Олиготрофные хвойные леса // Растиельность России. 2008. № 13. С. 61–82. doi: 10.31111/vegrus/2008.13.61
21. Заугольнова Л.Б., Смирнова О.В., Braslavskaya T.YU., Degteva C.V., Prokazina T.C., Lugovaya D.L. Высокогравийные таежные леса восточной части Европейской России // Растиельность России. 2009. № 15. С. 3–26. doi: 10.31111/vegrus/2009.15.3
22. Шевченко Н.Е. Сообщества сосново-еловых лесов верхней части бассейна р. Печоры (Печоро-Ильчский биосферный заповедник, Собинский участок) // Лесотехнический журнал. 2015. Т. 5, № 3. С. 142–152. doi: 10.12737/14162
23. Зверев А.А. Информационные технологии в исследованиях растительного покрова. Томск : ТМЛ-Пресс, 2007. 304 с.
24. Сукачев В.Н. Растительные сообщества (Введение в фитосоциологию). 4-е изд. Л. ; М. : Книга, 1928. 232 с.
25. Исаченко Т.И., Лавренко Е.М. Ботанико-географическое районирование // Растиельность европейской части СССР. Л. : Наука, 1980. С. 10–22.
26. Spearman C. The proof and measurement of association between two things // Am. J. Psychol. 1904. Vol. 15, № 1. PP. 72–101. doi: 10.2307/1412159
27. NASA prediction of worldwide energy resources. 2018. URL: <https://power.larc.nasa.gov/data-access-viewer/> (дата обращения: 15.11.2021).
28. Tuhkanen S. Climatic parameters and indices in plant geography // Acta Phytogeogr. Suec. 1980. Vol. 67. PP. 1-105.
29. Хотинский Н.А. Голоцен Северной Евразии. М. : Наука, 1977. 200 с.
30. Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб. : Мир и семья–95, 1995. 991 с.
31. Ignatov M.S., Afonina O.M., Ignatova E.A. Check-list of mosses of East Europe and North Asia // Arctoa: Бриологический журнал. 2006. Т. 15. С. 1–130. doi: 10.15298/arctoa.15.01
32. The World Flora Online. 2024. URL: <http://www.worldfloronline.org> (дата обращения: 13.02.2024).

33. Камелин Р.В. География растений. СПб. : Изд-во Санкт-Петербургского университета, 2018. 306 с.
34. Камелин Р.В., Овеснов С.А., Шилова С.И. Неморальные элементы во флорах Урала и Сибири. Пермь : Изд-во Пермского университета, 1999. 83 с.
35. Юрцев Б.А. Гипоарктический ботанико-географический пояс и происхождение его флоры. М. ; Л. : Наука, 1966. 94 с.
36. Leuschner C., Ellenberg H. Vegetation ecology of Central Europe. Cham : Springer, 2017. Vol. I: Ecology of Central European forests. 971 p. doi: 10.1007/978-3-319-43042-3; Vol. II: Ecology of Central European non-forest vegetation: coastal to alpine, natural to man-made habitats. 1093 p. doi: 10.1007/978-3-319-43048-5
37. Rodwell J.S. (ed.) British Plant Communities. Vol. 2. Mires and heaths. Cambridge : Cambridge Univ. Press, 1992. 628 p. doi: 10.1017/9780521391658
38. Watt A.S. Pattern and process in the plant community // J. Ecol. 1947. Vol. 35. PP. 1–22.
39. Gimmingham C.H. Ecology of heathlands. London : Chapman & Hall, 1972. 266 p.
40. Gimmingham C.H. *Calluna* and its associated species: some aspects of co-existence in communities // Vegetatio. 1978. Vol. 36, № 3. PP. 179–186.
41. Prøsch-Danielsen L., Øvstvedal D.O. Vegetation history of *Molinia* heaths in Tysvær, Rogaland, western Norway // Nord. J. Bot. 1994. Vol. 14. PP. 557–568. doi: 10.1111/j.1756-1051.1994.tb00651.x
42. Богдановская-Гиенэф И.Д. О происхождении флоры бореальных болот Евразии // Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.; Л. : Изд-во АН СССР, 1946. Вып. 2. С. 425–468.
43. Горчаковский П.Л. Основные проблемы исторической фитогеографии Урала // Тр. Ин-та экологии растений и животных УФАН СССР. Свердловск, 1969. Вып. 66. С. 1–286.
44. Heinken T., Zippel E. Die Sand-Kieferwälder (*Dicrano-Pinion*) in norddeutschen Tiefland: syntaxonomische, standörtliche und geographische Gliederung // Tuexenia. 1999. Bd 19. S. 55–106.
45. Fremstad E. Vegetasjonstyper i Norge. 2. oppl. // NINA Temahefte. 1997. T. 12. S. 1–279.
46. Haapasaari M. The oligotrophic heath vegetation of northern Fennoscandia and its zonation // Acta Bot. Fenn. 1988. Vol. 135. PP. 1–219.
47. Ниценко А.А. Об изучении экологической структуры растительного покрова // Ботанический журнал. 1969. Т. 54, № 7. С. 1002–1013.
48. Раменская М.Л. Анализ флоры Мурманской области и Карелии. Л. : Наука, 1983. 203 с.
49. Юрцев Б.А. Род *Potentilla* L. – Лапчатка // Арктическая флора СССР. Л. : Наука, 1984. Т. 9, вып. 1: Droseraceae–Rosaceae. С. 137–234.
50. Шмидт В.М. Флора Архангельской области. СПб. : Изд-во СПб. ун-та, 2005. 346 с.
51. Сергиенко В.Г. Флора полуострова Канин. Л. : Наука, 1986. 147 с.
52. Бармич М.Я. Словарь языка канинских ненцев. С кратким грамматическим очерком канинского говора ненецкого языка. СПб. : РГПУ им. А.И. Герцена, 2018. 464 с.
53. Буркова С.И., Кошарева Н.Б., Лаптандер Р.И., Янгасова Н.М. Диалектологический словарь ненецкого языка. Екатеринбург : Баско, 2010. 352 с.
54. Алексин В.В. Растительность Курской губернии. Курск : Советская деревня, 1926. 122 с.
55. Силаева Т.Б. (ред.). Сосудистые растения Республики Мордовия (конспект флоры). Саранск : Изд-во Мордовского университета, 2010. 352 с.
56. Васюков В.М., Саксонов С.В. Конспект флоры Пензенской области. Тольятти : Анна, 2020. 220 с.
57. Спрыгин И.И. Реликтовые растения Поволжья // Материалы по истории флоры и растительности СССР. М. : Изд-во АН СССР, 1941. Вып. 1. С. 293–314.
58. Науменко Н.И. Флора и растительность Южного Зауралья. Курган : Изд-во Курганского университета, 2008. 512 с.
59. Малышев Л.И. Семейство Ericaceae – Вересковые // Флора Сибири. Новосибирск : Наука; Сибирская издательская фирма РАН, 1997. Т. 11: Pyrolaceae – Lamiaceae (Labiatae). С. 14–29.

60. Баранова О.Г., Пузырев А.Н. Конспект флоры Удмуртской Республики (сосудистые растения). Москва ; Ижевск : Ин-т компьютерных исследований, 2012. 212 с.
61. Цвелев Н.Н. Сем. Empetraceae S.F.Gray – Шикшевые // Арктическая флора СССР. М. : Наука, 1980. Т. 8, ч. 1: Geraniaceae–Scrophulariaceae. С. 20–28.
62. Цвелев Н.Н. Сем. Шикшевые – Empetraceae Lindl. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 5. СПб. : Наука, 1991. С. 166–170.
63. Chytrý M. (ed.). Vegetace České republiky. 1. Travinná a keříčková vegetace. Praha : Academia, 2010. 527 s.
64. Разумовский С.М. Закономерности динамики биоценозов. М. : Наука, 1982. 232 с.
65. Ниценко А.А. Типология мелколиственных лесов европейской части СССР. Л. : Изд-во Ленинградского университета, 1972. 140 с.
66. Благовещенский В.В. Растительность Приволжской возвышенности в связи с ее историей и рациональным использованием. Ульяновск : Изд-во Ульяновского университета, 2005. 715 с.
67. Бубнова С.В. *Nardus* L. – Белоус // Флора Сибири. Новосибирск : Наука, 1990. Т. 2: Poaceae (Gramineae). С. 219–220.
68. Королюк А.Ю., Тищенко М.П. Новая ассоциация низинных лугов Западной Сибири *Cirsio cani – Calamagrostietum epigeii* // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2014. № 3 (27). С. 84–100. doi: 10.17223/19988591/27/6
69. Григорьев И.Н., Соломещ А.И., Алимбекова Л.М., Онищенко Л.И. Влажные луга Республики Башкортостан: Синтаксономия и вопросы охраны. Уфа : Гилем, 2002. 157 с.
70. Кучеров И.Б. Изменчивость эколого-ценотической приуроченности *Molinia caerulea* (Poaceae) // Ботанический журнал. 2017. Т. 102, № 11. С. 1475–1503. doi: 10.1134/S0006813617110011
71. Сабардина Г.С. Луговая растительность Латвийской ССР. Рига : Изд-во АН Латвийской ССР, 1957. 304 с.
72. Grynia M. Łąki trzęslicowe Wielkopolski // Prace komisji nauk rolniczych i komisji nauk leśnych PTPN. 1962. Т. 13, N 2. 127 s.
73. Сцепанович И.М. Эколага-фларыстычны диягназ сінтаксонаў прыроднай травяністай расліннасці Беларусі. Мінск : Камтат, 2000. 140 с.
74. Li J., Alexander J., Ward T., Del Tredici P., Nicholson R. Phylogenetic relationships of Empetraceae inferred from sequences of chloroplast gene matK and nuclear ribosomal DNA ITS region // Molecular phylogenetics and evolution. 2002. Vol. 25. PP. 306–315. doi: 10.1016/S1055-7903(02)00241-5
75. IPCN Chromosome Reports. 2023. URL: <http://legacy.tropicos.org/Name/11900005?project=9> (дата обращения: 25.12.2023).
76. Зозулин Г.М. Исторические свидетельства растительности европейской части СССР // Ботанический журнал. 1973. Т. 58, № 8. С. 1081–1092.
77. Prentice I.C., Jolly D., BIOME 6000 participants. Mid-Holocene and glacial-maximum vegetation geography of the northern continents and Africa // J. Biogeogr. 2000. Vol. 27, № 3. PP. 507–519. doi: 10.1046/j.1365-2699.2000.00425.x
78. Егорова Т.В. Осоки (*Carex* L.) России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб. : СПбГХФА ; Сент-Луис : Миссурийский ботанический сад, 1999. 772 с.
79. Клеопов Ю.Д. Основные черты развития флоры широколиственных лесов европейской части СССР // Материалы по истории флоры и растительности СССР. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1941. Вып. 1. С. 183–256.
80. Цвелев Н.Н. К систематике и филогении овсяниц (*Festuca* L.) флоры СССР // Ботанический журнал. 1972. Т. 57, № 2. С. 161–172.

References

1. Kucherov IB, Zverev AA. Phytocoenotical behaviour of boreal plant species in broadleaved-forest zone communities. *Turczaninowia*. 2021;24(3):89-110. In Russian, English Summary doi: 10.14258/turczaninowia.24.3.8

2. Kucherov IB, Zverev AA. Phytocoenotical behaviour of nemoral and boreal-nemoral plant species in taiga zone communities. *Turczaninowia*. 2022;25(3):129-152. In Russian, English Summary doi: 10.14258/turczaninowia.25.3.13
3. Kucherov IB, Zverev AA, Chinenko SV. Phytocoenotical positions of hypoarctic plant species in boreal-forest zone communities of European Russia. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2023;61:45-87. doi: 10.17223/19988591/61/3 In Russian, English Summary
4. Kucherov IB, Zverev AA, Chinenko SV. Phytocoenotical positions of hypoarctic-boreal plant and lichen species in tundra and taiga zone communities of European Russia. *Raznoobraziyie rastitel'nogo mira = Diversity of plant world*. 2024;1:4-45. doi: 10.22281/2686-9713-2024-1-4-45 In Russian, English Summary
5. Hultén E, Fries M. *Atlas of North European vascular plants, north of the Tropic of Cancer*: In 3 t. Königstein: Koeltz Sci. Publ.; 1986. 1172 p. doi: 10.1111/j.1756-1051.1988.tb01702.x
6. Shennikov AP. K botanicheskoy geografii lesnogo severo-vostoka evropeyskoy chasti SSSR [On the botanical geography of the forest North-East of the European part of the USSR]. *Trudy Botanicheskogo Instituta AN SSSR. Seriya 3: Geobotanika [Proc. Botanical Institute of the USSR Academy of Sciences. Series 3: Geobotany]*. 1941;4:35-46. In Russian
7. Minyaev NA. *Istoriya razvitiya flory severo-zapada Evropeyskoy chasti SSSR s kontsa pleistotsena [History of flora formation of the North-West of the European part of the USSR since the end of the Pleistocene]*: Abstr. Doct. Sci. Thesis. Leningrad: Leningrad State University; 1966. 38 p. In Russian
8. Minyaev NA. *Razrabotka voprosov istorii formirovaniya i struktury sovremennoy flory Severo-Zapada Evropeyskoy chasti SSSR v svyazi s yevo okhranoy* [Elaboration of problems of formation history and structure of the contemporary flora of the North-West of the European part of the USSR in connection with its conservation]. Leningrad; 1985. 53 p. (Manuscript stored at the Botany Dept. of the St.Petersburg University.) In Russian
9. Ellenberg H, Weber HE, Düll R, Wirth W, Werner W, Paulissen D. *Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa*. 2 Aufl. *Scripta Geobotanica*. 1992;18:1-258. In German, English Summary.
10. Dahl E. *The phytogeography of Northern Europe (British Isles, Fennoscandia and adjacent areas)*. Cambridge: Cambridge Univ. Press; 1998. 297 p.
11. Kucherov IB. *Tsenoticheskoye i ekologicheskoye raznoobraziyie svetlokhvoynikh lesov sredney i severnoy taygi Evropeyskoy Rossii* [Phytocoenotical and ecological diversity of light-coniferous forests in the middle- and northern-boreal subzones of European Russia]. St.Petersburg: Marathon; 2019. 568 p. In Russian, English Summary
12. Sambuk FV. *Pechorskkiye lesa* [Forests of the Pechora River reaches]. *Trudy Botanicheskogo Muzeya Akademii Nauk SSSR* [Proc. Botanical Museum of the USSR Academy of Sciences]. 1932;24:63-245. In Russian, German Summary.
13. Blagoveshchenskiy GA. *Evolyutsiya rastitel'nogo pokrova bolotnogo massiva "1007 km" u st. Loukhi (Kareliya)* [Plant cover evolution of the "1007th km" mire massif near Loukhi station (Karelia)]. *Trudy Botanicheskogo Instituta Akademii Nauk SSSR. Seriya 3: Geobotanika [Proc. Komarov Botanical Institute of the USSR Academy of Sciences. Series 3: Geobotany]*. 1936;3:141-232. In Russian
14. Nekrasova TP. *Rastitelnost alpiyskogo i subalpiyskogo poyasov Chuna-tundra* [Vegetation of the alpine and subalpine belts of the Chuna-Tundra]. *Trudy Laplandskogo gosudarstvennogo zapovednika* [Proc. Lapland State Nature Reserve]. Moscow; 1938;1:7-176. In Russian
15. Korchagin AA. *Rastitelnost severnoy poloviny Pechorsko-Ylychskogo zapovednika* [Vegetation of the northern part of the Pechora-Ilych Strict Nature Reserve]. *Trudy Pechorsko-Ylychskogo zapovednika* [Proc. Pechora-Ilych Nature Reserve]. 1940;2:5-415. In Russian
16. Shaposhnikov YeS, Korotkov KO, Minaeva TYu. *K sintaksonomii yelovykh lesov Tsentralno-Lesnogo zapovednika. Ch. I. Nemoralnye i travyanobolotnye yelnniki* [On the

- syntaxonomy of spruce forests in the Tsentralno-Lesnoy Nature Reserve. Pt I. Nemoral-herb and swampy grass spruce forests].* Moscow: Deposited at VINITI, N 4083-B88; 1988. 72 p. (Manuscript.) In Russian
17. Korotkov KO. *Lesa Valdaya [Forests of Valday]*. Moscow: Nauka; 1991. 160 p. In Russian
18. Morozova OV, Korotkov VN. *Klassifikatsiya lesnoy rastitelnosti Kostomukshskogo zapovednika [Classification of forest vegetation of the Kostomuksha Nature Reserve]*. *Zapovednoye delo [Nature reserve management]*. 1999;5:56-78. In Russian
19. Galanina OV, Andreyeva EN, Kuzmina EO. *Rastitelnyy pokrov okhranyaemoy chasti Kudrovskogo болota (Leningradskaya oblast)* [Vegetation cover of the protected part of Kudrovskoye mire (Leningrad Region)]. *Botanicheskiy zhurnal = Botanical Journal*. 2001;86(11):109-121. In Russian, English Summary
20. Morozova OV, Zaugolnova LB, Isayeva LV, Kostina VA. Classification of boreal forests in the North of European Russia. I. Oligotrophic coniferous forests. *Rastitelnost Rossii [Vegetation of Russia]*. 2008;13: 61-82. In Russian, English Summary doi: 10.31111/vegrus/2008.13.61
21. Zaugolnova LB, Smirnova OV, Braslavskaya TYu, Dyogteva SV, Prokazina TS, Lugovaya DL. Tall-herb boreal forests of the eastern part of European Russia. *Rastitelnost Rossii [Vegetation of Russia]*. 2009;15:3-26. In Russian, English Summary doi: 10.31111/vegrus/2009.15.3
22. Shevchenko NE. Pine-fir forests in the Pechora R. upper reaches (Pechora-Ilych biosphere reserve, Sobinsky area). *Lesotekhnicheskiy Zhurnal = Forest-Technical Journal*. 2015;5(3):142-152. In Russian, English Summary doi: 10.12737/14162
23. Zverev AA. *Informatsionnye tekhnologii v issledovaniyah rastitelnogo pokrova [Information technologies in studies of vegetation]*. Tomsk: TML-Press; 2007. 304 p. In Russian
24. Sukachev VN. *Rastitelnye soobshchestva (Vvedeniye v fitosotsiologiyu) [Plant communities (Introduction to phytosociology)]*. 4th ed. Leningrad; Moscow: Kniga; 1928. 232 p. In Russian
25. Isachenko TI, Lavrenko EM. Phytogeographical subdivision. *Rastitelnost evropeyskoy chasti SSSR [Vegetation of the european part of the USSR]*. Leningrad: Nauka; 1980. P. 10-22. In Russian
26. Spearman C. The proof and measurement of association between two things. *Am. J. Psychol.* 1904;15(1):72-101. doi: 10.2307/1412159
27. NASA prediction of worldwide energy resources. 2018. <https://power.larc.nasa.gov/data-access-viewer/> Accessed on November 15, 2021.
28. Tuukkanen S. Climatic parameters and indices in plant geography. *Acta Phytogeogr. Suec.* 1980;67:1-105.
29. Khotinskiy NA. *Golotsen Severnoy Evrazii [Holocene of Northern Eurasia]*. Moscow: Nauka; 1977. 200 p. In Russian
30. Cherepanov SK. *Plantae vasculares Rossicae et civitatum collimitanearum (in limicis URSS olim)*. St.Petersburg: Mir i semya-95; 1995. 991 p. In Russian and Latin.
31. Ignatov MS, Afonina OM, Ignatova EA. Check-list of mosses of East Europe and North Asia. *Arctoa: A Journal of Bryology*. 2006;15:1-130. doi: 10.15298/arctoa.15.01
32. The World Flora Online. 2024. <http://www.worldfloronline.org> Accessed on March 13, 2024.
33. Kamelin RV. *Geografiya rasteniy [Plant geography]*. St.Petersburg: Izdatelstvo Sankt-Peterburgskogo universiteta; 2018. 306 p. In Russian
34. Kamelin RV, Ovesnov SA, Shilova SI. *Nemoralnye elementy vo florakh Urala i Sibiri [Nemoral elements in the floras of Urals and Siberia]*. Perm: Izdatelstvo Permskogo universiteta; 1999. 83 p. In Russian
35. Yurtsev BA. *Gipoarkticheskiy botaniko-geograficheskiy poyas i proiskhozhdeniye yego flory [Hypoarctic phytogeographical belt and the origins of its flora]*. Moscow; Leningrad: Nauka; 1966. 94 p. In Russian

36. Leuschner C, Ellenberg H. *Vegetation ecology of Central Europe*. Cham: Springer; 2017. Vol. I: *Ecology of Central European forests*. 971 p. doi: 10.1007/978-3-319-43042-3 – Vol. II: *Ecology of Central European non-forest vegetation: coastal to alpine, natural to man-made habitats*. 1093 p. doi: 10.1007/978-3-319-43048-5
37. Rodwell JS. (Ed.) *British Plant Communities. Vol. 2. Mires and heaths*. Cambridge: Cambridge Univ. Press; 1992. 628 p. doi: 10.1017/9780521391658
38. Watt AS. Pattern and process in the plant community. *J. Ecol.* 1947;35:1-22.
39. Gimmingham CH. *Ecology of heathlands*. London: Chapman & Hall; 1972. 266 p.
40. Gimmingham CH. *Calluna* and its associated species: some aspects of co-existence in communities. *Vegetatio*. 1978;36(3):179-186.
41. Prøsch-Danielsen L, Øvstdal DO. Vegetation history of *Molinia* heaths in Tysvær, Rogaland, western Norway. *Nord. J. Bot.* 1994;14:557-568. doi: 10.1111/j.1756-1051.1994.tb00651.x
42. Bogdanowskaya-Guihéneuf YD. O proiskhozhdenii flory borealnykh bolot Evrazii [On the origin of the boreal Eurasian swamp and bog flora]. *Materialy po istorii flory i rastitelnosti SSSR* [Materials on the history of the flora and vegetation of the USSR]. Moscow; Leningrad: Izdatelstvo Akademii Nauk SSSR; 1946. Vol. 2. P. 425-468. In Russian
43. Gorchakovskiy PL. Osnovnye problemy istoricheskoy fitogeografiyi Urala [Main problems of historical biogeography of the Urals]. *Trudy Instituta ekologii rasteniy i zhivotnykh UFAN SSSR* [Proc. Institute of Plant and Animal Ecology of the Uralian Branch of the USSR Academy of Sciences]. Sverdlovsk; 1969;66:1-286. In Russian
44. Heinken T, Zippel E. Die Sand-Kieferwälder (*Dicrano-Pinion*) in norddeutschen Tiefland: syntaxonomische, standörtliche und geographische Gliederung. *Tuexenia*. 1999;19:55-106. In German.
45. Fremstad E. Vegetasjonstyper i Norge. 2. oppl. *NINA Temahefte*. 1997;12:1-279. In Norwegian, English Prodromus.
46. Haapasaari M. The oligotrophic heath vegetation of northern Fennoscandia and its zonation. *Acta Bot. Fenn.* 1988;135:1-219.
47. Nitsenko AA. Ob izuchenii ekologicheskoy strukturny rastitelnogo pokrova [On the studies of ecological structure of the plant cover]. *Botanicheskiy zhurnal = Botanical Journal*. 1969;54(7):1002-1013. In Russian, English Summary
48. Ramenskaya ML. *Analiz flory Murmanskoy oblasti i Karelii* [Analysis of flora of Murmansk Region and Karelia]. Leningrad: Nauka; 1983. 203 p. In Russian
49. Yurtsev BA. Rod [Genus] *Potentilla* L. – Lapchatka [Cinquefoil]. *Arkticheskaya flora SSSR* [Arctic flora of the USSR]. Leningrad: Nauka; 1984. Vol. 9. Pt 1: *Droseraceae–Rosaceae*. P. 137-234. In Russian
50. Schmidt VM. *Flora Arkhangelskoy oblasti* [Flora of the Arkhangelsk Region]. St.Petersburg: Izdatelstvo Sankt-Peterburgskogo universiteta; 2005. 346 p. In Russian
51. Sergienko VG. *Flora poluostrova Kanin* [Flora of the Kanin Peninsula]. Leningrad: Nauka; 1986. 147 p. In Russian
52. Barmich MYa. *Slovar yazyka kaninskikh nentsev. S kratkim grammaticeskim ocherkom kaninskogo govora nenetskogo yazyka* [Kanin Nenets language dictionary. With a brief grammatical synopsis of the Kanin dialect of the Nenets language]. St.Petersburg: Herzen Russian State Pedagogical University; 2018. 464 p. In Russian
53. Burkova SI, Koshkaryova NB, Laptander RI, Yangasova NM. *Dialektologicheskiy slovar nenetskogo yazyka* [Dialectological dictionary of the Nenets language]. Ekaterinburg: Basko; 2010. 352 p. In Russian
54. Alekhin VV. *Rastitelnost Kurskoy gubernii* [Vegetation of the Kursk Governorate]. Kursk: Sovetskaya Derevnya; 1926. 122 p. In Russian
55. Silayeva TB. (Ed.) *Sosudistye rasteniya Respubliki Mordoviya (konspekt flory)* [Vascular plants of the Republic of Mordovia (The compendium of flora)]. Saransk: Izdatelstvo Mordovskogo universiteta; 2010. 352 p. In Russian
56. Vasyukov VM, Saksonov SV. *Konspekt flory Penzenskoy oblasti* [Conspicuous of flora of the Penza Region]. Togliatti: Anna; 2020. 220 p. In Russian

57. Sprygin II. Reliktovye rasteniya Povolzhya [The relicts of the Volga provinces]. *Materialy po istorii flory i rastitelnosti SSSR* [Materials on the history of the flora and vegetation of the USSR]. Moscow; Leningrad: Izdatelstvo Akademii Nauk SSSR; 1941. Vol. 1. P. 293-314. In Russian
58. Naumenko NI. *Flora i rastitelnost Yuzhnogo Zauralya* [Flora and vegetation of Southern Trans-Urals]. Kurgan: Izdatelstvo Kurganskogo universiteta; 2008. 512 p. In Russian
59. Malyshov LI. Semeystvo [Family] Ericaceae – Vereskoye [Heather]. *Flora Sibiri* [Flora of Siberia]. Novosibirsk: Nauka; Sibirskaya izdatelskaya firma RAN; 1997. Vol. 11: Pyrolaceae – Lamiaceae (Labiatae). P. 14-29. In Russian
60. Baranova OG, Puzyryov AN. *Konspekt flory Udmurtskoy Respubliki (sosudistye rasteniya)* [Conspectus of flora of the Udmurt Republic (Vascular plants)]. Moscow; Izhevsk: Institut kompyuternykh issledovanii; 2012. 212 p. In Russian
61. Tzvelev NN. Sem. [Family] Empetraceae S.F.Gray – Shikshevye [Crowberry]. *Arkticheskaya flora SSSR* [Arctic flora of the USSR]. Moscow: Nauka; 1980. Vol. 8. Pt 1: Geraniaceae–Scrophulariaceae. P. 20-28. In Russian
62. Tzvelev NN. Sem. Shikshevye [Crowberry family] – Empetraceae Lindl. *Sosudistye rasteniya sovetskogo Dalnego Vostoka* [Vascular plants of the soviet Far East]. St.Petersburg: Nauka; 1991. Vol. 5. P. 166-170. In Russian
63. Chytrý M. (Ed.) *Vegetace České republiky. I. Travinná a keříčková vegetace*. Praha: Academia; 2010. 527 s. In Czech.
64. Razumovskiy SM. *Zakonomernosti dinamiki biotsenozov* [Regularities of dynamics of biocoenoses]. Moscow: Nauka; 1982. 232 p. In Russian
65. Nitsenko AA. *Tipologiya melkolistvennykh lesov evropeyskoy chasti SSSR* [Typology of small-leaved forests of the European part of the USSR]. Leningrad: Izdatelstvo Leningradskogo universiteta; 1972. 140 p. In Russian
66. Blagoveshchenskiy VV. *Rastitelnost Privolzhskoy vozvyshennosti v svyazi s yevo istoriyey i ratsionalnym ispolzovaniyem* [Vegetation of the Cis-Volga Upland in connection with its history and rational use]. Ulyanovsk: Izdatelstvo Ulyanovskogo universiteta; 2005. 715 p. In Russian
67. Bubnova SV. *Nardus L. – Belous* [Matgrass]. *Flora Sibiri* [Flora of Siberia]. Novosibirsk: Nauka; 1990. Vol. 2: Poaceae (Gramineae). P. 219-220. In Russian
68. Korolyuk AYu, Tishchenko MP. New association of the West Siberian lowland meadows – *Cirsio cani–Calamagrostietum epigeii*. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2014;3(27):84-100. In Russian, English Summary doi: 10.17223/19988591/27/6
69. Grigoryev IN, Solomeshch AI, Alimbekova LM, Onishchenko LI. *Vlazhnye luga Respubliki Bashkortostan: Sintaksonomiya i voprosy okhrany* [Moist meadows of the Bashkortostan Republic: Syntaxonomy and problems of conservation]. Ufa: Ghilem; 2002. 157 p. In Russian
70. Kucherov IB. Izmenchivost ekologo-tsenoticheskoy priurochennosti [Shifts in ecological and phytocoenotical behavior of] *Molinia caerulea* (Poaceae). *Botanicheskiy zhurnal = Botanical Journal*. 2017;102(11):1475-1503. In Russian, English Summary doi: 10.1134/S0006813617110011
71. Sabardina GS. *Lugovaya rastitelnost Latviyskoy SSR* [Meadow vegetation of the Latvian SSR]. Riga: Izdatelstvo Akademii nauk Latviyskoy SSR; 1957. 304 p. In Russian
72. Grynia M. Łąki trzęslicowe Wielkopolski. *Prace komisji nauk rolniczych i komisji nauk leśnych PTPN*. 1962;13(2):1-127. In Polish.
73. Stsepanovich IM. *Ekolaga-flarystichny diyagnaz sintaksonav pryrodnay travyanisty raslinnastsyi Belarusi* [Ecological-floristical diagnoses of natural herb vegetation syntaxa of Belarus]. Minsk: Kamtat; 2000. 140 p. In Belorussian.
74. Li J, Alexander J, Ward T, Del Tredici P, Nicholson R. Phylogenetic relationships of Empetraceae inferred from sequences of chloroplast gene matK and nuclear ribosomal DNA ITS region. *Molecular phylogenetics and evolution*. 2002;25:306-315. doi: 10.1016/S1055-7903(02)00241-5

75. IPCN *Chromosome Reports.* 2023. URL: <http://legacy.tropicos.org/Name/11900005?projectid=9> Accessed on December 25, 2023.
76. Zozulin GM. Istoricheskiye svity rastitelnosti Evropeyskoy chasti SSSR [Historical “suites of vegetation” of the European part of the USSR]. *Botanicheskiy zhurnal = Botanical Journal.* 1973;58(8):1081-1092. In Russian, English Summary
77. Prentice IC, Jolly D, BIOME 6000 participants. Mid-Holocene and glacial-maximum vegetation geography of the northern continents and Africa. *J. Biogeogr.* 2000;27(3): 507-519. doi: 10.1046/j.1365-2699.2000.00425.x
78. Egorova TV. *The sedges (Carex L.) of Russia and adjacent states (within the limits of the former USSR).* St.Petersburg: St.Petersburg State Chemical-Pharmaceutical Academy; Saint Louis: Missouri Botanical Garden; 1999. 772 p. In Russian and English.
79. Kleopov YuD. Osnovnye cherty razvitiya flory shirokolistvennykh lesov evropeyskoy chasti SSSR [Main features of formation of broad-leaved forest flora in the European part of the USSR]. *Materialy po istorii flory i rastitelnosti SSSR [Materials on the history of the flora and vegetation of the USSR].* Moscow; Leningrad: Izdatelstvo Akademii Nauk SSSR; 1941. Vol. 1. P. 183-256. In Russian
80. Tzvelev NN. K sistematike i filogenii ovsyanits (*Festuca L.*) flory SSSR [On the taxonomy and phylogeny of fescues (*Festuca L.*) of the USSR flora]. *Botanicheskiy zhurnal = Botanical Journal.* 1972;57(2):161-172. In Russian, English Summary

Информация об авторах:

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

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

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

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

E-mail: ibiss@rambler.ru

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

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Information about the authors:

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

E-mail: atragene@mail.ru

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

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

E-mail: ibiss@rambler.ru

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

The Authors declare no conflict of interest.

*Статья поступила в редакцию 25.01.2024;
одобрена после рецензирования 01.02.2024; принята к публикации 14.06.2024.*

*The article was submitted 25.01.2024;
approved after reviewing 01.02.2024; accepted for publication 14.06.2024.*

ЗООЛОГИЯ

Научная статья

УДК 599.363:574.9

doi: 10.17223/19988591/66/5

Распространение, местообитания и численность крошечной бурозубки *Sorex minutissimus* (Eulipotyphla, Soricidae) на Северо-Востоке европейской части России

Анатолий Васильевич Бобрецов¹, Анатолий Николаевич Петров²,
Наталья Михайловна Быховец³

¹ Печоро-Илычский государственный природный биосферный заповедник, Якши, Россия

^{2, 3} Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук, Сыктывкар, Россия

¹ <https://orcid.org/0000-0002-0921-2566>, avbobr@mail.ru

² <https://orcid.org/0000-0002-7118-1916>, tpetrov@ib.komisc.ru

³ <https://orcid.org/0000-0002-9102-0693>, bykhovets.n@ib.komisc.ru

Аннотация. Обобщены многолетние материалы по распространению крошечной бурозубки на Северо-Востоке европейской части России, ее биотопическом размещении и численности. В настоящее время известно только 19 точек находок данного вида. Все они расположены в зоне boreальных лесов. Самые северные из них находятся в подзоне крайнесеверной (редкостойной) тайги. В пределах каждого локалитета крошечная бурозубка встречается в разных местообитаниях – от ельников и сосняков разного типа до вырубок, лугов и верховых болот. Использование коэффициента верности биотопу позволило количественно оценить степень предпочтения видом тех или иных местообитаний. Показано, что в регионе наблюдается связь крошечной бурозубки с сообществами таежного типа (ельники зеленомошные, ельники сфагновые). Значения коэффициента верности этим биотопам во всех локалитетах положительны. Численность данного вида на территории Северо-Востока европейской части России повсеместно низкая. Средние показатели обилия в разных районах варьируют от 0,2 до 1,2 ос. на 100 кон.-сут. В большинстве локалитетов крошечная бурозубка ловилась далеко не каждый год. В суммарных уловах землероек она занимает одно из последних мест (от 0,1 до 1,8%). В силу значительных энергетических затрат на обеспечение своей жизнедеятельности этот вид требователен к локальным условиям существования (влажность, микроклимат, кормовые ресурсы). Их оптимальные условия складываются на небольших по площади микростациях, встречающихся в разных местообитаниях. Незначительная экологическая емкость микростаций и фрагментация населения вида ограничивают уровень численности популяции крошечной бурозубки.

Ключевые слова: *Sorex minutissimus*, географическое распространение, местообитания, численность, европейский Северо-Восток

Для цитирования: Бобрецов А.В., Петров А.Н., Быховец Н.М. Распространение, местообитания и численность крошечной бурозубки *Sorex minutissimus* (Eulipotyphla, Soricidae) на Северо-Востоке европейской части России // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2024. № 66. С. 104–121. doi: 10.17223/19988591/66/5

Original article

doi: 10.17223/19988591/66/5

Distribution, habitats and abundance of the Eurasian Least Shrew *Sorex minutissimus* (Eulipotyphla, Soricidae) in the North-East of the European part of Russia

Anatoly V. Bobretsov¹, Anatoly N. Petrov², Natalia M. Bykhovets³

¹ Pechora-Ilych State Nature Reserve, Yaksha, Russia

^{2, 3} Institute of Biology of the Komi Science Center of the Ural Branch
of the Russian Academy of Sciences, Syktyvkar, Russia

¹ <https://orcid.org/0000-0002-0921-2566>, avbibr@mail.ru

² <https://orcid.org/0000-0002-7118-1916>, tpetrov@ib.komisc.ru

² <https://orcid.org/0000-0002-9102-0693>, bykhovets.n@ib.komisc.ru

Summary. Eurasian least Shrew, *Sorex minutissimus*, occupies large area in Northern Eurasia from Norway, Sweden, and Belarus to the Pacific Ocean shore, and Sakhalin and Hokkaido islands. It is marked in Mongolia and China, in Northern America (Alaska) and in western part of Canada. *Sorex minutissimus* can be met in different zones from forest tundra in the North through boreal spruce forests to mixed forests and forest steppe in the South. The Eurasian least Shrew is rare species all over this area. In addition, it is very difficult to catch shrews with usual catching methods. Thus, the distribution and ecology of this species have not been studied enough until now. The northern boundary of this area, within North-East of European part of Russia, is almost unknown. Until recently, only five records of *Sorex minutissimus* were registered on the region territory. This work aims to analyze all materials of the last decades on Eurasian least Shrew distribution in the North-East of European Russia and summarize the data on biotopic distribution of this species and its number.

To catch and count shrews, we used standard 50m length trench with five catching cones embedded in the bottom. We considered the number of caught animals per 100 cone-days as count index (an. per 100 c-d.). Mean indexes of species abundance were indicated based on long term counts in eight locations. Three of them (Yany-Pupunyor, Garevka, and Kybla-Kyrta) are located in the Ural Mountains, one in extremely northern taiga subzone (Karpushevka), one in plain northern taiga subzone (Kamenny), and the last two in medium taiga subzone (Dan' and Yaksha).

Over the last 30 years, we could discover 14 new habitats of Eurasian least Shrew. It undoubtedly inhabits wider area, but catching trenches, which can catch this species, were used in very little number of habitats. For example, this only can explain the absence of the Eurasian least Shrew species in the Subpolar Urals.

All records of Eurasian least Shrew are located in taiga zone of the region. This species was not found in European plain tundra and forest-tundra. The northern boundary of this area from Pinega State Reserve to the East crosses of the Mezen' River in its lower course. On the territory of the Republic of Komi, the most northern habitats where the species was found are the middle stream of the Tobish River ($66^{\circ}00'15''N$, $51^{\circ}08'29''E$) and the outskirts of Karpushevka village (See Fig. 1, See Table 1) in extremely northern (thin) taiga subzone. From here, the northern distribution boundary of the Eurasian least Shrew in the region goes to the central Polar Urals, where it was caught on the eastern slopes of Rai-Iz Mountain. In the Northern Urals on the territory of Pechora-Ilych State Reserve, it was found both in the South (Yany-Pupunyor Mountain Ridge) and in the North (Saran-Iz Mountain Ridge) of the mountain area.

The Eurasian least Shrew is considered as the one of most eurytopic species of shrews. In taiga zone of the North-East of European part of Russia it inhabits different

biotopes: spruce and pine forests, cleared spaces, meadows, upland bogs, and ecotones (boundaries of biotopes). The use of index of fidelity to biotope made it possible to find preference of Eurasian least Shrew to communities of taiga type (*See Fig. 2*). This connection occurred in all studied habitats. Shrubby green-moss spruce forests are the optimal stations. In these biotopes, were caught 90.9% of all animals in Kamenny locality and 85% in Yaksha, respectively. In Dan' habitat, more than 50% of all shrews were caught in two biotopes – sphagnum-moss spruce forest and shrubby green-moss spruce forest. Similar biotopic preferences were registered in other areas on European North as well [12]. In some localities, cleared places of different type and green-moss pine forests were also among the preferred biotopes.

A specific feature of Eurasian least Shrew is omnipresent low abundance. This is also typical for territory of the North-East of European part of Russia, where mean abundance indexes in different locations vary from 0.2 to 1.2 an. per 100 c-d. (*See Table 2*). The *Sorex minutissimus* occupies one of the last positions in the population of shrews with its share ranging from 0.1 to 1.8% in different regions.

Some possible causes of habitat versatility and low abundance of least shrew may be due to energetic features of this species. Very small body size requires significant energy loss for survival of this species. Therefore *S. minutissimus* is exigent to local environmental factors (humidity, micro-climate, and food resources). Micro-stations, which occupy small territory in different habitats, are the optimal environment. Small (< 4-5 mm), abundant and accessible arthropods with high occurrence are prevalent in feeding of least shrew; thus, this species (if relevant environmental factors are present) occupies many biotopes, including poor habitats. However, the abundance of least shrew is restricted by fragmentarity of its population and low ecological capacity of micro-stations.

The paper contains 2 Figures, 2 Tables and 39 References.

Keywords: *Sorex minutissimus*, geographical distribution, habitats, abundance, European North-East

For citation: Bobretsov AV, Petrov AN, Bykhovets NM. Distribution, habitats and abundance of the Eurasian least shrew *Sorex Minutissimus* (Eulipotyphla, Soricidae) in the north-east of the European part of Russia *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2024;66:104-121. doi: 10.17223/19988591/66/5

Введение

Крошечная бурозубка (*Sorex minutissimus* Zimmermann, 1780) занимает обширный ареал в северной Евразии от Норвегии, Швеции и Беларуси до тихоокеанского побережья и островов Сахалин и Хоккайдо [1]. Отмечена в Монголии и Китае, а также в Северной Америке на Аляске и западной части Канады [2]. Встречается от зоны лесотундры на севере через бореальные хвойные леса, зону смешанных лесов и лесостепь, включительно до зоны степей на юге. Считается, что для существования крошечной бурозубки в настоящее время серьезные угрозы отсутствуют, поэтому в списке видов МСОП этот вид относится к категории LC [3]. Влияние изменения климата на ее распространение остается неопределенным. Некоторые модели предсказывают сокращение ареала на 15% к 2100 г. [4].

На всем протяжении ареала крошечная бурозубка является редким видом. Кроме того, ее очень трудно поймать обычными методами отлова [3, 5]. В силу этих причин распространение и экология данного вида до сих пор

изучены слабо. Так, северная граница его ареала в пределах Северо-Востока европейской части России практически неизвестна. В последней сводке по насекомоядным млекопитающим России и сопредельных территорий [6] она проводится от Онежского полуострова на восток до г. Печоры и дальше на р. Обь, которую пересекает в районе Салехарда. На Урале распространение крошечной бурозубки также не выяснено. До недавнего времени считалось, что северной точкой нахождения вида является гора Чистоп на Северном Урале [7]. А на обширной территории Северо-Востока европейской части России было известно только пять точек находок *Sorex minutissimus* [8].

Цель данного сообщения – проанализировать все накопленные на данный период материалы по распространению крошечной бурозубки на Северо-Востоке европейской части России, а также обобщить данные по биотопическому размещению данного вида и его численности.

Материалы и методы

При составлении кадастра находок крошечной бурозубки на территории Северо-Востока европейской части России проанализированы все имеющиеся публикации, архивные материалы Института биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН, а также использованы данные полевых исследований самих авторов. В результате распространение вида в регионе удалось охарактеризовать по 19 точкам (рис. 1). Информация о них, включающая названия локалитетов, район, а также географические координаты, помещена в табл. 1.

Для количественной оценки размещения крошечной бурозубки по биотопам использовали коэффициент верности биотопу [9], определяемый по формуле

$$X = \frac{M_1 - M_2}{\sigma},$$

где M_1 – средняя многолетняя численность вида в данном биотопе; M_2 – средняя многолетняя численность в регионе; σ – среднее квадратичное отклонение численности для региона. Значения данного коэффициента могут быть положительными и отрицательными. Максимально положительные значения будут иметь характерные и преферентные виды, отрицательные – чужды для данного местообитания виды. Виды, имеющие положительные значения коэффициентов в нескольких биотопах либо значения, близкие к нулю, будут являться индифферентными.

Численность землероек оценивали при помощи ловчих канавок. Использовали стандартные 50-метровые траншеи с пятью конусами, вкопанными в дно. Конусы на 1/3 заливали водой для быстрой гибели животных. За показатель учета принималось число отловленных зверьков на 100 конусо-суток (ос. на 100 кон.-сут.). В давилки данный вид отлавливается крайне редко. Средние оценки обилия вида получены на основе многолетних учетов на восьми стационарах. Три из них (Яны-Пупунёр, Гаревка, Кыбла-Кырта) расположены в Уральской горной стране, один – в крайнесеверной подзоне тайги (Карпушевка), один (Каменный) – в подзоне равнинной северной тайги, остальные (Дань, Якша) – в подзоне средней тайги.

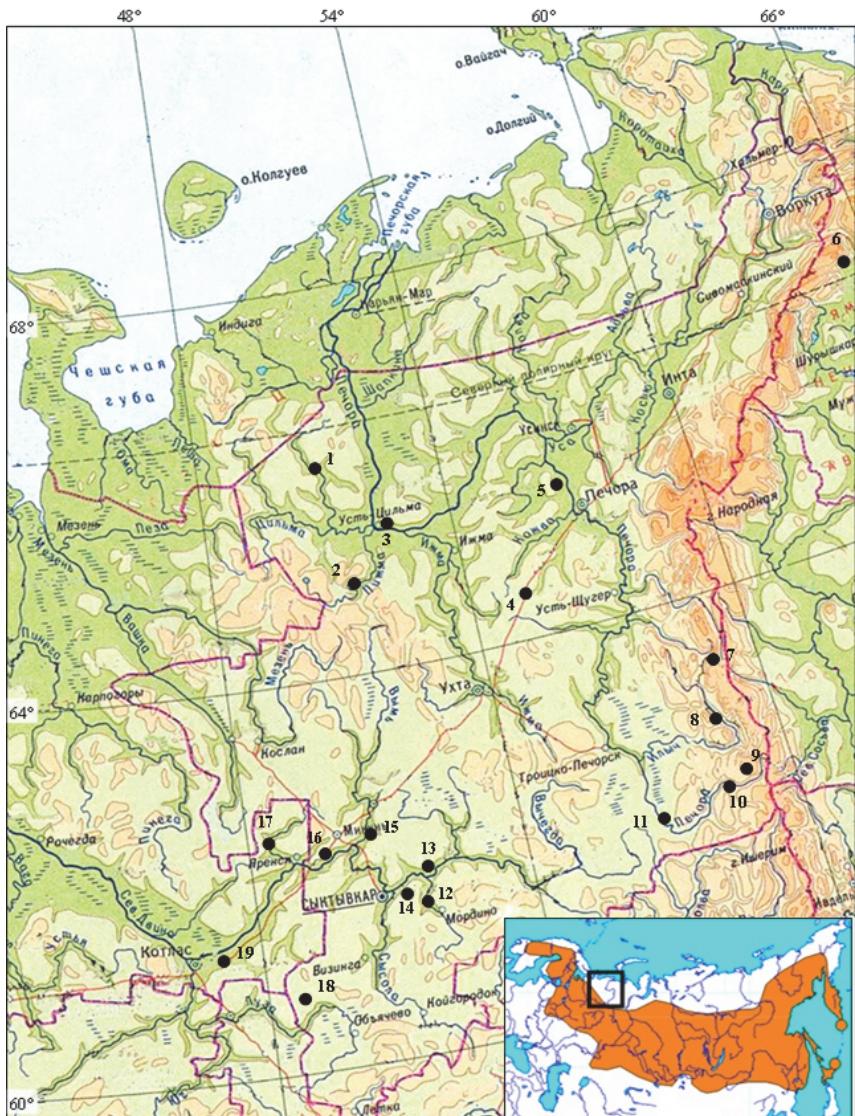


Рис. 1. Распространение крошечной бурозубки на Северо-Востоке европейской части России. На врезке карты ареал вида [10]. Цифрами обозначены локалитеты, информация о которых приведена в табл. 1

[Fig. 1. Distribution of the eurasian least shrew in the North-East of the European part of Russia. On the inset of the map the area of the species [10] is shown. The numbers indicate the localities, information about which is given in table 1]

Все вычисления проводились с помощью программного пакета StatSoft STATISTICA for Windows 6.0.

Таблица 1 [Table 1]

Местоположение точек находок *Sorex minutissimus*

на Северо-Востоке европейской части России

[Location of eurasian least shrew discovery points in the North-East of the European part of Russia]

№	Географическое местоположение [Geographical location]	Географические координаты [Geographical coordinates]
1	р. Тобыш, Усть-Цилемский район, РК [Tobыш river, Ust-Tsilemsky district, Komi Republic]	66°00'15" N, 51°08'29" E
2	Урочище Каменный, р. Печорская Пижма, Усть-Цилемский район, РК [Kamenny location, Pechora Pizhma river, Ust-Tsilemsky district, Komi Republic]	64°52'60" N, 51°28'43" E
3	д. Карпушевка, Усть-Цилемский район, РК [Karpushevka village, Ust-Tsilemsky district, Komi Republic]	65°25'45" N, 52°14'33" E
4	пос. Зеленоборск, Печорский район, РК [Zelenoborsk village, Pechora district, Komi Republic]	64°28'55" N, 55°14'53" E
5	д. Ульяшово, Печорский район, РК [Ulyashovo village, Pechora district, Komi Republic]	65°26'07" N, 57°00'56" E
6	г. Райиз, Полярный Урал, Приуральский район, ЯНАО [Rai-Iz Mountain, Polar Urals, Pnuralsky district, Yamalo-Nenets autonomous okrug]	66°54'21" N, 65°42'12" E
7	Хребет Сараньиз, Северный Урал, Троицко-Печорский район, РК [Saran-Iz Ridge, Northern Urals, Troitsko-Pechorsky district, Komi Republic]	63°09'15" N, 59°02'58" E
8	Локалитет Кыбла-Кырта, р. Илыч, Троицко-Печорский район, РК [Kybla-Kyrtta location, Ilych river, Troitsko-Pechorsky district, Komi Republic]	62°38'39" N, 58°54'01" E
9	Гора Яны-Пупунёр, Северный Урал, Троицко-Печорский район, РК [Yany-Pupunyor mountain, Northern Urals, Troitsko-Pechorsky district, Komi Republic]	62°05'05" N, 59°05'28" E
10	Устье реки Гарёвка, Троицко-Печорский район, РК [Garevka river, Troitsko-Pechorsky district, Komi Republic]	62°03'44" N, 58°28'22" E
11	пос. Якша, Троицко-Печорский район, РК [Yaksha village, Troitsko-Pechorsky district, Komi Republic]	61°49'15" N, 56°53'21" E
12	пос. Дань, Корткеросский район, РК [Dan' village, Kortkerosssky district, Komi Republic]	61°22'20" N, 51°48'12" E
13	Биостанция Сыктывкарского университета, Корткеросский район, РК [Syktyvkar University biostation, Kortkerosssky district, Komi Republic]	61°47'54" N, 51°49'31" E
14	р. Лемью, Сыктывдинский район, РК [Lemyu river, Syktyvkar district, Komi Republic]	61°38'17" N, 51°09'46" E
15	д. Ляли, Княжпогостский район, РК [Lyali village, Kniazhpogostsky district, Komi Republic]	62°16'34" N, 50°14'10" E
16	д. Оквад, Усть-Вымский район, РК [Okwad village, Ust-Vymsky district, Komi Republic]	62°12'31" N, 50°40'56" E
17	пос. Усть-Очёя, Ленский район, АО [Ust-Ocheya village, Lensky district, Arkhangelsk Region]	62°24'39" N, 48°36'15" E
18	д. Лёхта, Прилузский район, РК [Luokhte Village, Priluzsky district, Komi Republic]	60°38'46" N, 48°42'36" E
19	пос. Пырский, Котласский район, АО [Pyrsky village, Kotlassky district, Arkhangelsk Region]	61°13'59" N, 46°57'54" E

Примечание. Источники данных: 1 – Е.А. Порошин; 2 – А.В. Бобрецов [11]; 3 – А.В. Бобрецов; 4 – В.М. Ануфриев; 5 – И.Ф. Куприянова, А.В. Бобрецов [12]; 6 – Н.А. Лобанова,

В.С. Балахонов [13]; 7 – А.В. Бобрецов; 8 – И.Ф. Куприянова и др. [14]; 9 – А.В. Бобрецов; 10 – А.В. Бобрецов и др. [15]; 11 – А.В. Бобрецов; 12 – И.Ф. Куприянова [16]; 13 – Е.А. Порошин; 14 – Э.Н. Новожилова; 15 – А.Н. Пыстин [17]; 16 – И.Л. Кулик, Н.А. Никитина [18]; 17 – Н.И. Колоскова [19]; 18 – Е.А. Порошин; 19 – Е.А. Порошин.

[Note. Data sources: 1 - E.A. Poroshin; 2 - A.V. Bobretsov [11]; 3 - A.V. Bobretsov; 4 - V.M. Anufriev; 5 - I.F. Kupriyanov, A.V. Bobretsov [12]; 6 - N.A. Lobanova, V.S. Balakhonov [13]; 7 - A.V. Bobretsov; 8 - I.F. Kupriyanova et al. [14]; 9 - A.V. Bobretsov; 10 - A.V. Bobretsov et al. [15]; 11 - A.V. Bobretsov; 12 - I.F. Kupriyanova [16]; 13 - E.A. Poroshin; 14 - E.N. Novozhilova; 15 - A.N. Pystin [17]; 16 - I.L. Kulik, N.A. Nikitina [18]; 17 - N.I. Koloskova [19]; 18 - E.A. Poroshin; 19 - E.A. Poroshin].

Результаты исследования и обсуждение

Распространение. Изучение распространения крошечной бурозубки осложнено рядом причин. Во-первых, она ловится только в ловчие канавки или банки, зарытые в землю. Во-вторых, в одном и том же локалитете она регистрируется далеко не каждый год. Вследствие этого данные по распространению вида накапливаются медленно. В первой сводке по фауне млекопитающих региона было известно только 5 точек находок [8]. За последние 30 лет на территории Северо-Востока европейской части России удалось выявить лишь 14 новых локалитетов, в которых обитает крошечная бурозубка. Безусловно, в регионе она встречается значительно шире, но отловы землероек канавками проводились в ограниченном числе районов. Например, отсутствие ее на Приполярном Урале можно объяснить только этой причиной.

Все точки находок вида приурочены к таежной зоне региона. В европейской равнинной тундре и лесотундре крошечная бурозубка не найдена. Ближайшее местонахождение ее на северо-западе – Пинежский заповедник [20]. Далее на восток северная граница ареала вида пересекает р. Мезень в ее нижнем течении. На территории Республики Коми самыми северными точками, где она обнаружена, являются среднее течение р. Тобыш ($66^{\circ}00'15''$ N, $51^{\circ}08'29''$ E) и окрестности д. Карпушевка в крайнесеверной (редкостойной) подзоне тайги. Отсюда северная граница распространения крошечной бурозубки в регионе идет на центральную часть Полярного Урала, где она ловилась на восточных склонах горы Райз [13].

На Приполярном Урале этот вид пока не обнаружен. Следует отметить, что на этой территории количественные учеты ловчими канавками проводились на восточном макросклоне горы Неройка [21] только один сезон. Однако из-за своей редкости крошечная бурозубка не регистрировалась. На Северном Урале на территории Печоро-Илычского заповедника она отмечена как на самом юге (хр. Яны-Пупунёр), так и на самом севере (хр. Саран-из) горного района.

Местообитания. В таежной зоне Северо-Востока европейской части России крошечная бурозубка населяет разные местообитания. В северной тайге этот вид в небольшом количестве встречался во всех исследованных местообитаниях [12]. Так, в локалитете Уляшово он был отмечен в ельниках разного типа, сосновых лесах, на вырубках, гари и на суходольном лугу. Подобная ситуация наблюдалась и в Пинежском заповеднике, где крошечная бурозубка

зубка помимо лесных биотопов встречалась на вырубках разного типа. В уро-чище Каменный на Печорской Пижме она отлавливалась в ельнике кустарничково-зеленомошном, в ельниках высокотравных и на лугах пойменных.

В средней тайге (пос. Дань) крошечная бурозубка отмечена во всех девяти стациях, в которых были установлены ловчие канавки [16]. Здесь помимо лесных местообитаний она регистрировалась в уловах на вырубках, в ивняках травяных и на лугах. Восточнее в Якше этот вид ловился во всех исследованных типах лесных сообществ за исключением сосняков лишайниковых.

В предгорном районе Северного Урала (Гарёвка) в единичном числе отмечена в ельнике кустарничково-зеленомошном, ельнике зеленомошно-папоротниковом и на лугу. Однако за 36 лет учетных работ отсутствовала в отловах в ельнике травянистом пойменном. В горном районе (хр. Яны-Пупунёр) встречалась во всех высотных поясах. Каких-либо предпочтений в выборе местообитаний выделить не удалось. В небольшом количестве крошечная бурозубка ловилась в ельнике зеленомошном, пихто-ельнике папоротниковом, березняке травянистом подгольцовом, на лугу и в горной тундре. В горных травяно-мховых тундрах она отмечена на Яны-Пупунёр и Саран-из. На горе Чистоп (Северный Урал) единственный экземпляр этого вида отловлен в лиственничном редколесье с лишайниковым покровом в подгольцовом поясе [7].

Крошечная бурозубка считается одним из самых эвритопных видов землероек [22]. Однако из-за крайне низкой численности составить представление о его биогеографическом распределении очень сложно [23], оно носит «смазанный» характер [24]. Применение коэффициента (индекса) верности биотопу позволило количественно оценить степень предпочтения видом тех или иных местообитаний. На Северо-Востоке европейской части России наблюдается явная связь крошечной бурозубки с сообществами таежного типа (ельники зеленомошные, ельники сфагновые). Значения коэффициента верности этим биотопам во всех локалитетах положительны (рис. 2). Оптимальными стациями являются ельники кустарничково-зеленомошные. В локалитете Каменный в них отловлено 90,9% всех особей, в Якше – 85%. В Дани более половины всех землероек поймано в двух биотопах – ельнике сфагновом и ельнике кустарничково-зеленомошном. Подобные предпочтения у вида в отношении данных местообитаний отмечены также в Вельском и Пинежском районах Архангельской области [12]. В европейской части ареала крошечная бурозубка явно предпочитает влажные леса с преобладанием ели и густым мхом [5]. На Валдайской возвышенности все поимки этого вида были сделаны в сообществах таежного облика [25]. В Костромской области его оптимальными стациями также являются хвойные леса с мощной моховой подушкой [26].

Тем не менее в некоторых локалитетах Северо-Востока европейской части России у крошечной бурозубки отмечены высокие положительные значения индекса верности и другим биотопам. Так, в Уляшово и Дани она находит вполне благоприятные условия на вырубках разного типа и в сосняках зеленомошных. В регионах, где сосновые леса занимают большие площади, этот вид чаще ловится в них. Такое биогеографическое размещение характерно для Онежского полуострова [27] и Карелии [23]. В Мордовии

благоприятные условия для землероек формируются на участках смешанных лесов на пойменных возвышениях и в припойменных ельниках, окаймляющих поймы рек [28]. В пойменных стациях (луга, ивняки) крошечная бурозубка отмечена в единичном числе, что свойственно в целом для всего ареала вида [6].

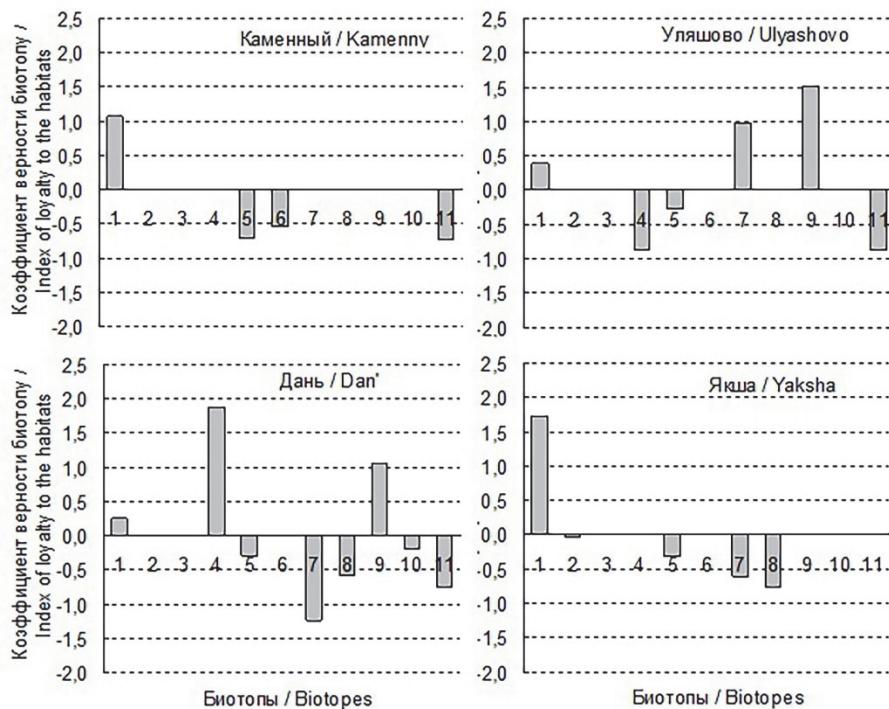


Рис. 2. Показатели верности биотопам крошечной бурозубки в разных локалитетах Северо-Востока европейской части России (по отловам в канавки во вторую половину лета). Биотопы: 1 – ельник кустарничково-зеленомошный; 2 – ельник мелкотравно-зеленомошный; 3 – ельник зеленомошно-папоротниковый; 4 – ельник сфагновый; 5 – ельник высокотравный; 6 – березняк мелкотравно-зеленомошный; 7 – сосняк зеленомошный; 8 – сосняк лишайниковый; 9 – вырубка зеленомошная; 10 – ивняк высокотравный; 11 – луг разнотравый

[Fig. 2. Indicators of fidelity to the biotopes of the Eurasian Least Shrew in different localities of the North-East of the European part of Russia (grooves, the second half of summer). Biotopes: 1 - shrubby green-moss spruce forest; 2 - grassy green-moss spruce forest; 3 - green-mossy fern spruce forest; 4 - sphagnum-moss spruce forest; 5 - high-grass spruce forest; 6 - grassy green-moss birch tree forest; 7 - green-moss pine forest; 8 - lichen pine forest; 9 - cleared space on the place of former green-moss spruce forest; 10 - high-grass willow forest; 11 - herb meadow]

В азиатской части ареала спектр заселяемых местообитаний данным видом значительно шире. В заповеднике «Малая Сосьва» крошечная бурозубка отлавливалась в 8 из 12 исследованных биотопов, чаще в сосняках сфагновых и ельниках зеленомошных [29]. В Прибайкалье она отмечена в 23 из 27 местообитаний [30]. В Центрально-Сибирском заповеднике крошечная буро-

зубка заселяет самые разнообразные стации, часто с хорошо развитым моховым покровом [31]. Однако при этом предпочитает экотональные местообитания, например границы таежных лесов и болот. На европейском Северо-Востоке в северной тайге (Каменный) крошечная бурозубка за девять лет ученых отсутствовала в уловах на лугу и в березняке мелкотравно-зеленомошном, но ловилась на границе этих биотопов. В этом регионе *Sorex minutissimus* встречается в биотопах, где другие виды бурозубок отсутствуют. Так, в локалитете Уляшово Республики Коми в северной тайге она является единственным представителем землероек на верховых болотах.

Тем не менее при всей своей эвритопности данный вид в европейской части России явно тяготеет к сообществам таежного типа, о чем свидетельствуют значения показателя верности биотопам. Кластерный анализ данных по стациональному распределению землероек на Валдайской возвышенности и Онежском полуострове, проведенный Е.А. Шварцем с соавт. [25], показал большое сходство в выборе местообитаний между крошечной и средней бурозубками. Известно, что оптимальными стациями средней бурозубки являются сообщества с хорошо развитым сплошным моховым покровом из зеленых и сфагновых мхов.

Численность. Видовой особенностью крошечной бурозубки является повсеместно низкая численность [6]. Она характерна и для территории Северо-Востока европейской части России, где средние показатели обилия в разных локалитетах варьируют от 0,2 до 1,2 ос. на 100 кон.-сут. (табл. 2). Несколько выше значение этого индекса в окрестностях д. Карпушевка в крайнесеверной подзоне тайги. В большинстве локалитетов этот вид ловился далеко не каждый год. Например, в Якше крошечная бурозубка отсутствовала в уловах 13 лет из 34, на Гаревке (предгорья Северного Урала) – 27 лет из 34. Лишь в Дани, где средняя численность несколько выше, она регистрировалась ежегодно, но при этом число пойманных землероек изменялось от 1 до 36. В некоторые годы в отдельных местообитаниях землероек было довольно много. В 2011 г. в окрестностях Якши в ельнике кустарничково-зеленомошном показатель численности вида составил 8,2 ос. на 100 кон.-сут., в Дани в ельнике сфагновом – 5,8 ос. на 100 кон.-сут.

В суммарных уловах землероек крошечная бурозубка занимает одно из последних мест. Ее доля среди них в разных локалитетах колебалась от 0,1 до 1,8%. Лишь в окрестностях д. Карпушевка она составляла 5,4%. Отмеченная выше относительно высокая численность крошечной бурозубки в ельнике кустарничково-зеленомошном в Якше наблюдалась на фоне депрессии других видов. Как следствие этого, доля вида в суммарных сборах достигла 18,4% (второе место в населении землероек). В северной тайге Печорского района (Уляшово) в годы низкой численности землероек значимость крошечной бурозубки также увеличивалась до 12% в суммарных сборах [12].

В других регионах Европейского Севера обилие вида также редко превышает 1,2 ос. на 100 кон.-сут. Так, в разных районах Карелии средние значения индекса численности варьировали от 0,2 [23] до 0,5 экз. на 100 кон.-сут. [34], а доля вида в уловах землероек – от 0,6 до 0,8%. На юге Архангельской обла-

сти эти показатели составляли, соответственно, 0,5 экз. и 1,3% [35], на севере (Пинежский заповедник) – 1,2 ос. и 3,6% [20]. На восточном макро склоне Северного Урала (заповедник «Денежкин Камень») они также были незначительны – 0,5 ос. и 0,6% [36], а на западном склоне Среднего Урала (заповедник Басеги) – 0,2 ос. и 0,6% [37]. Очень близкие значения для крошечной бурозубки отмечены в Западной Сибири в заповеднике Малая Сосьва – 0,4 ос. и 0,6% [29] и в Северных Увалах – 0,08 ос. и 0,5% [21]. В Центрально-Сибирском заповеднике показатель средней численности составляет 0,5 ос. на 100 кон.-сут. [31].

Таблица 2 [Table 2]
**Относительная численность крошечной бурозубки на Северо-Востоке
 европейской части России (по данным отлова канавками
 во вторую половину лета, ос. на 100 кон.-сут.)**
**The number of tiny eurasian least shrew in the NorthEast of the European part
 of Russia (august, ind. per 100 grove-days)**

Локалитет [Location]	Показатели численности [Abundance index]			Источник [Source]
	Средняя [Mean]	Min–max	Доля среди земле- роек, % [Share among shrews]	
Русская равнина: крайнесеверная тайга [Russian plain: the extreme Northern taiga]				
Карпушевка [Karpushewka]	2,0 ± 0,15	–	5,4	А.В. Бобрецов
Русская равнина: северная тайга [Russian plain: Northern taiga]				
Каменный [Kamenny]	0,6 ± 0,11	0–1,4	0,7	[11]
Уляшово [Ulyashovo]	0,4 ± 0,09	0,2–1,2	0,8	[12]
Русская равнина: средняя тайга [Russian plain: Middle taiga]				
Дань [Dan']	1,2 ± 0,23	0,2–2,6	1,8	[16]
Якша [Yaksha]	0,6 ± 0,14	0–2,0	1,2	А.В. Бобрецов
Уральская горная страна [Ural mountain country]				
Кыбла-Кырта [Kybla-Kyrtta]	0,2 ± 0,09	0–1,6	0,3	[14]
Гаревка [Garevka]	0,2 ± 0,06	0–1,2	0,1	[15]
Яны-Пупунёр [Yany-Pupunyor]	0,5 ± 0,18	0–2,0	0,6	А.В. Бобрецов

Примечание. Положение локалитетов на рис. 1 и табл. 1.

[Note. The position of the localities in fig. 1 and table 1].

Причины эвритопности и повсеместно низкой численности данного вида не ясны. Возможно, их следует искать в особенностях энергетики крошечной бурозубки. Очень мелкие размеры требуют значительных энергетических затрат на обеспечение жизнедеятельности вида: суточное потребление корма составляет 420% (больше, чем у других видов бурозубок) от массы тела [38], отсюда и высокая частота питания – до 120 раз в сутки [39]. Поэтому *Sorex minutissimus* требовательна к локальным условиям (влажность, микроклимат, кормовые ресурсы) существования. Оптимальные условия складываются на небольших по площади микростациях. На это указывает приуроченность вида к экотонам, которые характеризуются разнообразным

набором средовых условий. Такие микростации встречаются и в других биотопах. Превалирование в питании крошечной бурозубки мелких (менее 4–5 мм), многочисленных и доступных членистоногих с высокой частотой встречаемости позволяет этому виду при наличии определенных средовых факторов заселять многие биотопы и в том числе и бедные местообитания [32, 33]. Однако формирующаяся при этом фрагментарность населения вида и незначительная экологическая емкость местообитаний ограничивают уровень численности популяции крошечной бурозубки.

Заключение

Крошечная бурозубка широко распространена на Северо-Востоке европейской части России. Северная граница ареала вида ограничена таежной зоной, где она встречается во всех подзонах boreальных лесов. К настоящему времени на территории региона известно только 19 точек находок этого вида. Медленный прогресс в накоплении данных по его распространению связан с тем, что этот вид ловится почти исключительно в ловчие канавки и банки, врытые в землю.

Sorex minutissimus считается одним из самых эвритопных видов землероек. Она населяет разнообразные местообитания и в локалитетах региона. В их число входят ельники и сосняки разного типа, вырубки, луга, верховые болота и экотоны. В горах Северного Урала встречается во всех высотных поясах, в пределах которых регистрировалась в различных биотопах. Однако при этом на Северо-Востоке европейской части России наблюдается явная связь крошечной бурозубки с моховыми сообществами таежного типа (ельники кустарничково-зеленомошные, ельники сфагновые). В отдельных локалитетах ее благоприятными стациями являются вырубки разного типа и сосняки зеленомошные.

Видовой особенностью крошечной бурозубки является повсеместно низкая численность. Средние показатели ее обилия в разных локалитетах региона чаще всего не превышают 1,2 ос. на 100 кон.-сут. В суммарных уловах землероек этот вид занимает одно из последних мест (от 0,1 до 1,8%).

Причины эвритопности и низкой численности *Sorex minutissimus*, возможно, обусловлены значительными энергетическими затратами на обеспечение ее жизнедеятельности. Поэтому она требовательна к локальным условиям существования (влажность, микроклимат, кормовые ресурсы). Их оптимальные условия складываются на небольших по площади микростациях, встречающихся в разных местообитаниях. Незначительная экологическая емкость микростаций и фрагментация населения вида ограничивают уровень численности популяции крошечной бурозубки.

Список источников

1. Павлинов И.Я., Лисовский А.А. (ред.). Млекопитающие России: систематико-географический справочник. М. : Товарищество научных изданий КМК, 2012. 604 с.
2. Cook J.A., McLean B.S., Jackson D.J., Colella J.P., Greiman S.E., Tkach V.V., Jung T.S., Dunnum J.L. First record of the holarctic least shrew (*Sorex minutissimus*) and associated

- helminths from Canada: New light on northern Pleistocene Refugia // Canadian Journal of Zoology. 2016. Vol. 94, № 5. PP. 367–372. doi: 10.1139/cjz-2015-0212
3. Henttonen H., Sheftel B., Stubbe M., Samiya R., Ariunbold J., Buuveibaatar V., Dorjderem S., Monkhzul Ts., Otgonbaatar M., Tsogbadrakh M. *Sorex minutissimus* // The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T29666A115171049. doi: 10.2305/IUCN.UK.2016-3.RLTS.T29666A22316786.en
 4. Baltensperger A.P., Huettmann F. Predicted shifts in small mammal distributions and biodiversity in the altered future environment of Alaska: an open access data and machine learning perspective // PLoS ONE. 2015. Vol. 10, № 7. PP. e0132054. doi: 10.1371/journal.pone.0132054
 5. Sulkava S. *Sorex minutissimus* // The Atlas of European mammals / eds. by A.J. Mitchell-Jones, G. Amori, W. Bogdanowicz, B. Kryštufek, P.J.H. Reijnders, F. Spitsbergen, M. Stubbe, J.B.M. Thissen, V. Vohralík, J. Zima. London : Academic Press, 1999. PP. 52–53.
 6. Зайцев М.В., Войта Л.Л., Шефтель Б.И. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Насекомоядные. СПб., 2014. 391 с. (Определители по фауне России, издаваемые Зоологическим институтом РАН. Вып. 178).
 7. Большацов В.Н., Васильев А.Г., Шарова Л.П. Fauna и популяционная экология землероек Урала (Mammalia, Soricidae). Екатеринбург : Екатеринбург, 1996. 268 с.
 8. Млекопитающие. Насекомоядные, рукокрылые, зайцеобразные, грызуны. СПб. : Наука, 1994. 280 с. (Фауна европейского Северо-Востока России. Млекопитающие. Т. 2, ч. 1).
 9. Ердаков Л.Н., Ефимов В.М., Галактионов Ю.К., Сергеев В.Е. Количественная оценка верности местообитанию // Экология. 1978. № 3. С. 105–107.
 10. Позвоночные животные России (Информационно-поисковая система). М., 2012. URL: <http://www.sevin.ru/vertebrates/> (дата обращения: 20.11.2023).
 11. Бобрецов А.В. Население мелких млекопитающих восточной части Среднего Тимана // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2017. № 37. С. 105–121. doi: 10.17223/19988591/37/6
 12. Куприянова И.Ф., Бобрецов А.В. Равнозубая (*Sorex isodon*) и крошечная (*Sorex minutissimus*) бурозубки на Европейском Севере // Труды Печоро-Илычского заповедника. Сыктывкар, 2007. Вып. 16. С. 151–157.
 13. Лобанова Н.А., Балахонов В.С. Насекомоядные млекопитающие Полярного Урала и Северного Приобья // Тезисы докладов I Всесоюзного совещания по биологии насекомоядных млекопитающих. Новосибирск, 1992. С. 99–100.
 14. Куприянова И.Ф., Калинин А.А., Черняховский М.Е. Динамика численности мелких млекопитающих в приильчской части Печоро-Илычского заповедника // Труды Печоро-Илычского заповедника. Якша, 2020. Вып. 18. С. 52–60.
 15. Бобрецов. А.В., Лукьянова Л.Е., Петров А.Н., Быховец Н.М. Результаты мониторинга населения мелких млекопитающих в припечорской части предгорного района Печоро-Илычского заповедника // Труды Печоро-Илычского заповедника. 2020. Вып. 18. С. 12–23.
 16. Куприянова И.Ф. Бурозубки в средней тайге бассейна реки Вычегды (Коми АССР) // Экология животных лесной зоны. М., 1990. С. 97–111.
 17. Пыстин А.Н. Биотическое распределение доминирующих видов насекомоядных в лесах средней тайги Республики Коми // Вестник Института биологии Коми НЦ УрО РАН. 2003. № 6 (44). С. 9–10.
 18. Кулик И.Л., Никитина Н.А. Fauna мелких млекопитающих лесной зоны Коми АССР // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. 1960. Т. 65, вып. 6. С. 3–16.
 19. Колоскова Н.И. Эколо-фаунистический анализ мелких млекопитающих восточно-европейской тундры // Fauna и экология наземных позвоночных животных. М., 1981. С. 81–100.
 20. Куприянова И.Ф., Сивков А.В. Сообщества мелких млекопитающих // Структура и динамика природных компонентов Пинежского заповедника (Северная тайга ЕТР,

- Архангельская область). Биоразнообразие и георазнообразие в карстовых областях. Архангельск, 2000. С. 168–178.
21. Стариakov В.П., Майорова А.Д., Вершинин Е.А., Егоров С.В., Кравченко В.Н., Наконечный Н.В., Берников К.А., Сарапульцева Е.С. Паразитические членистооногие мелких млекопитающих Приполярного Урала (восточный макросклон) // Вестник Нижневартовского государственного университета. Биол. науки. 2022. № 4 (60). С. 78–88. doi: 10.36906/2311-4444/22-4/08
22. Долгов В.А. Бурозубки Старого Света. М. : Изд-во Моск. гос. ун-та, 1985. 221 с.
23. Ивантер Э.В., Макаров А.М. Территориальная экология землероек-бурозубок (*Insectivora, Sorex*). Петрозаводск, 2001. 272 с.
24. Ревин Ю.В. Млекопитающие Южной Якутии. Новосибирск : Наука, 1989. 321 с.
25. Шварц Е.А., Демин Д.В., Замолодчиков Д.Г. Экология сообществ мелких млекопитающих лесов умеренного пояса (на примере Валдайской возвышенности). М. : Наука, 1992. 127 с.
26. Зайцев В.А. Позвоночные животные северо-востока Центрального региона России (Виды фауны, численность и ее изменения). М. : Товарищество научных изданий КМК, 2006. 513 с.
27. Пучковский С.В. Особенности распределения бурозубок (*Insectivora, Soricidae*) по биотопам в тайге Онежского полуострова // Фауна, экология и география животных. М., 1969. С. 100–109.
28. Бородин П.Л. Крошечная бурозубка в фауне Мордовского заповедника // Труды Мордовского государственного природного заповедника им. П.Г. Смидовича. Саранск : Пушта, 2014. Вып. 12. С. 264–277.
29. Васин А.М., Лыхварь В.П., Буйдалина Ф.Р., Загузов А.В., Сыжко В.В. Позвоночные животные заповедника «Малая Сосьва» (Северное Зауралье) : аннотированный список и краткий очерк. Ижевск, 2015. 136 с.
30. Малышев Ю.С. Крошечная – *Sorex minutissimus* Zimmermann, 1780 и малая – *Sorex minutus* Linneus, 1766 бурозубки Верхнеангарской котловины: численность, ландшафтное распределение, особенности структуры и репродукции популяций // Байкальский зоологический журнал. 2017. № 1 (20). С. 85–90.
31. Шефтель Б.И. Мелкие млекопитающие // Труды государственного заповедника «Центральносибирский». Красноярск : Поликор, 2012. Вып. 2(4). С. 68–77.
32. Hanski I., Kaikusalo A. Distribution and habitat selection of shrews in Finland // Annales Zoologici Fennici. 1989. Vol. 26, № 4. PP. 339–348.
33. Churchfield S. Why are shrews so small? The costs and benefits of small size in northern temperate *Sorex* species in the context of foraging habits and prey supply // Acta Theriologica. 2002. Vol. 47, Suppl. 1. PP. 169–184.
34. Якимова А.Е. Результаты мониторинга мелких млекопитающих в Средней Карелии // Труды Карельского научного центра РАН. 2018. № 1. С. 67–80. doi: 10.17076/bgg642
35. Куприянова И.Ф. Бурозубки севера европейской части России // Проблемы изучения и охраны животного мира на Севере : Материалы докл. II Всероссийской конференции с международным участием. Сыктывкар, 2013. С. 117–119.
36. Бобрецов А.В., Симакин Л.В. Особенности структуры населения мелких млекопитающих разных макросклонов Северного Урала // Экология. 2015. № 5. С. 381–386. doi: 10.7868/S0367059715050066
37. Акимов В.А. Мелкие млекопитающие заповедника «Басеги». Общее представление о собранных материалах // Природа Басег: 30 лет охраны и научных исследований // Труды государственного природного заповедника «Басеги». Вып. 2. Пермь : Богатырев П.Г., 2012. С. 143–159.
38. Благосклонов К.Н. О питании и характере суточной активности крошечной бурозубки (*Sorex tsherskii Ogntv*) // Зоологический журнал. 1957. Т. 36, вып. 3. С. 465–467.
39. Тупикова Н.В. Питание и характер суточной активности землероек средней полосы СССР // Зоологический журнал. 1949. Т. 28, вып. 6. С. 561–572.

References

1. Pavlinov IYa, Lisovskiy AA. (red.). Mlekopitayushchie Rossii: sistematiko-geograficheskiy spravochnik [Mammalia Russia: referensi sistematis dan geografis]. Moscow: Tovarishchestvo nauchnykh izdanii KMK Publ.; 2012. pp. 604. In Russian.
2. Cook JA, McLean BS, Jackson DJ, Colella JP, Greiman SE, Tkach VV, Jung TS, Dunnum JL. First record of the holarctic least shrew (*Sorex minutissimus*) and associated helminths from Canada: New light on northern Pleistocene Refugia // *Canadian Journal of Zoology*. 2016; 94(5):367-372. doi: 10.1139/cjz-2015-0212
3. Henttonen H, Sheftel B, Stubbe M, Samiya R, Ariunbold J, Buuveibaatar V, Dorjderem S, Monkhuul Ts, Otgonbaatar M, Tsogbadrakh M. [errata version of 2016 assessment]. *Sorex minutissimus* // *The IUCN Red List of Threatened Species 2016*: e.T29666A115171049. doi: 10.2305/IUCN.UK.2016-3.RLTS.T29666A22316786.en
4. Baltensperger AP, Huettmann F. Predicted shifts in small mammal distributions and biodiversity in the altered future environment of Alaska: an open access data and machine learning perspective // *PLoS ONE*. 2015; 10(7):e0132054. doi: 10.1371/journal.pone.0132054
5. Sulkava S. *Sorex minutissimus* // *The Atlas of European mammals*. AJ. Mitchell-Jones, G. Amori, W. Bogdanowicz, B. Kryštufek, PJH. Reijnders, F. Spitzenberger, M. Stubbe, JBM. Thissen, V. Vohralík, J. Zima (eds.). London: Academic Press; 1999. P. 52-53.
6. Zaytsev MV, Voyta LL, Sheftel' BI. Mlekopitayushchie fauny Rossii i sopredel'nykh territoriy. Nasekomoyadnye [Mammals of the fauna of Russia and adjacent territories. Insectivores]. Saint Petersburg: Nauka; 2014. 391 p. (*Opredeliteli po faune Rossii, izdavaemye Zoologicheskim institutom RAN*. Vyp. 178). In Russian.
7. Bol'shakov VN, Vasil'ev AG, Sharova LP. Fauna i populyatsionnaya ekologiya zemlerok Urala (Mammalia, Soricidae) [Fauna and population ecology of shrews of the Urals (Mammalia, Soricidae)]. Ekaterinburg: Izd-vo Ekaterinburg; 1996. 268 p. In Russian.
8. Mlekopitayushchie. Nasekomoyadnye, rukokrylye, zaytseobraznye, gryzuny [Mammalia. Insectivora, Chiroptera, Lagomorpha, Rodentia]. Saint Petersburg: Nauka; 1994. 280 p. (Fauna evropeyskogo Severo-Vostoka Rossii. Mlekopitayushchie. T. 2, ch. 1). In Russian.
9. Erdakov LN, Efimov VM, Galaktionov YK, Sergeev VE. Kolichestvennaya otsenka vernosti mestoobitaniyu [Quantification of habitat fidelity]. *Ecology*. 1978; 3:105-107. In Russian.
10. Pozvonochnye zhivotnye Rossii (Informatsionno-poiskovaya sistema) [Vertebrates of Russia (Information search engine)]. Moscow, 2012. Available at: <http://www.sevin.ru/vertebrates/> (accessed 11.20.2023). In Russian.
11. Bobretsov AV. Naselenie melkikh mlekopitayushchikh vostochnoy chasti Srednego Timana [The population of small mammals in the eastern part of the Middle Timan]. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta*. 2017;37:105-121. doi: 10.17223/19988591/37/6. In Russian.
12. Kupriyanova IF, Bobretsov AV. Ravnozubaya (*Sorex isodon*) i kroshechnaya (*Sorex minutissimus*) burozubki na Evropeyskom Severe [The taiga shrew (*Sorex isodon*) and the eurasian least shrew (*Sorex minutissimus*) in the European North]. *Trudy Pechoro-Ilychskogo zapovednika – The works of the Pechora-Ilych Reserve*. Syktyvkar, 2007;16:151-157. In Russian.
13. Lobanova NA, Balakhonov VS. Nasekomoyadnye mlekopitayushchie Polyarnogo Urala i Severnogo Priob'ya [Insectivorous mammals of the Polar Urals and the Northern Ob region]. *Tezisy dokladov I Vsesoyuznogo soveshchaniya po biologii nasekomoyadnykh mlekopitayushchikh*. Novosibirsk; Moscow. 1992. pp. 99-100. In Russian.
14. Kupriyanova IF, Kalinin AA, Chernyakhovskiy ME. Dinamika chislennosti melkikh mlekopitayushchikh v priilychskoy chasti Pechoro-Ilychskogo zapovednika [Dynamics of the number of small mammals in the Priilych part of the Pechora-Ilych Reserve]. *Trudy Pechoro-Ilychskogo zapovednika – The works of the Pechora-Ilych Reserve*. Yaksha, 2020;18:52-60. In Russian.

15. Bobretsov AV, Luk'yanova LE, Petrov AN, Bykhovets NM. Rezul'taty monitoringa naseleniya melkikh mlekopitayushchikh v pripechorskoy chasti predgornogo rayona Pechoro-Ilychskogo zapovednika [The results of monitoring the population of small mammals in the Pechora part of the foothill area of the Pechora-Ilych Reserve]. *Trudy Pechoro-Ilychskogo zapovednika – The works of the Pechora-Ilych Reserve*. Yaksha, 2020;18:12-23. In Russian.
16. Kupriyanova IF. Burozubki v sredney tayge basseyna reki Vychedgy (Komi ASSR) [Shrews in the middle taiga of the Vychedga River basin (Komi ASSR). *Ekologiya zhivotnykh lesnoy zony*. Moscow, 1990. pp. 97-111. In Russian.
17. Pystin AN. Biotopicheskoe raspredelenie dominiruyushchikh vidov nasekomoyadnykh v lesakh sredney taygi Respubliki Komi [Bitopic distribution of dominant insectivorous species in the forests of the Middle taiga of the Komi Republic]. *Vestnik Instituta biologii Komi nauchnyy tsentr Ural'skogo otdeleniya RAN – Komi Scientific Center of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences*. 2003;6 (44):9-10. In Russian.
18. Kulik IL, Nikitina NA. Fauna melkikh mlekopitayushchikh lesnoy zony Komi ASSR [Fauna of small mammals of the Komi ASSR forest zone]. *Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytateley prirody. Otdel biologicheskiy – Bulletin of the Moscow Society of Nature Testers. The department is biological*. 1960;65(6):3-16. In Russian.
19. Koloskova NI. Ekologo-faunisticheskiy analiz melkikh mlekopitayushchikh vostochnoevropeyskoy tundry [Ecological and faunal analysis of small mammals of the Eastern European tundra]. *Fauna i ekologiya nazemnykh pozvonochnykh zhivotnykh*. Moscow, 1981. pp. 81-100. In Russian.
20. Kupriyanova IF, Sivkov AV. Soobshchestva melkikh mlekopitayushchikh [Communities of small mammals]. *Struktura i dinamika prirodykh komponentov Pinezhskogo zapovednika (Severnaya tayga ETR, Arkhangelskaya oblast')*. *Bioraznoobrazie i georaznoobrazie v karstovyykh oblastyakh*. Arkhangel'sk, 2000. pp. 168-178. In Russian.
21. Starikov VP, Mayorova AD, Vershinin EA, Egorov SV, Kravchenko VN, Nakonechnyy NV, Bernikov KA, Sarapul'tseva ES. Paraziticheskie chlenistonogie melkikh mlekopitayushchikh Pripolyarnogo Urala (vostochnyy makrosklon) [Parasitic arthropods of small mammals of the Circumpolar Urals (Eastern macrocline)]. *Vestnik Nizhnevartovskogo gos. universiteta. Biologicheskie nauki – Bulletin of the Nizhnevartovsk State University. university. Biological sciences*. 2022;4(60):78-88. doi:10.36906/2311-4444/22-4/08. In Russian.
22. Dolgov VA. Burozubki Starogo Sveta [Old World shrews]. Moscow: Izd-vo Moskovskogo gosudarstvennogo universiteta, 1985. 221 p. In Russian.
23. Ivanter EV, Makarov AM. Territorial'naya ekologiya zemleroek-burozubok (Insectivora, Sorex): Monografiya [Territorial ecology of shrews (Insectivora, Sorex): Monograph]. Petrozavodsk: PetrGU; 2001. 272 p. In Russian.
24. Revin YV. Mlekopitayushchie Yuzhnoy Yakutii [Mammals of South Yakutia Mammals of South Yakutia]. Novosibirsk: Nauka; 1989. 321 p. In Russian.
25. Shvarts EA, Demin DV, Zamolodchikov DG. Ekologiya soobshchestv melkikh mlekopitayushchikh lesov umerennogo poyasa (na primere Valdayskoy vozvyshennosti) [Ecology of small mammal communities in temperate forests (using the example of the Valdai Hills)]. Moscow: Nauka; 1992. 127 p. In Russian.
26. Zaytsev VA. Pozvonochnye zhivotnye severo-vostoka Tsentral'nogo regiona Rossii (Vidy fauny, chislennost' i ee izmeneniya) [Vertebrates of the North-east of the Central region of Russia (Species of fauna, abundance and its changes)]. Moscow: Tovarishchestvo nauchnykh izdaniy KMK Publ.; 2006. 513 p. In Russian.
27. Puchkovskiy SV. Osobennosti raspredeleniya burozubok (Insectivora, Soricidae) po biotopam v tayge Onezhskogo poluostrova [Features of the distribution of brown-toothed beetles (Insectivora, Soricidae) by biotopes in the taiga of the Onega Peninsula]. *Fauna, ekologiya i geografiya zhivotnykh – Fauna, ecology and geography of animals*. Moscow, 1969. pp. 100-109. In Russian.

28. Borodin PL. Kroshechnaya burozubka v faune Mordovskogo zapovednika [Eurasian least Shrew in the fauna of the Mordovia Nature Reserve]. *Trudy Mordovskogo gosudarstvennogo prirodno-gospodarskogo zapovednika im. P.G. Smidovicha – Proceedings of the Mordovian State Nature Reserve named after P.G. Smidovich.* Saransk: Pushta; 2014. 12:264-277. In Russian.
29. Vasin AM, Lykhvar' VP, Buydalina FR, Zaguzov AV, Syzhko VV. Pozvonochnye zhivotnye zapovednika «Malaya Sos'va» (Severnoe Zaural'e): Annotirovannyi spisok i kratkiy ocherk: Nauchnoe izdanie [Vertebrates of the reserve "Malaya Sosva" (Northern Trans-Urals): An annotated list and a short essay: Scientific publication]. Izhevsk, 2015. 136 p. In Russian.
30. Malyshev YS. Kroshechnaya – *Sorex minutissimus* Zimmermann, 1780 i malaya – *Sorex minutus* Linneus, 1766 burozubki Verkhneangarskoy kotloviny: chislennost', landshaftnoe raspredelenie, osobennosti struktury i reproduktsii populyatsiy [Eurasian least Shrew *Sorex minutissimus* Zimmermann, 1780 and Eurasian Pygmy Shrew *Sorex minutus* Linneus, 1766 of the Upper Angara basin: abundance, landscape distribution, features of the structure and reproduction of populations]. *Baykal'skiy zoologicheskiy zhurnal – Baikal Zoological Journal.* 2017;1(20):85-90. In Russian.
31. Sheftel' BI. Melkie mlekopitayushchie [Small mammals]. *Trudy gosudarstvennogo zapovednika «Tsentralsibirskiy» – Proceedings of the Central Siberian State Nature Reserve.* Krasnoyarsk: OOO Polikor. 2012;2(4):68-77. In Russian.
32. Hanski I, Kaikusalo A. Distribution and habitat selection of shrews in Finland. *Annales Zoologici Fennici.* 1989;26(4):339-348.
33. Churchfield S. Why are shrews so small? The costs and benefits of small size in northern temperate *Sorex* species in the context of foraging habits and prey supply. *Acta Theriologica.* 2002;47(s1):169-184.
34. Yakimova AE. Rezul'taty monitoringa melkikh mlekopitayushchikh v Sredney Karelii [Results of monitoring of small mammals in Central Karelia]. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN – Proceedings of the Karelian Scientific Center of the Russian Academy of Sciences.* 2018;1:67-80. doi:10.17076/bg642. In Russian.
35. Kupriyanova IF. Burozubki severa Evropeyskoy chasti Rossii [Brown-toothed Shrews of the north of the European part of Russia]. *Problemy izucheniya i okhrany zhivotnogo mira na Severe – Problems of studying and protecting wildlife in the North:* Materialy dokl. II Vserossiyskoy konferentsii s mezhdunarodnym uchastiem. Syktyvkar, 2013. pp. 117-119. In Russian.
36. Bobretsov AV., Simakin LV. Osobennosti struktury naseleniya melkikh mlekopitayushchikh raznykh makrosklonov Severnogo Urala [Features of the population structure of small mammals of different macroclines of the Northern Urals]. *Ekologiya – Ecology.* 2015;5:381-386. doi:10.7868/S0367059715050066. In Russian.
37. Akimov VA. Melkie mlekopitayushchie zapovednika «Basegi». Obshchee predstavlenie o sobrannyykh materialakh [Small mammals of the Basegi Nature Reserve. General idea of the collected materials]. Priroda Baseg: 30 let okhrany i nauchnykh issledovaniy. *Trudy gosudarstvennogo prirodno-gospodarskogo zapovednika «Basegi» – Proceedings of the Basegi State Nature Reserve.* Perm', Izdatel'stvo Bogatyrev P.G. 2012;2:143-159. In Russian.
38. Blagosklonov K.N. O pitanii i kharaktere sutochnoy aktivnosti kroshechnoy burozubki (*Sorex tsherskii Ogntv*) [On nutrition and the nature of the daily activity of the tiny brown tooth (*Sorex tsherskii Ogntv*)]. *Zoologicheskiy zhurnal – Zoological Journal.* 1957;36(3):465-467. In Russian.
39. Tupikova NV. Pitanie i kharaktere sutochnoy aktivnosti zemleroek sredney polosy SSSR [Nutrition and the nature of the daily activity of shrews in the middle zone of the SSSR]. *Zoologicheskiy zhurnal – Zoological Journal.* 1949;28(6):561-572. In Russian.

Информация об авторах:

Бобрецов Анатолий Васильевич, канд. биол. наук, в. н. с. Печоро-Илычский государственный природный заповедник (Якша, Россия).

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-0921-2566>

E-mail: avbobr@mail.ru

Петров Анатолий Николаевич, канд. биол. наук, н. с., отдел экологии животных, Институт биологии Коми научного центра УрО РАН (Сыктывкар, Россия).

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-7118-1916>

E-mail: tpetrov@ib.komisc.ru

Быховец Наталья Михайловна, канд. биол. наук, н. с., отдел экологии животных, Институт биологии Коми научного центра УрО РАН (Сыктывкар, Россия).

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-9102-0693>

E-mail: bykhovets.n@ib.komisc.ru

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Information about the authors:

Anatoly V. Bobretsov, Cand. Sci. (Biol.), Leading Researcher, Pechoro-Ilych State Nature Reserve (Yaksha, Russian Federation).

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-0921-2566>

E-mail: avbobr@mail.ru

Anatoly N. Petrov, Cand. Sci. (Biol.), Researcher, Department of Animal Ecology, Institute of Biology Komi Science Center Russian Academy of Sciences (Syktyvkar, Russian Federation).

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-7118-1916>

E-mail: tpetrov@ib.komisc.ru

Natalia M. Bykhovets, Cand. Sci. (Biol.), Researcher, Department of Animal Ecology, Institute of Biology Komi Science Center Russian Academy of Sciences (Syktyvkar, Russian Federation).

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-9102-0693>

E-mail: bykhovets.n@ib.komisc.ru

The Authors declare no conflict of interest.

*Статья поступила в редакцию 07.02.2024;
одобрена после рецензирования 13.04.24; принята к публикации 14.06.2024.*

*The article was submitted 07.02.2024;
approved after reviewing 13.04.24; accepted for publication 14.06.2024.*

Научная статья

УДК 598.26

doi: 10.17223/19988591/66/6

О формировании городской популяции вяхиря (*Columba palumbus* L.) в г. Орле

Егор Леонидович Лыков¹, Денис Александрович Свиридов²

¹ Информационно-аналитический центр поддержки заповедного дела, Москва, Россия

² Управление экологического надзора и природопользования Департамента надзорной и контрольной деятельности Орловской области, Орел, Россия

¹ <https://orcid.org/0000-0002-6143-0982>, e_lykov@mail.ru

² den.sviridoff2012@yandex.ru

Аннотация. В работе приводятся сведения по формированию городской популяции вяхиря в г. Орле, появление которой, как и в других городах Европы, началось с гнездования птиц на периферии города в малотрансформированных местообитаниях (с 2006 г.) и далее продолжилось гнездованием в застроенной части города, включая его центральную часть. Первый факт гнездования в застроенной части города датируется 2016 г. В настоящее время вид встречается на гнездовании в лесопарках, парках, на кладбищах, в индивидуальной застройке и озелененной жилой зоне. В указанных биотопах средняя плотность населения колеблется от 0,5 до 1,5 пары/10 га. Средняя плотность населения вяхиря по городу составила 0,8 пар / 10 га. Наиболее высокая плотность населения зарегистрирована на кладбищах (1,5 пар/10 га) и в лесопарках (1,1 пары/10 га). Плотность населения в озелененной жилой зоне с преобладанием 5-этажных домов достигает 0,9 пар/10 га. В целом плотность населения вяхиря в г. Орле значительно ниже в сравнении с большинством других городов Европы, а также Северо-Западной Африки, что связано с более длительной историей существования там городских популяций. Все найденные гнезда размещались на деревьях и кустарниках. Гнезда, располагающиеся на сооружениях человека, не отмечены. Благоприятными условиями для появления городской популяции вяхиря в г. Орле являются низкая численность серой вороны, которая в других европейских городах ограничивает гнездование вяхиря, а также наличие больших площадей зерновых культур, окружающих город, где птицы получают дополнительную пищу.

Ключевые слова: вяхирь, птицы города, синантропизация, гнездование, плотность населения

Для цитирования: Лыков Е.Л., Свиридов Д.А. О формировании городской популяции вяхиря (*Columba palumbus* L.) в г. Орле // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2024. № 66. С. 122–141. doi: 10.17223/19988591/66/6

Original article

doi: 10.17223/19988591/66/6

On the formation of the urban population of the Woodpigeon (*Columba palumbus* L.) in the city of Oryol

Egor L. Lykov¹, Denis A. Sviridov²

¹ *Information and Analytical Centre for Protected Areas Support,
Moscow, Russian Federation*

² *Environmental Supervision and Natural Resource Management Board of the Department
of Supervision and Control Activities of the Oryol Region, Oryol, Russian Federation*

¹ <https://orcid.org/0000-0002-6143-0982>, e_lykov@mail.ru

² den.sviridoff2012@yandex.ru

Summary. To date, the Woodpigeon has formed specialized urban populations in many European cities and towns. A steady trend towards synanthropization is also observed for this species in some Russian urban areas. In the city of Oryol, no dedicated studies of the local urban Woodpigeon population have been carried out until recently. This paper aims to evaluate the status of the urban Woodpigeon population in Oryol.

The field observations were made in the city of Oryol (52°58' N, 36°05' E) located in the Central Federal District of the Russian Federation and having an area of 121.2 km², with a population of 303.7 thousand and distance from Moscow of 368 km. The studies began in 2006, at the moment when the urban population of the Woodpigeon started to form within the Oryol administrative borders, and ended in 2021. In June 2019 and July 2021, counts of singing individuals and nest search activities were carried out in forest and recreational parks, squares, cemeteries, on specially selected plots among individual houses, and in green residential areas with predominantly five-storied apartment buildings. In total, 26 census plots with an aggregate area of about 228.9 ha were surveyed. Associated observations were also made, including Woodpigeon nest search in all administrative districts of the city. The degree of introduction of the Woodpigeon into the Oryol urban landscapes was evaluated by the use of five synanthropization stages (from 0 to 4).

The paper shows that the urban population of the Woodpigeon in Oryol, as it was the case in other European urban areas, started from the birds which began to nest at the urban periphery, in less transformed habitats, and is dated back to 2006. Afterwards the birds were reported breeding in the built-up part of the city, including the city center, with the first breeding case in the built-up part reported in 2016. The number of nests found in the built-up part of the city grew in the following years. Now the birds nest across the entire city, including its central part, where their nests are found both along highways with intense traffic and in yards in residential areas with predominantly five-storied apartment buildings. The species is registered as breeding in forest and recreational parks, cemeteries, among individual houses and in green residential areas. The average population density in the said habitats ranges from 0.5 to 1.5 pairs/10 ha, with the average for the entire city being 0.8 pairs/10 ha. The highest population density is registered in cemeteries (1.5 pairs/10 ha) and forest parks (1.1 pairs/10 ha). The population density in green residential areas with predominantly five-storied apartment buildings is 0.9 pairs/10 ha (see Table 1). In general, the Woodpigeon population in Oryol is much smaller than in many other urban areas in Europe and in Northwest Africa (see Table 2), which is attributed to the longer history of urban populations there. All nests found were located on trees and bushes, with none found on man-made structures.

The high numbers of the Hooded Crow are among the factors hindering colonization of urban habitats by the Woodpigeon in European cities and towns. At the same

time, the Hooded Crow is an uncommon breeder in Oryol. The Magpie, another nest predator, is a rather common breeder in the city: its breeding density was 2.2 nests/10 ha in green residential areas and 1.5 nests/10 ha among individual houses. Urban-breeding Woodpigeon aggregations generally make long-distance foraging movements to nearby farmlands where the birds obtain additional food. The agroclimatic conditions of Orlovsky District, which surrounds the city, are characterized as the most attractive for crop cultivation. Thus, the low numbers of the Hooded Crow and presence of large areas occupied by grain crops around the city make up favorable conditions for the establishment of an urban population of the Woodpigeon in Oryol.

The urban Woodpigeon population in Oryol is at the stage 3 – breeding in urban parks in a high density and regular breeding in residential areas (on residential streets). The population under study has not yet reached the synanthropization stage 4, when the species breeds in a high density in urban parks and residential areas, with individual pairs transitioning to breeding on man-made structures.

The article contains 2 Tables and 52 References.

Keywords: Woodpigeon, city birds, synanthropization, breeding, population density

For citation: Lykov EL, Sviridov DA. On the formation of the urban population of the woodpigeon (*Columba palumbus* L.) in the city of Oryol. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology.* 2024;66:122-141. doi: 10.17223/19988591/66/6

Введение

Разрастание городов привело к крайне фрагментированному ландшафту с островками подходящей среды обитания для птиц, окружеными автомагистралями и зданиями. За счет этих условий происходят изменения орнитофауны, причем многие виды птиц исчезают после урбанизации районов, что приводит к значительной потере местного биоразнообразия [1]. Вместе с тем ряд видов птиц колонизировали городскую среду обитания и смогли там сформировать специализированные городские популяции [1–6]. В число таких видов входит вяхирь (*Columba palumbus* L.), у которого начало заселения городов зафиксировано в Европе (городские парки Парижа) приблизительно в 1830–1840-х гг. [7].

Вяхиря с уверенностью можно охарактеризовать как удобный объект изучения синантропизации птиц. Этот вид является самым крупным представителем отряда Голубеобразные, имеет широкое распространение в южной и западной Палеарктике, легко отмечается как визуально, так и по голосу [8] и активно колонизирует европейские города с момента появления там первых городских популяций в XIX столетии и по настоящее время [7–11].

На сегодняшний день во многих городах Европы [7, 10, 12–17], а также в Северо-Западной Африке в г. Алжире [18–19] вяхирь сформировал специализированные городские популяции. Указанные популяции отличаются от природных популяций рядом особенностей, например, расширением спектра гнездовых биотопов, более высокой плотностью населения по сравнению с природными биотопами, использованием при строительстве гнезд материалов антропогенного происхождения, удлинением сезона размножения, толерантностью к человеку [7, 10, 20–23].

В отдельных российских городах у вяхиря также отмечается устойчивая тенденция к синантропизации. Сформированные городские популяции отмечены в Калининграде [10, 22–24] и городах Калининградской области (Светлогорск, Балтийск, Советск, Черняховск и др.) [23, 25]. Кроме того, группировки, находящиеся на начальном этапе формирования городских популяций, зарегистрированы в г. Туле [26], г. Боброве Воронежской области [27], г. Владикавказе [28], г. Кисловодске Ставропольского края [29] и ряде других городов.

До настоящего времени специальные исследования в отношении популяции вяхиря, сформировавшейся в г. Орле, не проводились.

Целью работы явилась оценка состояния городской популяции вяхиря в административных границах г. Орла.

Материалы и методы

Исследования проведены в г. Орле, расположенному в Центральном федеральном округе ($52^{\circ}58' N$, $36^{\circ}05' E$), который является административным, промышленным, культурным и научным центром Орловской области. Город с прилегающими поселениями составляет своеобразную агломерацию, занимающую центральное положение в Орловской области и в Орловском муниципальном районе. Территория г. Орла составляет $121,2 \text{ км}^2$, расстояние до Москвы – 368 км [30]. Число жителей по состоянию на 1.01.2021 составило 303,7 тыс. чел. [31]. Город основан в 1566 г. на месте слияния рек Ока и Орел (с конца XVIII в. – Орлик). Климат умеренно континентальный. Средняя температура января – $-8\dots+10^{\circ}\text{C}$. Средняя температура самого теплого месяца – июля – $+18\dots19^{\circ}\text{C}$. За год выпадает умеренное количество осадков. Своебразие сложившейся планировочной структуры, в основном, обусловлено развитием города вдоль рек Ока и Орлик – основных планировочных и ландшафтных доминант.

В городе выделено 4 административных района: Северный, Советский, Железнодорожный и Заводской. Основу природно-экологического каркаса г. Орла составляют озелененные долины рек Оки и Орлика. Территория городских парков, скверов, садов, бульваров и набережных составляет $632,5 \text{ га}$, зона лесопарков и городских лесов – $1\,251,1 \text{ га}$ [30].

Наблюдения за вяхирем осуществляли, начиная с момента начала формирования его городской популяции в г. Орле в 2006 г. и по 2021 г. В июне 2019 и 2021 гг. проводили учеты токущих птиц, поиск гнезд в лесопарках, парках, скверах, на кладбищах, а также на специально выделенных площадках в индивидуальной застройке и озелененной жилой зоне с преобладанием 5-этажных домов. На каждой площадке учеты проводились, как правило, однократно. В качестве исключения для индивидуальной застройки использованы также данные, полученные в апреле 2019 г., когда на одной из площадок отмечались два токущих самца вяхиря. Число гнездящихся пар на каждой учетной площадке определялось по числу территориальных птиц, токущих самцов и найденным жилым гнездам. Пролетающие транзитные птицы не отмечались. Данные за 2019 и 2021 гг. были объединены.

В общей сложности в городе учеты проведены на 26 учетных площадках общей площадью около 228,9 га. Также осуществлялись попутные наблюдения, включая поиск гнезд вяхиря во всех административных районах города.

Кроме того, в целях оценки влияния представителей семейства врановых на популяцию вяхиря в апреле 2019 г. проведены учеты гнезд серой вороны (*Corvus cornix* L.) и сороки (*Pica pica* L.) на тех же учетных площадках в индивидуальной застройке и озелененной жилой зоне с преобладанием 5-этажных домов. Общая площадь учетных площадок в указанных местобитаниях составила 106,4 га.

Степень внедрения вяхиря в городские ландшафты г. Орла в настоящей статье оценивали, используя пять стадий синантропизации, которые были разработаны Л. Томялойцем [7]:

стадия 0. Гнездование в лесах и рощах вдали от населенных пунктов;

стадия 1. Гнездование отдельных пар в городских лесных массивах, а также в периферических парках на окраинах городов или более мелких населенных пунктов;

стадия 2. Гнездование в городских парках с более высокой плотностью, чем в природных биотопах;

стадия 3. Гнездование в городских парках с высокой плотностью, а также регулярное гнездование в жилой зоне (на улицах);

стадия 4. Гнездование в городских парках с высокой плотностью, а также на улицах, в том числе и в центральной части города, случаи устройства гнезд на сооружениях человека.

Обработка первичных данных произведена с использованием программы Stat Soft STATISTICA 6.0. Для плотности населения вяхиря рассчитаны среднее значение и ошибка среднего ($M \pm SE$). Сравнение плотности населения вяхиря между разными биотопами проводили с помощью непараметрического критерия Краскела–Уоллиса.

Результаты исследования и обсуждение

О формировании городской популяции вяхиря. Как и большинство видов птиц, заселяющих городскую среду, вяхирь проникает в каждый отдельный город постепенно, начиная колонизацию с его малотрансформированной окраины и далее заселяя все более трансформированные территории, двигаясь в сторону урбанизированного центра [12, 15, 24 и др.]. Город Орел в этом плане не является исключением. В городе первые встречи с птицами, включая токующих самцов, начали регистрироваться начиная с 2006 г. в периферических частях города, в том числе на Наугорском кладбище, Знаменском лесопарке, на территории Агробиостанции, в садоводческом обществе в окрестностях озера Светлая Жизнь. Первый факт гнездования вяхиря в застроенной части города датируется 2016 г. – на пересечении улиц Матвеева и Игнатова найдено строящееся гнездо, которое размещалось на клене ясенелистном (*Acer negundo*) рядом с проезжей частью дороги на высоте при-

мерно 6 м над поверхностью земли. При этом, несмотря на близость к жилым домам и оживленному участку автодороги, гнездовое дерево располагалось на участке, где люди перемещались крайне редко из-за отсутствия тротуара. В последующие годы гнезда, располагающиеся в застроенной части города, отмечались регулярно. Их число с каждым годом росло.

По данным литературы, в ходе формирования городская популяция вяхиря широко распространяется по территории города, включая его центральную часть. Например, в Лондоне, Брюсселе, Берлине, Пизе, Флоренции он имеет достаточно широкое распространение по территории городов, гнездясь в 100, 99, 91, 88 и 84% квадратов соответственно [13, 14, 21, 32–33]. В Калининграде вяхирь заселяет 66,5% квадратов [10].

В настоящее время в г. Орле вяхирь гнездится на территории всего города, его гнезда встречаются в том числе и в центральной части города как вдоль оживленных автодорог, так и во дворах жилой зоны с преобладанием 5-этажных домов. В 2021 г. в центре города вне периода гнездования в безлистственный период на участке от моста у р. Орлик до здания правительства найдено три гнезда, которые располагались на придорожных липах (*Tilia sp.*) на высоте около 5 м над землей.

Плотность населения вяхиря в различных городских биотопах города. Вяхирь в г. Орле отмечен на гнездовании в широком спектре биотопов – в лесопарке, парках, на кладбище, в индивидуальной застройке и озелененной жилой зоне с преобладанием 5-этажных домов. В скверах в период наблюдений на учетных площадках отмечен не был.

В исследуемых биотопах средняя плотность населения вяхиря колебалась от 0,5 до 1,5 пары/10 га. Наиболее высокая плотность населения зарегистрирована на кладбищах ($1,5 \pm 1,7$ пары/10 га) и в лесопарках ($1,1 \pm 0,8$ пары/10 га). Но вместе с тем плотность населения в озелененной жилой зоне с преобладанием 5-этажных домов оказалась незначительно ниже, чем в лесопарках и на кладбищах, достигая $0,9 \pm 0,4$ пары/10 га. Средняя плотность населения вяхиря по городу составила $0,8 \pm 0,2$ пары/10 га (табл. 1).

Проведенный статистический анализ сравнения плотности населения вяхиря между тремя биотопами (лесопарк, парк и озелененная жилая зона с преобладанием 5-этажных домов) с использованием критерия Краскела–Уоллиса показал отсутствие статистических различий ($H = 0,22$; $df = 2$; $p = 0,898$).

Сведения по значениям плотности населения вяхиря в природных лесных местообитаниях Орловской области отсутствуют. Но, судя по всему, плотность населения вяхиря в национальном парке «Орловское Полесье» ниже, чем в городских местообитаниях г. Орла. В национальном парке в 1998 г. отмечены отдельные особи, в том числе токующие на гнездовых участках самцы; в 1999 г. найдено одно жилое гнездо [34]. В Воронежской области в Хреновском бору в 2010 г. плотность населения вяхиря составила 1 пару/км², в 2011 г. – 2 пары/км² [35].

Сравнение плотности населения с другими городами. В целом плотность населения вяхиря в г. Орле значительно ниже в сравнении с большинством других городов Европы, а также Северо-Западной Африки. Более высокая

плотность населения вяхиря в иных городах связана с более длительной историей существования там городских популяций. При этом в отдельных городах Калининградской области (Гвардейск, Добровольск, Приморск, Балтийск), парке Лазенки и районах Раковце и Вежбно в г. Варшаве и парке де ла Коломбье в г. Дижен плотность населения вяхиря сопоставима с плотностью в г. Орле.

Таблица 1 [Table 1]

Плотность населения вяхиря (*Columba palumbus L.*)**на учетных площадках в г. Орле**[Population density in the Woodpigeon (*Columba palumbus L.*) at census plots in the city of Oryol]

№	Биотоп [Biotope]	Место расположения учетной площадки [The location of the census plot]	Числен- ность, число пар [Numbers, number of pairs]	Площадь учетной площадки, га [Census plot area, ha]	Плотность населения, пар/10 га [Population density, pairs/10 ha]
1	Лесопарк [Forest park]	Лесопарк Прокуровский [Forest park Prokurovskiy]	2	7,7	2,6
2		Парк культуры и отдыха «Ботаника» [park of culture and recreation Botanika]	0	20,1	0
3		Парк «Дворянское гнездо», парк Победы (объединенная террито- рия) [Dvoryanskoe Nest park, Pobedy Park (combined territory)]	6	44,2	1,4
Средняя плотность населения $M \pm SE$ [Average population density $M \pm SE$]					$1,1 \pm 0,8$
4	Парк [Park]	Городской парк культуры и отдыха [City park of culture and recreation]	1	13,0	0,8
5		Парк аграрного университета [Agricultural university park]	1	21,5	0,5
6		Парк Семинарский [Seminarsky park]	1	3,6	2,8
7		Сквер Гуртьева* [Gurtiev square*]	0	3,2	0
Средняя плотность населения $M \pm SE$ [Average population density $M \pm SE$]					$0,7 \pm 0,6$
8	Кладбище [Cemetery]	Троицкое кладбище [Trotskoe Cemetery]	0	7,6	0
9		Крестительское кладбище [Krestitel'skoe Cemetery]	2	6,0	3,3
Средняя плотность населения $M \pm SE$ [Average population density $M \pm SE$]					$1,5 \pm 1,7$
10	Индивидуаль- ная застройка [Individual houses]	ул. Солдатская, ул. Уриц- кого, ул. Солнцевская, ул. Черепичная [st. Soldat- skaya, st. Uritskogo, st. Solntsevskaya, st. Cherepichnaya]	2	11,3	1,8

№	Биотоп [Biotope]	Место расположения учетной площадки [The location of the census plot]	Числен- ность, число пар [Numbers, number of pairs]	Площадь учетной площадки, га [Census plot area, ha]	Плотность населения, пар/10 га [Population density, pairs/10 ha]
11		ул. Достоевского, Волго-градский переулок, ул. Калинина, ул. Андреева [st. Dostoevskogo, lane Volgogradskiy, st. Kalinina, st. Andreeva]	0	14,0	0
12		ул. Колхозная, проезд Щорса, ул. Чапаева, ул. Чайкиной, ул. Колхозная [st. Kolkhoznaya, Passage Shchorsa, st. Chapaeva, st. Chaykinoy, st. Kolkhoznaya]	0	16,2	0
Средняя плотность населения M ± SE [Average population density M ± SE]					0,5 ± 0,6
13	Сквер [Square]	Сквер у областной библиотеки [Square near the regional library]	0	1,5	0
14		Комсомольский сквер [Komsomolsky square]	0	4,3	0
15		Сквер Танкистов [Tankistov square]	0	1,1	0
16		Трамвайный сквер [Tramvayny square]	0	0,8	0
17		Сквер Поликарпова [Polikarpova square]	0	1,0	0
18		Сквер Ермолова [Ermolova square]	0	1,2	0
19		Сквер Лескова [Leskova square]	0	1,3	0
20		Сквер Семьи [Sem'i square]	0	1,2	0
21		Сквер Артиллеристов [Artilleristov square]	0	0,9	0
22		Сквер Героев Гражданской войны [Geroev grazhdanskoy voyny square]	0	1,0	0
Средняя плотность населения M ± SE [Average population density M ± SE]					0
23	Озелененная жилая зона с преобладанием 5-этажных домов [Green residential areas with predominantly 5-storey housing blocks]	ул. Комсомольская, ул. Латышских Стрелков, Комсомольский переулок, Карабевский переулок [st. Komsomol'skaya, st. Latyshskikh Strelkov, lane Komsomol'skiy, lane Karachevskiy]	1	8,9	1,1
24		ул. МОПРА, ул. Холодная, ул. Песковская, ул. Маяковского, ул. Нормандия-Неман [st. MOPRa, st. Kholodnaya, st. Peskovskaya, st. Mayakovskogo, st. Normandiya-Neman]	0	17,2	0

№	Биотоп [Biotope]	Место расположения учетной площадки [The location of the census plot]	Числен- ность, число пар [Numbers, number of pairs]	Площадь учетной площадки, га [Census plot area, ha]	Плотность населения, пар/10 га [Population density, pairs/10 ha]
25		ул. Комсомольская, ул. МОПРа, ул. Латыш- ских Стрелков, Комсо- мольский переулок [st. Komsomol'skaya, st. MOPRa, st. Latyshskikh Strelkov, lane Komsomol'skiy]	2	9,9	2,0
26		ул. Комсомольская, Карачевское шоссе [st. Komsomol'skaya, Karachevskoe highway]	1	10,2	1,0
Средняя плотность населения $M \pm SE$ [Average population density $M \pm SE$]					$0,9 \pm 0,4$

Примечание. * – с учетом площади и структуры зеленых насаждений сквер Гуртьева условно отнесен к паркам.

[Note. *Taking into account the area and the structure of green spaces, Gurtiev Square is conventionally classified as a park].

Таблица 2 [Table 2]
Плотность населения в ареале вяхира (*Columba palumbus* L.)
в городских местообитаниях
|Population density in the Woodpigeon (*Columba palumbus* L.) range in urban habitats|

№	Город (страна) [City (country)]	Годы проведе- ния учетов [Count years]	Плотность насе- ления, пар/10 га [Population density, pairs/10 ha]	Источник [Source]
1	Орел (Россия) [Biotope]	2019, 2021	0,8	Собственные данные
2	Калининград (Россия) [Kaliningrad (Russia)]	2008–2010	2,2–2,8	[24]
3	Города Калининград- ской области (Россия): Светлогорск, Советск [Svetlogorsk, Sovetsk]	2011	8,0–10,0	[25]
	Неман, Пионерский, Багратионовск, Янтарный, Мамоново [Neman, Pionerskiy, Bagrationovsk, Yantarny, Mamonovo]		4,0–6,0	
	Зеленоградск, Донское, Полесск, Гусев, Несте- ров, Ладушкин, Славск [Zelenogradsk, Donskoye, Poleskk, Gusev, Nesterov, Ladushkin, Slavsk]		2,7–3,9	
	Черняховск, Светлый, Гурьевск, Правдинск [Chernyahovsk, Svetly, Guryevsk, Pravdinsk]		2,0–2,3	

№	Город (страна) [City (country)]	Годы проведе- ния учетов [Count years]	Плотность насе- ления, пар/10 га [Population density, pairs/10 ha]	Источник [Source]
	Гвардейск, Добровольск, Приморск, Балтийск [Gvardeysk, Dobrovolsk, Pri- morsk, Baltiysk]		0,9–1,8	
4	Легнице (Польша): парк Центральный (цен- тральная часть города) [Legnica (Poland): Central Park (central part of the city)]	1966 1967 1972 2003 2004	80 68,6 65,7 152,8 138,9	[36]
	Кладбище [Cemetery]	2004 2005 2006	28,4 26,4 33,2	
	Вроцлав (Польша): парк Щитницкий [Wroclaw (Poland): Schitnitsky park]	2009–2010	10,7	[38]
5	Парк Словацкий [park Slovatskiy]	1970–1973 2008–2010	61,8 11,8	[39]
	Парк Бискупинский [Biskupinskiy park]	2011	4,6	
	Полудневый парк [Poludnevyy park]	2013	22,0	
	Ботанический сад [Botanical Garden]	2013	10,8	
	Особовицкое кладбище [Osobovitskoe cemetery]	2008	5,3	
	Центр города [City center]	2016	4,6	
	Люблин (Польша): парк «Сад Саский» [Lublin (Poland): Park “Garden Sasky”]	1988–1990	5,7	
6	Парк Людовы [Ludova park]	1982–1984	1,2	[40]
	Парк Академический [Academic park]	1988–1990	6,1	
	Парк Броновицких [Bronovitsky park]	1987–1990	3,0	
	Ботанический сад [Botanical Garden]	1989–1991	6,3	
	Кладбище на ул. Липова [cemetery on st. Lipova]	1982–1984	2,0	
	Кладбище на ул. Унитской [Cemetery on st. Unitskaya]	1987–1989	2,1	
	Кладбище Майданек [Majdanek cemetery]	1988–1990	3,2	
	Кладбище на ул. Калиновщизна [Cemetery on st. Kalinovshchizna]	1988–1990	3,7	

№	Город (страна) [City (country)]	Годы проведения учетов [Count years]	Плотность населения, пар/10 га [Population density, pairs/10 ha]	Источник [Source]
	Территория, засаженная деревьями (Чехуев) [Forested area (Chekhuev)]	1989–1991	6,7	
7	Слупск (Польша): пригородные парки [Slupsk (Poland): suburban parks]	1974–1977 1985–1989 1990–1997	9,4 6,3 9,0	[20]
	Городские парки [City parks]	1974–1977 1985–1989 1990–1997	2,0 21,6 52,4	
	Варшава (Польша): парк Лазенки [Warsaw (Poland): Lazienki park]	Конец 1980-х гг.	0,8*	[41]
8	Районы Раковце, Вежбно [Districts Rakovce, Vezhbno]	Конец 1980-х гг.	0,15*	
	Кладбище-мавзолей Советских воинов [Cemetery-mausoleum of Soviet soldiers]	2000	5,6*	
	Усадьба на ул. Домбровского [Homestead at st. Dombrovsky]	2000	4,5*	
9	Дижон (Франция): парк Спортивный [Dijon (France): park Sports]	1980–1984	1,6	[42]
	Парк де ла Коломбьер [Park de la Colombière]	1980	0,8	
10	Лондон (Великобритания): парк Кенсингтонские сады [London (Great Britain): Kensington Gardens park]	1974	10	[43]
	Парк Сент-Джеймс [St. James Park]	1974	40	
11	Алжир (Алжир): парк национальной высшей школы агрономии [Algeria (Algeria): park of the National High School of Agronomy]	2008	57	[19]

Примечание. * – в источнике плотность населения приводится на 1 км².

[Note. * Population density in the source is given per 1 km²].

Как показано на примере других городов, в течение времени в ходе становления городской популяции плотность населения вяхиря, как правило, растет [7, 19, 20, 24 и др.]. Указанные данные могут свидетельствовать о том, что в ближайшие годы можно ожидать увеличение плотности населе-

ния вяхиря в г. Орле. Но далее после значительного роста плотность городской популяции вида может снижаться [36, 39]. Причиной снижения плотности населения вяхиря является появление и / или увеличение числа птиц семейства врановых, в особенности серой вороны / черной вороны, которые являются основными гнездовыми хищниками [20, 43–47]. Высокая численность серой вороны Л. Томялойцем [44] отнесена к факторам, затрудняющим колонизацию вяхирей городской среды.

В г. Орле, по нашим данным, серая ворона является малочисленным гнездящимся видом. На учетных площадках в озелененной жилой зоне гнезда указанного вида нами отмечены не были, в индивидуальной застройке зарегистрировано лишь одно гнездо (плотность гнездования 0,2 гнезда/10 га). Серая ворона в городе в небольшом числе гнездится в городских лесопарках. Другой вид врановых – сорока, которая также является гнездовым хищником, в городе довольно обычна на гнездовании, на учетных площадках ее плотность гнездования в озелененной жилой зоне составила 2,2 гнезда/10 га, в индивидуальной застройке – 1,5 гнезда/10 га.

Места размещения гнезд. Найденные гнезда вяхиря в г. Орле размещались на различных видах древесно-кустарниковых растений: липе, тополе (*Populus* sp.), клене ясенелистном, рябине обыкновенной (*Sorbus aucuparia*), черемухе обыкновенной (*Prunus padus*), яблоне (*Malus* sp.), груше (*Pyrus* sp.), ели обыкновенной (*Picea abies*), сосне обыкновенной (*Pinus sylvestris*), лиственнице (*Larix* sp.), туе (*Thuja* sp.). Найденные гнезда размещались на высоте от 4 до 10 м от поверхности земли. Гнезда на постройках человека найдены не были. Вместе с тем в других городах, где городские популяции вяхиря имеют более длительную историю формирования, гнезда встречаются не только на деревьях и кустарниках, но также и на сооружениях человека [7, 10, 21–23, 48].

Кормовые перемещения птиц на сельскохозяйственные угодья. Для группировок вяхиря, гнездящихся в городах, характерны дальние кормовые перемещения на окрестные сельскохозяйственные угодья, где птицы получают дополнительную пищу помимо корма, который они собирают в самом городе [7, 19, 37, 49]. Гнездящиеся особи способны к регулярным кормовым перемещениям на расстоянии до 15 км и более [7]. На сельскохозяйственных угодьях птицы кормятся в основном зернами и молодыми побегами зерновых, включая пшеницу (*Triticum* sp.), рожь (*Secale cereale*), кукурузу (*Zea mays*), рапс (*Brassica napus*), горох (*Pisum* sp.) [7, 49–51].

Город Орел со всех сторон окружает Орловский район площадью 1700,3 км², где, по всей видимости, кормятся вяхири, гнездящиеся в городе. Агроклиматические условия Орловского района характеризуются как наиболее привлекательные для выращивания сельскохозяйственных культур. По состоянию на 1.01.2017 г. зерновые там занимали 75% посевных площадей, остальную долю – кормовые культуры, картофель, технические культуры и овощи [52].

В западной части города (над кварталом микрорайона «Зареченский») регулярно отмечались кормовые перелеты и, видимо, перелеты на водопой одиночных птиц и групп до 4–6 особей в юго-западном и западном направ-

лениях на высоте примерно 40–50 м от поверхности земли. Кроме того, коромыщиеся птицы нечасто наблюдаются на газонах города. По данным некоторых авторов, на газонах птицы питаются травой, почками и листьями кустарников, семенами [50].

Город Орел находится в плодородной зоне на юге средней полосы России. Как полагает Л. Томялойц [7], расположение города в долине реки среди плодородных почв, трансформация окружающего город ландшафта в облесенные территории с развитым сельским хозяйством в виде обрабатываемых полевых угодий относятся к одному из условий, способствующему формированию устойчивой городской популяции вяхиря.

Иные особенности городской популяции. В г. Орле птицы совершают токовые полеты над оживленными улицами и дворами, для присад нередко используют провода, фонарные столбы и антенны.

В городе существует как минимум одно место массовой ночевки вяхирей, которое располагается в парке Победы, где скапливается порядка нескольких десятков птиц, однако после реконструкции парка в 2021 г. существование ночевки не подтвердилось. Кроме того, более мелкие коллективные места ночевок вяхиря обнаружены в поросли вокруг озера Веселого в центре города, а также в елях у администрации Заводского района, в поросли ив вдоль железной дороги Орел – Брянск с тыльной стороны торгово-развлекательного комплекса «МегаГринн» в Заводском районе.

Используя разработанные Л. Томялойцем [7] стадии синантропизации, городскую популяцию вяхиря в г. Орле условно можно отнести к 3-й стадии синантропизации – гнездование в городских парках с высокой плотностью, а также регулярное гнездование в жилой зоне (на улицах). Исследуемая популяция пока еще не достигла последней, 4-й стадии синантропизации, когда вид гнездится с высокой плотностью в городских парках, а также в жилой зоне и отдельные пары начинают размещать гнезда на сооружениях человека.

Заключение

Проведенные исследования свидетельствуют о наличии в г. Орле городской популяции вяхиря, находящейся на одной из заключительных стадий синантропизации. Птицы гнездятся не только в лесопарках и парках, но также колонизируют индивидуальную застройку, дворы озелененной жилой зоны и придорожные зеленые насаждения в самом центре города. Вяхирь, как и в других городах, где прослежена история появления городских популяций, осваивал г. Орел постепенно, начиная гнездиться в малотрансформированных местообитаниях (лесопарках), заселив в итоге высокоурбанизированный центр города. При этом в настоящее время плотность населения вида в исследуемых трансформированных биотопах г. Орла значительно уступает другим городам Западной и Центральной Европы и Северно-Западной Африки, что связано с небольшой длительностью существования городской популяции вяхиря в исследуемом городе. В г. Орле до сих пор не отмечены гнезда, располагающиеся на сооружениях человека.

К благоприятным условиям появления городской популяции вяхиря в г. Орле можно отнести низкую численность серой вороны, а также наличие значительных площадей зерновых культур, окружающих город, где птицы получают дополнительную пищу.

Список источников

1. Isaksson C. Impact of Urbanization on Birds // Bird Species: How They Arise, Modify and Vanish. Tietze D.T. (ed). Springer International Publishing. 2018. PP. 235–257. doi: 10.1007/978-3-319-91689-7_13
2. Фридман В.С., Кавтарадзе Д.Н., Симкин Г.Н. Города как арены микроэволюционных процессов (чем обеспечивается устойчивость популяций в нестабильной, мозаичной и изменчивой среде) // Экополис 2000: экология и устойчивое развитие города : материалы III Междунар. конф. М. : Изд-во Рос. акад. мед. наук, 2000. С. 162–170.
3. Evans K.L., Hatchwell B.J., Parnell M., Gaston K.J. A conceptual framework for the colonisation of urban areas: the blackbird *Turdus merula* as a case study // Biology Review. 2010. Vol. 85, № 3. PP. 643–667. doi: 10.1111/j.1469-185X.2010.00121.x
4. Lykov E.L., Avilova K.V., Beme I.R. Some aspects of the synanthropization of nine species of the Turdidae family in Kaliningrad // Moscow University Biological Sciences Bulletin. 2009. Vol. 64, № 2. PP. 33–40. doi: 10.3103/S0096392509020060
5. Vuorisalo T. Environmental history and urban colonizations from an avian perspective // Urban biodiversity and design. Müller N., Werner P., Kelcey J.G. (eds). Chichester : Wiley-Blackwell, 2010. PP. 191–205.
6. Лыков Е.Л. К вопросу о формировании городских популяций птиц в Палеарктике // XIV Международная орнитологическая конференция Северной Евразии. I. Тезисы / отв. ред. А.Ф. Ковшарь. Алматы, 2015. С. 312–313.
7. Tomiajlojé L. The urban population of the Woodpigeon *Columba palumbus* Linnaeus, 1758, in Europe its origin, increase and distribution // Acta Zoologica Cracoviensia. 1976. Vol. 21, № 18. PP. 585–632.
8. Лыков Е.Л. Вяхирь как удобный объект изучения синантропизации птиц // Процессы урбанизации и синантропизации птиц : материалы Второй Междунар. орнитологической конф. / отв. ред. Т.К. Железнова. М. : У Никитских ворот, 2021. С. 176–182.
9. Bea A., Švažas S., Grishanov G., Kozulin A., Stanevicius V., Astafieva T., Olano I., Raudonikis L., Butkauskas D., Sruoga A. Woodland and urban populations of the woodpigeon *Columba palumbus* in the eastern Baltic region // Ardeola. 2011. Vol. 58, № 2. PP. 315–321. doi: 10.13157/arla.58.2.2011.315
10. Лыков Е.Л. Fauna, население и экология гнездящихся птиц городов Центральной Европы (на примере Калининграда) : дис. канд. биол. наук. М. : Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, 2009. 286 с.
11. Лыков Е.Л. Происхождение городских популяций птиц: географическая экспансия или независимое формирование (на примере четырех видов)? // Орнитология. 2021. Вып. 45. С. 36–53.
12. Stastny K., Rejcek V., Kelcey J.G. Prague // Birds in European cities. Kelcey J.G., Reinwald G. (eds). St. Katharinen : Ginster Verlag, 2005. PP. 215–242.
13. Veiserbs A., Jacob J.-P. Brussels // Birds in European cities. Kelcey J.G., Reinwald G. (eds). St. Katharinen : Ginster Verlag, 2005. PP. 81–102.
14. Witt K. Berlin // Birds in European cities. Kelcey J.G., Reinwald G. (eds). St. Katharinen : Ginster Verlag, 2005. PP. 17–40.
15. Шупова Т.В. Роль естественных биотопов в адаптации вяхиря (*Columba palumbus* L.) к синантропному способу гнездования // Изучение, сохранение и восстановление естественных ландшафтов : материалы IV Междунар. науч.-практ. конф. Волгоград : Волгоградское научное издательство, 2014. С. 116–123.

16. Fey K., Vuorisalo T., Lehtinen A., Selonen V. Urbanisation of the wood pigeon (*Columba palumbus*) in Finland // Landscape and Urban Planning. 2015. Vol. 134. PP. 188–194.
17. Сахнов В.В. История формирования и современное состояние синурбанизированных группировок вяхиря (*Columba palumbus*) в Беларусь // Бранта. 2016. Вып. 19. С. 73–80.
18. Merabet A., Bensitouaha N., Bagouda A., Doumandji S. Reproduction du Pigeon ramier *Columba palumbus* Linné, 1758 en milieu suburbain dans la partie orientale de la Mitidja (Algérie) // Nature & Technology. 2011. № 5. PP. 92–98.
19. Bendjoudi D., Voisin J.-F., Doumandji S., Merabet A., Benyounes N., Chenchouni H. Rapid increase in numbers and change of land-use in two expanding Columbidae species (*Columba palumbus* and *Streptopelia decaocto*) in Algeria // Avian Research. 2015. Vol. 6, № 18. PP. 1–9. doi: 10.1186/s40657-015-0027-9
20. Górski W., Antczak J., Hetmański T. Survey and monitoring of breeding habitats: the breeding ecology of the Wood Pigeon *Columba palumbus* in urban areas of north-west Poland // Acta Zoologica Lituanica. 1998. Vol. 8. PP. 137–143. doi: 10.1080/13921657.1998.10541495
21. Hewlett J. (ed.). The Breeding Birds of the London Area. London : London Natural History Society, 2002. 294 р.
22. Лыков Е.Л. Биология гнездования вяхиря в условиях города (на примере Калининграда) // Беркту. 2009. Т. 18, № 1-2. С. 54–68.
23. Астафьева Т.В. Экология вяхиря *Columba palumbus* L. в урбанизированных и природных ландшафтах на юго-востоке Балтийского региона : дис. канд. биол. наук. Калининград: Балтийский федеральный университет им. И. Канта, 2013. 159 с.
24. Астафьева Т.В., Гришанов Г.В., Лыков Е.Л. История формирования и современное состояние городской популяции вяхиря *Columba palumbus* L. в Калининграде // Вестник Балтийского федерального университета им. И. Канта. Серия: Естественные науки. 2011. Вып. 7. С. 51–58.
25. Астафьева Т.В., Гришанов Г.В. Вяхирь *Columba palumbus* L. в городах Калининградской области // Вестник Балтийского федерального университета им. И. Канта. Серия: Естественные науки. 2012. Вып. 7. С. 52–59.
26. Арапов А.В. Гнездование вяхиря *Columba palumbus* L. в городе Туле // Мензбировские чтения : материалы междунар. орнитологической онлайн-конференции, посвященной 165-летию со дня рождения академика М.А. Мензбира (Тула, 26–27 ноября 2020 г.) / науч. ред. О.В. Швец. Москва ; Берлин : Директ-Медиа, 2021. С. 29–32.
27. Соколов А.Ю. О синантропизации вяхиря в Прибитюжье // Мониторинг редких и уязвимых видов птиц на территории Центрального Черноземья / ред. А.Д. Нумеров, П.Д. Венгеров. Воронеж : Научная книга, 2012. С. 242–246.
28. Белик В.П. Птицы Южной России: Материалы к кадастру. Т. 1: Неворобычные. – Non-Passerines. Ростов-на-Дону ; Таганрог : Изд-во Южного федерального университета, 2021. 812 с.
29. Маловичко Л.В., Юферева В.В., Тельпов В.А., Юферев Д.П. Распространение и динамика синантропизации вяхиря *Columba palumbus* в Ставропольском крае // Юг России: экология, развитие. 2021. Т. 16, № 3. С. 33–46. doi: 10.18470/1992-1098-2021-3-33-46
30. Администрация города Орла. URL: <http://www.orel-adm.ru> (дата обращения: 22.03.2022).
31. Федеральная служба государственной статистики. URL: <https://rosstat.gov.ru/compendium/document/13282> (дата обращения: 22.03.2022).
32. Dinetti M. (ed.) Atlante degli uccelli nidificanti nell'area urbana di Pisa // Ecologia Urbana. 2018. № 30 (2). PP. 1–208.
33. Dinetti M. (ed.) Atlante degli uccelli nidificanti nel comune di Firenze. Terza edizione 2007–2008. Pontedera, 2009. 272 р.
34. Нумеров А.Д., Климов А.С., Труфанова Е.И., Соколов А.Ю., Турчин В.Г., Мизин Ю.А., Мизин И.А. К изучению фауны наземных позвоночных национального парка «Орловское Полесье» (Птицы) // Изучение и сохранение экосистем национального парка «Орловское Полесье» / науч. ред. О.М. Пригоряну. Орел, 2007. С. 118–130.

35. Соколов А.Ю. О росте численности вяхиря на юге Центрального Черноземья // Мензбировские чтения : материалы междунар. орнитологической онлайн-конференции, посвященной 165-летию со дня рождения академика М.А. Мензбира (Тула, 26–27 ноября 2020 г.). / науч. ред. О.В. Швец. Москва ; Берлин : Директ-Медиа, 2021. С. 95–96.
36. Tomiałoń L. Changes in the breeding avifauna of two urban parks of Legnica after 40 years // Notatki Ornitologiczne. 2007. № 48. PP. 232–245.
37. Jędro G., Czechowski P., Tomiałoń L., Jerzak L. Number and nest sites of Wood Pigeon *Columba palumbus* in cemetery in Legnica, W-Poland, in 2004-2006 // Indykiewicz P., Jerzak L., Barczak T. (eds.) Fauna miast. Ochronić różnorodność biotyczną w miastach. 2008. PP. 471–475.
38. Tomiałoń L. Changes in breeding bird communities of two urban parks in Wrocław across 40 years (1970–2010): before and after colonization by important predators // *Ornis Polonica*. 2011. Vol. 52. PP. 1–25.
39. Tomiałoń L., Orłowski G., Czapulak A., Jakubiec Z. Ptaki Wrocławia w okresie 200 lat. Wrocław, 2020. 479 p.
40. Biadun W. The breeding avifauna of the parks and cemeteries of Lublin (SE Poland) // *Acta ornithologica*. 1994. Vol. 29, № 1. PP. 1–13.
41. Luniak M., Kozłowski P., Nowicki W., Plit J. Ptaki Warszawy 1962–2000. Atlas Warszawy. Vol. 8. Warsaw : Polish Academy of Sciences, Stanisław Leszczycki Institute of Geography and Spatial Organization, 2001. 179 p.
42. Tomiałoń L. Breeding densities in some urban versus non-urban habitats: the Dijon case // *Acta ornithologica*. 1998. Vol. 33, № 3–4. PP. 159–171.
43. Tomiałoń L. The influence of predators on breeding Woodpigeons in London parks // *Bird Study*. 1978. Vol. 25, № 1. PP. 2–10. doi: 10.1080/00063657809476568
44. Tomiałoń L. The impact of predation on urban and rural Woodpigeon (*Columba palumbus*) populations // *Polish ecological Studies*. 1979. № 5 (4). PP. 141–220.
45. Tomiałoń L. The Corvid impact on various Woodpigeon populations // *Corvids of Poland*. Jerzak L., Kavanagh B.P., Tryjanowski P. (eds.). Poznań : Bogucki Wyd. Nauk., 2005. PP. 215–229.
46. Tomiałoń L. Impact of Nest Predators on Migratory Woodpigeons *Columba palumbus* in Central Europe – Breeding Densities and Nesting Success in Urban Versus Natural Habitats // *Acta Ornithologica*. 2021. Vol. 55, № 2. PP. 139–154. doi: 10.3161/00016454AO2020.55.2.001
47. Varga S.Z., Juhász L. Population dynamics and habitat preference of two urbanized Columbidae species and their nest predator in two settlement types // *Ornis Hungarica*. 2020. Vol. 28, № 2. PP. 146–157.
48. Гришанова Ю.Н., Гришанов Г.В., Астафьева Т.В. Массовое гнездование вяхиря *Columba palumbus* на зданиях в Калининграде // Русский орнитологический журнал. 2020. Т. 29. Экспресс-выпуск № 1950. С. 3263–3271.
49. Астафьева Т.В. Характеристика питания вяхиря в Калининградской области // Экология, эволюция и систематика животных : материалы Всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участием. Рязань : Голос губернии, 2009. С. 170.
50. Cramp S. The breeding of urban woodpigeons // *Ibis*. 1972. Vol. 114, № 2. PP. 163–171. doi: 10.1111/j.1474-919X.1972.tb02601.x
51. Мищенко А.Л., Федосов В.Н., Тильба П.А., Суханова О.В., Межнев А.П. Численность и экология вяхиря (*Columba palumbus*) в разных регионах Европейской России // Вестник охотоведения. 2013. Т. 10, № 2. С. 167–176.
52. Инвестиционный паспорт Орловского района. URL: https://invest-orel.ru/public_docs/79-69-orlr_ip.pdf.pdf (дата обращения: 06.05.2022).

References

1. Isaksson C. Impact of Urbanization on Birds. In: *Bird Species: How They Arise, Modify and Vanish*. Tietze DT, editor. Springer International Publ.; 2018. pp. 235–257. doi: 10.1007/978-3-319-91689-7_13

2. Fridman VS, Kavtaradze DN, Simkin GN. Goroda kak areny mikroevolyutsionnykh protsessov (chem obespechivaetsya ustoychivost' populyatsiy v nestabil'noy, mozaichnoy i izmenchivoy srede) [Cities as arenas of microevolutionary processes (which ensures the stability of populations in an unstable, mosaic and changeable environment)]. In: *Ekopolis 2000: ekologiya i ustoychivoe razvitiye goroda*. Mat-ly III mezhd. konf. [Ecopolis 2000: ecology and sustainable development of the city. Proceedings of the III International Conference]. Moscow: Russian Academy of Medical Sciences Publ.; 2000. pp. 162-170. In Russian
3. Evans KL, Hatchwell BJ, Parnell M, Gaston KJ. A conceptual framework for the colonisation of urban areas: the blackbird *Turdus merula* as a case study. *Biology Review*. 2010;85(3):643-667. doi: 10.1111/j.1469-185X.2010.00121.x
4. Lykov EL, Avilova KV, Beme IR. Some aspects of the synanthropization of nine species of the Turdidae family in Kaliningrad. *Moscow University Biological Sciences Bulletin*. 2009;64(2):33-40. doi: 10.3103/S0096392509020060
5. Vuorisalo T. Environmental history and urban colonizations from an avian perspective. In: *Urban biodiversity and design*. Müller N, Werner P, Kelcey JG editors. Chichester: Wiley-Blackwell Publ.; 2010. pp. 191-205.
6. Lykov EL. K voprosu o formirovaniyu gorodskikh populyatsiy ptits v Palearktike [On the formation of urban bird populations in the Palearctic]. In: *XIV Mezhdunarodnaya ornitologicheskaya konferentsiya Severnoy Evrazii. I. Tezisy* [XIV International Ornithological Conference of Northern Eurasia. I. Abstracts]. Kovshar AF, editor-in-chief. Almaty; 2015. pp. 312-313. In Russian
7. Tomiajó L. The urban population of the Woodpigeon *Columba palumbus* Linnaeus, 1758, in Europe its origin, increase and distribution. *Acta Zoologica Cracoviensia*. 1976;XXI(18):585-632.
8. Lykov EL. Vyakhir' kak udobnyy ob'ekt izucheniya sinantropizatsii ptits [The Woodpigeon as a convenient object for the study of synanthropization of birds]. In: *Protsessy urbanizatsii i sinantropizatsii ptits: materialy Vtoroy mezhdunarodnoy ornitologicheskoy konferentsii* [The processes of urbanization and synanthropization of birds: Proceedings of the Second International ornithological conference]. Zheleznova TK, editor. Moscow: U Nikitskikh vorot Publ.; 2021. pp. 176-182. In Russian
9. Bea A, Švažas S, Grishanov G, Kozulin A, Stanevicius V, Astafieva T, Olano I, Raudonikis L, Butkauskas D, Sruoga A. Woodland and urban populations of the woodpigeon *Columba palumbus* in the eastern Baltic region. *Ardeola*. 2011;58(2):315-321. doi: 10.13157/arla.58.2.2011.315
10. Lykov EL. *Fauna, naselenie i ekologiya gnezdyashchikhsya ptits gorodov Tsentral'nnoy Evropy (na primere Kaliningrada)* [Fauna, population and ecology of breeding birds in the cities of Central Europe (on the example of Kaliningrad)]. CandSci. Dissertation, Biology]. Moscow: Lomonosov Moscow State University; 2009. 286 p. In Russian
11. Lykov EL. Origin of urban bird populations: geographic expansion or local urbanization (on the example of four species)? *Ornitologiya*. 2021;45:36-53. In Russian, English summary
12. Vuorisalo T. Environmental history and urban colonizations from an avian perspective. In: *Urban biodiversity and design*. Müller N, Werner P, Kelcey JG, editors. Chichester: Wiley-Blackwell Publ.; 2010. pp. 191-205.
13. Veiserbs A, Jacob J.-P. Brussels. In: *Birds in European cities*. Kelcey JG, Reinwald G, editors. St. Katharinen: Ginster Verlag Publ.; 2005. pp. 81-102.
14. Witt K. Berlin. In: *Birds in European cities*. Kelcey JG, Reinwald G, editors. St. Katharinen: Ginster Verlag Publ.; 2005. pp. 17-40.
15. Shupova TV. Rol' estestvennykh biotopov v adaptatsii vyakhiry (Columba palumbus L.) k sinantropnomu sposobu gnezdovaniya [The role of natural biotopes in the adaptation of Wood pigeon (*Columba palumbus* L.) to synanthropic breeding]. In: *Izuchenie, sokhranenie i vosstanovlenie estestvennykh landshaftov: Materialy IV mezhdunarodnoy nauchno-prakticheskoy konferentsii* [Study, conservation and restoration of natural

- landscapes: Proceedings of the IV International Scientific and Practical Conference]. Volgograd: Volgogradskoe nauchnoe izdatel'stvo Publ.; 2014. pp. 116-123. In Russian
16. Fey K, Vuorisalo T, Lehikoinen A, Selonen V. Urbanisation of the wood pigeon (*Columba palumbus*) in Finland. *Landscape and Urban Planning*. 2015;134:188-194.
17. Sakhvon VV. Development and current status of Wood Pigeon (*Columba palumbus*) urban populations in Belarus. *Branta*. 2016;19:73-80. In Russian, English summary
18. Merabet A, Bensitouaha N, Bagouda A, Doumandji S. Reproduction du Pigeon ramier *Columba palumbus* Linné, 1758 en milieu suburbain dans la partie orientale de la Mitidja (Algérie) [Reproduction of the Wood Pigeon *Columba palumbus* Linnaeus, 1758 in a suburban environment in the eastern part of Mitidja (Algeria)]. *Nature & Technology*. 2011;5:92-98. In French
19. Bendjoudi D, Voisin J-F, Doumandji S, Merabet A, Benyounes N, Chenchouni H. Rapid increase in numbers and change of land-use in two expanding Columbidae species (*Columba palumbus* and *Streptopelia decaocto*) in Algeria. *Avian Research*. 2015;6(18):1-9. doi: 10.1186/s40657-015-0027-9
20. Górski W, Antczak J, Hetmański T. Survey and monitoring of breeding habitats: the breeding ecology of the Wood Pigeon *Columba palumbus* in urban areas of north-west Poland. *Acta Zoologica Lituanica*. 1998;8:137-143. doi: 10.1080/13921657.1998.10541495
21. Hewlett J (ed.). The Breeding Birds of the London Area. London: London Natural History Society Publ.; 2002. 294 p.
22. Lykov EL. Breeding biology of the Woodpigeon in conditions of city (by the example of Kaliningrad). *Berkut*. 2009;18(1-2):54-68. In Russian, English summary
23. Astafieva TV. *Ekologiya vyakhirya Columba palumbus L. v urbanizirovannykh i prirodnnykh landschaftakh na yugo-vostoke Baltiyskogo regiona* [Ecology of Wood Pigeon *Columba palumbus* L. in urbanized and natural landscapes in the South-East of the Baltic Region. CandSci. Dissertation, Biology]. Kaliningrad: Immanuel Kant Baltic Federal University; 2013. 159 p. In Russian
24. Astafieva TV, Grishanov GV, Lykov EL. The history of formation and present situation of urban population of Woodpigeon *Columba palumbus* L. in Kaliningrad. *Vestnik Baltiyskogo federal'nogo universiteta im. I. Kanta. Ser. Estestvennye nauki – Annals of I. Kant University of Russia. Natural and medical sciences*. 2011;7:51-58. In Russian, English summary
25. Astafieva TV, Grishanov GV. 2012. Woodpigeon *Columba palumbus* L. in the towns of the Kaliningrad region. *Vestnik Baltiyskogo federal'nogo universiteta im. I. Kanta. Ser. Estestvennye nauki – Annals of I. Kant University of Russia. Natural and medical sciences*. 2012;7:52-59. In Russian, English summary
26. Aralov AV. Gnezdovanie vyakhirya *Columba palumbus* L. v gorode Tule [The breeding of the Wood Pigeon *Columba palumbus* L. in the city of Tula]. In: *Menzbirovskie chteniya. Materialy mezhdunarodnoy ornitologicheskoy onlayn-konferentsii, posvyashchennoy 165-letiyu so dnya rozhdeniya akademika M.A. Menzbira* (Tula, 26-27 noyabrya 2020 g.) [Materials of the international ornithological online conference dedicated to the 165th anniversary of Academician M.A. Menzbira (Tula, November 26-27, 2020)]. Shvec OV, science editor. Moscow; Berlin: Direkt-Media Publ.; 2021. pp. 29-32. In Russian
27. Sokolov AYu. O sinantropizatsii vyakhirya v Pribityuzh'e [On the synanthropization of Wood pigeon in the Pribityuzhye] // *Monitoring redkikh i uyazvimykh vidov ptits na territorii Tsentral'nogo Chernozem'ya* [Monitoring of rare and vulnerable bird species in the Central Chernozem region]. Voronezh: Nauchnaya kniga Publ.; 2012. pp. 242-246. In Russian
28. Belik VP. Birds of Southern Russia: Materials for the cadastre. Non-Passerines. Rostov-on-Don; Taganrog: Southern Federal University Publ.; 2021. Vol. 1. 812 p. In Russian
29. Malovichko LV, Yuferova VV, Tel'pov VA, Yuferov DP. The distribution and dynamics of synanthropisation of the common wood pigeon *Columba palumbus* in the Stavropol region // *Yug Rossii: ekologiya, razvitiye – South of Russia: ecology, development*. 2021;16(3):33-46. doi: 10.18470/1992-1098-2021-3-33-46. In Russian, English summary

30. Administratsiya goroda Orla [Administration of the city of Orel]. Available at: <http://www.orel-adm.ru> (accessed: 22.03.2022).
31. Federal'naya sluzhba gosudarstvennoy statistiki [Federal State Statistics Service]. Available at: <https://rosstat.gov.ru/compendium/document/13282> (accessed: 22.03.2022).
32. Dinetti M. (ed.) Atlante degli uccelli nidificanti nell'area urbana di Pisa [Atlas of breeding birds in the urban area of Pisa]. *Ecologia Urbana*. 2018;30(2):1-208. In Italian
33. Dinetti M. (ed.) Atlante degli uccelli nidificanti nel comune di Firenze. Terza edizione 2007-2008 [Atlas of breeding birds in the municipality of Florence. Third edition 2007-2008]. Pontedera; 2009. 272 p. In Italian
34. Numerov AD, Klimov AS, Trufanova EI, Sokolov AYu, Turchin VG, Mizin YuA, Mizin IA. K izucheniyu fauny nazemnykh pozvonochnykh natsional'nogo parka "Orlovskoe Poles'e". (Ptitsy) [To the study of the fauna of terrestrial vertebrates of the Oryol Polesye National Park. (Birds)]. In: *Izuchenie i sokhranenie ekosistem natsional'nogo parka "Orlovskoe Poles'e"*. [The study and conservation of ecosystems of the national park "Orlovskoye Polissya"]. Prigoryanu OM editor. Orel, 2007. pp. 118-130. In Russian
35. Sokolov AYu. O roste chislennosti vyakhiryia na Yuge Tsentral'nogo Chernozem'ya [On the increase in the number of Wood pigeons in the South of the Central Chernozem region] // In: *Menzbirovskie chteniya*. Materialy mezhdunarodnoy ornitologicheskoy onlays-konferentsii, posvyashchennoy 165-letiyu so dnya rozhdeniya akademika M.A. Menzbira (Tula, 26-27 noyabrya 2020 g.) [Materials of the international ornithological online conference dedicated to the 165th anniversary of Academician M.A. Menzbira (Tula, November 26-27, 2020)]. Shvec OV, science editor. Moscow; Berlin: Direkt-Media Publ.; 2021. pp. 95-96. In Russian
36. Tomiałoń L. Changes in the breeding avifauna of two urban parks of Legnica after 40 years. *Notatki Ornitolologiczne*. 2007;48:232-245. In Polish, English summary
37. Jędro G, Czechowski P, Tomiałoń L, Jerzak L. Number and nest sites of Wood Pigeon *Columba palumbus* in cemetery in Legnica, W-Poland, in 2004-2006. In: *Fauna miast. Ochronić różnorodność bioczną w miastach* [Fauna of cities. Protect biodiversity in cities]. Indykiewicz P, Jerzak L, Barczak T, editors. 2008; pp. 471-475. In Polish, English summary
38. Tomiałoń L. Changes in breeding bird communities of two urban parks in Wrocław across 40 years (1970-2010): before and after colonization by important predators. *Ornis Polonica*. 2011;52:1-25.
39. Tomiałoń L., Orłowski G., Czapulak A., Jakubiec Z. Ptaki Wrocławia w okresie 200 lat [Urban birds in Wrocław during the last 200 years]. Wrocław, 2020; 479 p. In Polish
40. Biadun W. The breeding avifauna of the parks and cemeteries of Lublin (SE Poland). *Acta ornithologica*. 1994;29(1):1-13.
41. Luniak M, Kozłowski P, Nowicki W, Plit J. Ptaki Warszawy 1962-2000 [Atlas Warszawy Birds of Warsaw 1962-2000. Atlas of Warsaw]. Warsaw: Polish Academy of Sciences, Stanisław Leszczycki Institute of Geography and Spatial Organization; 2001. Vol. 8. 179 p. In Polish
42. Tomiałoń L. Breeding densities in some urban versus non-urban habitats: the Dijon case. *Acta ornithologica*. 1998;33(3-4):159-171.
43. Tomiałoń L. The influence of predators on breeding Woodpigeons in London parks. *Bird Study*. 1978;25(1):2-10. doi: 10.1080/00063657809476568
44. Tomiałoń L. The impact of predation on urban and rural Woodpigeon (*Columba palumbus*) populations. *Polish ecological Studies*. 1979;5(4):141-220.
45. Tomiałoń L. The Corvid impact on various Woodpigeon populations. In: *Corvids of Poland*. Jerzak L, Kavanagh BP, Tryjanowski P, editors. Poznań: Bogucki Wyd. Nauk.; 2005. pp. 215-229
46. Tomiałoń L. Impact of Nest Predators on Migratory Woodpigeons *Columba palumbus* in Central Europe – Breeding Densities and Nesting Success in Urban Versus Natural Habitats. *Acta Ornithologica*. 2021;55(2):139-154. doi: 10.3161/00016454AO2020.55.2.001

47. Varga SZ, Juhász L. Population dynamics and habitat preference of two urbanized Columbidae species and their nest predator in two settlement types. *Ornis Hungarica*. 2020;28(2):146-157.
48. Grishanova YuN, Grishanov GV, Astafieva TV. Mass nesting of the wood pigeon *Columba palumbus* on buildings in Kaliningrad. *The Russian Journal of Ornithology*. 2020;29(1950):3263-3271. In Russian
49. Astafieva TV. Kharakteristika pitaniya vyakhiry v Kaliningradskoy oblasti [Characteristics of the Wood Pigeon diet in the Kaliningrad region]. In: *Ekologiya, evolyutsiya i sistematika zhivotnykh*: Mater. Vserossiyskoy nauch.-praktich. konf. s mezhdunar. Uchastiem [Ecology, evolution and taxonomy of animals: Proceedings of the All-Russian scientific and practical conference with international participation]. Ryazan': NP "Golos gubernii" Publ.; 2009. p. 170. In Russian
50. Cramp S. The breeding of urban woodpigeons. *Ibis*. 1972;114(2):163-171. doi: 10.1111/j.1474-919X.1972.tb02601.x
51. Mishchenko AL., Fedosov VN., Til'ba PA., Sukhanova OV., Mezhnev AP. Numbers and ecology of Woodpigeon (*Columba palumbus*) in the different regions of European Russia. *Vestnik okhotovedeniya – The Herald of Game Management*. 2013;10(2):167-176. In Russian, English summary
52. Investitsionnyy pasport Orlovskogo rayona [Investment passport of the Oryol region]. Available at: https://invest-orel.ru/public_docs/79-69-orlr_ip.pdf (accessed: 06.05.2022).

Информация об авторах:

Лыков Егор Леонидович, канд. наук, заместитель начальника отдела анализа биологического разнообразия на ООПТ, Информационно-аналитический центр поддержки заповедного дела (Москва, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-6143-0982>

E-mail: e_lykov@mail.ru

Свиридов Денис Александрович, главный специалист отдела охотовнадзора, регулирования и использования объектов животного мира, Управление экологического надзора и природопользования, Департамент надзорной и контрольной деятельности Орловской области (Орел, Россия).

E-mail: den.sviridoff2012@yandex.ru

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Information about the authors:

Egor L. Lykov, Cand. Sci. (Biol.), Deputy Head of the Division for the Analysis of Biological Diversity in OOPO of Information and Analytical Centre for Protected Areas Support (Moscow, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-6143-0982>

E-mail: e_lykov@mail.ru

Denis A. Sviridov, Chief Specialist of the Division of Hunting Supervision, Regulation and Use of Wildlife Objects of the Environmental Supervision and Natural Resource Management Board of the Department of Supervision and Control Activities of the Oryol Region (Oryol, Russian Federation).

E-mail: den.sviridoff2012@yandex.ru

The Authors declare no conflict of interest.

*Статья поступила в редакцию 16.12.2022;
одобрена после рецензирования 14.03.2024; принята к публикации 14.06.2024.*

*The article was submitted 16.12.2022;
approved after reviewing 14.03.2024; accepted for publication 14.06.2024.*

Original article

UDK 599.742.75

doi: 10.17223/19988591/66/7

Abundance of Eurasian lynx in the mountain taiga of the Southern Urals

Natalia V. Kiseleva¹, Nadezhda Ya. Poddubnaya²

¹ Ilmen State Nature Reserve SU FRC MG UB RAS, Miass, Russian Federation,
natakis17@gmail.com

² Cherepovets State University, Cherepovets, Russian Federation, *poddoubnaia@mail.ru*

Abstract. The study aims to analyze the dynamics of the Eurasian lynx in the mountain taiga, and to search for the factors affecting the numbers of this predator. The study was conducted in the Southern Urals (Russia) from 2008 to 2019. The dynamics of lynx and its main prey numbers *Capreolus pygargus*, *Lepus timidus* and *L. europaeus*, *Tetrao urogallus* and *Bonasa bonasia* is based on the data obtained during the complex winter census (CWC). Annual CWCs were performed in Chelyabinsk Oblast with total area of 23.445.5 km². The hypotheses on the influence of snow depth on the number of lynx and the relationship between the dynamics of the predator and prey abundances were tested using regression method. The relationship between the number of lynx and snow depth were obtained using Spearman's coefficient. The number of lynxes varied from 51 to 281 individuals, population density - from 0.09 lynx/100 km² to 0.48 lynx/100 km². The lowest abundances were recorded in 2013 and 2016. In the winters of 2013 and 2016, the snow depth was 2.0-2.5 times greater than on average for long-term observations. However, no significant decrease in the number of the Siberian roe deer was observed in these years, while the number of lynxes decreased by 2 times compared to the previous years. No significant correlation was found between the abundance of lynxes and the Siberian roe deer, $r = 0.25 \pm 0.3$. A negative relationship was found between the amount of precipitation and the winter number of lynxes ($r = -0.717 \pm 0.22$; $p < 0.05$). The amount of snow cover in the Southern Ural Mountains is an important factor affecting the distribution of ungulates. The snow depth may determine the lynx presence both directly and through the changes in the number of its main prey.

Keywords: *Lynx lynx*, population dynamics, snow depth, predator-prey relationship, Southern Urals

Funding: The work was done on the topic of “The impact of anthropogenic changes in the natural environment and climate on the biological diversity of specially protected natural areas”, state registration number 01201165313.

Acknowledgments: the authors are grateful to Administration of the Ilmen State Nature Reserve for the archival data courtesy on lynx abundance.

For citation: Kiseleva NV, Poddubnaya NYa. Abundance of Eurasian lynx in the mountain taiga of the Southern Urals. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2024;66:142-157. doi: 10.17223/19988591/66/7

Численность евразийской рыси в горной тайге Южного Урала

Наталья Владимировна Киселева¹, Надежда Яковлевна Поддубная²

¹ Ильменский государственный заповедник ЮУ ФНЦ МиГ УрО РАН,

Миасс, Челябинская область, Россия

² Череповецкий государственный университет, Череповец,

Вологодская область, Россия

¹ <http://orcid.org/0000-0003-2622-9703>, natakis17@gmail.com

² <http://orcid.org/0000-0001-9109-1363>, poddoubnaya@mail.ru

Аннотация. Целью исследования является анализ динамики численности рыси в горной тайге и поиск факторов, влияющих на численность этого хищника. Исследование проводилось на Южном Урале (Россия) в 2008–2019 гг. Динамика численности рыси и ее основных жертв – *Capreolus pygargus*, *Lepus timidus* и *L. europaeus*, *Tetrao urogallus* и *Bonasa bonasia* – основана на данных, полученных в ходе комплексного зимнего учета (КЗУ). Ежегодные КЗУ проводились в Челябинской области на общей площади 23 445,5 км². Гипотезы о влиянии глубины снега на численность рыси и взаимосвязи между динамикой численности хищника и жертв были проверены с использованием метода линейной регрессии. Взаимосвязь между численностью рыси и глубиной снега была выяснена с использованием коэффициента ранговой корреляции Спирмена. Численность рыси варьировала от 51 до 281 особи, плотность популяции – от 0,09 рыси/100 км² до 0,48 рыси/100 км². Наименьшая численность была зафиксирована в 2013 и 2016 гг. Зимой 2013 и 2016 годов толщина снежного покрова была в 2,0–2,5 раза больше, чем в среднем за многолетние наблюдения. Однако существенного снижения численности сибирской косули в эти годы не наблюдалось, в то время как численность рыси сократилась в 2 раза по сравнению с предыдущими годами. Не было обнаружено значимой корреляции между численностью рыси и сибирской косули, $r = 0,25 \pm 0,3$. Отрицательная зависимость была обнаружена между количеством осадков и зимней численностью рыси ($r = -0,717 \pm 0,22$; $p < 0,05$). Количество снежного покрова в горах Южного Урала является важным фактором, влияющим на распределение копытных животных. Глубина снега может определять присутствие рыси как непосредственно, так и по изменению численности ее основной добычи.

Ключевые слова: *Lynx lynx*, динамика численности, глубина снежного покрова, взаимоотношения хищника и жертвы, Южный Урал

Источник финансирования: Работа выполнена в рамках бюджетной темы «Влияние антропогенных изменений природной среды и климата на биологическое разнообразие особо охраняемых природных территорий», № государственной регистрации 01201165313.

Благодарности: Авторы благодарны администрации Ильменского государственного заповедника ЮУ ФНЦ МиГ УрО РАН за предоставленные архивные данные о численности рыси.

Для цитирования: Kiseleva NV, Poddubnaya NYa. Abundance of Eurasian lynx in the mountain taiga of the Southern Urals. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta.Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2024;66:142-157. doi: 10.17223/19988591/66/7

Introduction

Estimation of animal population density is a key step in providing sound conservation and management strategies for wildlife [1]. Eurasian lynx *Lynx lynx* (L 1758) (here in after: lynx and Eurasian lynx) is a widespread Palaearctic forest species inhabiting different natural zones. The abundance of lynx is believed to be closely related to that of its main prey [2-3].

The highest population density of the Eurasian lynx in Europe is due to a high proportion of roe deer in its diet, and its population density is lower if it feeds on hares and tetraonids [4]. The number of predators is often closely related to the abundance of their prey, therefore, in order to understand the peculiarities of lynx dynamics, it is necessary to consider features of spatial placement of prey and its abundance.

Eurasian lynx is versatile in prey selection [4]. Over 30 different species have been recorded as the prey of the Eurasian lynx [5]; its diet varies significantly in different regions [6, 4]. The European roe deer *Capreolus capreolus* (L 1758) is the preferred prey for lynx in Norway, Sweden, Estonia, Latvia, Poland, Switzerland [7-8], Slovenia, Croatia [9], the Czech Republic [10], and countries of the Balkan region [11]. In the northern and lowland taiga regions, lagomorphs and Tetraonids form the basis of the lynx diet [11, 12-15]. When the main prey is lacking, the Eurasian lynx hunts for rodents and birds. It has been reported that rodents make up < 1% of the biomass consumed by the lynx [5, 14]; the lynx hunts for rodents relatively rarely throughout its range [6]. However, in the northern Dinaric Mountains of Croatia and Slovenia, dormouse *Glis glis* (L 1766) is an alternative prey for lynx, which may constitute 7% of the total ration [9]. On the Putorana Plateau, the occurrence of the northern pika *Ochotona hyperboreana* (Pallas 1811) in the feces of the lynx exceeds that of the mountain hare, while willow ptarmigan *Lagopus lagopus* (L 1758) is the most frequent part of the diet [15]. In the northern Far East, the average annual share of small mammals (lemmings, mice, voles, etc.) may reach 25% [3].

The diet of the lynx in the Ilmen State Nature Reserve is known from 343 samples of lynx feces collected in different types of mountain taiga. There, the main prey for the lynx are the hares and birds (mainly black grouse), ungulates (mainly the Siberian roe deer *Capreolus pygargus* (Pallas 1771), and small mammals. The other remains namely, squirrel, muskrat *Ondatra zibethicus* (L 1766), and European hamster *Cricetus cricetus* (L 1758), moose *Alces alces* (L 1758) were rarely found in the feces of the lynx [16]. In another area of the Southern Ural (the Bashkirsky Nature Reserve) in the feces ($n = 64$) of the lynx, the remains of hares accounted for 72% Tetraonids 12% ungulates 12% (including red deer) [17]. Therefore, the lynx's diet was similar in different areas of the Southern Urals, the most important prey for the lynx were hares, ungulates, birds (Tetraonids), and small mammals – an important feed for yearling Eurasian lynxes.

In recent decades, the abundance of lynx and its prey in Russia has been estimated based on direct counts of animals or their tracks [4]. There are few data obtained as a result of long-term tracking [15], radio telemetry techniques [18] or using camera traps, and they are fragmentary.

The purpose of our study is to analyze the abundance and dynamics of the lynx population in the mountain taiga of the Southern Urals and search for factors affecting the numbers of this predator, compare the dynamics of the lynx population and its main prey, and test the hypothesis about the effect of snow depth on the number of lynxes.

Material and methods

Study area. Chelyabinsk Oblast belongs to the Southern Urals; it is located in the center of the Eurasian continent, its area is 87.9 thousand km²; the length from north to south is about 490 km (from 51°57' N to 56°22' N), from west to east, about 400 km (from 57°05' E to 63°25' E). The region borders the Republic of Bashkortostan and Sverdlovsk Oblast. Ilmen State Nature Reserve is located on the eastern macroslope of the southern Ural Mountains, its area is 303.8 km². The southern border of the forest zone and the northern border of the steppe zone, both adjoined by the forest-steppe zone, pass through Chelyabinsk Oblast. More than three-quarters of Chelyabinsk Oblast is located in the forest-steppe and steppe zones of Trans-Urals, the rest of the territory is covered by mountain taiga (Fig. 1). The Southern Ural Mountains are a system of meridional ridges of various heights from 400-600 to 1000-1400 m above sea level, separated by wide intermontane depressions. Despite the low altitude, the Southern Ural is an important climatic boundary dividing the region into climatic zones of varying degrees of continentality. The climate is cool and humid; the temperature regime largely depends on the land relief. Permanent snow cover forms from October 25 to November 5 and lasts until the end of April, in some years, until mid-May. The snow depth is uneven; it reaches 1.5-2.0 m on the northern slopes, in the ravines and valleys, but only a few centimeters in the upper part of the southern slopes and on the ridges.

Deep snow is the main reason for pronounced seasonal migration of ungulates in mountainous areas. In autumn, the Siberian roe deer move from eastwards and northeastwards of the ridge to the Ilmen Mountains, some of them go further east and southeast into the forest-steppe, reaching Kazakhstan. A moose migration distance is about 250 km [19-21].

The diversity of the relief determines the great diversity of microclimatic parameters of the environment and significant meteorological differences even between the territories slightly distant from each other.

The dynamics of lynx and its main prey (Siberian roe deer, hares, and Tetraonids) numbers are based on the data obtained during the complex winter census (CWC) (which is called Winter Route Census in Russia). The latter consists of a registration of tracks on the snow cover (and following the daily track in order to obtain a conversion factor, so that the trace index can be then converted into the number of individuals using Formozov-Malyshev-Perelishin (FMP) formula [22]; the formula based on the Buffon's needle problem). For many decades in Russia, CWC in areas with stable snow cover in winter has been the main type of registration of game animals. These data are used to assess the population density of each species; when recalculated for the habitat of each species, the absolute number of most species of game animals in certain area is determined. The CWC is

held annually throughout Russia in accordance with the "Methodological Guidelines for the Implementation of State Monitoring of Hunting Resources and Their Habitat by the Method of Winter Route Census" [23]. On the territory of Chelyabinsk Oblast, accounting is carried out on 1100-1200 routes [24].

The CWC is held within two days. On the first day of counting, the tracks of animals are wiped out along the survey route, which allows determining the next day fresh tracks left within 20-28 hours after the wiping out. At the same time, the length of the daily trace of at least five lynx individuals is found on this territory and the average value is used to calculate population density according to the FMP formula [23]. As practice has shown, this coefficient varies little over the years in lynx. The regional conversion factor for lynx in Chelyabinsk Oblast is 1.0.

Counting of game birds during the CWC is carried out simultaneously with that of the mammals' tracks, but the seen birds are counted on a 50 m wide transect (25 m apart from the route left and right). Bird counting on the route is carried out twice, on the day of wiping out the tracks and on the day after. The average number of birds of each species per 10 km of the route is determined (the "counting rate"). The population density of birds of each species is determined (individuals per 1000 ha, or per 10 km²). The snow depth is measured several times in each category of landscape.

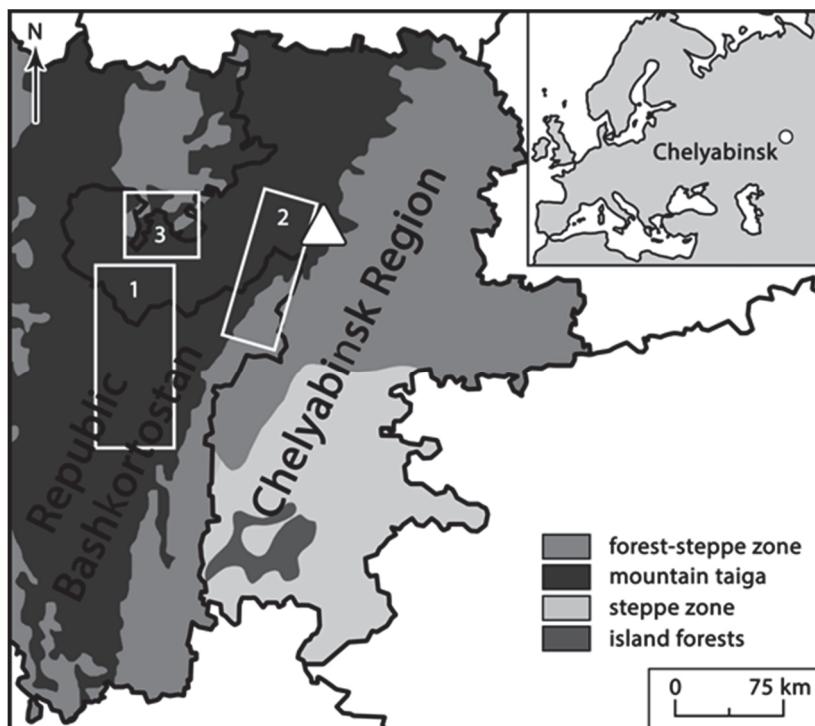


Fig. 1. Study area:
 △ - The Ilmen State Nature Reserve; 1-3 - the number of a pair of neighboring game husbandries of Chelyabinsk Oblast and the Republic of Bashkortostan

In many regions, ungulates move to areas with a lower depth of snow during snowy winters and are followed by predators [3, 21]. Therefore, we have collected the CWC data on the number of lynx in Chelyabinsk Oblast and in the Republic of Bashkortostan (Table 1) and in the three districts of the Republic of Bashkortostan [25] adjacent to Chelyabinsk Oblast in 2014-2019 (Fig. 1; Table 2). We compared the data on the lynx population in these and neighboring game husbandries of Chelyabinsk Oblast: Beloretskoe and Katav-Ivanovskoe ($53^{\circ}44' - 54^{\circ}89'$ N, $57^{\circ}65' - 59^{\circ}93'$ E), Uchalinskoe and Miasskoe ($54^{\circ}03' - 55^{\circ}38'$ N, $59^{\circ}09' - 60^{\circ}42'$ E), Salavatskoe and Katavskoe ($54^{\circ}31' - 55^{\circ}24'$ N, $58^{\circ}64' - 58^{\circ}33'$ E). Uchalinskoe and Salavatskoe game husbandries are located in the forest-steppe landscape, the rest in the taiga (Table 2). The territories of Beloretskoe and Katav-Ivanovskoe game husbandries are mountainous, with highly rugged terrain resulting in great landscape diversity and, thus, a very uneven distribution of snow cover in winter. The second pair of game husbandries, Uchalinskoe and Miasskoe, adjoin each other, but they are located in different natural zones. Uchalinskoe game husbandry is located in the forest-steppe zone, whereas Miasskoe in the mountain taiga. Salavatskoe and Katavskoe game husbandries are also united geographically, but there are few mountainous areas in the Salavat District, mainly the northern forest-steppe there; Katavskoe game husbandry is located in the remote mountain taiga.

In our study, we consider changes in the number of lynx and its main prey: two species of hares *Lepus timidus* and *L. europaeus* in total, hereinafter – hares (two species were combined as their tracks are not distinguishable with certainty according to the CWC; although it is known that *L. timidus* is common in the mountain taiga, while *L. europaeus* is rare), the Siberian roe deer, the western capercaillie *Tetrao urogallus* (L 1758), and hazel grouse *Bonasa bonasia* (L 1758). The numbers are based on the annual CWC in 13 game husbandries, five game reserves, two national parks, and one nature reserve in Chelyabinsk Oblast, which altogether covered an area of 23445.5 km² for the period from 2008 to 2019. Data on the lynx CWC counted in the Ilmen State Nature Reserve ($54^{\circ}48'$ N, $58^{\circ}53'$ E) in 2017 and 2019, and expel (run) animals' method [16] in 1975, 1976, and 1983 are given based on the annual Reserve Chronicles of the Nature. The CWC-based data on the number of lynx in the Republic of Bashkortostan (Table 1) are provided by the Ministry of Nature Management and Ecology of the Republic of Bashkortostan [25, 26]. Freely available meteorological data are provided by the Chelyabinsk Center for Hydrometeorology and Environmental Monitoring [27].

The hypotheses on the influence of snow depth on the number of lynx and the relationship between the dynamics of the predator and prey abundances were tested using the linear regression method. The monthly average data on the amount of precipitation for December-March was set as a predictor. Statistical analyses were carried out using StatSoft Statistica 12.0 and Microsoft Excel 2016. Arithmetic means (m), standard deviation (SD), and minimum/maximum (limits) were calculated. Statistical significance was set at $p < 0.05$. The Mann-Whitney test was used to assess the differences between the number of lynx from different types of landscape and the relationship between the number of lynx and snow depth was established using Spearman's rank correlation coefficient.

Table 1
**The abundance of Eurasian lynx *Lynx lynx* in Chelyabinsk Oblast
 and the Republic of Bashkortostan in 2008-2019**

Year	Abundance of lynx, individuals			Snow depth (cm) in the mountain taiga, Chelyabinsk Oblast
	Mountain taiga, Chelyabinsk Oblast	Island forests in the forest-steppe and steppe zone, Chelyabinsk Oblast	The Republic of Bashkorto- stan (entire area)	
2008	159	22	no data	85
2009	104	44	no data	90
2010	165	16	no data	76
2011	152	46	145	85
2012	122	67	160	70
2013	51	31	235	157
2014	132	29	291	61
2015	153	23	no data	90
2016	84	23	232	137
2017	173	37	301	68
2018	264	37	419	93
2019	281	75	381	65

Table 2
**The abundance of lynx in neighboring game husbandries
 of Chelyabinsk Oblast and the Republic of Bashkortostan**

The number of a pair of neigh- boring game husbandries	Name of game husbandry	Landscape	Years					
			2014	2015	2016	2017	2018	2019
			Abundance of lynx, individuals					
1	Beloretskoe*	Mountain taiga	31	9	43	33	54	34
	Katav- Ivanovskoe		5	16	14	30	34	30
2	Uchalinskoe	Forest-steppe	11	6	6	4	6	2
	Miasskoe	Mountain taiga	39	33	4	41	39	42
3	Salavatskoe	Forest-steppe	8	4	19	26	23	19
	Katavskoe	Mountain taiga	25	13	65	0	6	7

Note. * The game husbandries located on the territory of the Republic of Bashkortostan are highlighted in bold.

Results and discussion

In 2008-2019, the number of lynxes in Chelyabinsk Oblast varied from 51 to 281 individuals, population density: from 0.09 lynx/100 km² to 0.48 lynx/100 km², three minimums and three peaks of the abundance were noted. The lowest abundance was recorded in 2013 and 2016 (Fig. 2, A).

In the entire observation period, the largest amount of snow falls in December-March of 2013 and 2016 (Table 1). A negative significant relationship between precipitation and lynx abundance has been found ($r = -0.717 \pm 0.22$; $p < 0.05$) (Fig. 2, B). The depth of snow has a negative impact on the number of hares, but it is insignificant at the level of significance ($r = -0.19 \pm 0.3$; $p > 0.05$).

Since 2010, the number of hares in the mountain taiga declined gradually. In 2013 and 2016, the number of hares decreased by 1.4-1.5 times compared to 2012 and 2015 (Fig. 2, C). The strong decrease of 2009-2011 did not coincide with particularly snowy winters but winter temperatures were as low as -35°C and -40°C, and the summer was dry. When considering the relationship between the number of lynx and hares, data for 2013 and 2016 were excluded from the analysis, because in these years the winter seasons were characterized by an abnormally high level of snow cover which could have a significant impact on the number of both these species and their relationships. A negative, but insignificant relationship between the numbers of lynx and hares has been found ($r = -0.587 \pm 0.3$) (Fig. 2, D).

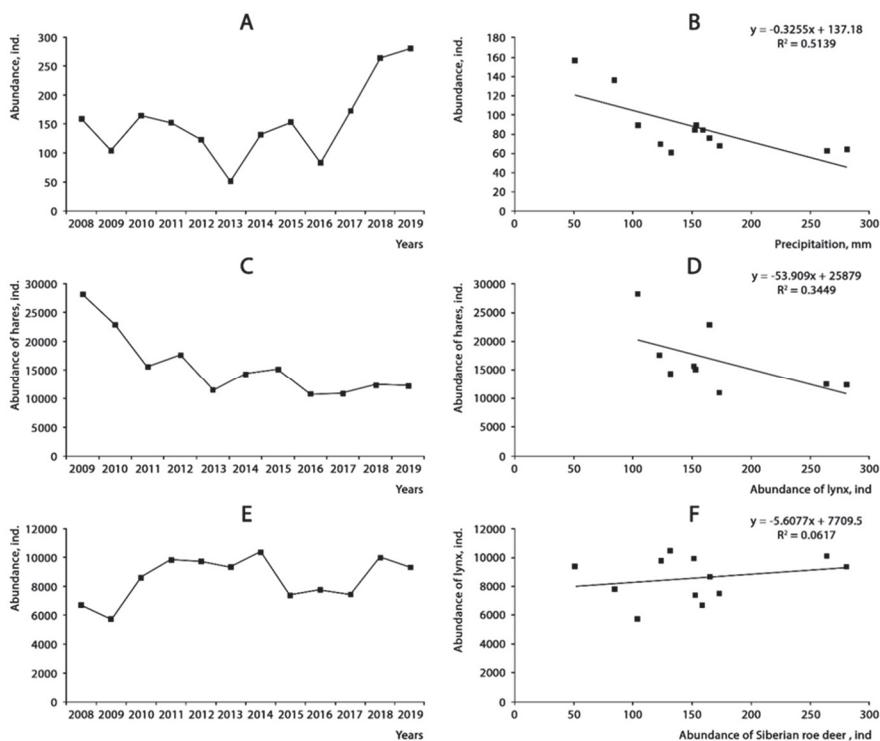


Fig. 2. The dynamics of abundances of lynx *Lynx lynx*, hare *Lepus timidus* and *L. europaeus*, and the Siberian roe deer *Capreolus pygargus* in Chelyabinsk Oblast mountain taiga in 2008-2019 and their interrelations: A - the lynx abundance dynamics; B - the dependence of lynx abundance on the amount of snowfall in December-March 2008-2019; C - the hare abundance dynamics; D - the dependence of lynx abundance on hare abundance (excluding the years of 2013 and 2016); E - the Siberian roe deer abundance dynamics; F - the dependence of lynx abundance on the Siberian roe deer abundance

The number of the Siberian roe deer was the lowest at the beginning of the study period; it slightly increased by 2010. In 2011-2013, the number of this species did not change significantly, but the maximum was observed in 2014. After a decline in 2015, the number remained at the same level for three years; in 2018,

it increased again. No significant correlation was found between the abundance of lynx and the Siberian roe deer, $r = 0.25 \pm 0.3$ (Fig. 2, E).

In the snowy winter of 2013, the number of Western capercaillie decreased by 2.3 times compared to 2012 (Fig. 3, A), while the number of hazel grouse decreased by 1.8 times (Fig. 3, B).

We analyzed the CWC data for 2014-2019 on the depth of snow cover and the number of lynx in Chelyabinsk Oblast and the Republic of Bashkortostan (Table 1). To identify possible movements of predators, we conducted an analysis of the number of game husbandries located nearby, but differing in landscape features (Fig. 1; Table 2). Analysis of changes in the number of lynx on the territories of neighboring game husbandries with landscape differences over the period from 2014 to 2019 showed that in each of the neighboring husbandries there were interannual changes in the number lynx (Table 2). In some years, the number of lynx in certain game husbandries could decrease, in others it could increase in the same year; in some years it could remain constant. For example, 65 lynxes were registered in the Katavskoe game husbandry (mountain taiga) in 2016; the following year not a single individual was registered, but in the adjacent Salavatskoye game husbandry (forest-steppe), the number of lynxes increased (Table 2). In Miasskoe game husbandry (mountain taiga), the number of lynx is usually higher than in Uchalinskoe game husbandry (forest-steppe), but in 2016, the opposite phenomenon was observed (Table 2). In game husbandries located in different types of mountain taiga (Beloretskoe and Katav-Ivanovskoe), interannual changes in the number of lynx were also observed, the differences are statistically significant for game husbandries Uchalinskoe and Beloretskoe ($p = 0.02$), and Uchalinskoe and Miasskoe ($p = 0.03$).

The territories of Beloretskoe and Katav-Ivanovskoe game husbandries are mountainous, with highly rugged terrain. This results in landscape diversity and the mosaic of the environment parameters and, consequently, to a very uneven distribution of snow cover in winter and more places with suitable conditions for feeding ungulates and lynxes. We believe that the landscape features allow the lynx to move to areas with more suitable conditions in unfavorable seasons.

Undoubtedly, the predator movements take place not only between these game husbandries, as there are other areas nearby. Therefore, if we take into account the abundance of lynxes in administrative territories, then sharp "declines" and "rises" in numbers are obvious. In fact, they are most likely associated with predator movements, when lynxes either follow migrating ungulates or seek more optimal conditions, especially in snowy winters. Meteorological factors in 2013 and 2016 were characterized by sharp contrasts during the seasons. In the winter of 2013 and 2016 there were severe frosts down to -36°C and -45°C , the snow depth was 2.0-2.5 times greater than on average for a long-term observation period (Table 1). There was a sharp decline in the number of hares, western capercaillies, and hazel grouses. However, no significant decrease in the number of the Siberian roe deer was observed in these years, while the number of lynx decreased by 2 times compared to previous years.

Due to the weather features of the winter seasons of 2013 and 2016 and the large depth of snow, the predators seem to have left Chelyabinsk Oblast and migrated to the western slopes of the Ural Mountains, i.e. to the territory of the Republic of Bashkortostan, where the number of lynx increased significantly at that time (Table 1).

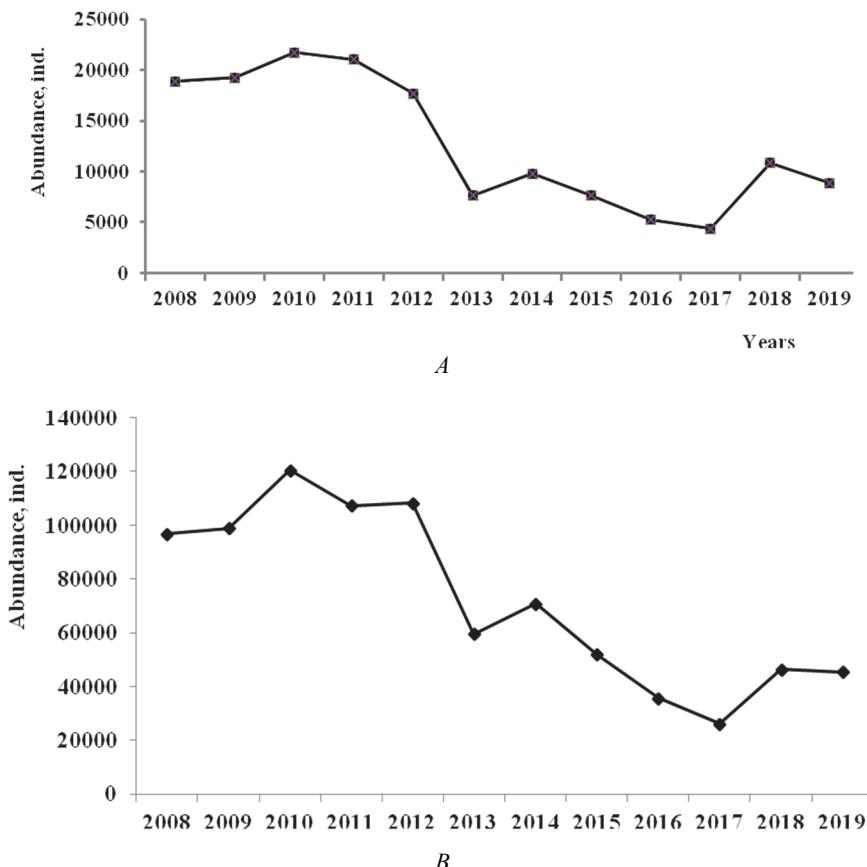


Fig. 3. The dynamics of abundance (ind. - individuals) of the western capercaillie *Tetrao urogallus* (A) and hazel grouse *Bonasa bonasia* (B) in the mountain taiga in 2008-2019

In Chelyabinsk Oblast, 75% of the lynx population inhabits the mountain taiga [24]. According to the survey results in the Ilmen Nature Reserve, the population density of lynx in the winter of 1973-1974 was 2.5 lynx/100 km², in the winter of 1974-1975 – 3.5 lynx/100 km², in February 1983 – 1.0 lynx/100 km² [26].

For 12 years (2008-2019), the population density of lynxes varied from 0.09 lynx/100 km² to 0.48 lynx/100 km². This is two and ten times lower than the population density obtained by the same method in the same area in 1983, and seven and thirty-five times lower than the population density obtained by the method of absolute population accounting (run method) in this area in 1974-1975. The population densities in Chelyabinsk Oblast are lower or approximately the same for those obtained for different areas in Western Europe: 0.58 ± 0.13 lynx/100 km² in the Štiavnica Mountains, and 0.81 ± 0.29 lynx/100 km² in Veľká Fatra National Park in Slovakia (by camera-trapping surveys) [28-29]; 0.4 individuals/100 km² from camera trapping data or 0.9 individuals/100 km² from telemetry data within

the Bavarian Forest National Park [30], and between 0.24 and 0.91 lynx/100 km² from camera trapping data in the French Jura and Vosges mountains [31].

In the Ilmen Nature Reserve, the population density of lynx in 1970s and 1983 was from 3.5 lynx/100 km² to 1.0 lynx/100 km² [26]. In nature reserves, the population number of predators is usually higher than in hunting areas [4, 32]. In addition, in the 1970s and 1980s, there was an increase in the population of lynx on the territory of former USSR after the abolition of its unlimited production as an animal harmful to hunting farms. At that time, lynx population densities ranged from 1-2 to 5-8 lynx/100 km² in Karelia, 3.2-4.0 in the Vyatka-Kama Region, 0.5-2.0 in the Yenisei Region of Siberia, 0.1-4.0 in the Sayan Mountains, 2.0-6.0 in the Tien Shan Mountains in Kazakhstan, 2.0-4.0/lynx/100 km² in the south of Amur Oblast [4].

The Russian Federation has large hunting territories and a service for protection and accounting of game animals. Experts of the service periodically publish reports on different species of animals. Therefore, in their opinion, over the past 30 years (since early 1990s), there has been a steady decline in the number of lynx in Russia [33].

In 2017, the number of lynx slightly increased from 30.1 to 30.9 thousand individuals [34]. It is impossible to assess the trends in dynamics unambiguously due to the vastness and diversity of the territory inhabited by the lynx. It is also difficult to identify the limiting ecological factors.

The Ural Mountains is inhabited by *L. lynx* (L 1758) [28]. In the Middle Urals bordering with Chelyabinsk Oblast and Bashkirie on the south, the mountain hare is the main food item for the lynx [34], its share in the lynx diet varies from 30% to 35.1%; however, in the southern part of this region, the share of the Siberian roe deer increases significantly, up to 21% of frequency of occurrence [13, 34]. For these flat areas, Malafeev, Mikheeva [35] found that the population cycles of the lynx and mountain hare are closely linked. In different parts of the Ural Mountains, populations of the Eurasian lynx and hare (*Lepus* sp.) may be closely related.

In recent decades, the number of the European (brown) hare and mountain hare has decreased significantly in different regions of Russia [36] as well as, for example, in Fennoscandia [37]. In 2015-2017, the total number of hares in the game husbandries of Chelyabinsk Oblast reached an absolute minimum over the past 30 years; the hunting of these animals in some game husbandries was banned for one to three years [24]. The population of mountain hare continues to decline in Chelyabinsk Oblast. The reasons for this decline in numbers have not been established. During this period of low hare numbers, a negative significant relationship between the number of lynx and hares was obtained ($r = -0.587 \pm 0.3$). Obviously, when the number of hares is very low, the lynx switches to preying on ungulates.

For any predator, the abundance of prey is one of the priority factors. A stable and high number of prey allows the predator to maintain a high level of its own numbers. In the Southern Urals, the number of roe deer is stable and quite high, and even with very low number of hares, the number of lynx is maintained at a high level. There is no significant correlation between the number of lynx and Siberian roe deer ($r = 0.25 \pm 0.3$), it is likely that the interannual fluctuations in the number of lynx are not due to nutritional factors.

One of these factors may be an increase in the number of wolves. It is known that the lynx disappeared in eastern Slovakia after the number of wolves increased after the Second World War [28]. Over the past ten years, the number of wolves in the entire territory of the Southern Urals has increased by three to four times [24]. With such a large number, wolves can influence the lynx population both directly and through competition for food, but there is no data on the number of wolves in the mountain taiga to assess this influence.

A deep and loose snow cover can significantly reduce the success of hunting. In snowy winters, lynxes often die of exhaustion, go hunting to poultry farms, and hunt domestic dogs and cats [4]. Snowy winters constrain the animals to find areas characterized by lesser snow depth and more food [38-39]. Snow forces ungulates to move to less snowy places and lynxes move behind them. A negative significant relationship between precipitation in December-March and lynx abundance ($r = -0.717 \pm 0.22$; $p < 0.05$) (Fig. 2, *B*) confirms the hypothesis on the influence of snow on the lynx population.

Weather events can cause reduction in the number of preys. A thick ice crust can cork grouse birds (Poddubnaya, unpublished data) in the snow and close the access of predators to forest rodents; an ice crust wounds ungulates and lynxes. The inclement weather, usual in the beginning of winter, a sharp change in air temperature, and alternation of heavy snowfalls and rain may completely suppress the activity of the lynx for up to three days [40]. The continuous repetition of such phenomena, up to several times during the winter, may be accompanied by a high mortality of young animals in different carnivorous species. Rainy cold spring and extremely dry hot summer can also reduce the number of prey and predator populations. The weather in 2013 and 2016 was characterized by sharp contrasts throughout all seasons. The summer of 2016 was extremely hot and dry, being the most extreme (since 1864) for the entire period of instrumental observations on the territory of Chelyabinsk Oblast. Most rivers had a reduced water level (20-60% of the norm), small rivers dried up completely [27]. The number of forest rodents, for example, in the Ilmen Nature Reserve, dropped to a multi-year minimum [41]. Summer heat and drought could have a negative impact on the lynx during the rearing period. First of all, due to the lack of important food for cubs – small mammals and birds, and possibly due to the lack of water to drink during the period when 2.5-3-month-old cubs left the family shelter and started moving around the territory with their mother.

Cold and wet weather can contribute to high mortality of cubs at their early age [7]. Cubs have not yet established homeostatic body functions, which leads to easy overcooling or overheating (dehydration), as is known for other mammals [32]. Small mammals are primarily exposed to direct adverse effects of meteorological factors and since small mammals absolutely dominate in the diet of young lynxes up to 1.5 years of age [3], their low availability may cause low survival of young predators. Thus, a rainy cold spring and extremely dry hot summer can have a negative effect on the number of lynx both directly and through prey.

The number of animals can be significantly affected by intensive hunting. In five different regions of Scandinavia, poaching accounted for 46% of adult lynx mortality, but legal hunting also significantly reduces population growth [42].

Could hunting have influenced the abundance of lynx in Chelyabinsk Oblast in 2008-2018 and interfere with the identification of natural population dynamics? Lynx hunting in Chelyabinsk Oblast is allowed, the size of the possible lynx catch varies as 3 to 10% of the population. The catch limit for specific game husbandries is set at no more than 10% of the species population in each of them. In 2014-2016, the annual limit of lynx catch in Chelyabinsk Oblast was set to 2.8-5.2% of the abundance, which were not fewer than 7 and not more than 25 individuals. In 2015, no more than 60% of the established limit was harvested; in 2016, it was 0% of the established lynx catch limit. No facts of illegal hunting (poaching) of lynx were revealed during the period under review [24]. Therefore, legal hunting and poaching could not be the reasons for the sharp drop in the number of lynx in Chelyabinsk Oblast in 2008-2018, and especially in 2016. The population declines of 2013 and 2016 were not caused by an anthropogenic factor.

Conclusions

Therefore, in the Southern Urals, the lynx has no shortage of fodder. Unlike other regions of Europe, where the number of lynx depends on the population of ungulates, the Siberian roe deer ensures the sustainability of the lynx population in the Southern Urals, and apparently reduces the amplitude of long-term population dynamics. Anthropogenic factors are insignificant; the number of lynx, in our opinion, is regulated by a complex of natural factors, among which the level of snow in winter in the mountains directly or indirectly affecting the placement of lynx during the population census in January-February.

References

1. Williams BK, Nichols JD, Conroy MJ. *Analysis and Management of Animal Populations*. San Diego: Academic Press.; 2002. 817 p.
2. Yan C, Stenseth NC, Krebs CJ, Zhang Z. Linking climate change to population cycles of hares and lynx. *Global Change Biology*. 2013;19:3263-3271.
3. Yudin VG, Yudina E. *Rys' Dal'nego Vostoka Rossii* [Lynx of the Russian Far East]. Vladivostok: TIG FEB RAS Publ.; 2019. 424 p. In Russian
4. Rys'. Regional'nye osobennosti ekologii, ispol'zovaniya i ohrany [The Lynx. Regional Features of Ecology, Use and Protection]. Matyushkin YeN, Vaisfeld MA editors. Moscow: Nauka; 2003. 523 p. In Russian, English Summary
5. Odden J, Linnell JDC, Andersen R. Diet of Eurasian lynx, *Lynx lynx*, in the boreal forest of southeastern Norway: the relative importance of livestock and hares at low roe deer density. *European Journal of Wildlife Research*. 2006;52:237-244. doi:10.1007/s10344-006-0052-4
6. Nowicki P. Food habits and diet of the lynx (*Lynx lynx*) in Europe. *European Journal of Wildlife Research*. 1997;2:161-166.
7. Jedrzejewski WB, Jedrzejewska B, Okarma H, Schmidt K, Bunevich AN, Milkowski L. Population dynamics (1869-1994), demography, and home ranges of the lynx in Białowieża Primeval Forest (Poland and Belarus). *Ecography*. 1996;19:122-138.
8. Jobin A, Molinari P, Breitenmoser U. Prey spectrum, prey preference and consumption rates of Eurasian lynx in the Swiss Jura Mountains. *Acta Theriologica*. 2000;45:243-252.
9. Krofel M, Huber D, Kos I. Diet of Eurasian lynx *Lynx lynx* in the northern Dinaric Mountains (Slovenia and Croatia). Importance of edible dormouse *Glis glis* as alternative prey. *Acta Theriologica*. 2011;56:315-322. doi:10.1007/s13364-011-0032-2

10. Belotti E, Červeny J, Šustr P, Kreisinger J, Gaibani G, Bufka L. Foraging sites of Eurasian lynx *Lynx lynx*: relative importance of microhabitat and prey occurrence. *Wildlife Biology*. 2013;19:188-201.doi:10.2981/12-077
11. Breitenmoser U, Breitenmoser-Würsten C. Der Luchs: Ein Grossraubtier in der Kulturlandschaft. Band 2. Wohlen/Bern, Schweiz.: Salm Verlag; 2008. 584 p. In Deutsch
12. Pulliainen E. Winter diet of *Felis lynx* L. in SW Finland as compared with the nutrition of other northern lynxes. *Zeitschrift für Säugetierkunde*. 1981;46:249.
13. Malafeev YuM, Kryazhimskiy FV. Pitaniye rysi i ee vzaimootnosheniya s kopytnymi na sredнем Urale [Eurasian lynx *Lynx lynx* feeding and relationships with ungulates in the Central Urals, USSR]. *Bulletin of Moscow Society of Naturalists, Biological series*. 1984;89(4):70-81. In Russian
14. Jędrzejewski W, Schmidt K, Milkowski L, Jędrzejewska B, Okarma H. Foraging by lynx and its role in ungulate mortality: the local (Białowieża Forest) and the Palaearctic viewpoints. *Acta Theriologica*. 1993;38:385-403.
15. Krashhevsky OR. On the lynx ecology of the Putoran Plateau. Resources, ecology and conservation of mammals and birds in the northern part of the Yenisei River. *Scientific and Technical Bulletin*. 1989;1-2:23-26. Novosibirsk. In Russian
16. Davydov VG. K pitaniyu rysi na Yuzhnom Urale [On the lynx feed in the Southern Urals]. In: *Ekologicheskie osnovy ratsional'nogo ispol'zovaniya khishchnykh mlekopitayushchikh* [Ecological bases of rational using of predatory mammals]. M.: Nauka Publ.; 1979;261-262. In Russian
17. Gordiyuk NM. Vzaimootnosheniya khishchnikov i kopytnykh v usloviyah Bashkirskogo zapovednika [The relationship between predators and ungulates in the conditions of the Bashkir Nature Reserve]. In: *Ekologicheskie osnovy ratsional'nogo ispol'zovaniya khishchnykh mlekopitayushchikh* [Ecological bases of rational using of predatory mammals]. M.: Nauka Publ.; 1979;23-25. In Russian
18. Seryodkin IV. Primenenie radiotelemetrii i sputnikovogo slezheniya za ispol'zovaniem territorii dlya izucheniya dikikh zhivotnykh na Dal'nem Vostoke Rossii [Application of radio telemetry and satellite tracking for the territory use study of wild animals in the Russian Far East]. In: *Distribution, migration and other movements of wildlife*: proceedings of the International conf. (Vladivostok, 25-27 November 2014). Saveljev AP, Seryodkin IV, editors. Vladivostok: Reya Publ.; 2014:292-299. In Russian
19. Ushkov SL. Perehody kosuli na Juzhnom Urale [Roe deer crossings in the Southern Ural]. *Bulletin of Moscow Society of Naturalists, Biological series*. 1954;89(5):70-81. In Russian
20. Gordiyuk NM. Vzaimootnosheniya kopytnykh zhivotnykh i krupnykh khishchnikov Yuzhnogo Urala [The relationship of ungulates and large predators of the Southern Urals]. Miass: Geotur Publ.; 2002. 76 p. In Russian
21. Danilkin AA. Kosuli. Biologicheskie osnovy upravlenija resursami [Roe Deer. Biological Bases of Resource Management]. Moscow: KMK Association of Scientific Editions; 2014. 172 p. In Russian
22. Stephens PA, Zaumyslova OY, Miquelle DG, Myslenkov AI, Hayward GD. Estimating population density from indirect sign: Track counts and the Formozov-Malyshев-Pereleshin formula. *Animal Conservation*.2006;9:339-348. doi: 10.1111/j.1469-1795.2006.00044.x
23. Ministry of Natural Resources and Environment of the Russian Federation. [Electronic resource]. Available at: <https://rg.ru/2012/09/04/zimniy-uchet-site-dok.html> (accessed 20.12.2020). In Russian
24. Ministerstvo ekologii Chelyabinskoy oblasti. Gosudarstvennyy monitoring okhotnic'hikh resursov i sredy ikh obitaniya [Ministry of Ecology of the Chelyabinsk region. State monitoring of hunting resources and their habitat]. [Electronic resource]. Available at: <http://mineco.gov74.ru> (accessed 20.12.2020). In Russian
25. Ministerstvo prirodopol'zovaniya i ekologii respubliki Bashkortostan. Rezul'taty zimnego marshrutnogo ucheta dikikh zhivotnykh [Ministry of Nature Management and Ecology of the Republic of Bashkortostan. The results of the winter route accounting of wild animals].

- [Electronic resource]. Available at: <https://ecology.bashkortostan.ru/documents/active/22128> (accessed 15.03.2021). In Russian
26. *Letopis' prirody Il'menskogo zapovednika [The nature chronicle of the Ilmen Nature Reserve]*. Miass: 1975, 1976, 1983, 2017, 2019. In Russian
 27. Chelyabinskij Tsentr po Gidrometeorologii i monitoringu okrughayushchey sredy [Chelyabinsk Center for Hydrometeorology and Environmental Monitoring]. [Electronic resource]. Available at: <http://www.chelpogoda.ru> (accessed 15.12.2020). In Russian
 28. Sunquist M, Sunquist F. Wild Cats of the World. Chicago: University of Chicago Press; 2002. 452 p.
 29. Kubala J, Smolko P, Zimmermann F, Rigg R, Tám B, Il'ko T, Foresti D, Breitenmoser-Würsten Ch, Kropil R, Breitenmoser U. Robust monitoring of the Eurasian lynx *Lynx lynx* in the Slovak Carpathians reveals lower numbers than officially reported. *Oryx*. 2019;53(3):548-556. doi: 10.1017/S003060531700076X
 30. Weingarth K, Heibl C, Knauer F, Zimmermann F, Bufka L, Heurich M. First estimation of Eurasian lynx (*Lynx lynx*) abundance and density using digital cameras and capture-recapture techniques in a German national park. *Animal Biodiversity and Conservation*. 2012;35(2):197-207.
 31. Giménez O, Gatti S, Duchamp Ch, Germain E, Laurent A, Zimmermann F, Marboutin E. Spatial density estimates of Eurasian lynx (*Lynx lynx*) in the French Jura and Vosges Mountains. *Ecology and Evolution*. 2019;9(20):11707-11715. doi: 10.1002/ece3.5668
 32. Poddubnaya NYa, Kolomytsev N. Rol' mlekopitajushhih v lesnyh jekosistemah jugo-vostochnogo Sihotje-Alinja [The Role of Mammals in the Forest Ecosystems of the Southeastern Sikhote-Alin Mountains]. ChSU, Cherepovets: Cherepovets State University Publ.; 2016. 253 p. In Russian
 33. Obzor sostoyaniya populyatsiy osnovnykh vidov pushnykh zverey na territorii Rossiijskoy Federatsii (po sostoyaniyu s 2005 g. po 2015 g.) [An overview of the number of the main fur-bearing animal species in the territory of the Russian Federation (from 2005 to 2015)]. Moscow: NO "Rossijskij pushno-mehovoj sojuz" Publ.; 2016. 104 p. In Russian
 34. Bol'shakov VN, Korytin NS. The status of mammal populations in the middle Urals and factors determining their distribution and density. *Journal of Ecology*. 2014;45(6):456-462. doi:10.1134/S1067413614060058 In Russian
 35. Malafeev YuM., Mikheeva KV. Rys' i sopryazhennye s ney vidy na Sredнем Urale [*Lynx* and related species in the Middle Urals]. Mlekopitayushchie Ural'skikh gor [Mammals of the Ural Mountains]. Sverdlovsk: UNTs AN SSSR Publ., 1979;41-42. In Russian
 36. Nauchno-obosnovannye predlozheniya dlya gosudarstvennoy sistemy monitoringa resursov osnovnykh vidov okhotnickikh zhivotnykh v Rossijskoy Federatsii. Kirov: FGBNU VNIIOZ Publ.; 2017. 55-56. [Electronic resource]. Available at: <http://vnioz-kirov.ru/publikatsii/knigi/nauchno-obosnovannye-predlozheniya-dlya-gosudarstvennoy-sistemy-monitoringa-resursov-osnovnykh-vidov> (access 11.10.2020). In Russian
 37. Newey S, Willebrand T, Haydon DT, Dahl F, Aebsicher NJ, Smith AA, Thirgood S. Do mountain hare populations cycle? *Oikos*. 2007;116:1547-1557.
 38. Stenseth NC, Shabbar A, Chan K-S, Boutin S, Rueness EK, Ehrich D, Hurrell JW, Lingjærde OC, Jakobsen KS. Snow conditions may create an invisible barrier for lynx. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*. 2004;101(29):10632-10634.
 39. Guo K, Liu H, Bao H, Hu J, Wang S, Zhang W, Zhao Y, Jiang G. Habitat selection and their interspecific interactions for mammal assemblage in the Greater Khingan Mountains, northeastern China. *Wildlife Biology*. 2017;1:1-8. doi:10.2981/wlb.00261
 40. Zheltukhin AS. O sutochnoj aktivnosti i razmerah uchastkov obitanija rysi v juzhnoj tajge Verhnevolzh'ja [Daily activity and sizes of home ranges of the European lynx in the southern taiga of the Upper Volga region]. *Bulletin of Moscow Society of Naturalists, Biological series*. 1984; 89(1):54-62. In Russian
 41. Kiseleva NV. Long-Term Monitoring of the Numbers of Forest Rodents in Ilmen Reserve. *Biology Bulletin*. 2021;48(10):1839-1842.

42. Andrén H, Linnell JDC, Liberg O, Andersen R, Danell A, Karlsson J, Odden J, Moa PF, Ahlqvist P, Kvam T, Franzén R, Segerström P. Survival rates and causes of mortality in Eurasian lynx (*Lynx lynx*) in multi-use landscapes. *Biological Conservation*. 2006;31:23-32.

Information about the authors:

Natalia V. Kiseleva, PhD (biol), Senior Scientist, Ilmen State Reserve SU FRC MG UB RAS, Miass, Chelyabinsk Oblast, Russian Federation.

ORCID iD: <http://orcid.org/0000-0003-2622-9703>

E-mail: natakis17@gmail.com

Nadezhda Ya. Poddubnaya, PhD (biol), Senior Scientist, Ecological and Analytical Laboratory, Cherepovets State University, Cherepovets, Russian Federation.

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0001-9109-1363>

E-mail: poddoubnaia@mail.ru

The Authors declare no conflict of interest.

Информация об авторах:

Киселева Наталья Владимировна, канд. биол. наук, н. с., Ильменский государственный заповедник ЮУ ФНЦ МиГ УрО РАН (Миасс, Россия).

ORCID iD: <http://orcid.org/0000-0003-2622-9703>

E-mail: natakis17@gmail.com

Поддубная Надежда Яковлевна, канд. биол. наук, в. н. с., эколого-аналитическая лаборатория, Череповецкий государственный университет (Череповец, Россия).

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0001-9109-1363>

E-mail: poddoubnaia@mail.ru

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

*The article was submitted 04.03.2023;
approved after reviewing 10.01.2024; accepted for publication 14.06.2024.*

*Статья поступила в редакцию 04.03.2023;
одобрена после рецензирования 10.01.2024; принята к публикации 14.06.2024.*

ФИЗИОЛОГИЯ ЧЕЛОВЕКА И ЖИВОТНЫХ

Научная статья

УДК 599.363:591.541

doi: 10.17223/19988591/66/8

Физиологические показатели равнозубой бурозубки (*Sorex isodon*, *Eulipotyphla*) при непродолжительном пребывании в холодной воде

Сергей Викторович Киселев¹

¹ Институт биологических проблем Севера ДВО РАН, Магадан, Россия,
kiselevmagadan@mail.ru

Аннотация. Физиологические показатели добытых в естественной среде мелких млекопитающих используются для оценки условий их обитания, анализа влияния на популяции всевозможных факторов, выявления механизмов адаптаций животных к этим факторам и в прочих целях. При этом для отлова животных, в особенности бурозубок, зачастую применяют ловушки-конусы с водой. Температура воды в таких ловушках характеризуется довольно низкими значениями. Даже относительно кратковременное пребывание животных в холодной воде может привести к изменению их физиологических параметров, что необходимо учитывать. Целью данного исследования была экспериментальная оценка таких изменений у бурозубок на примере *Sorex isodon*. Непродолжительное пребывание в холодной (4,5–9°C) воде привело к резкому падению концентрации гликогена в печени, увеличению уровня глюкозы в крови, изменению массы жировой ткани и некоторых органов животных. Полученные результаты, помимо прочего, проясняют некоторые особенности физиологической реакции бурозубок на острое холодовое воздействие. В частности, снижение массы их жировой ткани при холодовом стрессе было сравнительно быстрым. Высокая интенсивность жирового обмена, судя по всему, является важной адаптацией бурозубок к обитанию в условиях холодного климата.

Ключевые слова: мелкие млекопитающие, бурозубки, *Sorex isodon*, острый холодовой стресс, физиологические показатели

Источник финансирования: работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (темы № 123032000021-4 и 124050700005-0).

Для цитирования: Киселев С.В. Физиологические показатели равнозубой бурозубки (*Sorex isodon*, *Eulipotyphla*) при непродолжительном пребывании в холодной воде // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2024. № 66. С. 158–172. doi: 10.17223/19988591/66/8

Original article

doi: 10.17223/19988591/66/8

Physiological indices of the even-toothed shrew (*Sorex isodon*, Eulipotyphla) during short-term exposure to cold water

Sergey V. Kiselev¹

¹ Institute of the Biological Problems of the North, Far-East Branch of the Russian Academy of Science, Magadan, Russian Federation, kiselevmagadan@mail.ru

Summary. The physiological indices of small mammals caught in the natural environment are used to assess their living conditions, analyze the impact of various factors on populations, identify the mechanisms of animal adaptation to these factors, and for other purposes. At the same time, pitfall traps with water are often used to capture animals, especially shrews. The water temperature in such traps is characterized by rather low values. Even a relatively short stay of animals in cold water can lead to changes in their physiological parameters, which must be taken into account. The aim of this study was to evaluate such changes in shrews, on example of *Sorex isodon*. The variability of the physiological parameters of shrews during immersion in cold water is also of interest from the point of view of their physiology of thermoregulation. Shrews are among the smallest mammals, and therefore are characterized by high rates of *heat loss*. At the same time, these animals are active all year round and are widely distributed in the northern regions, where they are often exposed to acute cold exposure. The physiological mechanisms of adaptation of shrews to such conditions are still insufficiently studied.

The study was conducted in late July-August 2016 on immature young-of-the-year even-toothed shrews (*Sorex isodon* Turov, 1924). The capture of shrews was carried out in the vicinity of Magadan (Russia). Before the start of the experiment, the caught animals had been kept individually for 2 days in plastic containers (37x26x26 cm) at room temperature with the provision of water and food *ad libitum*. Control animals were decapitated under ether anesthesia after keeping. The experimental animals were placed in a container with water preliminarily cooled to 4.5-9°C (6.5°C on average). After the swimming intensity of the shrews significantly decreased, they were also subjected to anesthesia and decapitation. The experimental group consisted of 22, and the control group consisted of 21 animals. The following physiological indices were determined in the shrews: blood glucose level, glycogen and lipid content in the liver, mass of internal organs and fat reserves, and the number of bone marrow cells in the femur. For statistical analyses, the Mann-Whitney U-test was used.

The average swimming time of *S. isodon* in the experiment was 5.8 minutes. A relatively short immersion in cold water led to a significant change in the values of some physiological parameters in *S. isodon*. The indices of energy metabolism showed greatest differences between the control and experimental groups of animals. The level of blood glucose in *S. isodon* in the test group was significantly higher (See Fig. 1). On the contrary, the liver glycogen content in shrews sharply decreased after the experimental treatment. The level of this carbohydrate in the experimental group was 80% less than in the control. Acute cold exposure also provoked a fairly rapid change in the mass of fat reserves in *S. isodon*. The absolute and relative mass of the interscapular adipose tissue of *S. isodon* decreased by 11.9% and 10.7%, respectively, and that of the inguinal adipose tissue, by 20.9% and 18.8%, respectively (See Table 1). Differences in the mass of some shrew organs were also significant. The absolute and relative weight of the spleen was higher in the experimental animals. After exposure to cold water, *S. isodon* also had a higher relative heart mass than controls, although the differences in the absolute mass of this organ were insignificant. On the contrary, the absolute mass of shrew kidneys decreased after immersion in cold water. All other physiological

indices showed no significant differences between the groups of control and experimental *S. isodon*.

Thus, a relatively short stay of shrews in cold water provokes a significant change in the mass of their adipose tissue and some organs. High demand for glucose during acute cold stress leads to rapid depletion of liver glycogen. The rate of reduction of fat reserves in shrews under cold exposure is also quite high and exceeds that of most other mammals. It is known that in regions characterized by severe climatic conditions, the rate of reserve fat mobilization is of great importance for the survival of small mammals. The ability to quickly store and spend fat reserves, therefore, seems to be an important adaptation of shrews to living in cold climates.

The article contains 1 Figure, 1 Table, 41 References.

Keywords: small mammals, shrews, *Sorex isodon*, acute cold stress, physiological indices

Funding: The research was carried out within the state assignment of Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation (№ 123032000021-4 and № 124050700005-0).

For citation: Kiselev SV. Physiological indices of the even-toothed shrew (*Sorex Isodon*, Eulipotyphla) during short-term exposure to cold water. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2024;66:158-172. doi: 10.17223/19988591/66/8

Введение

Физиологические показатели добытых в естественной среде мелких млекопитающих, включая бурозубок, используются для оценки условий их обитания, анализа влияния на популяции всевозможных факторов, выявления механизмов адаптаций животных к этим факторам и в прочих целях (например, [1–6]). Для отлова мелких млекопитающих обычно применяют ловушки с приманкой (живоловки и давилки) или врытые в уровень с поверхностью почвы открытые емкости (обычно конусы, реже цилиндры), в которые животные попадают случайно при перемещении по земной поверхности. Выбор типа ловушек осуществляется в зависимости от целей исследования. Важным аспектом при подборе ловушек также является привлекательность для животных приманки. Многие виды бурозубок, например, на приманку реагируют плохо, и отлов конусами является наиболее эффективным методом их сбора [7–9]. При этом для ускорения гибели зверьков в конусы обычно наливают воду, температура которой, по крайней мере в регионах с холодным климатом, характеризуется довольно низкими значениями. Так, например, по нашим данным, на Крайнем Северо-Востоке Азии (в лесных биотопах) температура воды в конусах даже в самые теплые летние месяцы, как правило, не превышает 10°C. Несмотря на то, что время жизни бурозубок при нахождении в столь холодной воде составляет менее 10 мин [3, 10] (цит. по: [11]), этого может быть достаточно для изменения ряда их физиологических параметров. С целью оценки влияния этого фактора на некоторые физиологические показатели бурозубок и было спланировано данное исследование.

Изменчивость физиологических показателей бурозубок при иммерсии в холодной воде представляет интерес с точки зрения их физиологии терморегуляции. Землеройки-бурозубки являются одними из самых мелких млекопитающих, в связи с чем характеризуются большими относительными

теплопотерями. Они обладают крайне высоким уровнем метаболизма и вынуждены часто и много питаться [12, 13]. В то же время эти животные широко распространены в регионах, характеризующихся холодной продолжительной зимой и большими перепадами температуры среды в течение суток. Из-за круглогодичной активности и необходимости постоянного поиска пищи бурозубки нередко подвергаются острому холодовому воздействию. Во время расселения бурозубки достаточно часто форсируют холодные водные преграды, в том числе озера и реки [11, 14, 15]. Механизмы, способствующие поддержанию их жизнедеятельности в подобных условиях, все еще недостаточно ясны и требуют всесторонних исследований. К настоящему моменту имеется множество данных по сезонным адаптивным изменениям различных физиологических показателей бурозубок, однако изменчивость таких показателей при остром холодовом стрессе практически не изучалась.

Таким образом, целью данного исследования является экспериментальная оценка влияния отлова конусами с водой на физиологические показатели бурозубок (на примере *S. isodon*), а также выявление физиологических изменений, происходящих в их организме при остром холодовом воздействии.

Материалы и методы

Исследование выполнено в конце июля – августе 2016 г. на неполовозрелых сеголетках равнозубой бурозубки (*Sorex isodon* Turov). Отлов бурозубок осуществлялся в окрестностях г. Магадан при помощи цилиндров, снабженных кормом и гнездовым материалом. Пойманых животных до начала проведения эксперимента в течение 2 суток передерживали индивидуально в пластиковых контейнерах (37×26×26 см) при комнатной температуре (20–22°C) с предоставлением воды и корма *ad libitum*. Подробное описание процедур отлова и содержания бурозубок в неволе приводилось ранее [16]. В качестве корма для животных в данной работе использовались куриный фарш, а также беспозвоночные, собранные в местах обитания землероек при помощи ловушек Барбера. Все процедуры, выполненные в исследованиях с участием животных, соответствовали этическим стандартам, утвержденным правовыми актами РФ, принципами Базельской декларации.

Контрольных животных (21 экз.) после передержки в неволе взвешивали на весах с точностью до 0,1 г и декапитировали под эфирным наркозом. Экспериментальных животных (22 экз.) также взвешивали и вручную помещали в пластиковые емкости (высота – 30 см, диаметр – 25 см) с предварительно охлажденной до 4,5–9°C (в среднем – 6,5°C) водой, где они однократно подвергались свободному плаванию. В каждой емкости с водой на протяжении всего эксперимента находилось лишь одно животное. После того как интенсивность плавания бурозубок существенно снижалась (животные практически переставали работать конечностями, но оставались на поверхности воды, приподняв нос для дыхания), их также подвергали наркозу и декапитации. Кровь от животных собиралась в чашки Петри. У первых 6 опытных особей в конце эксперимента массу тела измеряли по-

вторно. При этом животных предварительно тщательно протирали салфетками для удаления влаги. К массе тушки прибавляли массу полученной крови. Так как масса тела до и после проведения эксперимента не отличалась, в дальнейшем оценку этого показателя проводили только перед погружением бурозубок в воду. Эксперименты были выполнены в светлое время суток между 12.00 и 16.00.

У бурозубок определяли следующие физиологические показатели: уровень глюкозы в крови, содержание гликогена и липидов в печени, массу внутренних органов и жировых резервов, а также количество клеток костного мозга в бедренной кости. Паховую (с одной стороны), межлопаточную жировую ткань и органы животных взвешивали на аналитических весах «WAGA Torsyjna-WT, Techniprot» (Польша) с точностью до 1 мг. Относительную массу (индекс) тканей и органов выражали в мг/г тела (%). Определение процентного содержания воды в органах (во всех, за исключением печени, которая использовалась для анализов на содержание гликогена и липидов) проводили после их высушивания до постоянного веса.

Концентрацию глюкозы крови определяли, используя автоматизированный глюкометр «Accu-Chek Performa Nano, Roche Diagnostics» (Швейцария) и тест-полоски (Accu-Chek Performa) к данному прибору. Тест-полоску, находившуюся в глюкометре, опускали в чашку Петри с цельной кровью, после чего производился автоматический подсчет результатов. Гликоген осаждали этанолом после обработки предварительно взвешенной части печени 30% KOH и гидролизовали до глюкозы в 2 N H₂SO₄ [17]. Количество глюкозы в гидролизате выявляли ортотолуидиновым методом [18]. Содержание гликогена в печени выражали в мг глюкозы на 1 г сырой массы органа. Общие липиды экстрагировали из другой части печени смесью этанола и диэтилового эфира (3:1) в течение 48 ч и оценивали турбидиметрическим методом [19]. Подсчет общего количества клеток костного мозга в бедренной кости осуществляли при помощи камеры Горяева [20].

Статистическая обработка данных выполнена в Statistica 10.0 (StatSoft, Inc.). Достоверность различий по физиологическим показателям между контрольной и экспериментальной группами животных определяли, используя непараметрический критерий Манна–Уитни для двух независимых выборок. Так как достоверных половых различий по исследуемым показателям у сеголеток бурозубок выявлено не было, данные по самцам и самкам объединяли для анализа. Оценку связи между температурой воды и временем плавания бурозубок проводили с помощью рангового коэффициента корреляции Спирмена (R_S). Все данные представлены как средние и ошибки средних.

Результаты исследования

Среднее время плавания *S. isodon* в эксперименте составило 5,8 мин (от 3,1 до 9,8 мин). Значимой связи этого параметра с температурой воды установлено не было ($R_S = -0,1$; $p > 0,05$). Иммерсия в холодной воде привела к достоверному увеличению уровня глюкозы в крови *S. isodon* ($Z = 2,0$;

$p < 0,05$) (рис. 1). Содержание гликогена в печени бурозубок после экспериментального воздействия, напротив, резко сократилось. Уровень этого углевода у животных в опытной группе был на 80% меньше, чем у таковых в контроле ($Z = 2,9$; $p < 0,01$). Острое холодовое воздействие также спровоцировало снижение массы жировых резервов *S. isodon* (абсолютная и относительная масса паховой жировой ткани: соответственно $Z = 2,8$; $p < 0,01$ и $Z = 2,7$; $p < 0,01$; межлопаточной жировой ткани: соответственно $Z = 2,1$; $p < 0,05$ и $Z = 2,0$; $p < 0,05$) (таблица).

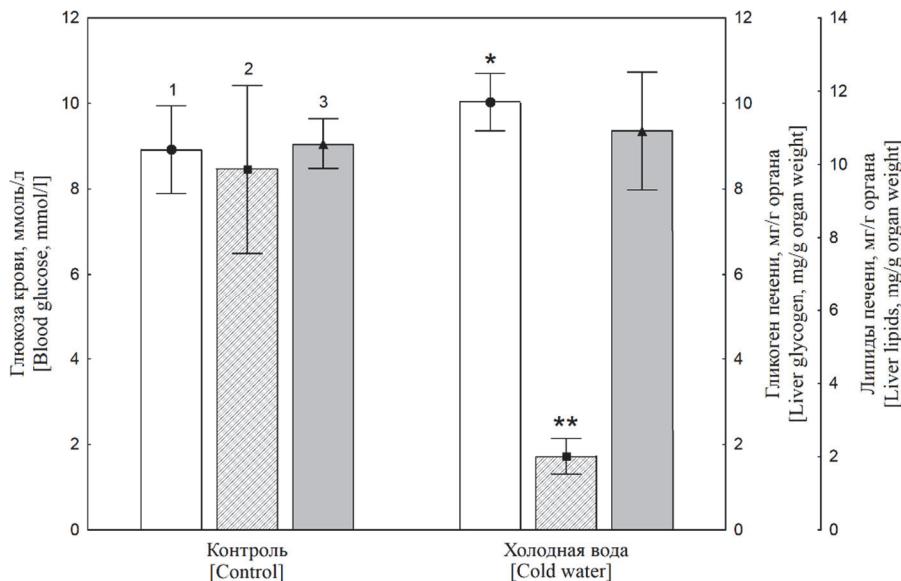


Рис. 1. Содержание глюкозы в крови (1), гликогена (2) и липидов (3) в печени у *Sorex isodon* в контроле и после пребывания в холодной воде: *; ** – уровень статистической значимости различий по отношению к контролю согласно критерию Манна–Уитни (* – $p < 0,05$, ** – $p < 0,01$). Данные представлены как средние и ошибки средних [Fig. 1. Contents of blood glucose (1), glycogen (2) and lipids (3) in the liver of *Sorex isodon* in control and after exposure to cold water: *, ** - level of statistical significance of differences in relation to control according to the Mann-Whitney test (* - $p < 0.05$, ** - $p < 0.01$). Data are presented as means and SEM]

Физиологические показатели *Sorex isodon* в контрольной и экспериментальной группах [Physiological indices of *Sorex isodon* in the control and experimental groups]

Показатель [Index]	Контрольная группа [Control group]	Экспериментальная группа [Experimental group]
Масса тела, г [Body mass, g]	$8,7 \pm 0,13$	$8,5 \pm 0,12$
Паховая жировая ткань: [Inguinal adipose tissue:]		
масса, мг [mass, mg]	$41,7 \pm 2,09$	$33,0 \pm 1,75^{**}$
индекс, % [relative mass, %]	$4,8 \pm 0,26$	$3,9 \pm 0,19^{**}$

Показатель [Index]	Контрольная группа [Control group]	Экспериментальная группа [Experimental group]
Межлопаточная жировая ткань: [Interscapular adipose tissue:]		
масса, мг [mass, mg]	265,6 ± 9,81	233,9 ± 9,43*
индекс, %о [relative mass, %о]	30,8 ± 1,18	27,5 ± 1,00*
Печень: [Liver]		
масса, мг [mass, mg]	517,3 ± 15,17	530,3 ± 15,38
индекс, %о [relative mass, %о]	59,7 ± 1,43	62,4 ± 1,28
Сердце: [Heart:]		
масса, мг [mass, mg]	91,8 ± 1,74	98,9 ± 3,02
индекс, %о [relative mass, %о]	10,6 ± 0,21	11,7 ± 0,36*
содержание воды, % [water content, %]	72,2 ± 0,19	73,9 ± 0,72*
Почки: [Kidneys:]		
масса, мг [mass, mg]	118,4 ± 1,84	112,0 ± 1,67*
индекс, %о [relative mass, %о]	13,8 ± 0,20	13,2 ± 0,19
содержание воды, % [water content, %]	72,0 ± 0,33	72,3 ± 0,46
Селезенка: [Spleen:]		
масса, мг [mass, mg]	63,1 ± 7,28	78,1 ± 6,65*
индекс, %о [relative mass, %о]	7,3 ± 0,77	9,1 ± 0,73*
содержание воды, % [water content, %]	76,1 ± 0,56	74,7 ± 0,29*
Большой лимфоидный орган: [Pancreas of Aselli:]		
масса, мг [mass, mg]	72,4 ± 1,80	68,2 ± 2,57
индекс, %о [relative mass, %о]	8,4 ± 0,20	8,0 ± 0,24
содержание воды, % [water content, %]	78,6 ± 0,27	77,8 ± 0,34
Тимус: [Thymus:]		
масса, мг [mass, mg]	15,1 ± 2,27	13,3 ± 1,24
индекс, %о [relative mass, %о]	1,8 ± 0,27	1,6 ± 0,15
содержание воды, % [water content, %]	77,4 ± 0,99	78,5 ± 0,75
Клеточность костномозговой ткани, клеток бедра/г тела × 10 ⁵ [Bone marrow cellularity, cells per femur/g of body × 10 ⁵]	6,7 ± 0,43	6,1 ± 0,32

Примечание. Данные представлены как средние и ошибки средних. *, ** – уровень статистической значимости различий по отношению к контрольной группе согласно критерию Манна–Уитни (* – p < 0,05, ** – p < 0,01).

[Note. Data are presented as means and SEM. *, ** - level of statistical significance of differences in relation to control group according to the Mann-Whitney test (* - p < 0,05, ** - p < 0,01)].

Экспериментальное воздействие привело к достоверному изменению массы некоторых органов буровзубок (см. таблицу). После пребывания в холодной воде зверьки имели большую относительную массу сердца, чем в контроле ($Z = 2,1$; $p < 0,05$). Процентное содержание воды в этом органе было также значимо выше у экспериментальных животных ($Z = 1,2$; $p < 0,05$). Различия по абсолютной массе сердца оказались незначительными ($Z = 1,7$;

$p = 0,10$). Абсолютная и относительная масса селезенки была выше у подвергшихся экспериментальному воздействию бурозубок ($Z = 2,1$; $p < 0,05$ как для абсолютной, так и для относительной массы). Процентное содержание воды в селезенке, в отличие от такового в сердце, у животных в экспериментальной группе было значимо меньше ($Z = 2,3$; $p < 0,05$). Абсолютная масса почек *S. isodon* после пребывания в холодной воде существенно снизилась ($Z = 2,5$; $p < 0,05$). Относительная масса почек у опытных бурозубок также была меньше по сравнению с контролем, но эти различия были недостоверны ($Z = 1,8$; $p = 0,08$). Статистически значимых различий по всем остальным физиологическим показателям между контрольными и экспериментальными животными выявлено не было.

Обсуждение результатов исследования

Пребывание в холодной воде привело к достоверному изменению значений некоторых физиологических показателей *S. isodon*. Помимо собственно температурных условий, определенное влияние на исследуемые показатели могла оказывать физическая активность зверьков. И все же, принимая во внимание относительно короткую продолжительность эксперимента, предполагается, что основное воздействие на физиологические параметры бурозубок оказывал холодовой стресс. Наибольшие различия между контрольной и экспериментальной группами животных проявили показатели энергетического обмена. Уровень глюкозы крови у *S. isodon* в экспериментальной группе был достоверно выше. Как известно, развитию гипергликемии у животных в начальный период острого стресса, в том числе холодового, способствует быстрое расщепление гликогена печени под влиянием ряда гормонов, главным образом, адреналина [21–24]. Содержание гликогена в печени у *S. isodon* после экспериментального воздействия было в 5 раз ниже, чем в контроле. Истощение печеночного гликогена у зверьков после погружения в холодную воду, таким образом, происходит очень быстро, и пойманые при помощи конусов бурозубки имеют лишь остаточные количества этого углевода.

Острое холодовое воздействие привело к существенному снижению массы жировых резервов *S. isodon*. Землеройки-бурозубки обладают высоким уровнем жирового обмена [25]. Относительно быстрое расходование жировых запасов у представителей рода *Sorex*, включая *S. isodon*, наблюдалось и при голодании [2, 7, 16, 25]. Обильное питание бурозубок при неограниченном доступе к пище, напротив, приводит к быстрому депонированию больших количеств жировых отложений [2, 7, 16]. Скорость снижения массы жировой ткани у *S. isodon* при нахождении в холодной воде оказалась более высокой, чем при голодании. Менее чем за 10 мин экспериментального воздействия абсолютная и относительная масса межлопаточной жировой *S. isodon* снизилась соответственно на 11,9 и 10,7%, паховой жировой ткани – соответственно на 20,9 и 18,8%. Данная особенность, по всей видимости, связана с интенсификацией метаболических процессов во время холодового стресса и некоторыми особенностями жировой ткани бурозубок.

Так же, как и у других мелких млекопитающих, воздействие низких температур на организм бурозубок приводит к увеличению уровня их метаболизма и теплопродукции [12, 26–28]. При этом, как отмечалось на примере *Sorex araneus* и *Sorex minutus*, согласно гистологической структуре, практически вся жировая ткань бурозубок является бурой [29]. И хотя предполагалось [16], что помимо собственно бурых жировых клеток значительную часть этой ткани у бурозубок могут представлять бежевые адипоциты, оба этих типа клеток принимают активное участие в несократительном термогенезе [30, 31]. Увеличение теплопродукции в ответ на воздействие низких температур, таким образом, может значительно ускорить темп выработки жировых отложений у этих животных. Сочетание острого холодового воздействия и голодаания приводит к особенно быстрой редукции жировой ткани бурозубок. Так, например, отмечалось, что при попадании в конус без воды бурозубки погибают в течение часа, жировые отложения к этому времени у них уже практически отсутствуют [2, 7]. Известно, что в регионах, характеризующихся суровыми климатическими условиями и частыми большими перепадами температур среды в течение суток, скорость мобилизации резервного жира имеет большое значение для выживаемости мелких млекопитающих [32]. Способность к быстрому запасанию и расходованию жировых запасов, таким образом, судя по всему, является важной адаптацией бурозубок к обитанию в условиях холодного климата. Для выявления механизмов, лежащих в основе столь высокой изменчивости жировых резервов бурозубок под влиянием кормовых и температурных условий, требуются специальные исследования. Интересно, что на основе оценки уровня ГДФ-связывания митохондриями бурой жировой ткани у *Sorex vagrans* был сделан вывод о сравнительно невысокой ее термогенной способности [26].

Масса некоторых органов *S. isodon* после иммерсии в холодной воде достоверно отличалась от таковой в контроле. Известно, что длительное пребывание мелких млекопитающих в условиях низких температур среды провоцирует гипертрофию и соответствующее увеличение массы ряда органов [32–35]. Относительно короткое время эксперимента, однако, предполагает, что наблюдаемые различия в массе органов у *S. isodon* были связаны с другими причинами. Выявленные изменения в определенной мере могли быть следствием влияния холодового стресса на гемодинамику организма животных. Острое охлаждение организма приводит к различным сдвигам в функционировании сердечно-сосудистой системы, включая перераспределение кровотока от поверхностных тканей к внутренним органам и жировой ткани, повышение кровяного давления и рабочей нагрузки сердца и др. [24, 35, 36]. Эти изменения, помимо прочего, направлены на снижение теплопотерь и активацию термогенеза. Наряду с большей относительной массой сердца экспериментальные *S. isodon* характеризовались достоверно большим процентным содержанием воды в этом органе. Это может указывать на повышение содержания крови в сердце животных. Схожая особенность наблюдалось ранее и у другого вида бурозубок – *Sorex caecutiens*. Пойманые при помощи конусов с водой особи этого вида имели достоверно боль-

шую абсолютную и относительную сердечную массу по сравнению с животными, пойманными при помощи давилок [37]. Как отмечалось автором этого исследования, сердце погибших в конусах буровзубок характеризовалось большим наполнением кровью. Содержание воды в сердечной мышце у них также было значительно выше даже после удаления крови из камер этого органа. Приток крови к почкам при остром переохлаждении может, напротив, снижаться [38, 39], у крыс в начальный период гипотермии отмечалась резкая ишемия почек [40] (цит. по: [24]). Возможно, с подобными особенностями и было связано снижение почечной массы у *S. isodon* после экспериментального воздействия.

Экспериментальные животные характеризовались значимо большей абсолютной и относительной массой селезенки. Для выяснения причин этих различий необходимы специальные исследования, однако достоверно меньшее содержание воды в селезенке у *S. isodon* после экспериментального воздействия свидетельствует, что увеличение ее массы происходило не за счет простого наполнения кровью. Скорее это было связано с повышением содержания в селезенке определенных кровяных клеток в результате, например, увеличения ее фильтрационной функции, активации гемолиза / гемопоэза и т.д. В целом селезенка буровзубок по составу, морфологии и функционально схожа с таковой у других млекопитающих, но ее гемopoэтическая функция сохраняется на протяжении всей жизни [41].

Масса печени у экспериментальных *S. isodon* также имела тенденцию к более высоким значениям по сравнению с контролем, однако различия были недостоверны. В то же время у отловленных при помощи конусов с водой *S. caecutiens* относительная масса этого органа была значимо больше, чем у таковых, отловленных при помощи давилок [37]. Изменчивость массы печени у добытых в естественной среде мелких млекопитающих, в том числе у буровзубок, обычно связывают с динамикой содержания в ней резервных энергетических веществ, в особенности гликогена [1, 32]. Тенденция к увеличению массы печени на фоне резкого снижения концентрации гликогена у *S. isodon* после пребывания в холодной воде свидетельствует, что, по крайней мере у пойманных конусами животных, масса данного органа показателем уровня энергетических запасов служить не может.

Заключение

Таким образом, выявлен ряд особенностей, которые необходимо учитывать при выполнении работ, связанных с оценкой физиологических показателей добытых конусами животных. Относительно непродолжительное пребывание буровзубок в холодной воде провоцирует достоверное изменение массы их жировой ткани и некоторых органов. Высокая потребность организма в глюкозе при остром холдовом стрессе приводит к быстрому истощению печеночного гликогена. Пойманные при помощи конусов с водой животные имеют лишь остаточные количества этого углевода.

Темп выработки жировых резервов буровзубок при холдовом воздействии также достаточно высок и превышает таковой у большинства других

млекопитающих. Как известно, в регионах, характеризующихся суровыми климатическими условиями, скорость мобилизации резервного жира имеет большое значение для выживаемости зверьков. Способность к быстрому запасанию и расходованию жировых запасов, таким образом, судя по всему, является важной адаптацией бурозубок к обитанию в условиях холодного климата.

Список источников

1. Ивантер Э.В., Ивантер Т.В., Туманов И.Л. Адаптивные особенности мелких млекопитающих: Экологоморфологические и физиологические аспекты. Л. : Наука, 1985. 318 с.
2. Докучаев Н.Е. Экология бурозубок Северо-Восточной Азии. М. : Наука, 1990. 160 с.
3. Киселев С.В., Лазуткин А.Н., Ямборко А.В. Некоторые физиологобиохимические показатели сеголеток средней (*Sorex caecutiens* Laxmann) и равнозубой (*Sorex isodon* Tiurov) бурозубок при разной плотности популяции // Известия РАН. Серия биологическая. 2013. № 4. С. 485–494. doi: 10.7868/S000233291304005X
4. Орехова Н.А. Биохимический анализ печени лесных мышей (*Apodemus uralensis*), отловленных в зоне Восточно-Уральского радиоактивного следа // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2014. № 2 (26). С. 161–171.
5. Nieminen P., Huitu O., Henttonen H., Finnilä M.A.J., Voutilainen L., Itämeri J., Kärjä V., Saarela S., Halonen T., Aho J., Mustonen A.-M. Physiological condition of bank voles (*Myodes glareolus*) during the increase and decline phases of the population cycle // Comparative biochemistry and physiology. Part A, Molecular & integrative physiology. 2015. Vol. 187. PP. 141–149. doi: 10.1016/j.cbpa.2015.05.007
6. Киселев С.В. Межгодовая изменчивость энергетических резервов средней бурозубки (*Sorex caecutiens*) на северном побережье Охотского моря // Известия РАН. Серия биологическая. 2022. № 2. С. 208–218. doi: 10.31857/S1026347022020123
7. Докучаев Н.Е. Реакция землероек-бурозубок на приманку и ее связь с содержанием бурого жира // Экология. 1980. № 1. С. 102–105.
8. Шефтель Б.И. Методы учета численности мелких млекопитающих // Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2018. Т. 3, № 3. С. 1–21. doi: 10.21685/2500-0578-2018-3-2-4
9. Бобрецов А.В. Методы учета численности мелких млекопитающих: их особенности и эффективность // Труды Мордовского государственного природного заповедника им. П.Г. Смидовича. 2021. № 28. С. 58–73.
10. Сергеев В.Е. Воздействие весенне-летних разливов на землероек в пойме р. Оби // Сукцессии животного населения в биоценозах поймы реки Оби. Новосибирск : Наука, 1981. С. 125–146.
11. Калинин А.А. Преодоление водных преград мелкими млекопитающими лесной зоны (количественные характеристики) // Зоологический журнал. 2022. Т. 101, № 4. С. 461–470. doi: 10.31857/S0044513422020040
12. Taylor J.R.E. Evolution of energetic strategies in shrews // Evolution of shrews. Białowieża : Mammal Res. Inst. PAS, 1998. PP. 309–346.
13. Shchipanov N.A., Zima J., Churchfield S. Introducing the Common Shrew // Shrews, Chromosomes and Speciation (Cambridge Studies in Morphology and Molecules: New Paradigms in Evolutionary Bio) / eds. by J. Searle, P. Polly, J. Zima. Cambridge : Cambridge University Press, 2019. PP. 19–67. doi: 10.1017/9780511895531.003
14. Hanski I., Peltonen A., Kaski L. Natal Dispersal and Social Dominance in the Common Shrew *Sorex araneus* // Oikos. 1991. Vol. 62, № 1. PP. 48–58. doi: 10.2307/3545445
15. Mukhacheva S., Tolkachev O. Long-distance dispersal of two species of shrews (*Sorex caecutiens* Laxmann, 1788 and *Sorex minutus* Linnaeus, 1766) // Mammalia. 2022. Vol. 86, № 6. PP. 591–595. doi: 10.1515/mammalia-2021-0188

16. Киселев С.В. Физиологический ответ равнозубой бурозубки (*Sorex isodon*) на голодание и возобновление питания // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. 2017. Т. 53, № 4. С. 288–294.
17. Davidson M.B., Berliner J.A. Acute effects of insulin on carbohydrate metabolism in rat liver slices: independence from glucagon // American journal of physiology. 1974. Vol. 227, № 1. PP. 79–87. doi: 10.1152/ajplegacy.1974.227.1.79
18. Tarnoky K., Nagy S. Spectrophotometric determination of glycogen with o-toluidine // Clinica chimica acta. 1963. Vol. 8. PP. 627–628. doi: 10.1016/0009-8981(63)90116-5
19. Canal J., Delattre J., Girard M.L. Acquisitions nouvelles dans le dosage des lipides totaux du sérum: description d'une méthode néphélémétrique // Annales de biologie clinique. 1972. Vol. 30. PP. 325–332.
20. Горизонтов П.Д., Белоусова О.И., Федотова М.И. Стресс и система крови. М. : Медицина, 1983. 240 с.
21. Хочачка П. Промежуточный обмен: сравнительные аспекты // Сравнительная физиология животных / под ред. Л. Прессера. М. : Мир, 1977. Т. 1. С. 430–535.
22. Слоним А.Д. Адаптация к холodu и высоким широтам // Экологическая физиология животных. Ч. 3: Физиология животных в различных физико-географических зонах. Л. : Наука, 1982. С. 67–80.
23. Панин Л.Е. Биохимические механизмы стресса. Новосибирск : Наука, 1983. 232 с.
24. Майстрах Е.В. Физиология острого охлаждения организма // Физиология терморегуляции (Руководство по физиологии). Л. : Наука, 1984. С. 181–222.
25. Keicher L., O'Mara M.T., Voigt C.S., Dechmann D.K.N. Stable carbon isotopes in breath reveal fast metabolic incorporation rates and seasonally variable but rapid fat turnover in the common shrew (*Sorex araneus*) // Journal of experimental biology. 2017. Vol. 220 (Pt 15). PP. 2834–2841. doi: 10.1242/jeb.159947
26. Tomasi T.E., Hamilton J.S., Horwitz B.A. Thermogenic capacity in shrews // Journal of thermal biology. 1987. Vol. 12, № 2. PP. 143–147. doi: 10.1016/0306-4565(87)90054-4
27. Sparti A. Comparative temperature regulation of African and European shrews // Comparative biochemistry and physiology part A: Physiology. 1990. Vol. 97A, № 3. PP. 391–397. doi: 10.1016/0300-9629(90)90629-7
28. Ochocińska D., Taylor J.R.E. Living at the Physiological limits: field and maximum metabolic rates of the common shrew (*Sorex araneus*) // Physiological and biochemical zoology. 2005. Vol. 78, № 5. PP. 808–818. doi: 10.1086/431190
29. Hyvärinen H. Brown fat and the wintering of shrews // Advances in the biology of shrews / eds by J.F. Merritt, G.L. Kirkland Jr., R.K. Rose. Carnegie : Mus. Nat. Hist. Spec. publ., 1994. Vol. 18. PP. 259–266.
30. Елсукова Е.И., Медведев Л.Н. Новый тип термогенных адипоцитов: происхождение, свойства, функции // В мире научных открытий. 2016. Т. 80, № 8. С. 97–127.
31. Ikeda K., Maretich P., Kajimura S. The common and distinct features of brown and beige adipocytes // Trends in endocrinology and metabolism. 2018. Vol. 29, № 3. PP. 191–200. doi: 10.1016/j.tem.2018.01.001
32. Шварц С.С., Смирнов В.С., Добринский Л.Н. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных // Тр. Ин-та экологии растений и животных УФ АН СССР. Свердловск, 1968. Вып. 58. 387 с.
33. Konarzewski M., Diamond J. Peak sustained metabolic rate and its individual variation in cold-stressed mice // Physiological zoology. 1994. Vol. 67, № 5. PP. 1186–1212. doi: 10.1086/physzool.67.5.30163889
34. Cichoń M., Chadzińska M., Ksiażek A., Konarzewski M. Delayed effects of cold stress on immune response in laboratory mice // Proceedings of the Royal Society of London. Series B. 2002. Vol. 269, № 1499. PP. 1493–1497. doi: 10.1098/rspb.2002.2054
35. Sun Z. Cardiovascular responses to cold exposure // Frontiers in bioscience (Elite ed). 2010. Vol. 2, № 2. PP. 495–503. doi: 10.2741/E108

36. Adán C., Ardévol A., Remesar X., Alemany M., Fernández-López J.A. Effect of cold-exposure on rat organ blood flows // Archives internationales de physiologie, de biochimie et de biophysique. 1994. Vol. 102, № 1. PP. 55–59. doi: 10.3109/13813459408996106
37. Докучаев Н.Е. Различия весовых и размерных показателей у бурозубок (Soricidae), отловленных разными способами // Экология. 1979. № 5. С. 83–85.
38. Withey W.R., Chapman B.J., Munday K.A. Cause of the reduction in renal blood flow in the hypothermic (27°C) dog // Resuscitation. 1974. Vol. 3, № 4. PP. 265–271. doi: 10.1016/0300-9572(74)90016-1
39. Broman M., Källskog Ö. The effects of hypothermia on renal function and haemodynamics in the rat // Acta physiologica Scandinavica. 1995. Vol. 153, № 2. PP. 179–184. doi: 10.1111/j.1748-1716.1995.tb09849.x
40. Бернштейн В.А. Патологическая физиология // Общее охлаждение организма. Л. : Медицина, 1977. С. 38–78.
41. Bray D.P., Bennett M., Stockley P., Hurst J.L., Kipar A. Composition and function of haemolymphatic tissues in the European Common Shrew // PLoS ONE. 2008. Vol. 3, № 10. PP. e3413. doi: 10.1371/journal.pone.0003413

References

1. Ivanter EV, Ivanter TV, Tumanov IL. Adaptivnye osobennosti melkikh mlekopitayushchikh: Ekologo-morfologicheskie i fiziologicheskie aspekty [Adaptive features of small mammals: Ecological, morphological and physiological aspects]. Leningrad: Nauka; 1985. 318 p. In Russian
2. Dokuchaev NE. Ekologiya burozubok Severo-Vostochnoy Azii [Ecology of shrews in Northeast Asia]. Moscow: Nauka; 1990. 160 p. In Russian
3. Kiselev SV, Lazutkin AN, and Yamborko AV. Some physiological and biochemical parameters of underyearling Laxmann's shrews (*Sorex caecutiens* Laxmann) and even-toothed shrews (*Sorex isodon* Turov) under different population densities. *Biology bulletin*. 2014;41(1):71-79. doi: 10.1134/S1062359013040055
4. Orekhova N.A. Biokhimicheskiy analiz pecheni lesnykh myshey (*Apodemus uralensis*), otlovennykh v zone Vostochno-Ural'skogo radioaktivnogo sleda [Biochemical analysis of liver in small wood mouse (*Apodemus uralensis*), trapped within the East-Urals radioactive trace]. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya*. 2014;2(26):161-171. In Russian
5. Nieminen P, Huitu O, Henttonen H, Finnillä MAJ, Voutilainen L, Itämies J, Kärjä V, Saarela S, Halonen T, Aho J, Mustonen A-M. Physiological condition of bank voles (*Myodes glareolus*) during the increase and decline phases of the population cycle. *Comparative biochemistry and physiology. Part A, Molecular & integrative physiology*. 2015;187:141-149. doi: 10.1016/j.cbpa.2015.05.007
6. Kiselev SV. Interannual variability in the energy reserves of Laxmann's shrew (*Sorex caecutiens*) on the northern coast of the Sea of Okhotsk. *Biology bulletin*. 2022;49(2):107-116. doi: 10.1134/S1062359022020121
7. Dokuchaev NE. Reaktsiya zemleroek-burozubok na primanku i ee svyaz' s soderzhaniem burogo zhira [Reaction of shrews to bait and its relationship with brown fat content]. *Ekologiya*. 1980;1:102-105. In Russian
8. Sheftel' BI. Metody ucheta chislennosti melkikh mlekopitayushchikh [Methods for estimating the abundance of small mammals]. *Russian Journal of Ecosystem Ecology*. 2018;3(3):1-21. In Russian
9. Bobretsov AV. Metody ucheta chislennosti melkikh mlekopitayushchikh: ikh osobennosti i effektivnost' [Methods for counting the number of small mammals: their features and effectiveness]. *Trudy Mordovskogo gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika im. P.G. Smidovicha*. 2021. 28:58-73. In Russian
10. Sergeev VE. Vozdeystvie vesenne-letnikh razlivov na zemleroek v poyme r. Obi [Impact of spring-summer floods on shrews in the Ob River floodplain]. In: *Suktsessii zhivotnogo naseleniya v biotsenozakh poymy reki Obi*. Novosibirsk: Nauka; 1981. pp. 125-146. In Russian

11. Kalinin AA. Preodolenie vodnykh pregrad melkimi mlekopitayushchimi lesnoy zony (kolichestvennye kharakteristiki) [Traversing water barriers by small mammals in the forest zone: quantitative characteristics]. *Zoologicheskiy zhurnal*. 2022;101(4):461-470. In Russian
12. Taylor JRE. Evolution of energetic strategies in shrews. In: *Evolution of shrews*. Białowieża: Mammal Res. Inst. PAS; 1998. pp. 309-346.
13. Shchipanov NA, Zima J, Churchfield S. Introducing the Common Shrew. In: *Shrews, Chromosomes and Speciation (Cambridge Studies in Morphology and Molecules: New Paradigms in Evolutionary Bio)*. Searle J, Polly P, & Zima J, editors. Cambridge: Cambridge University Press; 2019. pp. 19-67. doi: 10.1017/9780511895531.003
14. Hanski I, Peltonen A, Kaski L. Natal Dispersal and Social Dominance in the Common Shrew *Sorex araneus*. *Oikos*. 1991;62(1):48-58. doi: 10.2307/3545445
15. Mukhacheva S, Tolkachev O. Long-distance dispersal of two species of shrews (*Sorex caecutiens* Laxmann, 1788 and *Sorex minutus* Linnaeus, 1766). *Mammalia*. 2022;86(6):591-595. doi: 10.1515/mammalia-2021-0188
16. Kiselev SV. Physiological response in the even-toothed shrew *Sorex isodon* to fasting and refeeding. *Journal of evolutionary biochemistry and physiology*. 2017;53(4):324-330. doi: 10.1134/S0022093017040093
17. Davidson MB, Berliner JA. Acute effects of insulin on carbohydrate metabolism in rat liver slices: independence from glucagon. *American journal of physiology*. 1974;227(1):79-87. doi: 10.1152/ajplegacy.1974.227.1.79
18. Tarnoky K, Nagy S. Spectrophotometric determination of glycogen with o-toluidine. *Clinica chimica acta*. 1963;8:627-628. doi: 10.1016/0009-8981(63)90116-5
19. Canal J, Delattre J, Girard ML. Acquisitions nouvelles dans le dosage des lipides totaux du sérum: description d'une méthode néphélémétrique. *Annales de biologie clinique*. 1972;30:325-332. In French
20. Gorizontov PD, Belousova OI, Fedotova MI. Stress i sistema krovi [Stress and the blood system]. Moscow: Meditsina; 1983. 240 p. In Russian
21. Hochachka P. Comparative intermediary metabolism. In: *Comparative Animal Physiology*. Prosser CL, editor. Philadelphia, London, Toronto; 1973. pp. 212-278.
22. Slonim AD. Adaptatsiya k kholodu i vysokim shirotam [Adaptation to cold and high latitudes]. In: *Ekologicheskaya fiziologiya zhivotnykh. Pt. 3. Fiziologiya zhivotnykh v razlichnykh fiziko-geografeskikh zonakh*. Leningrad: Nauka; 1982. pp. 67-80. In Russian
23. Panin LE. Biokhimicheskie mekhanizmy stressa [Biochemical mechanisms of stress]. Novosibirsk: Nauka; 1983. 232 p. In Russian
24. Maystrakh EV. Fiziologiya ostrogo okhlazhdeniya organizma [Physiology of acute cooling of the body]. In: *Fiziologiya termoregulyatsii (Rukovodstvo po fiziologii)*. Leningrad: Nauka; 1984. pp. 181-222. In Russian
25. Keicher L, O'Mara MT, Voigt CC, Dechmann DKN. Stable carbon isotopes in breath reveal fast metabolic incorporation rates and seasonally variable but rapid fat turnover in the common shrew (*Sorex araneus*). *Journal of experimental biology*. 2017;220(15):2834-2841. doi: 10.1242/jeb.159947
26. Tomasi TE, Hamilton JS, Horwitz BA. Thermogenic capacity in shrews. *Journal of thermal biology*. 1987;12(2):143-147. doi: 10.1016/0306-4565(87)90054-4
27. Sparti A. Comparative temperature regulation of African and European shrews. *Comparative biochemistry and physiology part A: Physiology*. 1990;97A(3):391-397. doi: 10.1016/0300-9629(90)90629-7
28. Ochocińska D, Taylor JRE. Living at the Physiological limits: field and maximum metabolic rates of the common shrew (*Sorex araneus*). *Physiological and biochemical zoology*. 2005;78(5):808-818. doi: 10.1086/431190
29. Hyvärinen H. Brown fat and the wintering of shrews. In: *Advances in the biology of shrews*. Merritt JF, Kirkland GL Jr, Rose RK, editors. *Carnegie Mus. Nat. Hist. Spec. publ.* 1994;18:259-266.

30. Elsukova EI, Medvedev LN. Novyy tip termogennykh adipotsitov: proiskhozhdenie, svoystva, funktsii [A new type of thermogenic adipocytes: origin, properties, functions]. *V mire nauchnykh otkrytiy.* 2016;80(8):97-127.
31. Ikeda K, Maretich P, Kajimura S. The common and distinct features of brown and beige adipocytes. *Trends in endocrinology and metabolism.* 2018;29(3):191-200. doi: 10.1016/j.tem.2018.01.001
32. Shvarts SS, Smirnov VS, Dobrinskiy LN. Metod morfofiziologicheskikh indikatorov v ekologii nazemnykh pozvonochnykh [Method of morphophysiological indicators in the ecology of terrestrial vertebrates]. *Tr. In-ta ekologii rasteniy i zhivotnykh UF AN SSSR.* Sverdlovsk, 1968. 387 p.
33. Konarzewski M, Diamond J. Peak sustained metabolic rate and its individual variation in cold-stressed mice. *Physiological zoology.* 1994;67(5):1186-1212. doi: 10.1086/physzool.67.5.30163889
34. Cichoń M, Chadzińska M, Ksiażek A, Konarzewski M. Delayed effects of cold stress on immune response in laboratory mice. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B.* 2002;269(1499):1493-1497. doi: 10.1098/rspb.2002.2054
35. Sun Z. Cardiovascular responses to cold exposure. *Frontiers in bioscience (Elite ed).* 2010;2(2):495-503. doi: 10.2741/E108
36. Adán C, Ardévol A, Remesar X, Alemany M, Fernández-López JA. Effect of cold-exposure on rat organ blood flows. *Archives internationales de physiologie, de biochimie et de biophysique.* 1994;102(1):55-59. doi: 10.3109/13813459408996106
37. Dokuchaev NE. Razlichiya vesovykh i razmernykh pokazateley u burozubok (Soricidae) otlovlennykh raznymi sposobami [Differences in weight and size parameters in shrews (Soricidae) captured by different methods]. *Ekologiya.* 1979;5:83-85.
38. Withey WR, Chapman BJ, Munday KA. Cause of the reduction in renal blood flow in the hypothermic (27°C) dog. *Resuscitation.* 1974;3(4):265-271. doi: 10.1016/0300-9572(74)90016-1
39. Broman M, Källskog Ö. The effects of hypothermia on renal function and haemodynamics in the rat. *Acta physiologica Scandinavica.* 1995;153(2):179-184. doi: 10.1111/j.1748-1716.1995.tb09849.x
40. Bernshteyn VA. Patologicheskaya fiziologiya [Pathological physiology]. In: *Obshchee okhlahzhdenie organizma.* Leningrad: Meditsina; 1977. pp. 38-78.
41. Bray DP, Bennett M, Stockley P, Hurst JL, Kipar A. Composition and function of haemolymphatic tissues in the European Common Shrew. *PLoS ONE.* 2008;3(10):e3413. doi: 10.1371/journal.pone.0003413

Информация об авторе:

Киселев Сергей Викторович, канд. бiol. наук, с. н. с., лаборатория экологии млекопитающих, Институт биологических проблем Севера ДВО РАН (Магадан, Россия).
E-mail: kiselevmagadan@mail.ru

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

Information about the author:

Sergey V. Kiselev, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher of the Laboratory of Mammal Ecology, Institute of the Biological Problems of the North (Magadan, Russian Federation).
E-mail: kiselevmagadan@mail.ru

The Author declares no conflict of interest.

Статья поступила в редакцию 20.02.2023;
одобрена после рецензирования 01.03.2024; принята к публикации 14.06.2024.

The article was submitted 20.02.2023;
approved after reviewing 01.03.2024; accepted for publication 14.06.2024.

ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ РАСТЕНИЙ

Научная статья

УДК 582.291

doi: 10.17223/19988591/66/9

Активность супероксиддисмутазы и каталазы в лишайниках с разным составом фотобионтов

Вера Ивановна Андросова¹, Елена Николаевна Теребова²,
Анастасия Дмитриевна Быкова³

^{1, 2, 3}Петрозаводский государственный университет, Петрозаводск, Россия

¹vera.androsova28@gmail.com

²eterebova@gmail.com

³starostabiolgov31@gmail.com

Аннотация. В работе представлены результаты исследования содержания белка и активности ферментов – каталазы и супероксиддисмутазы в талломах листоватых лишайников *Peltigera praetextata* и *Hypogymnia physodes*. Фотобионтом вида *P. praetextata* являются цианобактерии рода *Nostoc*, вид *Hypogymnia physodes* содержит зеленые водоросли рода *Trebouxia*. В ходе исследования анализировались талломы разной стадии онтогенеза из лесных сообществ средней и северной тайги. Для талломов цианолишайника *P. praetextata* было выявлено более низкое (в 2 раза) содержание белка и более высокая (в 4–5 раз) активность супероксиддисмутазы и каталазы в сравнении с хлоробионтным лишайником *H. physodes*. Различий в активности супероксиддисмутазы талломов разных онтогенетических стадий у исследованных видов не выявлено. У обоих видов лишайников максимальные значения активности каталазы установлены для виргинильных талломов, а минимальные – для сенильных талломов. Содержание белка и активность каталазы у обоих исследованных видов было выше в талломах из северотаежных сообществ.

Ключевые слова: каталаза, супероксиддисмутаза, цианолишайник, хлоробионтный лишайник, *Peltigera praetextata*, *Hypogymnia physodes*

Благодарность: авторы выражают благодарность старшему научному сотруднику лаборатории аналитической КарНЦ РАН (г. Петрозаводск) К.М. Никеровой за ценные консультации по особенностям используемых в исследовании методик, а также М.А. Чигиру – магистру Института биологии, экологии и агротехнологий ПетрГУ за помочь в пробоподготовке.

Для цитирования: Андросова В.И., Теребова Е.Н., Быкова А.Д. Активность супероксиддисмутазы и каталазы в лишайниках с разным составом фотобионтов // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2024. № 66. С. 173–192. doi: 10.17223/19988591/66/9

Original article

doi: 10.17223/19988591/66/9

Activity of superoxide dismutase and catalase in lichens with different composition of photobionts

Vera I. Androsova¹, Elena N. Terebova², Anastasia D. Bykova³

^{1,2,3} Petrozavodsk State University, Petrozavodsk, Russian Federation

¹ vera.androsova28@gmail.com,

² eterebova@gmail.com,

³ starostabiologov31@gmail.com

Summary. Data on the activity of catalase and superoxide dismutase in the thalli of the cyanolichen *Peltigera praetextata* and the green algal lichen *Hypogymnia physodes* (See Fig. 1) at different ontogenetic conditions are not available in the literature. At the same time, the study of antioxidant system of lichen thalli with different photobionts during ontogenesis is relevant and can contribute to understanding the mechanisms of adaptation of symbionts to changing environmental conditions, and also serve as indicators of the functional state of the organism. The aim of the study was to investigate the activity of catalase and superoxide dismutase enzymes in lichen thalli *P. praetextata* and *H. physodes* at different stages of ontogenesis.

P. praetextata and *H. physodes* thalli samples were collected from aspen and pine trunks under similar ecological conditions of mixed aspen-spruce communities in the middle taiga ($62^{\circ}15'15.9''$ N, $33^{\circ}58'746.1''$ E, $61^{\circ}50'17''$ N, $34^{\circ}23'13''$ E, the Republic of Karelia) and northern taiga ($64^{\circ}34'13.9''$ N, $43^{\circ}15'48''$ E, Arkhangelsk Oblast, $64^{\circ}33'19''$ N, $30^{\circ}20'46''$ E, the Republic of Karelia). Based on morphological features, thalli samples were divided into groups of different age. *P. praetextata* thalli were divided into 3 groups: virginal (pregenerative, young thalli without reproduction structures), generative (thalli with apothecia and phyllidia – structures of vegetative reproduction), and senile thalli (thalli with signs of degradation over a larger area). *H. physodes* thalli were divided into 2 groups: virginil and senile thalli; generative thalli with apothecia are extremely rare in the study areas. Catalase activity measured based on enzymatic degradation of hydrogen peroxide, superoxide dismutase activity was determined spectrophotometrically by inhibition of photoreduction of nitroblue tetrazolium, protein content was determined by the method Bradford. Statistical analysis of the data was carried out using one-way analysis of variance.

The protein content (mg/g dry mass) in *P. praetextata* thalli within the studied sample averaged 1.12 ± 0.09 , in *H. physodes* thalli – 2.45 ± 0.32 . The activity of superoxide dismutase (units/mg of protein) in thalli of *P. praetextata* reached an average of 0.34 ± 0.12 , in thalli of *H. physodes* – 0.09 ± 0.01 . The values of catalase activity ($\mu\text{mol H}_2\text{O}_2/\mu\text{g protein}$) in *P. praetextata* thalli averaged 2.06 ± 0.48 , *H. physodes* – 0.49 ± 0.07 .

For the thalli of the cyanolichen *P. praetextata*, a lower (2 times) protein content (See Fig. 2) and a higher (4-5 times) activity of superoxide dismutase (See Fig. 3) and catalase (See Fig. 4) were found in compared with the chlorobiont lichen *H. physodes*. The species *P. praetextata* belongs to the group of cyanolichens, and its photobiont is cyanobacteria of the genus *Nostoc* located in the algal layer of the thallus.

In both lichen species, the maximum values of catalase activity were established for virginal thalli, and the minimum values for senile thalli. Perhaps this is due to the high intensity of "growth respiration" of young lichen thalli, which leads to the formation of reactive oxygen species. Differences in the activity of superoxide dismutase in thalli of different ontogenetic stages in the studied species were not shown.

In the thalli of *P. praetextata* and *H. physodes*, the activity of catalase in thalli from the northern taiga communities is higher than in the thalli of the middle taiga, while the activity of superoxide dismutase, on the contrary, was on average higher in the lichen thalli of the middle taiga. This might be due to variability in the intensity of photosynthesis and respiration along the latitudinal gradient. In lichens, catalase activity can be a marker of mycobiont respiration, and superoxide dismutase activity is a marker of photobiont photosynthesis.

The question of contribution of the fungal or algal components of the lichen thallus to the activity of antioxidant enzymes remains open.

The article contains 4 Figures, 51 References.

Keywords: catalase, superoxide dismutase, cyanolichen, chlorobiont lichen, *Peltigera praetextata*, *Hypogymnia physodes*

Acknowledgments: The authors are grateful to K.M. Nikerova, Senior Researcher, Analytical Laboratory, KarRC RAS (Petrozavodsk) for valuable consultations on the specifics of the methods used in the study, as well as to the master of the Institute of Biology, Ecology and Agrotechnologies of PetrSU M.A. Chigir for help in sample preparation.

For citation: Androsova VI, Terebova EN, Bykova AD. Activity of superoxide dismutase and catalase in lichens with different composition of photobionts. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2024;66:173-192. doi: 10.17223/19988591/66/9

Введение

Лишайники представляют собой уникальные симбиотические организмы, которые способны осваивать различные местообитания, включая экстремальные, за счет разноуровневых адаптаций (клеточные, организменные, популяционные), связанных во многом со структурно-физиологическими и биохимическими особенностями фото- и микобионтов [1–3]. Ферменты как биологические активаторы химических реакций, меняя свою активность, принимают участие в регуляции метаболических процессов, обеспечивая тем самым соответствие обмена веществ организмов меняющимся условиям среды. Ферменты каталаза (КАТ, КФ 1.11.1.6) и супероксиддисмутаза (СОД, КФ 1.15.1.1) относятся к антиоксидантной системе (АОС), которая, являясь сложной и многоуровневой, защищает клетки организмов от негативного действия активных форм кислорода (АФК), вызывающих окислительный стресс. Супероксиддисмутаза и каталаза – важнейшие ферменты антирадикальной защиты, которые обнаружены у всех аэробов, и, согласно эволюционным исследованиям, появились у организмов раньше других ферментов антиоксидантной системы [4].

Супероксиддисмутаза катализирует превращение супероксиданион-радикала (O_2^{*-}), имеющего очень высокую окислительную способность, в перекись водорода (H_2O_2) и молекулярный кислород (O_2). Эта универсальная реакция дисмутации считается первым рубежом защиты от окислительного стресса у эукариотических клеток. Активность супероксиддисмутазы регулирует баланс между супероксид-радикалом и перекисью водорода, которые играют роль вторичных мессенджеров во многих процессах. Каталазы

разлагают перекись водорода с образованием воды и молекулярного кислорода. O_2^{*-} и H_2O_2 являются продуктами аэробного метаболизма клетки, образующимся в результате ряда ферментативных и неферментативных реакций [4–6].

Внимание к изучению антиоксидантной системы лишайников возросло в последнее десятилетие. Среди современных биологических исследований изучается общая антиоксидантная активность разных видов лишайников [7–10], активность их неферментативных компонентов АОС [11–12], активность АОС ферментов в природных условиях [13–14] и под влиянием стрессовых факторов [15–18], ведется поиск природных антиоксидантов лишайников для фармацевтических целей [19].

Виды лишайников *Peltigera praetextata* (Flörke ex Sommerf.) Zopf (пельтигера окаймленная) (рис. 1, A) и *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl. (гипогимния вздутая) (рис. 1, B) являются популярными модельными объектами исследований различных направлений, используются как объекты мониторинга [20–23]. Эти широкораспространенные в boreальных лесах листоватые лишайники различаются составом фотобионтов. Вид *Peltigera praetextata* относится к группе цианолишайников, и его фотобионтом являются цианобактерии рода *Nostoc* [24], расположенные в альгальном слое таллома. Вид *Hypogymnia physodes* является хлоробионтным лишайником, фотобионт которого представлен зелеными водорослями рода *Trebouxia* [25].

В современных исследованиях особое внимание уделяется изучению хода онтогенеза организмов с акцентом на происходящие в течение этого процесса изменения структурно-физиологических характеристик [26–27]. Виргинильные, генеративные и сенильные особи на разной стадии онтогенеза по-разному развиваются реакции адаптации к меняющимся условиям среды. Так, известно, что на начальных этапах жизненного цикла могут осуществляться многочисленные приспособительные реакции (в том числе и изменение экспрессии генов ферментов, изменение интенсивности физиологических процессов, включение шунтовых механизмов обмена: снижение интенсивности цикла Кребса при увеличении интенсивности гликолиза [28], разобщение окисления и фосфорилирования в митохондриях [29], возрастание доли шикиматного пути синтеза вторичных метаболитов [30]). Общая устойчивость молодых особей может быть ниже, по сравнению со зрелыми, и с прохождением фаз онтогенеза может повышаться [30].

Биология и физиология лишайников в ходе их онтогенеза изучены слабо. Данные об активности ферментов каталазы и супероксиддисмутазы в талломах лишайников *Peltigera praetextata* и *Hypogymnia physodes* разных онтогенетических состояний в литературе отсутствуют. Вместе с тем изучение особенностей антиоксидантной системы талломов лишайников с разными фотобионтами в течение онтогенеза актуально и может внести вклад в понимание механизмов адаптации симбионтов к меняющимся условиям среды, а также послужить индикаторами функционального состояния организма.

Целью исследования являлось изучение активности ферментов каталазы и супероксиддисмутазы в талломах лишайников *Peltigera praetextata* и *Hypogymnia physodes* разной стадии онтогенеза.



A

B

Рис. 1. *Peltigera praetextata* (A) и *Hypogymnia physodes* (Б) (фото В.И. Андросова)
[Fig. 1. *Peltigera praetextata* (A) and *Hypogymnia physodes* (B) (photo VI Androsova)]

Материалы и методы

Образцы талломов *P. praetextata* и *H. physodes* собраны со стволов осин (*Populus tremula* L.) и сосен (*Pinus sylvestris* L.) в схожих экологических условиях смешанных осиново-еловых сообществ средней тайги на территории государственного природного заповедника «Кивач» ($62^{\circ}15'15,9''$ N, $33^{\circ}58'746''$ E, Республика Карелия, среднетаёжная подзона), «Пинежский» ($64^{\circ}34'14''$ N, $43^{\circ}15'48''$ E, Архангельская обл., северная тайга), «Костомукшский» ($64^{\circ}33'19''$ N, $30^{\circ}20'46''$ E, Республика Карелия, северотаёжная подзона) и на территории Ботанического сада ПетрГУ ($61^{\circ}50'17''$ N, $34^{\circ}23'13''$ E, Республика Карелия, среднетаёжная подзона). Образцы лишайников собирались в сухую погоду и хранились в сухом, темном месте минимально возможный срок при температуре 15°C . Среднее содержание воды в талломах не превышало 10%.

Основываясь на морфологических признаках, образцы талломов были разделены на группы разного возрастного состояния. Талломы *P. praetextata* были разделены на 3 группы: виргинильные (прегенеративные, молодые талломы без структур размножения), генеративные (талломы с плодовыми телами и филлидиями – структуры вегетативного размножения) и сенильные (талломы, имеющие признаки деградации на большей площади) [31]. Среди талломов *H. physodes* выделены 2 группы: виргинильные и сенильные, генеративные талломы со сформированными плодовыми телами у этого вида встречаются крайне редко в районах исследования.

Методы определения активности ферментов антиоксидантной системы. Биохимические исследования проводились на базе лаборатории кафедры ботаники и физиологии растений ПетрГУ и лаборатории научно-исследовательского центра аквакультуры Института биологии, экологии и агротехнологий ПетрГУ. Талломы лишайников гомогенизировали («TissueLyser LT», «QIAGEN», Германия) в среде следующего состава: 67 мМ К, Na-fosfatный буфер (рН = 7,8), 0,5 мМ ЭДТА; соотношение ткань: буфер – 1:10. После 20-минутной экстракции при 4°C гомогенат дважды центрифугировали при 10 000 г в течение 20 мин («Centrifuge 5804 R», «Eppendorf», Швейцария) [32].

Об активности супероксиддисмутазы судили по ингибированию фотовосстановления нитросинего тетразолия. Инкубационная среда для определения активности супероксиддисмутазы содержала 67 мМ К, Na-fosfatный буфер (рН 7,8), 172 мКМ нитросинего тетразолия, 210 мКМ метионин, 24 мКМ рибофлавин, 0,1% тритон X-100. Количество супернатанта 100 мкл. Для определения активности супероксиддисмутазы измеряли уменьшение оптической плотности при 560 нм после 30 мин инкубации под светом флуоресцентных ламп. Активность супероксиддисмутазы выражали в усл. ед. на 1 мг белка за 30 мин (усл. ед./мг белка) [33–34].

Об активности каталазы судили по ферментативному разложению перекиси водорода. Инкубационная среда содержала 67 мМ К, Na-fosfatный буфер (рН 7,8) и 10,3 мМ перекись водорода, количество супернатанта 50–200 мкл в зависимости от активности фермента. Линейная зависимость активности каталазы от времени реакции наблюдалась в течение 30 мин, для реакции было выбрано время инкубации – 20 мин. Для определения активности каталазы измеряли уменьшение оптической плотности при 240 нм, содержание перекиси водорода рассчитывали по предварительно построенному градуировочному графику в диапазоне 1,5–20,6 мМ перекиси водорода. Активность каталазы выражали в мкмоль восстановленной перекиси водорода на 1 мг белка за 20 мин (мкмоль Н₂O₂/мг белка) [32, 35].

Содержание белка определяли по методу Бредфорда [36] и выражали в мг белка на г сух. массы (мг белка/г сух. массы). Содержание белка определяли в супернатанте (параллельно определению активности каталазы и супероксиддисмутазы), который получали, как описано выше, на основе рН фосфатного буфера 7,8.

Все анализы были выполнены в трехкратной повторности. Объем полученной выборки для каждого показателя одной стадии онтогенеза каждого вида составил 27 образцов ($n = 27$). Статистический анализ данных проведён с использованием однофакторного дисперсионного (ОДА) [37] в среде Microsoft Office Excel 2010. Данные на рисунках и в таблицах приведены в виде средних арифметических с ошибками средних.

Результаты исследования

В ходе работы были получены значения содержания белка, активности АОС ферментов – каталазы и супероксиддисмутазы в талломах лишайников

P. praetextata и *H. physodes* и проведен сравнительный анализ значений между виргинильными, генеративными и сенильными талломами лесных сообществ средней и северной тайги.

Содержание белка. Согласно полученным данным, содержание белка (мг/г сух. массы) в талломах *P. praetextata* в пределах всей изученной выборки составило в среднем $1,12 \pm 0,09$. Содержание белка различалось в талломах разных онтогенетических стадий: наибольшее содержание белка было обнаружено в виргинильных талломах *P. praetextata* из сообществ северотаежной подзоны (ОДА, $p < 0,01$) (рис. 2, A). Кроме того, среднее значение содержания белка в талломах *P. praetextata* северотаежных сообществ ($1,34 \pm 0,06$) в 1,5 раза превышало таковое в талломах среднетаежных сообществ ($834,61 \pm 103,31$), где наибольшее содержание белка зафиксировано в сенильных образцах (ОДА, $p < 0,01$).

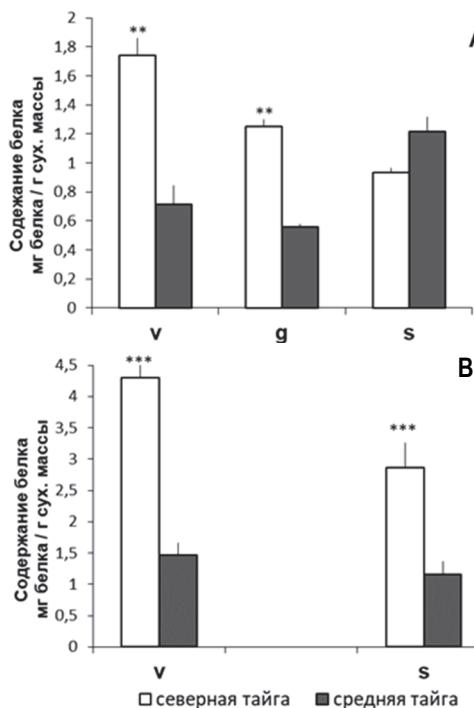


Рис. 2. Содержание белка в талломах лишайника *Peltigera praetextata* (A) и *Hypogymnia physodes* (B) разных онтогенетических состояний в лесных сообществах северной и средней тайги: v – виргинильные талломы,

g – генеративные талломы, s – сенильные талломы

[Fig. 2. Protein content in lichen thalli of *Peltigera praetextata* (A) and *Hypogymnia physodes* (B) at different ontogenetic stages in forest communities of northern and middle boreal subzone.

On the X-axis - Ontogenetic stages; on the Y-axis - Protein content, mg/g dry weight

Note (hereinafter): white columns - northern boreal subzone, bold columns - middle boreal subzone, v - virginial thalli, g - generative thalli, s - senile thalli]

Содержание белка в талломах *H. physodes* в исследованной выборке составило в среднем $2,45 \pm 0,32$. Наибольшее содержание белка установлено в

виргинильных талломах ($4,29 \pm 0,55$) (ОДА, $p < 0,001$) (рис. 2, B). Количество белка в талломах *H. physodes* из северотаежных сообществ ($3579,99 \pm 257,11$) в 2–3 раза превышало его содержание в талломах средней тайги ($1,31 \pm 0,10$) (ОДА, $p < 0,001$).

Таким образом, содержание белка в талломах хлоробионтного лишайника *H. physodes* почти в 2 раза выше, по сравнению с цианобиотным лишайником *P. praetextata*. Содержание белка у обоих исследованных видов выше в талломах из северотаежных сообществ.

Активность супероксиддисмутазы. Анализ полученных данных об активности супероксиддисмутазы (усл. ед./мг белка) в талломах *P. praetextata* показал, что активность фермента в пределах всей выборки составила в среднем $0,34 \pm 0,12$. Наибольшая активность супероксиддисмутазы была отмечена для виргинильных талломов среднетаежных сообществ (ОДА, $p < 0,01$) и составляла $0,90 \pm 0,17$ (рис. 3, A). Различий в активности супероксиддисмутазы северотаежных талломов *P. praetextata* на разной стадии онтогенеза выявлено не было.

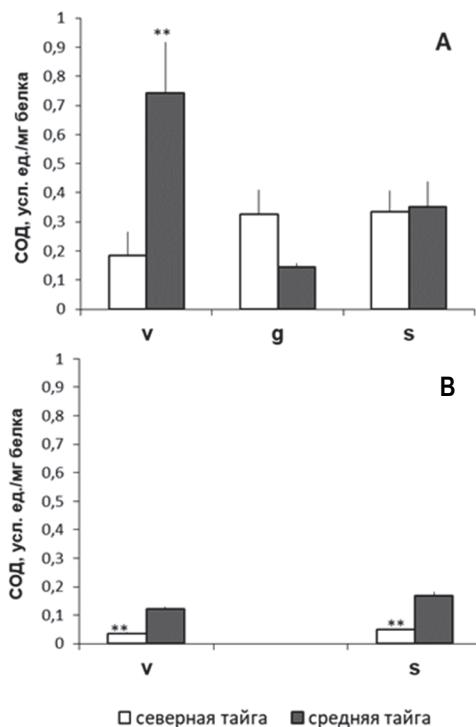


Рис. 3. Активность супероксиддисмутазы (СОД) в талломах лишайников *Peltigera praetextata* (A) и *Hypogymnia physodes* (B) разных онтогенетических стадий из лесных сообществ средней и северной тайги

[Fig. 3. Superoxide dismutase activity in lichen thalli of *Peltigera praetextata* (A) and *Hypogymnia physodes* (B) at different ontogenetic stages in forest communities of northern and middle boreal subzone. On the X-axis - Ontogenetic stages; on the Y-axis - activity of catalase, $\mu\text{mol H}_2\text{O}_2/\mu\text{g protein}$]

Значение активности супероксиддисмутазы в талломах *H. physodes* в пределах исследованной выборки составило в среднем $0,09 \pm 0,01$. Согласно полученным данным (рис. 3, B), активность супероксиддисмутазы выше в 3 раза в талломах *H. physodes* из среднетаежных сообществ ($0,14 \pm 0,03$) в сравнении с северотаежными ($0,04 \pm 0,01$) (ОДА, $p < 0,01$). Среди изученных онтогенетических стадий наибольшая активность супероксиддисмутазы была получена для сенильных талломов *H. physodes* (ОДА, $p < 0,01$).

Таким образом, для талломов лишайника *P. praetextata* была выявлена более высокая (в 4–5 раз) активность супероксиддисмутазы в сравнении с талломами *H. physodes*. Однако достоверных различий в активности супероксиддисмутазы для талломов разных онтогенетических стадий изученных видов не выявлено. Можно отметить только максимальную активность фермента для виргинильных талломов *P. praetextata* из среднетаежных лесных сообществ и более высокую активность супероксиддисмутазы у сенильных талломов *H. physodes* в изученных местообитаниях.

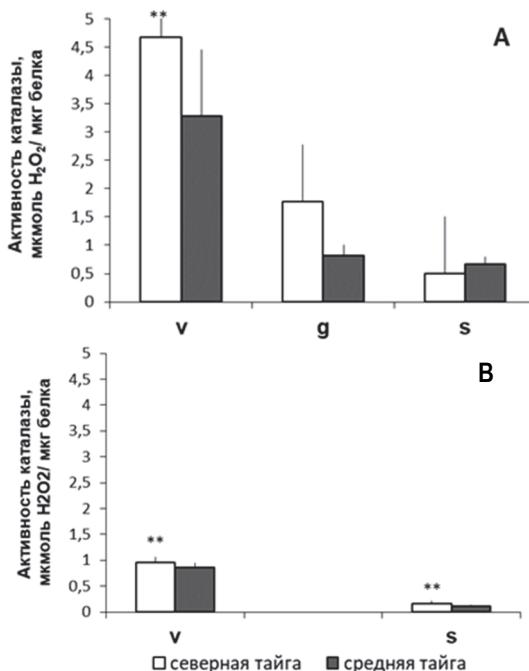


Рис. 4. Активность каталазы в талломах лишайников *Peltigera praetextata* (A) и *Hypogymnia physodes* (B) разных онтогенетических стадий из лесных сообществ средней и северной тайги

[Fig. 4. Catalase activity in lichen thalli of *Peltigera praetextata* (A) and *Hypogymnia physodes* (B) at different ontogenetic stages in forest communities of northern and middle boreal subzone.]

On the X-axis - Ontogenetic stages; on the Y-axis - activity of superoxide dismutase, units/mg of protein]

Активность каталазы. Согласно полученным данным, значения активности каталазы (мкмоль $\text{H}_2\text{O}_2/\text{мкг белка}$) всех исследованных талломов *P. praetextata* составила в среднем $2,06 \pm 0,48$. Активность каталазы в вир-

гинильных талломах *P. praetextata* в 2–3 раза превышала активность фермента в талломах других стадий онтогенеза (ОДА, $p < 0,01$) (рис. 4, A). При этом более высокая активность каталазы зарегистрирована для талломов *P. praetextata* из северотаежных сообществ ($2,48 \pm 0,28$) по сравнению с талломами из среднетаежных ($1,53 \pm 0,12$) (ОДА, $p < 0,01$), за исключением сенильных талломов, для которых различия в зависимости от местообитания не выявлено.

В исследуемой выборке значения активности каталазы в талломах лишайника *H. physodes* составили в среднем $0,49 \pm 0,07$. Согласно полученным данным, активность каталазы виргинильных талломов *H. physodes* значительно (в 6–7 раз) выше, чем сенильных талломов (ОДА, $p < 0,01$) (рис. 4, B). В талломах *H. physodes* из сообществ северной тайги активность каталазы была незначительно выше ($0,50 \pm 0,19$), чем у среднетаежных талломов ($0,46 \pm 0,09$) (ОДА, $p < 0,05$).

Таким образом, активность каталазы в талломах *P. praetextata* выше в 4 раза по сравнению с *H. physodes*. У обоих видов лишайников максимальные значения активности фермента установлены для виргинильных талломов, а минимальные – для сенильных талломов.

Обсуждение

В ходе работе были исследованы содержание белка и активность ферментов каталазы и супероксиддисмутазы в талломах разной стадии онтогенеза цианобионтного лишайника *P. praetextata* и хлоробионтного лишайника *H. physodes* из лесных сообществ средней и северной тайги. Согласно полученным данным, в талломах *H. physodes* содержание белка в 2 раза выше, по сравнению с талломами *P. praetextata* (см. рис. 2). Кроме того, талломы изученных видов из северотаежных сообществ содержали больше белка, чем из среднетаежных сообществ. Согласно имеющимся данным, известна роль белков в механизмах адаптации лишайников к экстремальным условиям Арктики [38]. Различия в содержании белка в талломах разных онтогенетических стадий были выражены в северотаежных образцах обоих видов лишайников: виргинильные талломы характеризуются более высоким содержанием белка. В литературе данные по содержанию белка в талломах разных онтогенетических стадий имеются только для цефалодиевого хлоробионтного лишайника *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm., при исследовании которого было установлено, что содержание белка в талломах не зависит от стадии онтогенеза [39–40]. Полученные авторами значения содержания белка в талломах *L. pulmonaria* ($3,32 \pm 0,01$ мг/г сух. массы) сопоставимы со значениями этого показателя у изученного вида *H. physodes*. Оба эти вида являются хлоробионтными лишайниками, содержащими в талломах в качестве основного фотобиона зеленые водоросли. Кроме того, вид *H. physodes*, для которого отмечено более высокое содержание белка, как и вид *L. pulmonaria*, является эпифитным лишайником, обитающим на стволах деревьев, тогда как вид *P. praetextata* обитает преимущественно среди мхов на основании стволов деревьев. Белки могут участвовать в механизмах

регулирования водного обмена талломов лишайников путем связывания молекул воды и повышая водоудерживающую способность талломов [41–42]. Вероятно, это может объяснить более высокое содержание белка в талломах вида *H. physodes*, который обитает в условиях недостаточного увлажнения по сравнению с *P. praetextata*. Таким образом, содержание белка является видоспецифичным показателем, зависящим от особенностей метаболизма и экологических условий местообитания.

Известно, что АФК у грибов регулируют все жизненно важные процессы: смену фаз развития, межклеточные взаимодействия, защиту от межвидовой конкуренции [6]. В различных исследованиях показано, что наличие различных источников АФК и систем их детоксикации позволяет грибам поддерживать концентрацию этих соединений, необходимую для выполнения ими сигнальных функций. Лихенизированные грибы подвергаются действию не только «собственных», но и образованных водорослевым компонентом АФК [6]. Основными источниками АФК у лишайников являются электрон-транспортные цепи дыхания микобиона и фотобиона, а также фотосинтеза фотобиона. Сравнение полученных значений активности АОС ферментов в талломах лишайников со значениями, известными для высших растений, выявило различия. Так, значения активности супероксиддисмутазы, приводимые исследователями для бересклета повислой (*Betula pendula* Roth var. *pendula*) и карельской бересклеты (*B. pendula* var. *carelica* (Mercklin), в 3–4 раза выше [33], а каталазы – в 3–4 раза ниже [32] полученных в данном исследовании значений для талломов лишайников.

В исследовании установлено, что активность супероксиддисмутазы и каталазы в талломах вида *P. praetextata* в 4–5 раз выше, чем у *H. physodes*. Виды *P. praetextata* и *H. physodes* – гетеромерные листоватые лишайники, отличающиеся составом фотобионтов и, следовательно, имеющие метаболические особенности. Фотобионтом вида *H. physodes* являются зеленые водоросли рода *Trebouxia*. Вид *P. praetextata* относится к группе цианолишайников, и его фотобионт – цианобактерии рода *Nostoc*. Согласно имеющимся в литературе данным, лишайники подотряда Peltigerineae, к которому принадлежит *P. praetextata*, отличаются высокой редокс-активностью и в целом высокими индексами метаболической активности [43]. Возможно, в связи с этим в талломах *P. praetextata* активность АОС ферментов выше у этого цианолишайника. Активное образование O_2^{*-} в талломах пельтигеры в том числе рассматривается исследователями и как защитная реакция против патогенов [43].

Анализ активности супероксиддисмутазы в талломах исследованных лишайников не выявил ее зависимости от стадий онтогенеза (см. рис. 3). Возможно, разнонаправленный характер изменений активности этого фермента связан с особенностями метаболизма именно фотобиона лишайника, производящего супероксидион радикал в окислительно-восстановительных реакциях фотосинтеза. Это подтверждает необходимость поддержания стабильного постоянного уровня активности именно супероксиддисмутазы в симбиотическом организме на всем протяжении жизненного цикла. Так, как показывают исследования, обе формы фермента супероксиддисмутазы:

Cu, Zn СОД и Mn СОД – необходимы для прохождения нормального жизненного цикла у грибов [6] и обнаружены у лихенизированных грибов [44]. Мутанты грибов по супероксиддисмутазе характеризуются снижением продолжительности жизни, редукцией полового процесса и пониженной способностью к образованию конидий [45], наблюдалось увеличение уровня спонтанных мутаций [46], что указывает на участие этих ферментов в защите клеток от АФК и их важную роль в регуляции развития [6]. Таким образом, в течение всего жизненного цикла активность супероксиддисмутазы достаточно стабильна.

Динамика активности на разных стадиях онтогенеза талломов выявлена только для каталазы у обоих исследованных видов лишайников (см. рис. 4). У молодых талломов виргинильной стадии активность каталазы была значительно выше в сравнении с сенильными. Возможно, это связано с высокой интенсивностью метаболизма молодых талломов лишайников, приводящего к образованию перекиси водорода. Высокая интенсивность дыхания (так называемое «дыхание роста») при активном росте организмов известна для растений [47], тогда как данные об интенсивности дыхания талломов лишайников в ходе их развития отсутствуют в литературе. Изучение активности супероксиддисмутазы и каталазы с учётом онтогенетических стадий лишайника *L. pulmonaria* также выявило различия между стадиями в уровне активности только каталазы: у виргинильных талломов она была в 2,5 раза выше [39].

Чувствительность каталазы отмечается в исследованиях влияния загрязнения на активность антиоксидантных ферментов. Так, в талломах эпифитного листоватого лишайника *Ruxine cocoës* (Sw.) Nyl. именно активность каталазы резко уменьшалась с увеличением времени экспозиции воздействия загрязнителя [17] в отличие от супероксиддисмутазы, для активности которой чёткой закономерности не выявлено.

В талломах *P. praetextata* и *H. physodes* активность каталазы (см. рис. 3) в талломах из северотаежных сообществ выше, чем в талломах средней тайги, а активность супероксиддисмутаза, напротив, была в среднем выше у среднетаежных талломов лишайников. Возможно, это связано с вариабельностью интенсивности процессов фотосинтеза и дыхания по широтному градиенту. Для растений известно, что интенсивность дыхания увеличивается [48], а фотосинтеза снижается [49] с продвижением в северные широты. Возможно, у лишайников активность каталазы выступает маркером процессов дыхания микобионта, а активность супероксиддисмутазы – фотосинтеза фотобионта. Кроме того, для представителей подотряда Peltigerineae отмечена каталазаподобная активность фермента тиразиназы, которая также активно участвует в разложении H_2O_2 , защищая лишайники от негативного действия АФК [50].

Интересным открытым вопросом остается вклад грибного и водорослевого компонентов таллома лишайника в активность антиоксидантных ферментов. На сегодняшний день практически невозможно выделить компоненты таллома лишайника без их биохимических изменений. Однако, с од-

ной стороны, учитывая тот факт, что около 90% таллома лишайника сформировано микобионтом, возможно предположить, что большей частью оцениваемая активность ферментов отражает состояние антиоксидантной системы грибного компонента. С другой стороны, у микобиона основной процесс образования АФК – это дыхание, у фотобиона это еще и процесс фотосинтеза, который, считается, вносит наибольший вклад в продукцию АФК [51]. Поэтому сложно утверждать о большем вкладе в полученные значения активности антиоксидантных ферментов одного из компонентов лишайниковой ассоциации.

Заключение

Таким образом, впервые были получены значения активности ферментов антиоксидантного комплекса – каталазы и супероксиддисмутазы – в талломах лишайников *Hypogymnia physodes* и *Peltigera praetextata* на разных стадиях онтогенеза. Активность каталазы и супероксиддисмутазы выше в талломах цианобионтного лишайника *P. praetextata* по сравнению с хлоробионтным лишайником *H. physodes*, что, вероятно, обусловлено высокой интенсивностью окислительно-восстановительного метаболизма цианолишайника. Относительно стадий онтогенеза можно отметить зависимость активности каталазы, которая максимальна у виргинильных талломов обоих видов лишайников. В ходе исследования для активности каталазы в талломах лишайников выявлена большая чувствительность к стадии онтогенеза и к условиям обитания.

Список источников

1. Gielwanowska I., Olech M. New ultrastructural and physiological features of the thallus in Antarctic lichens // Acta Biologica Cracoviensia Series Botanica. 2012. Vol. 54, № 1. PP. 40–52.
2. Sadowsky A., Ott S. Symbiosis as a successful strategy in continental Antarctica: performance and protection of *Trebouxia* photosystem II in relation to lichen pigmentation // Polar Biology. 2016. № 39. PP. 139–151. doi: 10.1007/s00300-015-1677-0
3. Sonina A.V., Androsova V.I., Tsunskayay A.A., Suroeva L.E. Comparative study of structural and ecophysiological features of lichens of different ecological groups in rocky forest communities of northernmost boreal zone (Karelia, Russia) // Czech Polar Reports. 2018. Vol. 8, № 2. PP. 186–197. doi: 10.5817/CPR2018-2-15
4. Никерова К.М., Галибина Н.А., Чирва О.В., Климова (Успенская) А.В. Активные формы кислорода и компоненты антиоксидантной системы – участники метаболизма растений. Взаимосвязь с фенольным и углеводным обменом // Труды КарНЦ РАН. Серия: Экспериментальная биология. 2021. № 3. С. 5–20. doi: 10.17076/eb1312
5. Головко Т.К., Силина Е.В., Лашманова Е.А., Козловская А.В. Активные формы кислорода и антиоксиданты в живых системах: интегрирующий обзор // Теоретическая и прикладная экология. 2022. № 1. С. 17–26. doi: 10.25750/1995-4301-2022-1-017-026
6. Гесслер Н.Н., Аверьянов А.А., Белозерская Т.А. Активные формы кислорода в регуляции развития грибов // Биохимия. 2007. Т. 72, № 10. С. 1342–1364.
7. Kosanić M., Ranković B., Vučković J. Antioxidant properties of some lichen species // J Food Sci Technol. 2011. Vol. 48, № 5. PP. 584–590. doi: 10.1007/s13197-010-0174-2

8. Dixit P., Maurya A., Mishra T., Upreti D., Pal M. Evaluation of Phytochemical Constituents and Antioxidant activity of the *Roccella montagnei* // Cryptogam Biodiversity and Assessment. 2017. Vol. 2, № 1. PP. 14–18. doi: 10.21756/cab.v2i01.8610
9. Aoussar N., Manzali R., Nattah I., Rhallabi N., Vasiljević P., Bouksaim M., Douira A., Manojlovic N., Mellouki F. Chemical composition and antioxidant activity of two lichens species (*Pseudevernia furfuracea* L. and *Evernia prunastri* L.) collected from Morocco // Journal of Materials and Environmental Sciences. 2017. № 8. PP. 1968–1976.
10. Aoussar N., Rhallabi N., Rajaa A., Manzali R., Bouksaim M., Douira A., Mellouki F. Seasonal variation of antioxidant activity and phenolic content of *Pseudevernia furfuracea*, *Evernia prunastri* and *Ramalina farinacea* from Morocco // Journal of the Saudi Society of Agricultural Sciences. 2018. № 19. doi: 10.1016/j.jssas.2018.03.004
11. Fernández-Moriano C., Gómez-Serranillos M.P., Crespo A. Antioxidant potential of lichen species and their secondary metabolites. A systematic review // Pharm Biol. 2016. Vol. 54, № 1. PP. 1–17. doi: 10.3109/13880209.2014.1003354
12. Ahmed E., Elkhatib W., Taie H., Rateb M., Fayad W. Biological capacity and chemical composition of secondary metabolites from representatives Japanese Lichens // Journal of Applied Pharmaceutical Science. 2017. № 7. PP. 98–103. doi: 10.7324/JAPS.2017.70113
13. Beckett R., Minibayeva F., Liers C. On the occurrence of peroxidase and laccase activity in lichens // The Lichenologist. 2013. Vol. 45, № 2. PP. 277–283. doi: 10.1017/S0024282912000771
14. Sundararaj J.P., Ganesan A., Purusothaman D.K., Ponnusamy P. In vitro evaluation of partially purified antioxidant enzymes from lichen *Leptogium papillosum* // Asian Journal of Pharmaceutical and Clinical Research. 2016. Vol. 9, № 7. PP. 140–144.
15. Shelyakin M., Malyshev R., Silina E., Zakhozhii I., Golovko T. UV-B induced changes in respiration and antioxidant enzyme activity in the foliose lichen *Peltigera aphthosa* (L.) Willd. // Acta Physiol Plant. 2022. Vol. 44, № 116. doi: 10.1007/s11738-022-03457-9
16. Beckett R., Minibayeva F., Solhaug K., Roach T. Photoprotection in lichens: adaptations of photobionts to high light // The Lichenologist. 2021. № 53. PP. 21–33. doi: 10.1017/S0024282920000535
17. Bajpai R., Pandey A., Deeba F., Upreti D., Nayaka S., Pandey V. Physiological effects of arsenate on transplant thalli of the lichen *Pyxine cocoes* (Sw.) Nyl. // Environmental science and pollution research international. 2014. № 19. PP. 1494–502. doi: 10.1007/s11356-011-0628-8
18. Hell A.F., Gasulla F., Gonzi Lez-Hourcade M.A., Del Campo E.M., Centeno D.C., Casano L.M. Tolerance to Cyclic Desiccation in Lichen Microalgae is Related to Habitat Preference and Involves Specific Priming of the Antioxidant System // Plant Cell Physiol. 2019. Vol. 60, № 8. PP. 1880–1891. doi: 10.1093/pcp/pcz103
19. Tripathi A.H., Negi N., Gahtori R., Kumari A., Joshi P., Tewari L.M., Joshi Y., Bajpai R., Upreti D.K., Upadhyay S.K. A review of anti-cancer and related properties of lichen-extracts and metabolites // Anti-Cancer Agents in Medicinal Chemistry. 2022. Vol. 22, № 1. PP. 115–142. doi: 10.2174/1871520621666210322094647
20. Balabanova B., Stafilov T., Šajn R., Baèeva Andonovska K. Characterisation of heavy metals in lichen species *Hypogymnia physodes* and *Evernia prunastri* due to biomonitoring of air pollution in the vicinity of copper mine // International Journal of Environmental Research. 2012. Vol. 6, № 3. PP. 779–792.
21. Babelewska A. Application of Scots pine bark and *Hypogymnia physodes* thallus tests in assessing the impact of industrial contamination in forest communities // Sylwan. 2014. Vol. 158, № 4. PP. 251–257.
22. Cansaran-Duman D., Altunkaynak E., Aslan A., Büyükk İ., Aras S. Application of molecular markers to detect DNA damage caused by environmental pollutants in lichen species // Genetics and Molecular Research. 2015. № 14. PP. 4637–4650. doi: 10.4238/2015.May.4.23
23. Paoli L., Gutrová A., Sorbo S., Grassi A., Lackovičová A., Basile A., Senko D., Loppi S. Vitality of the cyanolichen *Peltigera praetextata* exposed around a cement plant (SW

- Slovakia): A comparison with green algal lichens // Biologia. 2016. Vol. 71, № 3. PP. 272–280. doi: 10.1515/biolog-2016-0059
24. Vitikainen O. Peltigeraceae // Nordic Lichen Flora. 2007. № 3. PP. 113–131.
25. Westberg M., Ahti T., Thell A. Hypogymnia // Nordic lichen flora. 2011. № 4. PP. 56–62.
26. Oborny B. The plant body as a network of semi-autonomous agents: a review // Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci. 2019. Vol. 374, № 1774. PP. 1–11. doi: 10.1098/rstb.2018.0371
27. Головко Т.К., Гармаш Е.В. Дыхание растений: классические и современные представления // Физиология растений. 2022. Т. 69, № 6. С. 563–571.
28. Grabelnych O.I. The energetic function of plant mitochondria under stress // Soil Biology and Biochemistry. 2005. Vol. 1, № 1. PP. 37–54.
29. Mierziak J., Kostyn K., Kulma A. Flavonoids as important molecules of plant interaction with the environment // Molecules. 2014. Vol. 19, № 10. PP. 16240–16265. doi: 10.3390/molecules191016240
30. Драгавцев В.А., Удовенко Г.В., Батыгин Н.Ф., Клишевский Э.Л., Клишевская Н.Ф., Шевелуха В.С., Ковалев В.М., Курапов П.Б., Гончарова Э.А., Кумаков В.А., Игошин А.П., Зеленский М.И. Физиологические основы селекции растений. Т. 2, ч. 2. СПб.: ВИР, 1995. 648 с.
31. Андресова В.И., Виролайнен П.А. Анатомо-морфологические и физиологические особенности талломов цианолицайника *Peltigera praetextata* (Florke ex Sommerf.) Zopf разных онтогенетических состояний // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2022. № 58. С. 71–95. doi: 10.17223/19988591/58/4
32. Никерова К.М., Галибина Н.А., Мощенская Ю.Л., Новицкая Л.Л., Подгорная М.Н., Софронова И.Н. Катализная активность в листовом аппарате у сеянцев бересклета повислой разных форм (*Betula pendula* Roth): var. *pendula* и var. *carellica* (Mercklin) // Труды КарНЦ РАН. Серия: Экспериментальная биология. 2016. № 11. С. 68–77. doi: 10.17076/eb460.
33. Никерова К.М., Галибина Н.А., Мощенская Ю.Л., Бородина М.Н., Софронова И.Н. Определение активности супероксиддисмутазы и полифенолоксидазы в древесине *Betula pendula* var. *carellica* (Betulaceae) при разной степени нарушения ксилогенеза // Растительные ресурсы. 2019. Т. 55, № 2. С. 213–230. doi: 10.1134/S0033994619020134
34. Giannopolitis C.N., Ries S.K. Superoxide dismutases: I. Occurrence in higher plants // Plant Physiol. 1977. Vol. 59, № 2. PP. 309–314. doi: 10.1104/pp.59.2.309
35. Beers R.F., Sizer J.W. Spectrophotometric method for measuring breakdown of hydrogen peroxide catalase // Journal of Biological Chemistry. 1952. № 195. PP. 133–140.
36. Bradford M.M. A Rapid and Sensitive Method for the Quantitation of Microgram Quantities of Protein Utilizing the Principle of Protein-Dye Binding // Anal. Biochem. 1976. № 72. PP. 248–254.
37. Ивантер Э.В., Коросов А.В. Введение в количественную биологию : учеб. пособие. Петрозаводск : Изд-во ПетрГУ, 2011. 302 с.
38. Гигиняк Ю.Г., Мямин В.Е., Бородин О.И., Белый П.Н., Канделинская О.Л., Грищенко Е.Р., Рипинская К.Ю., Давыдов Е.А. Эколо-биохимические особенности отдельных представителей лихенофлоры Антарктиды // Весці НАН Беларусі. 2016. № 2. С. 47–53.
39. Chirva O.V., Nikerova K.M., Androsova V.I., Ignatenko R.V. Activity of catalase and superoxidizedismutase in lichen *Lobaria pulmonaria* in forest communities of middle and northernmost boreal zone (Karelia, Russia) // Czech Polar Reports. 2019. Vol. 9, № 2. PP. 228–242. doi: 10.5817/CPR2019-2-19
40. Chirva O.V., Nikerova K.M., Ignatenko R.V., Androsova V.I., Tarasova V.N. Superoxide dismutase and catalase activity as an indicator of the ontogenetic state of the threatened Lichen *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. in the middle boreal subzone // Russian Journal of Plant Physiology. 2023. Vol. 70, № 76. doi: 10.1134%2Fs1021443722602798
41. Honegger R. Water relations in lichens // Fungi in the Environment / eds by G.M. Gadd, S.C. Watkinson, P. Dyer. Cambridge University Press, 2006. PP. 185–200.

42. Banchi E., Candoni Carniel F., Montagner A., Petruzzellis F., Pichler G., Giarola V., Bartles D., Pallavicini A., Tretiach M. Relation between water status and desiccation-affected genes in the lichen photobiont *Trebouxia gelatinosa* // Plant Physiology and Biochemistry. 2018. № 129. PP. 189–197. doi: 10.1016/j.plaphy.2018.06.004
43. Beckett R.P., Minibayeva F. Wounding induces a burst of extracellular superoxide production in *Peltigera canina* // Lichenologist. 2003. Vol. 35, № 1. PP. 87–89. doi: 10.1006/lich.2002.0431
44. Weissman L., Garty J., Hochman A. Characterization of enzymatic antioxidants in the lichen *Ramalina lacera* and their response to rehydration // Appl Environ Microbiol. 2005. Vol. 71, № 11. PP. 6508–6514. doi: 10.1128%2FAEM.71.11.6508-6514.2005
45. Munkers K.D. Free Rad // Biol. Chem. 1992. № 13. PP. 305–318.
46. Natvig D.O., Sylvester K., Dvorachek W.N., Baldwin J.L. // The Mycota / eds by R. Brambl, G. Marzluf. Berlin : Springer–Verlag, 1996. PP. 191–209.
47. Семихатова О.А., Чиркова Т.В. Физиология дыхания растений. СПб. : Изд-во СПб. ун-та, 2001. 220 с.
48. Семихатова О.А., Иванова Т. И., Кирпичникова О.В. Сравнительное исследование темнового дыхания растений Арктики и умеренной зоны // Физиология растений. 2007. Т. 54, № 5. С. 659–665.
49. Гармаш Е.В., Маслова С.П., Далькэ И.В., Плюснина С.Н. Сравнительное исследование роста, фотосинтеза и дыхания некоторых boreальных видов в условиях средней и крайне-северной тайги // Теоретическая и прикладная экология. 2014. № 2. С. 91–100.
50. Beckett R., Minibayeva F. Rapid breakdown of exogenous extracellular hydrogen peroxide by lichens // Physiologia Plantarum. 2007. № 129. PP. 588–596. doi: 10.1111/j.1399-3054.2006.00846.x
51. Колупаев Ю.Е., Карпец Ю.В. Активные формы кислорода при адаптации растений к стрессовым температурам // Физиология и биохимия культурных растений. 2009. Т. 41, № 2. С. 95–108.

References

1. Gielwanowska I, Olech M. New ultrastructural and physiological features of the thallus in Antarctic lichens. *Acta Biologica Cracoviensis Series Botanica*. 2012;54(1):40-52.
2. Sadowsky A, Ott S. Symbiosis as a successful strategy in continental Antarctica: performance and protection of *Trebouxia* photosystem II in relation to lichen pigmentation. *Polar Biology*. 2016;39:139-151. doi: 10.1007/s00300-015-1677-0
3. Sonina AV, Androsova VI, Tsunskay AA, Suroeva LE. Comparative study of structural and ecophysiological features of lichens of different ecological groups in rocky forest communities of northernmost boreal zone (Karelia, Russia). *Czech Polar Reports*. 2018;8(2):186-197. doi: 10.5817/CPR2018-2-15
4. Nikerova KM, Galibina NA, Chirva OV, Klimova (Uspenskaja) AV. Aktivnye formy kisloroda i komponenty antioksidantnoj sistemy - uchastniki metabolizma rastenij. Vzaimosvaz' s fenol'nym i uglevodnym obmenom [Reactive oxygen species and antioxidant system components – participants of plant metabolism. relationships with phenolic and carbohydrate metabolism]. *Trudy KarNC RAN. Ser. Jeksperimental'naja biologija*. 2021;3:5-20. doi: 10.17076/eb1312 In Russian, English Summary
5. Golovko TK, Silina EV, Lashmanova EA, Kozlovskaja AV. Aktivnye formy kisloroda i antioksidantly v zhivyh sistemah: integrirujushhij obzor [Reactive oxygen species and antioxidants in living systems: an integrated overview]. *Teoreticheskaja i prikladnaja jekologija*. 2022;1:17-26. doi: 10.25750/1995-4301-2022-1-017-026 In Russian, English Summary
6. Gessler NN, Belozerskaya TA, Aver'yanov AA. Reactive oxygen species in regulation of fungal development. *Biochemistry*. 2007;72(10): 1342-1364. doi: 10.1134/S0006297907100070

7. Kosanić M, Ranković B, Vukojević J. Antioxidant properties of some lichen species. *J Food Sci Technol.* 2011;48(5):584-590. doi: 10.1007/s13197-010-0174-2
8. Dixit P, Maurya A, Mishra T, Upreti D, Pal M. Evaluation of Phytochemical Constituents and Antioxidant activity of the *Roccella montagnei*. *Cryptogam Biodiversity and Assessment.* 2017;2(1):14-18. doi: 10.21756/cab.v2i01.8610
9. Aoussar N, Manzali R, Nattah I, Rhallabi N, Vasiljević P, Bouksaim M, Douira A, Manojlovic N, Mellouki F. Chemical composition and antioxidant activity of two lichens species (*Pseudevernia furfuracea* L. and *Evernia prunastri* L.) collected from Morocco. *Journal of Materials and Environmental Sciences.* 2017;8:1968-1976.
10. Aoussar N, Rhallabi N, Rajaa A, Manzali R, Bouksaim M, Douira A, Mellouki F. Seasonal variation of antioxidant activity and phenolic content of *Pseudevernia furfuracea*, *Evernia prunastri* and *Ramalina farinacea* from Morocco. *Journal of the Saudi Society of Agricultural Sciences.* 2018;19. doi: 10.1016/j.jssas.2018.03.004
11. Fernández-Moriano C, Gómez-Serranillos M.P., Crespo A. Antioxidant potential of lichen species and their secondary metabolites. A systematic review. *Pharm Biol.* 2016;54(1):1-17. doi: 10.3109/13880209.2014.1003354
12. Ahmed E, Elkhatib W, Taie H, Rateb M, Fayad W. Biological capacity and chemical composition of secondary metabolites from representatives Japanese Lichens. *Journal of Applied Pharmaceutical Science.* 2017;7:98-103. doi: 10.7324/JAPS.2017.70113
13. Beckett R, Minibayeva F, Liers C. On the occurrence of peroxidase and laccase activity in lichens. *The Lichenologist.* 2013;45(2):277-283. doi: 10.1017/S0024282912000771
14. Sundararaj JP, Ganeshan A, Purusothaman DK, Ponnusamy P. In vitro evaluation of partially purified antioxidant enzymes from lichen *Leptogium papillosum*. *Asian Journal of Pharmaceutical and Clinical Research.* 2016;9(7):140-144.
15. Shelyakin M, Malyshev R, Silina E, Zakhzhii I, Golovko T. UV-B induced changes in respiration and antioxidant enzyme activity in the foliose lichen *Peltigera aphthosa* (L.) Willd. *Acta Physiol Plant.* 2022;44(116). <https://doi.org/10.1007/s11738-022-03457-9>
16. Beckett R, Minibayeva F, Solhaug K, Roach T. Photoprotection in lichens: adaptations of photobionts to high light. *The Lichenologist.* 2021;53:21-33. doi: 10.1017/S0024282920000535
17. Bajpai R, Pandey A, Deeba F, Upreti D, Nayaka S, Pandey V. Physiological effects of arsenate on transplant thalli of the lichen *Pyxine cocoës* (Sw.) Nyl. *Environmental science and pollution research international.* 2014;19:1494-502. doi: 10.1007/s11356-011-0628-8
18. Hell AF, Gasulla F, González Lez-Hourcade MA, Del Campo EM, Centeno DC, Casano LM. Tolerance to Cyclic Desiccation in Lichen Microalgae is Related to Habitat Preference and Involves Specific Priming of the Antioxidant System. *Plant Cell Physiol.* 2019;60(8):1880-1891. doi: 10.1093/pcp/pcz103
19. Tripathi AH, Negi N, Gahtori R, Kumari A, Joshi P, Tewari LM, Joshi Y, Bajpai R, Upreti DK, Upadhyay SK. A review of anti-cancer and related properties of lichen-extracts and metabolites. *Anti-Cancer Agents in Medicinal Chemistry.* 2022;22 (1):115-142. doi:10.2174/1871520621666210322094647
20. Balabanova B, Stafilov T, Šajn R, Baěeva Andonovska K. Characterisation of heavy metals in lichen species *Hypogymnia physodes* and *Evernia prunastri* due to biomonitoring of air pollution in the vicinity of copper mine. *International Journal of Environmental Research.* 2012;6(3):779-792.
21. Babelewska A. Application of Scots pine bark and *Hypogymnia physodes* thallus tests in assessing the impact of industrial contamination in forest communities. *Sylwan.* 2014;158(4):251-257.
22. Cansaran-Duman D, Altunkaynak E, Aslan A, Büyükkö İ, Aras S. Application of molecular markers to detect DNA damage caused by environmental pollutants in lichen species. *Genetics and Molecular Research.* 2015;14:4637-4650. doi: 10.4238/2015.May.4.23
23. Paoli L, Guttová A, Sorbo S, Grassi A, Lackovičová A, Basile A, Senko D, Loppi S. Vitality of the cyanolichen *Peltigera praetextata* exposed around a cement plant (SW Slovakia): A comparison with green algal lichens. *Biologia.* 2016;71(3):272-280. doi: 10.1515/biolog-2016-0059

24. Vitikainen O. Peltigeraceae. *Nordic Lichen Flora*. 2007;3:113-131.
25. Westberg M, Ahti T, Thell A. Hypogymnia. *Nordic lichen flora*. 2011;4:56-62.
26. Oborny B. The plant body as a network of semi-autonomous agents: a review. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 2019;374(1774): 1-11. doi: 10.1098/rstb.2018.0371
27. Golovko TK, Garmash EV. Plant respiration: classical and current notions. *Russian Journal of Plant Physiology*. 2022;69(6): 1-8.
28. Grabelnych OI. The energetic function of plant mitochondria under stress. *Soil Biology and Biochemistry*. 2005;1:37-54.
29. Mierzak J, Kostyn K, Kulma A. Flavonoids as important molecules of plant interaction with the environment. *Molecules*. 2014;19(10):16240–16265. doi: 10.3390/molecules191016240
30. Dragavcev VA, Udovenko GV, Batygin NF, Klimashevskij JeL, Klimashevskaja NF, Sheveluha VS, Kovalev VM, Kurapov PB, Goncharova JA, Kumakov VA, Igoshin AP, Zelenskij MI. Fiziologicheskie osnovy selekcii rastenij [Physiological basis of plant breeding]. T. 2. St. Peterburg : VIR Publ.; 1995. 648 p. In Russian
31. Androsova VI, Virolainen PA. Anatomical, morphological and physiological features of thalli of cyanolichen *Peltigera praetextata* (Flörke ex Sommerf.) Zopf at different ontogenetic states. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2022;3(58):71-95. In Russian, English summary
32. Nikerova KM, Galibina NA, Moshhenskaja JuL, Novickaja LL, Podgornaja MN, Sofronova IN. Katalaznaja aktivnost' v listovom apparate u sejancev berezы povisloj raznyh form (*Betula pendula* Roth): var. pendula i var. carelica (Mercklin) [Catalase activity in leaves of silver birch seedlings of different forms (*Betula pendula* Roth): var. pendula and var. carelica (Mercklin)]. *Trudy KarNC RAN. Ser. Jeksperimental'naja biologija*. 2016;11:68-77. doi: 10.17076/eb460. In Russian, English Summary
33. Nikerova KM, Galibina NA, Moshhenskaja JuL, Borodina MN, Sofronova IN. Opredelenie aktivnosti superoksidдismutazy i polifenoloksidazy v drevesine *Betula pendula* var. carelica (Betulaceae) pri raznoj stepeni narushenija ksilogeneza [Determination of superoxide dismutase and polyphenol oxidase activityin betula pendula var. carelica (betulaceae) wood with different degree of xylogenesis disturbance]. *Rastitel'nye resursy*. 2019;55(2): 213-230. doi: 10.1134/S0033994619020134 In Russian, English Summary
34. Giannopolitis CN, Ries SK. Superoxide dismutases: I. Occurrence in higher plants. *Plant Physiol.* 1977;59(2):309-314. doi: 10.1104/pp.59.2.309
35. Beers RF, Sizer JW. Spectrophotometric method for measuring breakdown of hydrogen peroxide catalase. *Journal of Biological Chemistry*. 1952;195:133-140.
36. Bradford MM. A Rapid and Sensitive Method for the Quantitation of Microgram Quantities of Protein Utilizing the Principle of Protein-Dye Binding. *Anal. Biochem.* 1976;72:248-254.
37. Ivanter EV, Korosov AV. Vvedenie v kolichestvennyu biologiyu [Introduction to Quantitative Biology]. Petrozavodsk: Petrozavodsk State University Publ.; 2011. 302 p. In Russian
38. Giginjak Ju G, Mjamin VE, Borodin OI, Belyj PN, Kandelinskaja OL, Grishhenko ER, Ripinskaja KJu, Davydov EA. Jekologo-biohimicheskie osobennosti otdel'nyh predstavitelej lichenobiety Antarktidy [Ecological and biochemical features of Antarctica lichen biota representatives]. *Vesci NAN Belarusi*. 2016;2:47-53. In Russian, English Summary
39. Chirva OV, Nikerova KM, Androsova VI, Ignatenko RV. Activity of catalase and superoxidedismutase in lichen *Lobaria pulmonaria* in forest communities of middle and northernmost boreal zone (Karelia, Russia). *Czech Polar Reports*. 2019;9(2):228-242. doi: 10.5817/CPR2019-2-19
40. Chirva OV, Nikerova KM, Ignatenko RV., Androsova VI, Tarasova VN. Superoxide dismutase and catalase activity as an indicator of the ontogenetic state of the threatened Lichen *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. in the middle boreal subzone. *Russian Journal of Plant Physiology*. 2023;70(76). doi: 10.1134%2Fs1021443722602798
41. Honegger R. Water relations in lichens. In: *Fungi in the Environment*. Gadd GM, Watkinson SC, Dyer P. editors. Cambridge University Press; 2006: 185-200.

42. Banchi E, Candotto Carniel F, Montagner A, Petruzzellis F, Pichler G, Giarola V, Bartles D, Pallavicini A, Tretiach M. Relation between water status and desiccation-affected genes in the lichen photobiont *Trebouxia gelatinosa*. *Plant Physiology and Biochemistry*. 2018;129:189-197. doi: 10.1016/j.plaphy.2018.06.004
43. Beckett RP, Minibayeva F. 2003: Wounding induces a burst of extracellular superoxide production in *Peltigera canina*. *Lichenologist*. 2003;35(1):87-89. doi: 10.1006/lich.2002.0431
44. Weissman L, Garty J, Hochman A. Characterization of enzymatic antioxidants in the lichen *Ramalina lacera* and their response to rehydration. *Appl Environ Microbiol*. 2005;71(11):6508-6514. doi: 10.1128%2FAEM.71.11.6508-6514.2005
45. Semihatova OA, Chirkova TV. Fiziologija dyhanija rastenij [Physiology of plant respiration]. St. Petersburg: St. Petersburg University Publ.; 2001. 220 p. In Russian
46. Munkers KD. Free Rad. *Biol. Chem.* 1992;13:305-318.
47. Natvig DO, Sylvester K, Dvorachek WN, Baldwin JL. In: The Mycota. Brambl R, Marzluf G, editors. Berlin: Springer-Verlag; 1996: 191-209.
48. Semihatova OA, Ivanova TI, Kirpichnikova OV. Comparative study of dark respiration in plants inhabiting arctic (wrangel island) and temperate climate zones. *Russian journal of plant physiology*. 2007;54(5):659-665.
49. Garmash EV, Maslova SP, Dal'kje IV, Pljusmina SN. Sravnitel'noe issledovanie rosta, fotosinteza i dyhanija nekotoryh boreal'nyh vidov v uslovijah srednej i krajne-severnoj taigi [Comparative study of growth, photosynthesis and respiration of some boreal species in the conditions of the middle and extreme northern taiga]. *Teoreticheskaja i prikladnaja jekologija*. 2014;2:91-100. In Russian
50. Beckett R, Minibayeva F. Rapid breakdown of exogenous extracellular hydrogen peroxide by lichens. *Physiologia Plantarum*. 2007;129:588-596. doi: 10.1111/j.1399-3054.2006.00846.x
51. Kolupaev JuE, Karpec JuV. Aktivnye formy kisloroda pri adaptacii rastenij k stressovym temperaturam [Reactive oxygen species during adaptation of plants to stress temperatures]. *Fiziologija i biohimija kul'turnykh rastenij*. 2009;41(2):95-108. In Russian

Информация об авторах:

Андросова Вера Ивановна, доцент, канд. биол. наук, доцент кафедры ботаники и физиологии растений. Институт биологии, экологии и агротехнологий, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Россия).

E-mail: vera.androsova28@gmail.com

Теребова Елена Николаевна, доцент, канд. биол. наук, доцент кафедры ботаники и физиологии растений, Институт биологии, экологии и агротехнологий, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Россия).

E-mail: eterebova@gmail.com

Быкова Анастасия Дмитриевна, магистрант 2-го курса кафедры ботаники и физиологии растений, Институт биологии, экологии и агротехнологий, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Россия)

E-mail: starostabiologov31@gmail.com

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Information about the authors:

Vera I. Androsova, Cand.Sci. (Biol.), Associate Professor, Department of Botany and Plant Physiology, Institute of Biology, Ecology and Agrotechnologies, Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation).

E-mail: vera.androsova28@gmail.com

Elena N. Terebova, Cand.Sci. (Biol.), Associate Professor, Department of Botany and Plant Physiology, Institute of Biology, Ecology and Agrotechnologies, Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation).

E-mail: eterebova@gmail.com

Anastasia D. Bykova, 2nd year master's student, Department of Botany and Plant Physiology, Institute of Biology, Ecology and Agrotechnologies, Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation).
E-mail: starostabiologov31@gmail.com

The Authors declare no conflict of interest.

*Статья поступила в редакцию 27.01.2023;
одобрена после рецензирования 15.03.2024; принята к публикации 14.06.2024.*

*The article was submitted 27.01.2023;
approved after reviewing 15.03.2024; accepted for publication 14.06.2024.*

ЭКОЛОГИЯ

Научная статья

УДК 581.526.325:502.51

doi: 10.17223/19988591/66/10

Состав и структура фитопланктона Сылвенско-Чусовского плеса Камского водохранилища (Россия)

Полина Геннадьевна Беляева¹

¹ Институт экологии и генетики микроорганизмов УрО РАН,
филиал ПФИЦ УрО РАН, Пермь, Россия,
<https://orcid.org/0000-0001-6741-0424>, belyaeva@psu.ru

Аннотация. По материалам исследований фитопланктона Сылвенско-Чусовского плеса Камского водохранилища в июле 2020 и 2022 гг. изучены его таксономический состав, эколого-географическая структура и количественные показатели. Идентифицировано 267 видовых и внутривидовых таксонов водорослей из 9 отделов, основу видового богатства создают диатомовые, зеленые, золотистые водоросли и цианопрокариоты. По всей акватории наблюдается массовое развитие безгетероцистных цианопрокариот *Aphanocapsa holsatica*, *A. inserta*, *Anathece clathrata*, *Planktolyngbya limnetica*, *Aphanothecace bachmannii*. Трофический статус Сылвенско-Чусовского плеса по составу структурообразующих видов и уровню биомассы определен как мезотрофный (средняя биомасса 2,68 мг/л). К основным изменениям фитопланктона относится значительное возрастание таксономического разнообразия золотистых водорослей, а также усиление ценотической роли дизазотрофных цианопрокариот и динофитовых водорослей, что свидетельствует о прогрессирующей эвтрофикации вод Сылвенско-Чусовского плеса при совместном влиянии антропогенных факторов и потепления климата.

Ключевые слова: фитопланктон, видовой состав, эколого-географическая характеристика, структура сообществ, доминирующий комплекс, трофический статус, Сылвенско-Чусовской плес, Камское водохранилище

Источник финансирования: исследование выполнено в рамках государственного задания Института экологии и генетики микроорганизмов УрО РАН № 124020500028-4.

Для цитирования: Беляева П.Г. Состав и структура фитопланктона Сылвенско-Чусовского плеса Камского водохранилища (Россия) // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2024. № 66. С. 193–212. doi: 10.17223/19988591/66/10

Original article
doi: 10.17223/19988591/66/10

Composition and structure of phytoplankton in the Sylvensko-Chusovsky reach Kama Reservoir (Russia)

Polina G. Belyaeva¹

¹ Institute of Ecology and Genetics of Microorganisms, UB RAS, Perm, Russian Federation,
<https://orcid.org/0000-0001-6741-0424>, belyaeva@psu.ru

Summary. Based on the materials from studies of phytoplankton in the Sylvensko-Chusovsky reach of the Kama Reservoir in July 2020 and 2022, its taxonomic composition, ecological-geographical structure and quantitative indicators were studied. The large marginal Sylvensko-Chusovsky reach of the Kama Reservoir is formed by the confluence of the Sylva and Chusovaya rivers and includes two districts and three sections (See Fig. 1). The mineralization of water throughout the reach varies significantly, from 225 to 1000 mgL⁻¹, which is associated with the influx of river water. In the Sylva River, the average mineralization values in summer are significantly higher (650 mgL⁻¹) than those of the Chusovaya River (250 mgL⁻¹). Precipitation and surface inflow volumes in the study area (July 2020 and 2022) were below long-term averages. The years of research varied significantly in temperature regime: the water temperature of the Sylvensko-Chusovsky reach in 2020 was $30.3 \pm 1.6^\circ\text{C}$, in 2022 – $20.3 \pm 0.6^\circ\text{C}$.

As a result of the study, 267 species and intraspecific taxa of algae from 9 departments were identified in the phytoplankton composition of the Sylvensko-Chusovsky reach of the Kama Reservoir. The basis of the species richness was formed by diatoms (36.0%), green (28.5%), golden (12.5%) algae, and cyanoprokaryotes (11.6%); the share of other algae departments totaled 11% (See Table 1). The species composition of phytoplankton differs in various parts of the reach, which is associated with the flow of river waters from the Sylva and Chusovaya rivers into the bays; the degree of floristic similarity according to the Sørensen-Chekanovsky coefficients is low and ranges from 0.41 to 0.68 (See Fig. 2). As a result of the carried-out work, the floristic list of algae of the Sylvensky Bay was replenished by 41%, previously numbering 69 species and varieties from 5 departments (See Fig. 3). In the ecological and geographical aspect, the algal flora of plankton is represented by typically planktonic species, widespread in water bodies of the globe, indifferent to water salinity, living only in fresh water bodies and preferring neutral waters (See Table 2). In Sylvensky Bay, the ecological structure of algocenoses retained its proportions from 2004 to 2022.

During the summer low-water period of algal flora, the most significant contribution is made by cyanoprokaryotes, which appear with diatoms and green sea waves (See Fig. 4). Quantitative indicators of phytoplankton development varied significantly: abundance from 0.9 to 85.0 million cellsL⁻¹, biomass from 0.39 to 13.02 mgL⁻¹. Differences in the temperature regime during the years of the study determined the level of phytoplankton development; in 2022, the abundance and biomass values were three times higher compared to the abnormally hot 2020 (See Table 3). Throughout the entire water area, the dominant complex in number is represented mainly by species indicators of anthropogenic eutrophication (*Aphanizomenon flos-aquae*, *Aphanocapsa holsatica*, *Aulacoseira granulata*, *Stephanodiscus binderanus*) and there is a massive development of non-heterocyst cyanoprokaryotes (*Aphanocapsa holsatica*, *A. inserta*, *Anathece clathrata*, *Planktolyngbya limnetica*, *A. phanothece bachmannii*). Dinophyte algae (*Apocalathium aciculiferum*, *Peridinium cinctum*, *P. willei*, *Peridinium* sp. and *Gymnodinium* sp.) played a significant role in the composition of dominant species by biomass, along with diatoms (See Table 4). As a result of the development of small-sized algal species, phytoplankton abundance values have increased more than 20-fold from 2004 to the present, while phytoplankton biomass has increased only twofold.

The Shannon species diversity index values (2.96-5.02) indicate a complex structure and high biodiversity of phytoplankton. Higher index values were characteristic of riparian areas in 2022. Simpson's indices, reflecting the degree of expression of dominance of certain species, vary from 0.04 to 0.36 in the Sylvensko-Chusovsky Bay. The decrease of the index in the Chusovsky Bay (0.15 ± 0.03) is associated with a higher diversity of phytoplankton compared to the Sylvensky Bay (0.23 ± 0.05).

Based on the composition of structure-forming species and the level of biomass, the trophic status of the Sylvensko-Chusovsky reach is determined as mesotrophic. Since the distribution of phytoplankton across the water area is uneven, the trophic state was assessed from β -oligotrophic in the Sylvensko-Chusovsky area to mesotrophic in the bays in 2020, and from mesotrophic to α -eutrophic level in 2022. The main changes in phytoplankton include a significant increase in the taxonomic diversity of golden algae, an increase in the coenotic role of disazotropic cyanoprokaryotes and dinophyte algae, which indicates the progressive eutrophication of the waters of the Sylvensko-Chusovsky reach under the combined influence of anthropogenic factors and climate warming.

The article contains 4 Figures, 4 Tables, 52 References.

Keywords: phytoplankton, species composition, ecological-geographical characteristics, dominant complex, trophic status, Sylvensko-Chusovsky reach, Kama Reservoir

Fundings: Field research was performed within the framework of the state assignment of the Institute of Ecology and Genetics of Microorganisms, UB RA, No. 124020500028-4.

For citation: Belyaeva PG. The composition and structure of phytoplankton in the Sylvensko-Chusovsky reach of the Kama reservoir (Russia). *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2024;66:193-212. doi: 10.17223/19988591/66/10

Введение

Исследования фитопланктона позволяют выявить современное состояние водоемов, оценить качество их вод, дать прогноз изменениям экосистем и поэтому являются важнейшими компонентами в системе биологического мониторинга. Одной из основных задач современных гидроэкологических исследований является изучение таксономической структуры и эколого-географической характеристики водорослей планктона. Среди параметров структуры фитопланктонных сообществ особое значение имеет изучение состава доминирующих видов и показателей их развития, которые рассматриваются как наиболее информативные для оценки экологического состояния [1]. Количественные оценки, связанные с развитием фитопланктона, также считаются приоритетными среди биологических показателей [2].

Создание искусственных водоемов (водохранилищ, прудов) нарушает функционирование речных биоценозов, сильно изменяя условия обитания гидробионтов и облик их сообществ. Камское водохранилище, образованное в 1954 г. в результате перекрытия р. Камы плотиной Камского гидроузла в районе г. Перми, является первой ступенью каскада водохранилищ. В верхнем бьефе Камского водохранилища ниже слияния рек Чусовой и Сылвы расположен основной водозабор крупного промышленного центра на Урале – г. Перми. Исследование водорослей планктона р. Камы и крупнейших водоемов ее бассейна положено еще в начале XX в. [3–6], однако

сведения о фитопланктоне Сылвенско-Чусовского плеса до сих пор отсутствуют.

Цель работы – оценить современное экологическое состояние Сылвенско-Чусовского плеса Камского водохранилища по показателям фитопланктона.

Материалы и методы

Камское водохранилище – это узкий со значительной извилистостью береговой линии водоем долинного типа с сезонным регулированием стока. Площадь водного зеркала при НПУ составляет $337,6 \text{ км}^2$, длина водохранилища 219 км, средняя ширина – 1,8 км, максимальная – 5,1 км, средняя глубина – 7,2 м, максимальная глубина – 28,9 м. Морфометрически в водохранилище выделяют два плеса: главный – Камский и крупный краевой Сылвенско-Чусовской, образованный слиянием рек Сылва и Чусовая [7]. Последний включает в себя два района и три участка (рис. 1). Площадь мелководной зоны до 2 м составляет 16,4% в Чусовском заливе, 17,0% в Сылвенском и 3,8% в Сылвенско-Чусовском участке. Водотоки, образующие краевой плес, близки по водосборной площади, в нижних течениях равнинные, имеют преимущественно снеговое питание с коротким периодом стока талых вод, в летне-осенний период со значительной ролью дождевых паводков, и для р. Сылвы – грунтовых вод [8].

Гидродинамическая активность в плесе невысокая, более слабая в Сылвенском и Чусовском заливах за счет повышенной извилистости рек. Воды Сылвенско-Чусовского плеса относятся к гидрокарбонатному классу кальциевой группы с большим количеством сульфатов. Из-за почвенно-геохимических особенностей водообъемных площадей рек химический состав вод разных участков плеса существенно различается. Минерализация вод по акватории плеса значительно варьирует, от 225 до 1000 мг/л, что связано с поступлением речных вод. В р. Сылве средние значения минерализации в летнее время значительно выше (650 мг/л) минерализации воды р. Чусовой (250 мг/л) [9]. В связи с существенным различием минерализации рассматриваемых водотоков ниже их слияния наблюдается значительная вертикальная неоднородность из-за «подтекания» и «натекания» вод разной плотности [10].

Материалом для работы послужили батометрические пробы фитопланктона (42) объемом 1,0 л, отобранные в разных участках Сылвенско-Чусовского плеса (см. рис. 1) в поверхностном (0,5–1,0 м) слое воды 16–17 июля 2020 г. и 5–7 июля 2022 г. на 8 створах (левый берег, фарватер, правый берег). Обработку проб проводили стандартными методами. Пробы концентрировали методом фильтрации через мембранные фильтры «Владипор» с диаметром пор 1,2–3,0 мкм. Учет водорослей проводили в камере «Учинская» объемом 0,01 мл, биомассу определяли счетно-объемным методом [11, 12]. Диатомовые водоросли определяли после сжигания органики хромовой смесью в постоянных препаратах с применением смолы Naphrax в световом микроскопе (ZEISS Axostar Plus, Германия) с использованием

масляной иммерсии ($\times 2500$) [12]. Таксономическую принадлежность различных групп водорослей устанавливали по определителям и справочникам [13–23]. Отделы водорослей приведены согласно классификации, принятой в справочнике «Водоросли» [11]. Для современной номенклатуры видов использовали международную базу данных интернет-ресурсов Algaebase [24]. Эколого-географическая характеристика водорослей составлена по наиболее разработанным системам, принятым в экологии и биогеографии водорослей [25–28].

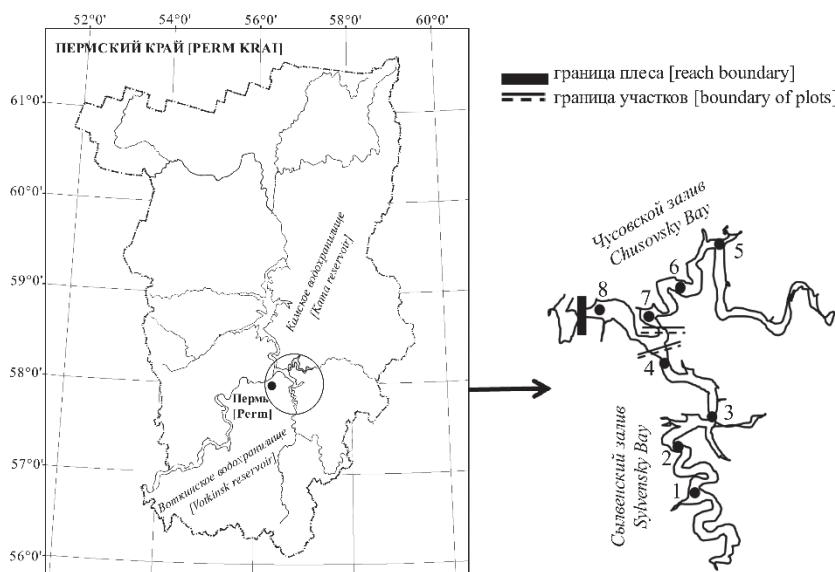


Рис. 1. Карта-схема расположения створов отбора проб фитопланктона в Сылвенско-Чусовском плесе Камского водохранилища (1–8 – створы отбора проб)
[Fig. 1. Map-scheme of phytoplankton sampling sites in the Sylvensko-Chusovsky reach of the Kamskoye reservoir (1-8 sampling sites)]

Полученные результаты статистически обрабатывали с применением программ Microsoft Excel и STATISTICA 6.0. Сходство альгоценозов оценивали по видовому составу методом попарных сравнений с использованием качественной меры Серенсена–Чекановского [29]. Дендрограммы иерархической кластеризации строили с использованием метода Варда. К доминантным относили виды с биомассой или численностью, большей и равной 10% от общих величин [29]. Для каждой пробы по численности и биомассе отдельных видов вычисляли индекс видового разнообразия – Шеннона–Уивера и доминирования – Симпсона [29, 30]. Для оценки степени органического загрязнения вод применяли метод Пантле и Букка в модификации Сладечека [31]. Для определения трофности водоема применена классификация С.П. Китаева [32]. Одновременно измеряли температуру, pH воды и содержание кислорода. Для оценки изменений в фитопланктоне Сылвенского залива привлечены данные более ранних исследований [33].

Результаты исследования и обсуждение

Годы исследований относились к теплым и маловодным. Количество осадков и объем поверхностного притока были ниже средних многолетних величин: в 2020 г. осадки составили 51% от нормы, в 2022 г. – 10% [34]. Вода в Сылвенско-Чусовском плесе значительно различалась по температурному режиму: средняя температура составляла $30,3 \pm 1,6^{\circ}\text{C}$ в 2020 г. и $20,3 \pm 0,6^{\circ}\text{C}$ в 2022 г. Значения pH воды и кислородный режим варьировали незначительно: pH – $8,00 \pm 0,27$ и $7,81 \pm 0,36$, содержание O_2 – $8,10 \pm 0,41$ и $6,84 \pm 0,26$ мг/л в 2020 и 2022 г. соответственно.

В период исследования в составе фитопланктона Сылвенско-Чусовского плеса Камского водохранилища выявлено 267 таксонов водорослей рангом ниже рода (254 вида) из 9 отделов (табл. 1). Наибольшим видовым богатством отличался отдел Bacillaiophyta, в составе которого было зафиксировано 36% общего числа таксонов. Наряду с диатомовыми водорослями господствующее положение по числу представителей занимали отделы Chlorophyta, Chrysophyta и Cyanoprokaryota, на их долю приходилось 28,5; 12,5 и 11,6% соответственно. Доля представителей других отделов составляла около 11%: Dinophyta – 4%, Euglenophyta – 4%, Cryptophyta – 1,5%, Charophyta – 1% и Raphidophyta – 0,4%. Соотношение отделов фитопланктона как в заливах, так и для всего плеса водохранилища за период исследования сохранялось.

Удельное видовое богатство фитопланктона (УВБ) варьировало от 44 до 106 видов, разновидностей и форм водорослей: в Чусовском заливе выявлена наиболее разнообразная флора, УВБ составляло 78 ± 6 видов, в Сылвенском – в 1,3 раза ниже (см. табл. 1). Наименьшее УВБ (57 ± 5 видов) характерно для Сылвенско-Чусовского участка. Это, по-видимому, определяется изменением гидродинамической активности по акватории плеса, гетерогенностью смешиваемых вод по химическому составу и минерализации. В верхних по течению точках отбора проб Сылвенского (ст. 1 и 2) и Чусовского (ст. 5 и 6) заливов формируются сообщества с самым высоким видовым богатством (УВБ – 91 и 87 соответственно) и, как правило, высокими показателями обилия. Индекс сходства (Серенсена–Чекановского) фитопланктона разных участков краевого плеса варьировал от 0,41 до 0,68 и свидетельствовал о невысоком сходстве состава водорослей в связи с разнородностью вод. На дендрограмме выявлено 3 кластера (рис. 2), что определяется специфичностью станций верхних частей Сылвенского и Чусовского заливов по составу видов и где планктон наиболее разнообразен. Выражена также обособленность разнородного участка плеса (ст. 8) и нижних станций заливов (ст. 7 и 4). Например, фитопланктон ст. 7 отличается от соседних участков присутствием крупноразмерных диатомовых водорослей (*Ulnaria acus* (Kütz.) Aboal, *Surirella librile* (Ehrenb.) Ehrenb., видов рода *Navicula* Bory) и развитием *Pandorina morum* (O.F.Müll.) Bory (20–25% общей численности фитопланктона).

По сравнению с данными по фитопланктону Сылвенского залива за 2004 г. [33] в период исследования число видов увеличилось здесь на 41%

(с 69 до 168 видов). Ранее выявлены представители 5 отделов водорослей, в альгоценозах также преобладали диатомовые (45%, сейчас 32%), зеленые водоросли (37%, сейчас 31%) и в меньшей степени цианопрокариоты (ЦП) (12%, сейчас 12,5%).

Таблица 1 [Table 1]
Таксономическая структура фитопланктона Сылвенско-Чусовского плеса
Камского водохранилища
[**Taxonomic structure of phytoplankton in the Sylvensko-Chusovsky reach of the Kama Reservoir**]

Таксон [Taxon]	Сылвенский залив [Sylvensky Bay]	Чусовской залив [Chusovsky Bay]	Сылвенско-Чусовской участок [Sylvensko-Chusovsky section]	Сылвенско-Чусовской плес [Sylvensko-Chusovsky reach]
Chlorophyta	52	60	24	76
Cyanoprokaryota	21	25	7	31
Bacillariophyta	54	77	34	97
Dinophyta	9	5	2	11
Chrysophyta	19	33	13	33
Cryptophyta	4	3	2	4
Charophyta	1	3	1	3
Euglenophyta	8	8	1	11
Raphidophyta	—	1	1	1
Всего [Total]	168	215	85	267

Примечание: «—» – данные отсутствуют.

[Note: "—" - no data].

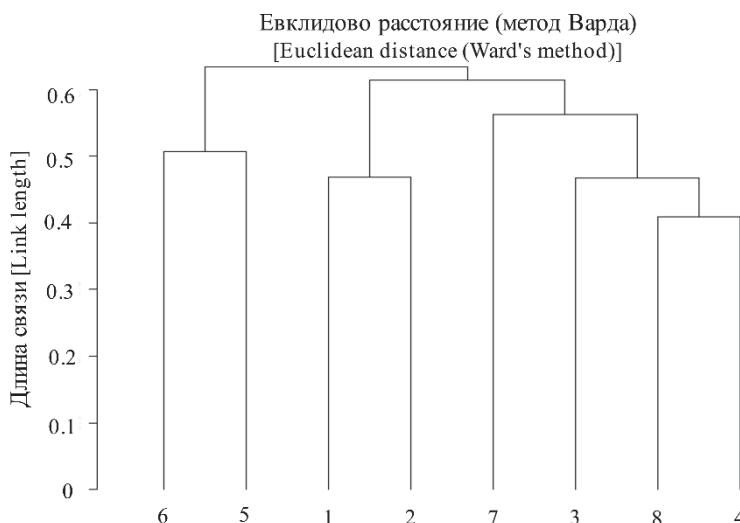


Рис. 2. Дендрограмма сходства видового состава фитопланктона Сылвенско-Чусовского плеса Камского водохранилища. По оси ординат – расстояние объединения (1-Ks), по оси абсцисс – станции отбора проб

[**Fig. 2. Dendrogram of similarity of the species composition of phytoplankton in the Sylvensko-Chusovsky reach of the Kama Reservoir. The ordinate axis is the merging distance (1-Ks), the abscissa axis is the sampling station**]

Харофитовые водоросли, представленные десмидиевыми, составляли 5% флоры, золотистые – 1%, сейчас число видов золотистых водорослей увеличилось до 19 (11% видового состава) (рис. 3). Несмотря на равную долю ЦП в альгоценозах, именно в этом отделе выявлены наиболее существенные изменения в составе: сократилось число видов ЦП азотфиксаторов (гетероцистных *Anabaena* Bory ex Born. et Flah., *Dolichospermum* (Ralfs ex Born. et Flah.) P. Wack., Hoff. et Komárek) и возросло число представителей диазотрофов (безгетероцистных *Aphanocapsa* Nág., *Planktolyngbya* Anagn. et Komárek, *Anathece* (Komárek & Anagn.) Komárek, Kastovsky et Jezberová). В целом увеличение разнообразия золотистых и диазотрофных ЦП в Сылвенско-Чусовском плесе связано как с периодом отбора проб (июль), когда в водоемах умеренной зоны получают развитие зеленые, диатомовые водоросли, часто при участии золотистых и ЦП [35–36], так и с «цветением воды» из-за происходящих глобальных климатических изменений [37–40] и условиями лет наблюдений. Также типичным является увеличение обилия миксотрофных фитофлагеллят, способных использовать дополнительные источники фосфора.

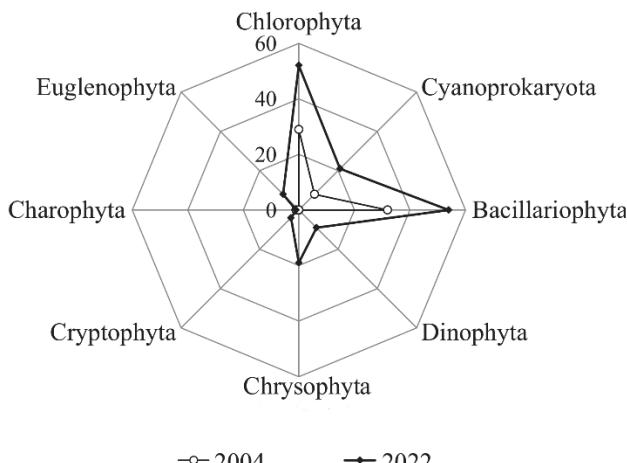


Рис. 3. Таксономическая структура фитопланктона Сылвенского залива

Камского водохранилища

[Fig. 3. Taxonomic structure of phytoplankton in the Sylvensky Bay of the Kama Reservoir]

Эколо-географическая характеристика водорослей планктона Сылвенско-Чусовского плеса представлена в табл. 2. Большинство видов водорослей являлись истинно планктонными (64%); меньшую часть альгоценозов составляли бентосные представители (18%), еще меньше планктонно-бентосных видов (9%). Основу планктона составляли широко распространенные виды и космополиты – 84%. По отношению к содержанию NaCl в воде практически весь перечень индикаторов образован пресноводными видами с низкой соленостью – олигогалобами. Виды-индикиференты составляют

72%, галофилов, вегетирующих в пресноводных или слегка солоновато водных местообитаниях, – 19%. Доля галофобов, погибающих даже от незначительного повышения содержания NaCl в воде, составляла 5% состава индикаторов солености воды, мезогалобов – 4%. По отношению к степени кислотности водных масс состав показательных в этом отношении видов водо-рослей на 60% сформирован индифферентами, алкалифирами образуют 37% и только 8% – представители кислых вод – ацидобионты. Виды-индикаторы сапробности воды включали в себя более 65% от списочного состава, среди них 43% – β -мезосапроны, 32% относились к группе β - α - и α - β -мезосапронов. Индикаторы олигосапрочных, а также загрязненных вод представлены в меньшей степени.

Таблица 2 [Table 2]

**Эколого-географическая характеристика фитопланктона
Сылвенско-Чусовского пруда Камского водохранилища**
[Environmental and geographic characteristics of phytoplankton of the studied
Sylvensko-Chusovsky reach of the Kama reservoir]

Характеристика [Characteristic]	% от числа видов [% of the number of species]	Характеристика [Characteristic]	% от числа видов [% of the number of species]
Распространение [Distribution]		рН приуроченность [pH]	
Космополиты [Cosmopolites]	162 (84)	Ацидофилы [Acidophilic]	3 (2)
Бореальные [Boreal]	16 (8)	Индифференты [Indifferents]	93 (60)
Аркто-альпийские [Arctic-alpine]	15 (8)	Алкалифиры [Alkaliphilic]	57 (37)
Галобность [Halobnost]		Алкалибионаты [Alkalibiontic]	2 (1)
Галофилы [Halophiles]	22 (19)	Сапробность [Saprobity]	
Индифференты [Indifferents]	86 (72)	α -сапроны [α -saprob]	1 (0,5)
Мезогалобы [Mezohalobes]	5 (4)	α - α -мезосапроны [α - α -saprob]	10 (6,4)
Галофобы [Halophobes]	6 (5)	α - β - $(\beta$ - α)-мезосапроны [α - β - $(\beta$ - α)-saprob]	50 (32)
Местообитание [Habitat]		β -мезосапроны [β -mesosaprob]	67 (43)
Планктонные [Planktonic]	129 (64)	α - β - $(\beta$ - α)-мезосапроны [α - β - $(\beta$ - α)-mesosaprob]	10 (6,4)
Бентосные [Benthic]	36 (18)	α -мезосапроны [α -mesosaprob]	7 (4,2)
Планктонно-бентосные [Planktonic-benthic]	19 (9)	α - χ (χ - α)-сапроны [α - χ (χ - α)-saprob]	8 (5)
Литоральные [Littoral]	7 (3)	χ -сапроны [χ -saprob]	3 (2)
Эпифитные [Epiphytic]	12 (6)	α - ρ - $(\rho$ - α)-сапроны [α - ρ - $(\rho$ - α)-saprob]	1 (0,5)

В Сылвенском заливе на протяжении ряда лет (с 2004 по 2022 г.) экологическая структура альгоценозов сохранила свои пропорции. Различия в эколого-географических спектрах наблюдали по отношению к рН воды,

доля индифферентных видов выросла (на 10%), алкалифильных – сократилась (на 14%). Также отмечено сокращение видов β - и $o\text{-}\beta$ -мезосапробов (на 6%) и увеличение α -мезосапробов (на 5%).

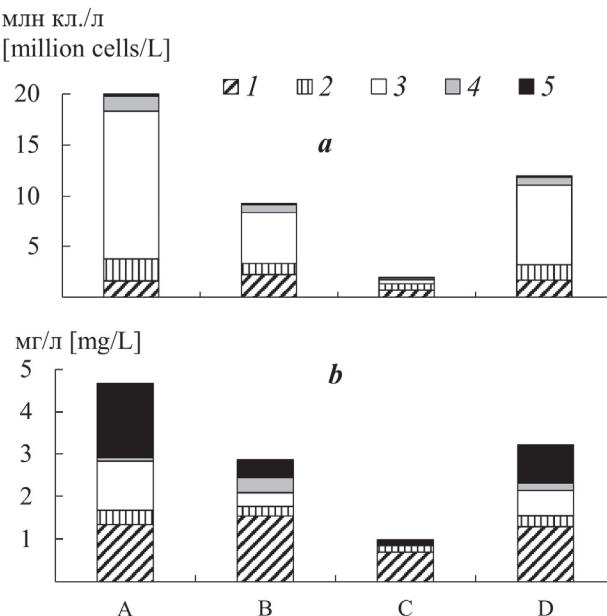


Рис. 4. Вклад отделов водорослей в структуру фитопланктона Сылвенско-Чусовского пруда Камского водохранилища:

1 – Bacillariophyta; 2 – Chlorophyta; 3 – Cyanoprokaryota; 4 – Chrysophyta;
5 – прочие отделы водорослей; А – Сылвенский залив, В – Чусовской залив,
С – Сылвенско-Чусовской участок, Д – Сылвенско-Чусовской пруд.

По оси ординат: а – численность; б – биомасса

[Fig. 4. Contribution of main microalgae taxa in Sylvensko-Chusovsky reach of the Kama reservoir (1 - Bacillariophyta; 2 - Chlorophyta; 3 - Cyanoprokaryota; 4 - Chrysophyta; 5 - other taxa of microalgae. A - Sylvensky Bay, B - Chusovsky Bay, C - Sylvensko-Chusovsky section, D - Sylvensko-Chusovsky reach; y-axis: a - number, million cells/L (a); b - biomass, mg/L (b))]

Значения численности планктонных водорослей Сылвенско-Чусовского пруда варьировали от 0,9 до 85,0 млн кл./л ($15,9 \pm 6,0$), биомассы – от 0,39 до 13,02 мг/л ($4,59 \pm 0,94$). Максимальные значения численности отмечены в Сылвенском заливе (створ 3) и связаны с высоким уровнем развития ЦП, основу биомассы здесь составляли динофитовые, диатомовые водоросли и в меньшей степени ЦП. На Сылвенско-Чусовском участке значения численности ниже в 15 раз, биомассы – в 8 раз, причем основу альгоценозов формировали диатомовые водоросли (рис. 4). В обоих заливах численность фитопланктона на русловых станциях в 2,0–2,5 раза ниже, чем на мелководных, при практически равных значениях биомассы, что определялось масштабным развитием мелкоразмерных ЦП на мелководьях. До создания Камского водохранилища увеличение доли ЦП отмечали только в устьевых участках рек Сылва и Чусовая [41]. Зарегулирование стока рек, в том числе р. Камы, привело к перестройке диатомово-зеленых ценотических комплекс-

сов в сторону ЦП [6, 35–36, 42]. В 2004 г. количественное развитие фитопланктона в Сылвенском заливе соответствовало $319,8 \pm 1,1$ тыс. кл./л, при биомассе $1,08 \pm 0,31$ мг/л при доминировании пеннатных бентосных диатомовых, а также зеленых хлорококковых водорослей *Pediastrum boryanum* (Turp.) Meneg. и *P. simplex* Meyen. В результате развития мелкоразмерных видов ЦП и золотистых водорослей значения численности фитопланктона в период исследования увеличились более чем в 20 раз, тогда как биомасса фитопланктона стала больше только в 2 раза (преимущественно за счет развития представителей динофитовых водорослей и ЦП *Aphanizomenon flos-aquae*). При этом уровень развития фитопланктона в 2022 г. значительно выше по сравнению с 2020 г. (аномально жарким), что определялось различием температурного режима в эти годы (табл. 3).

Поскольку распределение фитопланктона в Сылвенско-Чусовском плесе по станциям было неравномерным, трофическое состояние (по Китаеву, [32]) на акватории менялось от β-олиготрофного в Сылвенско-Чусовском участке до мезотрофного в заливах в 2020 г. и от мезотрофного до α-эвтрофного уровня в 2022 г.

Доминирующий комплекс летнего фитопланктона Сылвенско-Чусовского плеса богат и разнообразен, в него входили 14 видов по численности (Суапрокарыота – 6 видов, Bacillariophyta – 4, Chlorophyta – 2, Chrysophyta – 2) и 9 по биомассе (Суапрокарыота – 1, Bacillariophyta – 3, Chlorophyta – 1, Dinophyta – 4). Существенных различий количества доминирующих видов правобережных и левобережных участков не выявлено. На отдельных участках залива количество доминантных видов достигало 7 таксонов, что могло быть связано со слиянием разнородных вод заливов и Камского плеса.

Таблица 3 [Table 3]

Количественное развитие фитопланктона, ценотические индексы и сапробность Сылвенско-Чусовского плеса Камского водохранилища
[Structure of phytoplankton in Sylvensko-Chusovsky reach of the Kama reservoir]

Участки плеса [Sections of the reach]	Численность, млн кл./л [Numbers, million cells/L]	Биомасса, мг/л [Biomass, mg/L]	Индекс Шеннона– Уивера [Shannon index]	Индекс Симпсона [Simpson index]	Индекс сапробности [Index saprobity]
Чусовской залив [Chusovsky Bay]	<u>4,8 ± 2,3</u> 13,1 ± 2,8	<u>1,25 ± 0,52</u> 3,86 ± 0,94	<u>3,48 ± 0,58</u> 3,92 ± 0,31	<u>0,19 ± 0,001</u> 0,10 ± 0,001	<u>1,92 ± 0,08</u> 2,10 ± 0,03
Сылвенский залив [Sylvensky Bay]	<u>9,1 ± 2,4</u> 30,9 ± 14,3	<u>1,88 ± 0,29</u> 7,48 ± 1,56	<u>3,42 ± 0,54</u> 3,85 ± 0,34	<u>0,23 ± 0,02</u> 0,25 ± 0,03	<u>1,81 ± 0,13</u> 2,00 ± 0,02
Сылвенско-Чусовской участок [Sylvensko-Chusovsky section]	<u>1,8 ± 0,22</u> 2,1 ± 0,53	<u>0,59 ± 0,11</u> 0,99 ± 0,28	— 3,72 ± 0,09	— 0,20 ± 0,01	— 1,86 ± 0,02

Примечание. Над чертой среднее с ошибкой за 2020 г., под чертой – 2022 г.; «–» – данные отсутствуют.

[Note: Above the line is the average with an error for 2020. Below the line is 2022; "—" - no data].

Ценотические комплексы фитопланктона в краевом плесе различались. На станциях Чусовского залива по численности доминировали ЦП (*Aphanizomenon flos-aquae* Ralfs ex Bornet et Flah., *Anathece clathrata* (West et G.S.West) Komárek et al., *Aphanothece bachmannii* Komárek-Legn. et Cronb., *Aphanocapsa holsatica* (Lemm.) Cronb. et Komárek, *A. inserta* (Lemm.) G. Cronb. & Komárek) и диатомовые, последние (*Aulacoseira granulata* (Ehr.) Sim., *A. ambigua* (Grun.) Sim., *Cyclotella meneghiniana* Kütz., *Lindavia radiosa* (Grun.) De Toni & Forti, *Stephanodiscus binderanus* (Kütz.) и *S. hantzschii* Grun.) практически полностью формировали биомассу фитопланктона.

Таблица 4 [Table 4]
Доминантные виды фитопланктона в Сылвенско-Чусовском плесе Камского водохранилища
[Dominant phytoplankton species in Sylvensko-Chusovsky reach of the Kama reservoir]

Участки плеса [Sections of the reach]	Доминантный комплекс видов [Dominant species complex]	
	по численности (в %) [in numbers (in %)]	по биомассе (в %) [in biomass (in %)]
2020 г.		
Чусовской [Chusovsky Bay]	<i>Aphanothece bachmannii</i> (15) <i>Aphanocapsa inserta</i> (11) <i>Aphanizomenon flos-aquae</i> (10) <i>Anabaena</i> spp. (10)	<i>Peridiniopsis penardii</i> (15) <i>Apocalathium aciculiferum</i> (13) <i>Peridinium cinctum</i> (10)
Сылвенский [Sylvensky Bay]	<i>Aphanizomenon flos-aquae</i> (17), <i>Planktolyngbya limnetica</i> (33) <i>Dinobryon divergens</i> (15) <i>D. sertularia</i> (10)	<i>Aphanizomenon flos-aquae</i> (10) <i>Peridinium cinctum</i> (31) <i>P. willei</i> (11)
2022 г.		
Чусовской [Chusovsky Bay]	<i>Aphanizomenon flos-aquae</i> (13) <i>Planktolyngbya limnetica</i> (15) <i>Aphanothece bachmannii</i> (20) <i>Aphanocapsa holsatica</i> (10) <i>Aulacoseira granulata</i> (12) <i>A. ambigua</i> (10) <i>Stephanodiscus binderanus</i> (14)	<i>Aulacoseira granulata</i> (18) <i>Aphanizomenon flos-aquae</i> (10) <i>Stephanodiscus binderanus</i> (10)
Сылвенский [Sylvensky Bay]	<i>Aphanizomenon flos-aquae</i> (28) <i>Aphanocapsa holsatica</i> (20) <i>A. delicatissima</i> (12) <i>Planktolyngbya limnetica</i> (10) <i>Coenochloris fotti</i> (10)	<i>Aphanizomenon flos-aquae</i> (22) <i>Aulacoseira granulata</i> (22) <i>Apocalathium aciculiferum</i> (20) <i>Peridinium cinctum</i> (10)
Сылвенско-Чусовской [Sylvensko-Chusovsky]	<i>Aphanizomenon flos-aquae</i> (18), <i>Limnothrix planctonica</i> (10) <i>Planktolyngbya limnetica</i> (10) <i>Pandorina morum</i> (14) <i>Aulacoseira granulata</i> (12) <i>A. ambigua</i> (10)	<i>Aulacoseira granulata</i> (20) <i>Aphanizomenon flos-aquae</i> (11) <i>Pandorina morum</i> (10) <i>Aulacoseira ambigua</i> (10)

В сывленских водах усиливалась ценотическая значимость зеленых хлорокковых водорослей (по численности *Coelastrum astroideum* De-Not,

C. microporum Nägeli, *Coenochloris fotti* (Hind.) *Tetraedron triangulare* Korsch.) при сохранении доминирования ЦП. В составе доминантных видов по биомассе наряду с диатомовыми, значительную роль играли динофитовые водоросли (*Apocalathium aciculiferum* (Lemm.) et al., *Peridinium cinctum* (O.F.M.) Ehr., *P. willei* Huitfeldt-Kaas, *Peridinium* sp. и *Gymnodinium* sp.) (табл. 4). На Сылвенско-Чусовском участке состав доминирующего комплекса по численности и биомассе состоял из представителей ЦП (*Planktolyngbya limnetica*, *Limnothrix plantonica* (Wołos.) Meffert и *Aphanizomenon flos-aquae*), диатомовых (*Aulacoseira granulata*, *Stephanodiscus binderanus*) водорослей и зеленой *Pandorina morum* (O.F. Müller) Bory.

Отличие фитопланктона отдельных станций Сылвенского залива в 2020 г. заключалось в массовом развитии золотистых водорослей, представленных видами рода *Dinobryon* (*D. sertularia* Ehrenb., *D. divergens* O.E. Imhof), а также отсутствием представителя рафиофитовых водорослей *Gonyostomum semen* (Ehr.) Diesing.

Несмотря на отличия в составе видов доминантного комплекса для современного этапа развития фитопланктона в целом характерен процесс расширения его состава за счет массового развития индикаторов антропогенного эвтрофирования: диазотрофов (*Aphanizomenon flos-aquae*, *Aphanocapsa holsatica*, *Anathece clathrata*, *Planktolyngbya limnetica*), диатомовых (*Aulacoseira granulata*, *Stephanodiscus hantzschii*) и динофитовых (*Peridiniopsis penardii*, *Apocalathium aciculiferum*, *Peridinium cinctum*) водорослей. Установлено, что подобное явление наблюдается во многих водохранилищах (волжского каскада [41], Бухтарминского [43], ангарских [44], Красноярского [45], Камского и Воткинского [4, 6, 42], Новосибирского [46], Стрыкунского (Центральная Польша, Европа) [47], Джатилуухур (Западная Ява, Индонезия) [48], в озерах и водохранилищах Америки [49]) на заключительных стадиях олиго-эвтрофной сукцессии, что свидетельствует об увеличении трофического статуса вод [1, 36, 50–52].

В Сылвенско-Чусовском плесе средние коэффициенты видового разнообразия Шеннона, рассчитанные по численности и биомассе фитопланктона, варьировали от 2,96 до 5,02 и от 2,98 до 4,52 соответственно. Высокие значения индекса указывают на сложность структуры и высокое биоразнообразие фитопланктона и определялись тем, что в формировании общей численности и биомассы вклад доминантных видов редко превышал 20%. В целом более высокие показатели видового разнообразия характерны для прибрежий в 2022 г. Индексы Симпсона в Сылвенско-Чусовском плесе изменяются от 0,04 до 0,36 и по численности, и по биомассе фитопланктона. На мелководных участках индекс ниже ($0,13 \pm 0,02$), чем в русле ($0,20 \pm 0,03$). Как известно, этот индекс показывает степень выраженности доминирования определенных видов в структуре сообщества и понижается с увеличением разнообразия сообществ, поэтому его значения ниже в Чусовском заливе ($0,15 \pm 0,03$) по сравнению с Сылвенским ($0,23 \pm 0,05$).

Индексы сапробности, отражающие степень органического загрязнения водных масс, варьировали от 1,57 до 2,13. Различия значений индексов между разными участками в Сылвенско-Чусовском плесе незначительны и

характеризовали данный участок Камского водохранилища в летний сезон как β -мезосапробный с III классом качества воды – умеренно загрязненная.

Заключение

Приведены первые сведения о фитопланктоне Сылвенско-Чусовского плеса Камского водохранилища в июле 2020 и 2022 гг. В составе фитопланктона выявлено 267 видов и внутривидовых таксонов водорослей из 9 отделов. Основу видового богатства формировали диатомовые (36,0%), зеленые (28,5), золотистые (12,5) водоросли и цианопрокариоты (11,6%). В Сылвенском заливе по сравнению с июлем 2004 г. отмечено увеличение (на 41%) видового богатства фитопланктона. Видовой состав фитопланктона отличается на разных участках плеса, что связано с поступлением в заливы речных вод Сылвы и Чусовой различной минерализации. Поэтому степень флористического сходства по коэффициентам Серенсена–Чекановского невысокая и составила от 0,41 до 0,68.

Эколого-географическая структура фитопланктона показывает преобладание типично планктонных видов, широко распространенных в водоемах земного шара, индифферентных к уровню солености воды, обитающих только в пресных водоемах и предпочитающих нейтральные воды по величине pH. В эколого-географическом аспекте фитопланктон Сыльвенского залива в 2022 г. не имел существенных различий по сравнению с 2004 г.

В формирование фитопланктона Сылвенско-Чусовского плеса в период летней межени наиболее весомый вклад вносили цианопрокариоты наряду с диатомовыми и зелеными водорослями. Количественные показатели развития фитопланктона варьировали: от 0,9 до 85,0 млн кл./л по численности и от 0,39 до 13,02 мг/л по биомассе. Различия температурного режима в годы исследований определяли уровень развития фитопланктона; в 2022 г. значения численности и биомассы были в три раза выше по сравнению с аномально жарким 2020 г. Трофический статус водоема изменялся от олигомезотрофного в 2020 г. до эвтрофного в 2022 г. Численность фитопланктона Сылвенского залива с 2004 г. по настоящее время в результате развития мелких видов водорослей увеличилась более чем в 20 раз, тогда как биомасса фитопланктона – лишь в 2 раза.

По всей акватории доминирующий комплекс представлен преимущественно видами-индикаторами антропогенного эвтрофирования (*Aphanizomenon flos-aquae*, *Aphanocapsa holsatica*, *Aulacoseira granulata*, *Stephanodiscus binderanus*), наблюдается массовое развитие безгетероцистных цианопрокариот (*Aphanocapsa holsatica*, *A. inserta*, *Anatheece clathrata*, *Planktolyngbya limnetica*, *Aphanathece bachmannii*) и усиление ценотической роли динофитовых водорослей, способных использовать дополнительные источники фосфора.

Индексы сапробности, отражающие степень органического загрязнения, характеризовали водные массы Сылвенско-Чусовского плеса как β -мезосапробные III класса качества воды (умеренно загрязненная).

Список источников

1. Трифонова И.С. Экология и сукцессия озерного фитопланктона. Л. : Наука, 1990. 184 с.
2. Корнева Л.Г. Биологические последствия эвтрофирования // Экологический мониторинг. Ч. VIII: Современные проблемы мониторинга пресноводных экосистем / под ред. Г.С. Розенберг и др. Нижний Новгород : Изд-во Нижегородского гос. ун-та, 2014. С. 113–148.
3. Третьякова С.А. Фитопланктон Камских водохранилищ // Гидробиологическая характеристика водоемов Урала. 1989. С. 58–69.
4. Беляева П.Г. Видовой состав и структура фитопланктона Камского водохранилища // Вестник Пермского университета. Биология. 2013. № 3. С. 4–11.
5. Беляева П.Г. Трофический статус Камского водохранилища по фитопланктону в летний период // Известия Самарского научного центра РАН. 2014. Т. 16, № 5. С. 244–248.
6. Беляева П.Г. Пространственно-временные изменения фитопланктона Камского водохранилища // Известия Самарского научного центра РАН. 2015. Т.17, № 5. С. 733–738.
7. Михалев В.В., Мацкевич И.К. Современная морфометрия Камского водохранилища // Водное хозяйство России. 2010. № 3. С. 4–18.
8. Ресурсы поверхностных вод СССР. Основные гидрологические характеристики. Т. 11: Средний Урал и Приуралье, вып. 1: Кама. Л. : Гидрометеоиздат, 1973. 650 с.
9. Китаев А.Б. Химический состав вод водохранилища, его внутригодовое изменение // Актуальные вопросы гидрологии и гидрохимии Камского водохранилища. Пермь : Перм. гос. ун-т, 2004. С. 180–185.
10. Лепихин А.П., Любимова Т.П., Паршакова Я.Н., Ляхин Ю.С., Богомолов А.В. Особенности численного моделирования плотностных стратификационных эффектов в динамике крупных водохранилищ // Водное хозяйство России. 2016. № 4. С. 32–46.
11. Вассер С.П., Кондратьева Н.В., Масюк Н.П. и др. Справочник. Водоросли. Киев : Наукова думка, 1989. 608 с.
12. Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М. : Наука, 1975. 239 с.
13. Определитель пресноводных водорослей СССР. 1951–1986. М. ; Л. : Советская наука. Т. 1–14.
14. Starmach K. Flora Słodkowodna Polski. T. 3: Euglenophyta - Eugleniny. Warszawa : PWN, 1983. 594 p.
15. Komárek J., Fott B. Chlorophyceae (Gruunalgen). Ordnung: Chlorococcales. Bd. 16 (7, 1). Schweizerbart : Stuttgart, 1983. 1044 p.
16. Krammer K., Lange-Bertalot H. Bacillariophyceae. T. 1: Naviculaceae. Süßwasserflora von Mitteleuropa. 2/1. Jena : Gustav Fischer Verlag, 1986. 876 p.
17. Krammer K., Lange-Bertalot H. Bacillariophyceae. T. 2: Bacillariaceae, Epithemiaceae, Surirellaceae. Süßwasserflora von Mitteleuropa. 2/2. Stuttgart : Gustav Fischer Verlag, 1988. 596 p.
18. Krammer K., Lange-Bertalot H. Bacillariophyceae. T. 3: Centrales, Fragilariaeae, Eunotiaceae. Süßwasserflora von Mitteleuropa. 2/3. Stuttgart : Gustav Fischer Verlag, 1991a. 576 p.
19. Krammer K., Lange-Bertalot H. Bacillariophyceae. T. 4: Achanthaceae. Süßwasserflora von Mitteleuropa. 2/4. Stuttgart : Gustav Fischer Verlag, 1991b. 437 p.
20. Komárek J., Anagnostidis K. Cyanoprokaryota. 1. Teil. Chroococcales. Süßwasserflora von Mitteleuropa. Bd 19/1. Jena : Gustav Fischer, 1999. 548 p.
21. Komárek J., Anagnostidis K. Cyanoprokaryota. 2. Teil. Oscillatoriales. Süßwasserflora von Mitteleuropa. Bd 19/2. München : Elsevier 2005. 759 p.
22. Ettl H. Chlorophyta I. Phytomonadina. Süsswasserflora von Mitteleuropa. Bd. 9. Jena : Gustav Fisher Verlag, 1983. 807 p.
23. Крахмальный А.Ф. Динофитовые водоросли Украины (иллюстрированный определитель). Киев: Альтерпрес, 2011. 444 с.
24. Guiry M.D., Guiry G.M. AlgaeBase. 2022. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. <http://www.algaebase.org> (дата обращения: 20.11.2022).

25. Прошкина-Лавренко А. И. Диатомовые водоросли – показатели солености воды // Диатомовый сборник. 1953. С. 186–205.
26. Давыдова Н.Н. Диатомовые водоросли – индикаторы природных условий водоемов в голоцене. Л. : Наука, 1985. 244 с.
27. Баринова С.С., Медведева Л.А., Анисимова О.В. Биоразнообразие водорослей – индикаторов окружающей среды. Тель-Авив : PiliesStudio, 2006. 498 с.
28. Sládeček V. System of Water Quality from the Biological Point of View // Archiv für Hydrobiologie. Beih. 7: Ergebnisse der Limnologie. 1973. 218 p.
29. Мэггарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. М. : Мир, 1992. 184 с.
30. Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М. : Наука, 1982. 287 с.
31. Унифицированные методы исследования качества вод. Ч. 3: Методы биологического анализа вод. М. : СЭВ, 1983. 371 с.
32. Китаев С.П. Основы лимнологии для гидробиологов и ихтиологов / Карельский науч. центр РАН, Ин-т биологии. – Петрозаводск: Карельский науч. центр РАН, 2007. 394 с.
33. Беляева П.Г., Мальшакова Е.В. К изучению альгофлоры р. Сылвы и Сылвенского залива Камского водохранилища // Проблемы загрязнения окружающей среды – 2005 : тезисы докладов VI Междунар. конф. Пермь–Казань–Пермь, сентябрь 2005. С. 58.
34. Климатические особенности в Пермском крае. URL: <http://accident.perm.ru/index.php/novosti/1784-klimaticheskie-osobennosti-2022-g-v-permskom-krae>, <http://accident.perm.ru/index.php/spravochnyj-razdel/klimat/1497-klimaticheskie-osobennosti-2020-goda-v-permskom-krae> (дата обращения: 15.09.2023).
35. Охапкин А.Г. Структура и сукцессия фитопланктона при зарегулировании речного стока (на примере р. Волги и её притоков) : дис. ... д-ра биол. наук. СПб. : Ин-т озероведения РАН, 1997. 280 с.
36. Корнева Л.Г. Фитопланктон водохранилищ бассейна Волги. Кострома : Костромской печатный дом, 2015. 284 с.
37. Lürling M., Van Oosterhout F., Faassen E. Eutrophication and warming boost cyanobacterial biomass and microcystins // Toxins. 2017. № 9 (2). P. 64. doi: 10.3390/toxins9020064
38. Rasconi S., Winter K., Kainz M.J. Temperature increase and fluctuation induce phytoplankton biodiversity loss—Evidence from a multi-seasonal mesocosm experiment // Ecology and Evolution. 2017. № 7. PP. 2936–2946. doi: 10.1002/ece3.2889
39. Golubkov S.M. Effect of climatic fluctuations on the structure and functioning of ecosystems of continental water bodies // Contemporary Problems of Ecology. 2021. № 14 (1). PP. 1–10. doi: 10.3390/toxins9020064
40. Liu C., Sun X., Su L., Cai J., Zhang L., Guo L. Assessment of phytoplankton community structure and water quality in the Hongmen Reservoir // Water Quality Research Journal. 2021. № 56. PP. 19–30. doi: 10.2166/wqrj.2021.022
41. Таусон А.О. Водные ресурсы Молотовской области. Молотов : ОГИЗ, 1947. 321 с.
42. Беляева П.Г. Многолетняя динамика состава и распределения фитопланктона Воткинского водохранилища (бассейн Камы, Пермский край) // Ботанический журнал. 2018. Т. 103, № 3. С. 297–312. doi: 10.2166/wqrj.2021.022
43. Сукцессии биоценозов Бухтарминского водохранилища. Омск : Изд-во Омского гос. аграрного ун-та, 2009. 244 с.
44. Кожкова О.М., Башарова Н.И. Продуктивность ангарских водохранилищ // Биологические ресурсы внутренних водоемов Сибири и Дальнего Востока. М. : Наука, 1984. С. 175.
45. Кожевникова Н.А. Видовая структура фитопланктона Красноярского водохранилища (1977–2000 гг.) // Современные проблемы гидробиологии Сибири: тезисы докладов Всероссийской конференции. Томск, 2001. С. 48.
46. Баженова О.П., Михайлов В.В. Фитопланктон как показатель современного экологического состояния Новосибирского водохранилища // Биология внутренних вод. 2021. Т. 14, № 6. С. 564–573. doi: 10.1134/S1995082921050023

47. Корнева Л.Г., Глущенко Г.Ю. Состав и сезонная сукцессия фитопланктона Таганрогского залива Азовского моря и нижнего течения р. Дон в условиях изменяющегося климата // Биология внутренних вод. 2020. Т. 13, № 1. С. 18–26. doi: 10.1134/S1995082920010071
48. Анциферова Г.А. Биоиндикация в геоэкологии: об эвтрофировании межледниковых, голоценовых и современных поверхностных водных экосистем бассейна Верхнего Дона // Вестник Воронежского университета. Геология. 2005. № 1. С. 240–250.
49. Баженова О.П. Фитопланктон Верхнего и Среднего Иртыша в условиях зарегулированного стока. Омск : Изд-во ОмГАУ, 2005. 246 с.
50. Nowicka-Krawczyk P., Żelazna-Wieczorek J., Skrobek I., Ziulkiewicz M., Adamski M., Kaminski A., Źmudzki P. Persistent Cyanobacteria Blooms in Artificial Water Bodies-An Effect of Environmental Conditions or the Result of Anthropogenic Change // International Journal of Environmental Research and Public Health. 2022. Vol. 19, № 12. P. 6990. doi: 10.3390/ijerph19126990
51. Astuti L.P., Sugianti Y., Warsa A., Sentosa A.A. Water Quality and Eutrophication in Jatiluhur Reservoir, West Java, Indonesia // Polish Journal of Environmental Studies. 2022. Vol. 31, № 2. PP. 1493–1503. doi: 10.15244/pjoes/142475
52. González E., Roldán G. Eutrophication and Phytoplankton: Some Generalities from Lakes and Reservoirs of the Americas. In: Microalgae - From Physiology to Application, IntechOpen; 2020. 244 p. [Electronic resource]. Available at: doi: 10.5772/intechopen.89010 (accessed: 12.09.2023)

References

1. Trifonova IS. Ekologiya i suktsessiya ozernogo fitoplanktona [Ecology and succession of lake phytoplankton]. Leningrad: Nauka. Publ.; 1990. 184 p. In Russian
2. Korneva LG. Biologicheskie posledstviya evtrofirovaniya [Biological consequences of eutrophication]. In: *Ekologicheskiy monitoring*. Chast' VIII. Sovremennye problemy monitoringa presnovodnykh ekosistem [Environmental monitoring. Part VIII. Modern problems of monitoring freshwater ecosystems]. Rozenberg GS, editor. Nizhniy Novgorod: izdatel'stvo Nizhegorodskogo gos. un-ta Publ.; 2014. PP. 113–148. In Russian
3. Tret'yakova SA. Fitoplankton Kamskikh vodokhranilishch [Phytoplankton of the Kama reservoirs]. In: *Gidrobiologicheskaya kharakteristika vodoemov Urala*. Sverdlovsk: Akademiya nauk SSSR, UrO. Publ.; 1989. PP. 58–69. In Russian
4. Belyaeva PG. Vidovoy sostav i struktura fitoplanktona Kamskogo vodokhranilishcha [Species composition and structure of phytoplankton in the Kama Reservoir]. *Vestnik Permskogo universiteta. Biologiya*. 2013;3:4-11. In Russian
5. Belyaeva PG. Troficheskiy status kamskogo vodokhranilishcha po fitoplanktonu v letniy period [Trophic status of the Kama reservoir for phytoplankton in summer]. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra RAN*. 2014;16(5):244-248. In Russian
6. Belyaeva PG. Prostranstvenno-vremennye izmeneniya fitoplanktona Kamskogo vodokhranilishcha [Spatiotemporal changes in phytoplankton in the Kama Reservoir]. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra RAN*. 2015;17(5):733-738. In Russian
7. Mikhalev VV, Matskevich IK. Sovremennaya morfometriya Kamskogo vodokhranilishcha [Modern morphometry of the Kama Reservoir]. *Vodnoe khozyaystvo Rossii*. 2010;3:4-18. In Russian
8. Resursy poverkhnostnykh vod SSSR. Osnovnye hidrologicheskie kharakteristiki. T. 11. Sredniy Ural i Priural'e. Vyp. 1. Kama [Surface water resources of the USSR. Basic hydrological characteristics. T. 11. Middle Urals and Urals. Vol. 1. Kama]. Leningrad: Gidrometeoizdat, 1973. 650 p.
9. Kitaev AB. Khimicheskiy sostav vod vodokhranilishcha, ego vnutrigodovoe izmenenie [Chemical composition of reservoir waters, its intra-annual changes]. *Aktual'nye voprosy hidrologii i hidrokhimii Kamskogo vodokhranilishcha*. Perm: Perm. gos. un-t Publ.; 2004. pp. 180-185. In Russian

10. Lepikhin AP, Lyubimova TP, Parshakova YaN, Lyakhin YuS, Bogomolov AV. Osobennosti chislennogo modelirovaniya plotnostnykh stratifikatsionnykh effektov v dinamike krupnykh vodokhranilishch [Peculiarities of numerical modeling of density stratification effects in the dynamics of large reservoirs]. *Vodnoe khozyaystvo Rossii*. 2016;4:32-46. In Russian
11. Vasser SP, Kondrat'eva NV, Masyuk NP, Palamar'-Mordvintseva GM, Vetrova ZI, Kordyum EL, Moshkova NA, Prihod'kova LP, Kovalenko OV, Stupina VV, Tsarenko PM, Yunger VP, Radchenko MI, Vinogradova ON, Buhiyarovna LN, Razumna LF. Vodorosli. Spravochnik [Algae: Handbook]. Kiev: Naukova Dumka Publ.; 1989. 608 p. In Russian
12. Metodika izucheniya biogeotsenozov vnutrennikh vodoemov [Methodology of studying biogeocenoses of inland water bodies]. Moscow: Nauka Publ.; 1975. 239 p. In Russian
13. Opredelitel' presnovodnykh vodorosley SSSR; v 14 t. [Guide to freshwater algae of the USSR]. Moscow; Leningrad: Sovetskaya nauka Publ.; 1951-1986. vols. 1-14. In Russian
14. Starmach K. Flora Słodkowodna Polski. T. 3. Euglenophyta - Eugleniny. Warszawa: PWN Publ.; 1983. 594 p.
15. Komárek J, Fott B. Chlorophyceae (Gruunalgen). Ordnung: Chlorococcales. Bd. 16 (7, 1). Schweizerbart: Stuttgard Publ.; 1983. 1044 p.
16. Krammer K, Lange-Bertalot H. Bacillariophyceae. T. 1: Naviculaceae. Süßwasserflora von Mitteleuropa. 2/1. Jena: Gustav Fischer Verlag; 1986. 876 p.
17. Krammer K, Lange-Bertalot H. Bacillariophyceae. T. 2: Bacillariaceae, Epithemiaceae, Surirellaceae. Süßwasserflora von Mitteleuropa. 2/2. Stuttgart: Gustav Fischer Verlag; 1988. 596 p.
18. Krammer K, Lange-Bertalot H. Bacillariophyceae. T. 3: Centrales, Fragilariaeae, Eunotiaceae. Süßwasserflora von Mitteleuropa. 2/3. Stuttgart: Gustav Fischer Verlag; 1991a. 576 p.
19. Krammer K, Lange-Bertalot H. Bacillariophyceae. T. 4: Achanthaceae. Süßwasserflora von Mitteleuropa. 2/4. Stuttgart: Gustav Fischer Verlag; 1991b. 437 p.
20. Komárek J, Anagnostidis K. Cyanoprokaryota. 1. Teil. Chroococcales. Süßwasserflora von Mitteleuropa. Bd 19/1. Jena: Gustav Fischer Verlag; 1999. 548 p.
21. Komárek J, Anagnostidis K. Cyanoprokaryota. 2. Teil. Oscillatoriales. Süßwasserflora von Mitteleuropa. Bd 19/2. München: Elsevier Verlag; 2005. 759 p.
22. Ettl H. Chlorophyta I. Phytomonadina. Süsswasserflora von Mitteleuropa. Bd. 9. Jena: Gustav Fisher Verlag, 1983. 807 s. In German
23. Krakhmal'nyy AF. Dinofitove vodorosli Ukrayny (illyustrirovannyy opredelitel') [Dinophyte algae of Ukraine (illustrated key)]. Kiev: Al'terpres Publ.; 2011. 444 p.
24. Guiry MD, Guiry GM. AlgaeBase. 2022. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. <http://www.algaebase.org> (date of the application 20.11.2022).
25. Proshkina-Lavrenko AI. Diatomovye vodorosli - pokazateli solenosti vody [Diatoms - indicators of water salinity]. In: *Diatomovyj sbornik*. Leningrad: Lening. Univ. Publ.; 1953. PP. 186-205. In Russian
26. Davydova N. N. Diatomovye vodorosli - indikatory prirodnykh usloviy vodoemov v golotsene [Diatoms - indicators of natural conditions of water bodies in the Holocene]. Leningrad: Nauka Publ.; 1985. 244 p. In Russian
27. Barinova SS, Medvedeva LA, Anisimova OV. Bioraznoobrazie vodorosley - indikatorov okruzhayushchey sredy [Biodiversity of algae – environmental indicators]. Tel-Aviv: PiliesStudio Publ.; 2006, 498 p. In Russian
28. Sládeček V. System of Water Quality from the Biological Point of View. Archiv für Hydrobiologie. Beih. 7. Ergebnisse der Limnologie. 1973. 218 s. In German
29. Megarran E. Ekologicheskoe raznoobrazie i ego izmerenie [Ecological diversity and its measurement]. Moscow: Mir Publ.; 1992. 184 p. In Russian
30. Pesenko YuA. Printsipy i metody kolichestvennogo analiza v faunisticheskikh issledovaniyakh [Principles and methods of quantitative analysis in faunal studies]. Moscow: Nauka Publ.; 1982. 287 p. In Russian

31. Unifitsirovannye metody issledovaniya kachestva vod [Unified methods for studying water quality]. Chast' 3. Metody biologicheskogo analiza vod. Moscow: SEV Publ.; 1983. 371 p. In Russian
32. Kitaev SP. Osnovy limnologii dlya gidrobiologov i ikhtiologov [Fundamentals of limnology for hydrobiologists and ichthyologists] Karel'skiy nauch. tsentr RAN, In-t biologii. Petrozavodsk: Karel'skiy nauch. tsentr RAN Publ.; 2007. 394 p. In Russian
33. Belyaeva PG, Mal'shakova EV. K izucheniyu al'goflory r. Sylvy i Sylvenskogo zaliva Kamskogo vodokhranilishcha [To the study of algal flora of the Sylva River and Sylva Bay of the Kama Reservoir]. In: *Problemy zagryazneniya okruzhayushchey sredy*. Tezisy dokladov VI mezhdunarodnoy konferentsii. [Problems of environmental pollution. Proc. of the Sci. Conf. (Perm-Kazan-Perm, Russia, 20-25 September 2005)]. Perm: IEGM URO RAN Publ.; 2005. p. 58. In Russian
34. Klimaticheskie osobennosti v Permskom krae. [Climatic features in the Perm region] Elektronnyy resurs: <http://accident.perm.ru/index.php/novosti/1784-klimaticheskie-osobennosti-2022-g-v-permskom-krae>, <http://accident.perm.ru/index.php/spravochnyyj-razdel/klimat/1497-klimaticheskie-osobennosti-2020-goda-v-permskom-krae> (date of the application 15.09.2023).
35. Okh apkin AG. *Struktura i suktsessiya fitoplanktona pri zaregulirovaniyu rechnogo stoka (na primere r. Volgi i ee pritokov)* [Structure and succession of phytoplankton during river flow regulation (using the example of the Volga River and its tributaries)] DoctoralSci. Dissertation, Biology] Saint Petersburg: Institute of Lake Science RAS; 1997. 280 p. In Russian
36. Korneva LG. Fitoplankton vodokhranilishch basseyna Volgi [Phytoplankton of reservoirs of the Volga basin] Kostroma: Kostromskoy pechatnyy dom Publ.; 2015. 284 p. In Russian
37. Lürling M, Van Oosterhout F, Faassen E. Eutrophication and warming boost cyanobacterial biomass and microcystins. *Toxins*. 2017;9(2):64. doi: 10.3390/toxins9020064
38. Rasconi S, Winter K, Kainz MJ. Temperature increase and fluctuation induce phytoplankton biodiversity loss—Evidence from a multi-seasonal mesocosm experiment. *Ecology and Evolution*. 2017;7:2936–2946. doi: 10.1002/ece3.2889
39. Golubkov SM. Effect of climatic fluctuations on the structure and functioning of ecosystems of continental water bodies. *Contemporary Problems of Ecology*. 2021;14(1):1–10. doi: 10.3390/toxins9020064
40. Liu C, Sun X, Su L, Cai J, Zhang L, Guo L. Assessment of phytoplankton community structure and water quality in the Hongmen Reservoir // *Water Quality Research Journal*. 2021;56:19–30. doi: 10.2166/wqrj.2021.022
41. Tauson AO. Vodnye resursy Molotovskoy oblasti. [Water resources of the Molotov region] Molotov: OGIZ Publ.; 1947. 321 p. In Russian
42. Belyaeva PG. Mnogoletnyaya dinamika sostava i raspredeleniya fitoplanktona Votkinskogo vodokhranilishcha (basseyin Kamy, Permskiy kray) [Long-term dynamics of the composition and distribution of phytoplankton in the Votkinsk Reservoir (Kama basin, Perm region)]. *Botanicheskiy zhurnal*. 2018;103(3):297–312. doi: 10.2166/wqrj.2021.022. In Russian
43. Sukcessii biotsenozov Bukhtarminskogo vodokhranilishcha [Succession of biocenoses of the Bukhtarma Reservoir] Omsk: Omskii gos. agrarnyi un-t Publ.; 2009. 244 p. In Russian
44. Kozhova OM, Basharova NI. Produktivnost' angarskikh vodokhranilishch [Productivity of Angara reservoirs]. Biologicheskie resursy vnutrennikh vodoemov Sibiri i Dal'nego Vostoka. Moscow: Nauka Publ.; 1984. 175 p. In Russian
45. Kozhevnikova NA. Vidovaya struktura fitoplanktona Krasnoyarskogo vodokhranilishcha (1977–2000 gg.) [Species structure of phytoplankton in the Krasnoyarsk reservoir (1977–2000)]. In: *Sovremennye problemy hidrobiologii Sibiri*. Tezisy dokladov Vserossiyskoy konferentsii [Modern problems of hydrobiology of Siberia. Proc. of the Sci. Conf. (Tomsk, Russia, 2001)]. Tomsk: Tomsk. Gos. Univ. Publ.; 2001 p. 48. In Russian
46. Bazhenova OP, Mikhailov VV. Phytoplankton as an Indicator of the Modern Ecological State of the Novosibirsk Reservoir. *Inland Water Biology*. 2021;14(6):670–678. doi: 10.1134/S1995082921050023

47. Korneva LG, Glushchenko GYu. Sostav i sezonnaya suktsessiya fitoplanktona Taganrogskogo zaliva Azovskogo morya i nizhnego techeniya r. Don v usloviyakh izmenayushchegosya klimata [Composition and Seasonal Succession of Phytoplankton of Taganrog Bay in the Sea of Azov and the Downstream Reaches of the Don River under a Changing Climate]. *Inland Water Biology.* 2020;13(1):23-30. doi: 10.1134/S1995082920010071
48. Antsiferova GA. Bioindikatsiya v geoekologii: ob eutrofirovaniyu mezhlednikovykh, golotsenovykh i sovremennykh poverkhnostnykh vodnykh ekosistem basseyna Verkhnego Doma [Bioindication in geoecology: on the eutrophication of interglacial, Holocene and modern surface water ecosystems of the Upper Don basin]. *Vestnik Voronezhskogo universiteta. Geologiya.* 2005;1:240-250. In Russian
49. Bazhenova OP. Fitoplankton Verkhnego i Srednego Irtysha v usloviyakh zaregulyrovannogo stoka [Phytoplankton of the Upper and Middle Irtysh under regulated flow conditions]. Omsk: Omskii gos. agrarnyi un-t Publ.; 2005. 246 p. In Russian
50. Nowicka-Krawczyk P, Żelazna-Wieczorek J, Skrobek I, Ziulkiewicz M, Adamski M, Kaminski A, Źmudzki P. Persistent Cyanobacteria Blooms in Artificial Water Bodies-An Effect of Environmental Conditions or the Result of Anthropogenic Change. *International Journal of Environmental Research and Public Health.* 2022;19(12):6990. doi: 10.3390/ijerph19126990
51. Astuti LP, Sugianti Y, Warsa A, Sentosa AA. Water Quality and Eutrophication in Jatiluhur Reservoir, West Java, Indonesia. *Polish Journal of Environmental Studies.* 2022;31(2):1493-1503. doi: 10.1524/pjoes/142475
52. J. González E., Roldán G. Eutrophication and Phytoplankton: Some Generalities from Lakes and Reservoirs of the Americas. In: Microalgae - From Physiology to Application, IntechOpen; 2020. 244 p. [Electronic resource]. Available at: doi: 10.5772/intechopen.89010 (accessed 12.09.2023)

Информация об авторе:

Беляева Полина Геннадьевна, д-р биол. наук, с. н. с., лаборатория клеточной иммунологии и нанобиотехнологии, Институт экологии и генетики микроорганизмов Уральского отделения Российской академии наук – филиал Федерального государственного бюджетного учреждения науки Пермского федерального исследовательского центра Уральского отделения Российской академии наук (Пермь, Россия)

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-6741-0424>

E-mail: belyaeva@psu.ru

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

Information about the author:

Polina G. Belyaeva, Cand.Sci. (Biol.), Senior researcher of the laboratory of freshwater microbiology Institute of Ecology and Genetics of Microorganisms of the Ural Branch RAS (Perm, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-6741-0424>

E-mail: belyaeva@psu.ru

The Author declares no conflict of interest.

*Статья поступила в редакцию 09.10.2023;
одобрена после рецензирования 31.01.2024; принята к публикации 14.06.2024.*

*The article was submitted 09.10.2023;
approved after reviewing 31.01.2024; accepted for publication 14.06.2024.*

Научная статья

УДК 628.473.24

doi: 10.17223/19988591/66/11

Биоконверсия твердых отходов животноводства с помощью консорциума органотрофных микроорганизмов: результаты опытно-промышленных испытаний

Денис Александрович Иvasенко¹, Юлия Александровна Франк²,
Роман Викторович Перченко³, Данила Сергеевич Рыбкин⁴,
Анна Леонидовна Герасимчук⁵

*^{1, 2, 3, 5} Национальный исследовательский Томский государственный университет,
Лаборатория промышленной микробиологии, Томск, Россия*

^{1, 2, 4} ООО «Дарвин», Томск, Россия

¹ <https://orcid.org/0000-0001-7132-182X>, ivasenko.da@mail.ru

² <https://orcid.org/0000-0001-6347-4009>, yulia.a.frank@gmail.com

³ perchenko-roman@mail.ru

⁴ danila.rybkin@gmail.com

⁵ <https://orcid.org/0000-0002-2945-2364>, gerasimchuk_ann@mail.ru

Аннотация. Приведены результаты исследования по выделению микроорганизмов-продуцентов и опытно-промышленному испытанию сконструированного бактериального консорциума для совместного компостирования отходов животноводства (на примере птичьего помета) и деревообработки (опилок хвойных пород) в условиях Западной Сибири. В состав консорциума вошли термофильные и термотолерантные штаммы органотрофных непатогенных бактерий, продуцентов гидролитических ферментов, выделенные из отходов животноводства и избыточного активного ила очистных сооружений в Томской области: *Anoxybacillus kamchatkensis* AS-GOS-2, *Bacillus amyloliquefaciens* PL-1, *Aneurinibacillus thermoerophilus* PL-5, *Brevibacillus brevis* PM-3, *Pseudoxanthomonas taiwanensis* PM-cell. Тестирование консорциума в ходе совместного компостирования птичьего помета и опилок хвойных пород в соотношении 1:2, проведенное в течение 46 суток при температуре окружающей среды от +3°C до –15°C, показало положительное влияние консорциума на санитарно-паразитологические и микробиологические характеристики использованного помета. Разработанный консорциум может быть рекомендован для компостирования органических отходов в широком технологическом коридоре значений pH и температур.

Ключевые слова: контролируемое компостирование, органические отходы, биоконверсия, микробные консорциумы, термофильные и термотолерантные органотрофные микроорганизмы

Источник финансирования: работа выполнена при поддержке Фонда содействия инновациям (договор № 48ГРСОПР-С7-15/63638 от 11.12.2020 г.) и Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (проект № FSWM-2020-0019).

Для цитирования: Иvasенко Д.А., Франк Ю.А., Перченко Р.В., Рыбкин Д.С., Герасимчук А.Л. Биоконверсия твердых отходов животноводства с помощью консорциума органотрофных микроорганизмов: результаты опытно-промышленных испытаний // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2024. № 66. С. 213–233. doi: 10.17223/19988591/66/11

Original article
doi: 10.17223/19988591/66/11

Bioconversion of solid livestock waste using a consortium of organotrophic microorganisms: results of the pilot experiment

**Denis A. Ivasenko¹, Yulia A. Frank², Roman V. Perchenko³,
Danila S. Rybkin⁴, Anna L. Gerasimchuk⁵**

^{1, 2, 3, 5} Tomsk State University, Laboratory of Industrial Microbiology,
Tomsk, Russian Federation

^{1, 2, 4} Darwin Ltd., Tomsk, Russian Federation

¹ <https://orcid.org/0000-0001-7132-182X>, ivasenko.da@mail.ru

² <https://orcid.org/0000-0001-6347-4009>, yulia.a.frank@gmail.com

³ perchenko-roman@mail.ru

⁴ danila.rybkin@gmail.com

⁵ <https://orcid.org/0000-0002-2945-2364>, gerasimchuk_ann@mail.ru

Summary. Disposal of agro-industrial wastes is one of the major unresolved environmental problems of our time in many countries of the world, and it is associated with adverse impacts on ecosystems due to their improper storage. Composting is considered one of the most attractive ways of using a wide range of organic wastes due to its environmental safety, low cost and the possibility to obtain useful products. In addition to fresh animal and poultry litter, organic wastes such as lignin and cellulosic materials from crop production, wood processing, and others can be used in co-processing systems through microbial bioconversion to produce organic fertilisers or soil mixes. Many existing methods of controlled composting of waste are based on the use of expensive technological techniques and equipment, which significantly increases the cost of the product. Therefore, in addition to increasing the rate of composting, it is very important to simplify the process of obtaining the finished product and also reduce labour and energy costs.

The aim of this study was to isolate and investigate new strains of organotrophic microorganisms, develop a microbial consortium for accelerated composting, and conduct industrial-scale trials of combined composting of animal waste (poultry manure as an example) and wood processing (conifer sawdust) under the conditions of Western Siberia. During this work, the necessity of aeration of the mixture for successful composting of waste was also investigated.

Sampling of organic wastes (poultry manure, swine manure, and pine sawdust) for research purposes was carried out in January–February 2020 at the relevant enterprises of Tomsk and Tomsk district. The obtained samples of poultry and swine manure served as a source for isolation of thermophilic and thermotolerant heterotrophic microorganisms – organic matter decomposers. A total of 7 pure cultures of organotrophic bacteria were isolated from animal waste and identified by molecular methods, most of which were represented by Gram-positive spore-forming cells (see Fig. 1). The only strain that did not form spores was characterised by its ability to degrade cellulose (see Fig. 2). The bacterial strains isolated from animal waste belonged to the families Paenibacillaceae and Bacillaceae within the phylum Bacillota (see Table 1). The strains were selected for the consortium based on their ability to degrade organic matter, including complex polymers, and general physiological properties that determine the biotechnological potential for waste bioconversion. As a result, the consortium included thermophilic and thermotolerant strains of organotrophic non-pathogenic bacteria that produce hydrolytic enzymes: *Bacillus amyloliquefaciens* PL-1, *Aneurinibacillus thermoerophilus* PL-5, *Brevibacillus brevis* PM-3, and *Pseudoxanthomonas taiwanensis* PM-cell. The consortium also included a thermotolerant organotolerant strain *Anoxybacillus*

kamchatkensis AS-GOS-2, previously isolated from activated sludge of municipal wastewater treatment plant in Tomsk. The physicochemical conditions for the application of the developed consortium are presented in *Table 2*.

Pilot tests of the technology of joint composting of animal waste (poultry manure) and wood processing waste (coniferous sawdust) using the developed microbial consortium were conducted in October-November 2021 for about 6 weeks. Composting of raw materials was carried out in piles (dimensions 3×3×2 m, volume 18 m³) designated as “PB-1” – experimental pile with consortium application and use of forced aeration, “PB-2” – experimental pile with use of forced aeration, and “PB-3” – no effect control pile. All treatments were carried out with a 1:2 ratio of poultry manure to sawdust. Forced aeration of the mixtures in the experimental piles was carried out by discrete air supply at a rate of 0.35 m³/min, starting from the first day of composting in the 12-hour mode after a 12-hour rest. Throughout the experiment, the temperature of each pile mixture was measured at 10 points at a depth of 50 cm (*see Fig. 3*). The obtained data on the temperature changes in the piles during composting testify to intensive biological processes in the PB-1 sample related to the development of thermophilic and thermo-tolerant microorganisms in the consortium.

The physico-chemical and agrochemical parameters of the obtained compost were evaluated for compliance with the normative requirements for organic fertilisers based on animal waste (*see Table 3*). The content of pathogenic and opportunistic microorganisms, the presence of protozoan cysts and oocysts, as well as helminth eggs and larvae were evaluated to control sanitary and hygienic indicators (*see Table 4*). Contrary to the control samples, the compost obtained with the participation of the microbial consortium not only complied with the norms as regards the content of organic matter and other nutrients, but was also characterised by elimination of the eimeriosis pathogen together with a reduction in the number of opportunistic microorganisms to the normative level.

Thus, the combined composting of poultry manure and conifer sawdust in the ratio of 1:2, carried out for 46 days at ambient temperatures from +3°C to -15°C, showed a positive effect of the developed consortium on the quality of the obtained compost. The developed consortium can be recommended for composting organic waste in a wide technological corridor of pH values and temperatures.

The article contains 3 Figures, 4 Tables, 30 References.

Keywords: controlled composting, organic waste, bioconversion, microbial consortia, thermophilic and thermotolerant organotrophic microorganisms

Fundings: This work was funded by Innovation Promotion Fund (Agreement No. 48GRSOPR-S7-I5/63638 dated 12/11/2020) and by Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation (project No. FSWM-2020-0019).

For citation: Ivasenko DA, Frank Yu.A, Perchenko RV, Rybkin DS, Gerasimchuk AL. Bioconversion of solid livestock waste using a consortium of organotrophic microorganisms: Results of the pilot experiment. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2024;66:213-233. doi: 10.17223/19988591/66/11

Введение

Утилизация отходов агропромышленного комплекса (АПК) является одной из основных и нерешенных экологических проблем современности во многих странах мира и связана с неблагоприятным воздействием на экосистемы из-за их неправильного хранения [1, 2]. Современная тенденция развития устойчивого хозяйства и стремления к рециклиру природных ресурсов диктуют необходимость поиска эффективных подходов для управления

отходами АПК. Компостирование рассматривают как один из самых привлекательных способов утилизации широкого спектра органических отходов из-за его экологической безопасности, низкой себестоимости и возможности получения полезных продуктов [3, 4]. Процесс компостирования сводит к минимуму некоторые агрохимические и санитарно-биологические риски, связанные с использованием непереработанных органических отходов [1]. Свежие отходы животноводческих комплексов и птицефабрик, несмотря на высокое содержание питательных веществ, не могут быть использованы для растениеводства непосредственно после их образования. Причина в том, что непереработанные навозы и пометы при внесении на поля вызывают загрязнение почв, поверхностных и грунтовых вод биогенными элементами и могут быть источниками условно-патогенной микрофлоры, цист простейших, яиц гельминтов и личинок насекомых [5–6].

Другие виды органических отходов также могут быть утилизированы в совместных технологических схемах путем микробной биоконверсии с получением органических удобрений или грунтов. Например, лигнин- и целлюлозосодержащие отходы растениеводства, деревообработки, ландшафтных хозяйств. Они обычно содержат около 40–50% целлюлозы, 25–30% гемицеллюлозы и 15–25% лигнина [7]. Древесина содержит много углерода (около 50%) и сравнительно бедна азотом (0,1–1,2%), поэтому широкое применение одних древесных остатков в качестве удобрения малоэффективно. Для удобрения почвы лучше использовать компосты с включением в их состав конвертированных древесно-растительных остатков [8, 9].

Контролируемое компостирование – это биологический процесс, в котором используются встречающиеся в природе микроорганизмы для преобразования биоразлагаемых органических веществ в гумусоподобный продукт. В процессе компостирования уничтожаются болезнетворные микроорганизмы, происходит превращение азота в формы, доступные для растений, уменьшается объем отходов [1–4]. Процесс лимитируется физико-химическими параметрами (температура, влажность, pH и аэрация) и свойствами субстрата [10]. Баланс питательных веществ определяется прежде всего соотношением углерода и азота в компостной смеси. По литературным данным, оптимальное соотношение C:N находится в пределах от 20:1 до 40:1 [11]. Также важным параметром при компостировании является доступ кислорода, необходимого для эффективной жизнедеятельности аэробных микроорганизмов, осуществляющих превращения органического вещества и соединений азота. Адекватное снабжение кислородом позволяет биологическим процессам развиваться с оптимальной эффективностью. Аэрация также влияет на температуру, влажность, содержание углекислого газа (CO_2) и кислорода (O_2) в воздухе, насыщающем компост, а также на скорость удаления дурно пахнущих и потенциально токсичных газов. Минимальная концентрация кислорода для поддержания аэробных условий составляет 5%. Распространенными способами улучшения аэрации во время контролируемого компостирования являются механическое перемешивание материала и принудительная аэрация посредством системы труб [12].

В настоящее время разработаны и предложены различные методы контролируемого компостирования отходов с использованием приемов, способствующих ускорению созревания компостов; конструкций для улучшения массообмена, поддержания определенной температуры и влажности, подачи кислорода, углекислого газа и т. д. Многие из них основаны на применении дорогостоящих технологических приемов и оборудования, что значительно увеличивает стоимость продукта. Поэтому, наряду с повышением скорости компостирования, очень важным является упрощение процесса получения готового продукта, а также снижение трудозатрат и энергоемкости [13].

Цель настоящего исследования заключалась в выделении и изучении штаммов органотрофных микроорганизмов для ускорения компостирования, разработке микробного консорциума на их основе и проведении промышленных испытаний в ходе совместного компостирования отходов животноводства (на примере птичьего помета) и деревообработки (опилок хвойных пород) в условиях Западной Сибири. В ходе работы также исследовалась необходимость аэрации смеси для успешного компостирования отходов.

Материалы и методы

Отбор органических отходов для целей исследования проводили в январе–феврале 2020 г. непосредственно в местах их образования и накопления. Всего отобрано 3 объединенные пробы отходов на профильных предприятиях в г. Томске и Томском районе: проба PL – куриный помет, пометохранилище птицефабрики «Томская» АО «Сибагро»; проба РМ – свиной навоз, навозохранилище свинокомплекса «Томский» АО «Сибагро»; проба CS – сосновые опилки, деревообрабатывающее предприятие, ООО «Томлесдрев». Пробы отбирали стерильными инструментами в одноразовые пластиковые емкости и хранили до анализа и последующего применения при 4°C. Физико-химические и агрохимические показатели органических отходов животноводства и полученных образцов компста оценивали с точки зрения соответствия требованиям ГОСТ 33830-2016 для органических удобрений на основе отходов животноводства [14]. Комплексный лабораторный анализ проводили в аккредитованной испытательной лаборатории ФГБУ «Станция агрохимической службы «Томская». Для контроля санитарно-гигиенических показателей органических отходов и компста проводили паразитологические и микробиологические исследования в ОГБУ «Томская областная ветеринарная лаборатория». В ходе исследований оценивалось содержание условно-патогенных и патогенных микроорганизмов, наличие ооцист и цист простейших, а также яиц и личинок гельминтов.

Для культивирования термофильных и термотолерантных гетеротрофных микроорганизмов-деструкторов органического вещества из проб PL и РМ были использованы богатые питательные среды в жидкой форме без уплотнения агаром – коммерческий ГРМ-бульон (ФБУН ГНЦ ПМБ, Россия) и жидкий аналог среды Plate Count Agar (PCA), содержащий (г/л): дрожжевой экстракт – 2,50, NaCl – 5,00, D-глюкозу – 1,00, пептон ферментативный – 5,00. Селективным фактором при получении накопительных культур служила температура (50°C).

Для выделения бактерий-продуцентов целлюлаз использовали синтетическую среду с микрокристаллической целлюлозой (МКЦ) следующего состава (г/л): KH_2PO_4 – 0,50, $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ – 0,25, МКЦ – 2,00.

Жидкие накопительные культуры получали в аэробных условиях с использованием шейкера (180 об/мин). Полученные культуры послужили источниками для выделения чистых культур штаммов-продуцентов для биоконверсии отходов в составе промышленных консорциумов. Чистые культуры микроорганизмов-деструкторов органического вещества и целлюлолитических микроорганизмов выделяли методом Коха (изолированием отдельно лежащей колонии) на соответствующих плотных питательных средах. Для изучения морфологии клеток применяли метод фазово-контрастного микроскопирования («Биомед 6», Россия) с использованием объектива $\times 100$ и программного обеспечения Toup Tek ToupView, Версия X86.

Идентификацию микроорганизмов и биоинформационный анализ проводили с помощью анализа последовательностей гена 16S рРНК, близких к полным [15]. Тотальная ДНК из колоний была выделена с использованием модифицированного фенол-хлороформного метода [16] с обработкой СТАВ. Для этого около 100 мг биомассы смешивали с 490 мкл ТЕ-буфера (рН 8,0), 15 мкл 20% SDS, протеиназой K, лизоцимом, аккуратно перемешивали и инкубировали в течение 1 ч при 37°C. Вносили 100 мкл 5M NaCl, перемешивали, добавляли 160 мкл СТАВ/NaCl и инкубировали при 65°C в течение 15 мин. Вносили равный объем хлороформа, перемешивали и центрифugировали 5–7 мин при 12 000 об/мин, супернатант смешивали со смесью фенол:хлороформ:изоамиловый спирт (25:24:1), центрифугировали в течение 5 мин при 12 000 об/мин. ДНК осаждали из супернатанта холодным изопропанолом в количестве 0,7× от объема (мкл) с добавлением 35 мкл 3M ацетата натрия. Далее нити ДНК собирали в течение 10 мин при 14 000 об/мин. Осадок дважды промывали в 500 мкл охлажденного 70% этанола в течение 1 мин при 1 400 об/мин. Финальную промывку проводили 100% охлажденным этанолом. Осадок просушивали при 40°C в течение 10–15 мин в твердотельном термостате. Полученную ДНК растворяли в 100 мкл ТЕ буфера. Для амплификации последовательности гена 16S рРНК бактерий использовали праймеры 27F (5' AGAGTTGATCCTGGCTCAG) и 1492R (5' GGTTACCTTGTACGACTT). Состав ПЦР смеси соответствовал рекомендуемому для Таq-полимеразы (#EP0402, Thermo Scientific). Продукты амплификации разделяли в 1% агарозном геле в смеси с интеркалирующим красителем SYBRGreen (1:5 мкл) при 110 V в течение 25 мин и визуализировали на трансиллюминаторе. Секвенирование проводили в ЗАО «Синтол» (г. Москва) автоматизированным методом Сэнгера с предварительной ферментативной очисткой продуктов ПЦР. Из отдельных последовательностей ДНК были получены консенсусные последовательности максимально возможной длины в приложении BioEdit [15]. Для анализа консенсусных последовательностей была использована база данных GenBank NCBI. Близкие к полным последовательности 16S рРНК выделенных и идентифицированных штаммов депонированы в базу данных GenBank NCBI под номерами PP572911–PP572917.

При отборе штаммов для консорциума на основе данных биоинформационного анализа и культуральных свойств учитывали филогенетическое положение и отсутствие патогенных свойств, а также принимали во внимание наличие способности к деструкции органических веществ, включая трудноразлагаемые полимеры и общие физиологические свойства, которые обусловливают биотехнологический потенциал органотрофов для биоконверсии отходов.

Опытную партию консорциума для испытаний получали в ферментере «Ф-200» (Китай) на цитратно-аммонийной среде следующего состава, г/л: натрий лимоннокислый 3-замещенный – 2,0, хлорид натрия – 5,0, сульфат магния 7-водный – 0,2, гидрофосфат аммония – 1,0, дигидрофосфат калия – 1,0, сахара – 1,0, масло растительное в качестве пеногасителя – 10,0. Опытно-промышленные испытания технологии компостирования птичьего помета птицефабрики «Томская» проводили в октябре–ноябре 2021 г. в течение ~6 нед на производственной площадке ООО «Дарвин», г. Томск. В ходе работ тестировали разработанный консорциум для совместного компостиования отходов животноводства (помета) и деревообработки (опилок хвойных пород). Компостирование сырья проводили в буртах. Общее число буртов составило 3, каждый из них имел габариты $3 \times 3 \times 2$ м, объем 18 м³. Были заложены следующие варианты буртов: ПБ-1 – экспериментальный бурт с внесением консорциума и использованием принудительной аэрации; ПБ-2 – экспериментальный бурт с использованием принудительной аэрации; ПБ-3 – контроль без воздействий. Все варианты были заложены при соблюдении пропорций птичьего помета и опилок 1:2. Данное соотношение компонентов попадает в зону оптимального соотношения С:N на основе расчетов с учетом насыпной плотности отходов. Принудительную аэрацию смесей в буртах проводили с помощью дискретной подачи воздуха со скоростью 0,35 м³/мин, начиная с первых суток компостирования в режиме 12 ч через 12 ч в ходе всего технического процесса.

На протяжении всего эксперимента проводили измерения температуры каждого бурта в 10 точках на глубине 50 см. Статистическая обработка данных температурных измерений проведена с применением непараметрического U-критерия Манна–Уитни путем сравнения средних значений на основе не менее 10 индивидуальных замеров в каждой временной точке, полученных для каждого варианта эксперимента. Отличия считали значимыми при $p < 0,01$. На графике представлены средние арифметические значения полученных показателей со стандартным отклонением.

Результаты исследования и обсуждение

Процесс компостирования может быть как аэробным (с потреблением кислорода), так и анаэробным, однако аэробный вариант компостирования гораздо более быстрый и более эффективный с точки зрения нейтрализации неприятного запаха и получения качественного готового продукта [17]. Поэтому исследование было сосредоточено на выделении и тестировании аэробных продуцентов для промышленного применения.

Полученные из куриного помета и свиного навоза накопительные культуры послужили источниками для выделения штаммов-продуцентов для биоконверсии отходов в составе промышленных консорциумов. Всего из отходов животноводства выделено 7 чистых культур органотрофных бактерий. Все устойчиво растущие в чистых культурах штаммы термофильных и термотолерантных бактерий были представлены палочковидными клетками. Большинство представлено грамположительными спорообразующими формами (рис. 1).

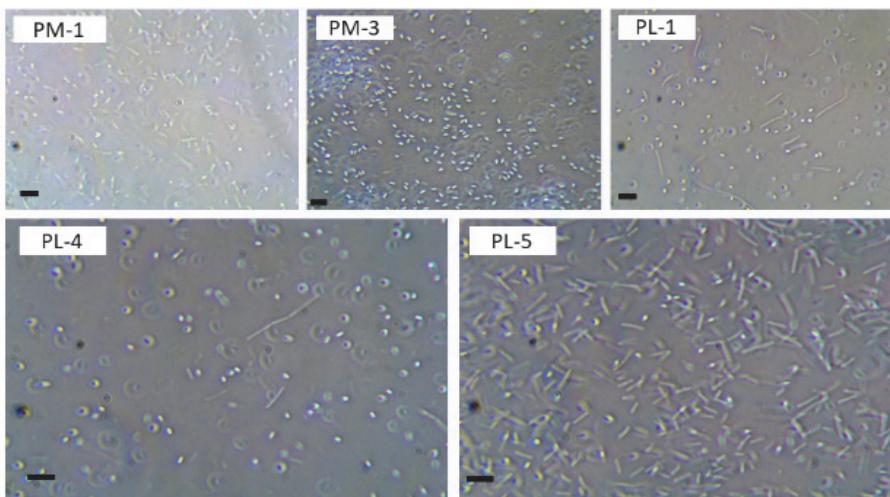


Рис. 1. Клетки и споры штаммов органотрофных бактерий, выделенных из отходов животноводства, фазово-контрастная микроскопия, линейка 5 мкм
[Fig. 1. Cells and spores of organotrophic bacteria isolated from livestock waste, phase-contrast microscopy, scale bar is 5 μ m]

Из бактерий, полученных на среде с МКЦ при 50°C, стабильный рост в культуре показал лишь один штамм – PM-cell из свиного навоза. На плотной среде с добавлением МКЦ в качестве единственного источника углерода и электронов штамм PM-cell образует прозрачные слизистые колонии неправильной формы с неровным краем. Клетки представляют собой короткие мелкие палочки с закругленными концами, 0,5–0,7×1,0–1,5 мкм (рис. 2, а). Клетки неподвижные, не образуют спор, по Граму окрашиваются отрицательно. Штамм разлагает целлюлозу, что подтверждает качественный тест на минеральной питательной среде с фильтровальной бумагой (рис. 2, б).

Штаммы бактерий, выделенные из птичьего помета, относились к семействам *Paenibacillaceae* и *Bacillaceae* внутри филума *Bacillota* (табл. 1). Бактерии, выделенные из пробы куриного помета, близкородственны *Bacillus amyloliquefaciens* (штамм PL-1, 100% гомологии последовательности), *Bacillus subtilis* (PL-4, 99,93%) и *Aneurinibacillus thermoerophilus* (PL-5, 99,93%). Бактерии данных групп, включающих термофильных и термотолерантных представителей, являются органотрофами и могут быть использованы для биоконверсии органического вещества в ходе компостирования.

Интересно, что нам удалось выделить термотолерантного представителя, близкого к *B. subtilis*, что встречается довольно редко, но такие представители могут иметь полезные свойства, как, например, штамм, выделенный ранее из коровьего навоза [18].

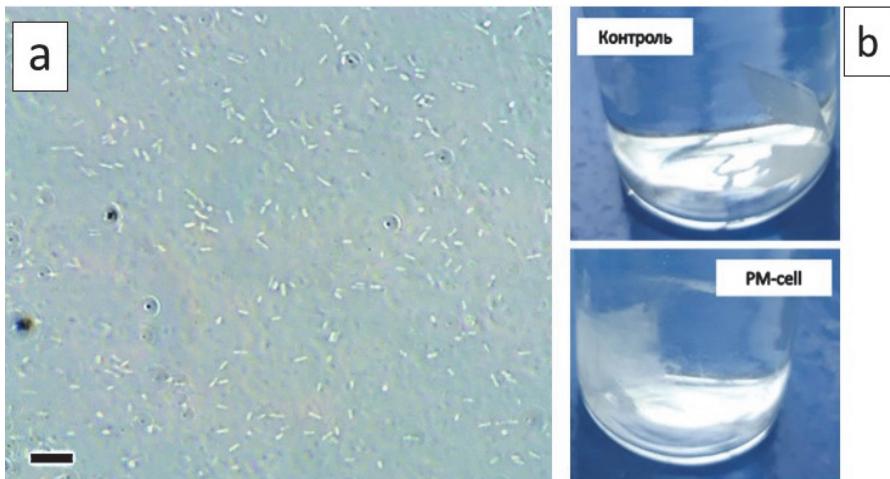


Рис. 2. Клетки штамма PM-cell на агаризованной среде с МКЦ:
а – фазово-контрастная микроскопия, линейка 5 мкм;
б – результаты качественного теста на деструкцию целлюлозы
[Fig. 2. PM-cell strain cells on agar medium with MCC, a - Phase-contrast microscopy, scale bar is 5 μ m, b - Results of a qualitative test for cellulose destruction]

Таблица 1 [Table 1]

Результаты идентификации штаммов бактерий из органических отходов

на основании анализа последовательности гена 16S rPHK

[Data on identification of bacterial strains from organic waste based on analysis
of the 16S rRNA gene sequence]

Штамм [Strain]	Филогенетическая принадлежность [Phylogenetic affiliation]	Ближайший валидно описан- ный родственник [Closest validly described relative]	Номер до- ступа Gen- Bank NCBI [GenBank NCBI accession number]	% сходства (количество совпадающих нуклеотидов) [% similarity (number of matched nucleotides)]
Источник выделения: птичий помет PL [Source of isolation: poultry manure PL]				
PL-1	Bacteria; Bacillota; Ba- cilli; Bacillales; Bacil- laceae; <i>Bacillus</i>	<i>Bacillus</i> <i>amyloliquefaciens</i> SN-15	KR010172	100 (1453 / 1453)
PL-4	Bacteria; Bacillota; Ba- cilli; Bacillales; Bacil- laceae; <i>Bacillus</i>	<i>Bacillus subtilis</i> BRU16-Sr	MT645257	99,93 (1451 / 1452)
PL-5	Bacteria; Bacillota; Bacilli; Bacillales; Paenibacillaceae; <i>Aneurinibacillus</i>	<i>Aneurinibacillus</i> <i>thermoaerophilus</i> DSM 10154	NR_112216	99,93 (1444 / 1445)

Штамм [Strain]	Филогенетическая принадлежность [Phylogenetic affiliation]	Ближайший валидно описанный родственник [Closest validly described relative]	Номер доступа GenBank NCBI [GenBank NCBI accession number]	% сходства (количество совпадающих нуклеотидов) [% similarity (number of matched nucleotides)]
Источник выделения: свиной навоз, PM [Source of isolation: swine manure PM]				
PM-cell	Bacteria; Pseudomonadota; Gammaproteobacteria; Xanthomonadales; Xanthomonadaceae; <i>Pseudoxanthomonas</i>	<i>Pseudoxanthomonas taiwanensis</i> штамм NBRC 101072	NR_113974	100 (1443 / 1443)
PM-1	Bacteria; Bacillota; Bacilli; Bacillales; Paenibacillaceae; <i>Aneurinibacillus</i>	<i>Aneurinibacillus thermoaerophilus</i> SSA4	MH988755	100 (1444 / 1444)
PM-2	Bacteria; Bacillota; Bacilli; Bacillales; Paenibacillaceae; <i>Brevibacillus</i>	<i>Brevibacillus brevis</i> BEA1	EF079071	99,93 (1428 / 1429)
PM-3	Bacteria; Bacillota; Bacilli; Bacillales; Paenibacillaceae; <i>Brevibacillus</i>	<i>Brevibacillus brevis</i> BEA1	EF079071	99,93 (1450 / 1451)

Штаммы PM-1, PM-2 и PM-3 из свиного навоза также идентифицированы как принадлежащие к Bacillota (семейство Paenibacillaceae). Штамм PM-1 на основании анализа последовательности, кодирующей ген 16S рРНК, отнесен к виду *A. thermoaerophilus*, который включает термофильные органотрофные бактерии. Штаммы PM-2 и PM-3 близкородственны (99,93%) штамму *Brevibacillus brevis* BEA1, выделенному из вермикомпоста из отходов производства оливкового масла [19], и также имеют потенциал для применения в составе промышленных консорциумов для компостирования органических отходов. PM-cell относится к *Pseudoxanthomonas taiwanensis*, типовой штамм которого выделен и описан из горячего источника на Тайване [20].

Так как сравнительный анализ маркерных последовательностей ДНК позволил определить видовую принадлежность выделенных микроорганизмов, анализ литературных источников позволил исключить присутствие среди них потенциально патогенных для растений и животных.

При отборе штаммов, которые могут быть включены в состав консорциума, принимали во внимание наличие у ближайших родственников способности к деструкции органических веществ, включая трудноразлагаемые полимеры и общие физиологические свойства, которые обусловливают биотехнологический потенциал органотрофов для биоконверсии отходов. Также отбраковали повторяющиеся штаммы, идентичные по последовательности гена 16S рРНК. В результате был разработан консорциум, предназначенный для компостирования органических отходов животноводства,

перерабатывающей и пищевой промышленности, включающий следующие штаммы:

1. *B. amyloliquefaciens* PL-1 – термотолерантный аэробный органотроф с диапазоном температур от 15 до 60°C, оптимумом при 37°C [21, 22]. Способен к образованию спор. Оптимально растет при pH 5,0–7,0, более слабый рост отмечается при низких значениях pH 4,5. Штамм PL-1 также представляет ценность как продуцент альфа-амилазы и протеаз, так как эти свойства характерны для всех представителей вида *Bacillus amyloliquefaciens* [21].

2. *A. thermoerophilus* (ранее *Bacillus thermoerophilus*) PL-5 – термофильный аэробный деструктор органического вещества с оптимумом для роста при 50–55°C, максимальная температура для деления клеток достигает 65°C, не растет при температуре ниже 35–37°C [23]. Устойчив к высоким значениям pH. Способен к образованию эндоспор. Представители *A. thermoerophilus* хорошо известны как продуценты липаз [24], щелочных целлюлаз [25] и других гидролитических ферментов [26], что делает штамм PL-5 ценным с точки зрения применения в биотехнологиях компостирования отходов.

3. *B. brevis* PM-3 – термотолерантный органотроф с температурным диапазоном для роста от 15 до 55°C и оптимумом при 37°C [27]. Способен к образованию эндоспор. Все известные штаммы *Brevibacillus brevis* гидролизуют казеин и желатин, организм устойчив к высоким значениям pH (до 9,0).

4. *P. taiwanensis* PM-cell – термофильный аэробный сахаролитик. Рост возможен при температуре от 30 до 60°C, оптимум 50°C [20]. Диапазон pH от 6,0 до 11,0, оптимально растет при pH 8,0. Данный микроорганизм производит во внешнюю среду β-глюказидазу – гидролитический фермент, расщепляющий β-гликозидные связи полисахаридов (в частности, целлюлозы). Биопрепараты, содержащие *P. taiwanensis* PM-cell, могут использоваться для разложения полисахаридов, в том числе в условиях высоких температур.

Помимо перечисленных, в состав консорциума вошел выделенный нами ранее из активного ила городских очистных сооружений штамм *Anoxybacillus kamchatkensis* AS-GOS-2. Это термофильная органотрофная бактерия, имеет диапазон температур для роста 38–67°C с оптимумом при 57–62°C, диапазон pH 5,7–9,9 с оптимумом 6,8–8,5 [28]. Клетки способны к образованию эндоспор. Главным образом, микроорганизм утилизирует сахара, включая полисахариды (пектин и крахмал) в аэробных условиях [29, 30].

Физико-химические условия для применения разработанного консорциума представлены в табл. 2.

Для промышленного применения штаммы бактерий культивировали индивидуально во избежание сукцессии отдельных микроорганизмов и формирования неравновесного сообщества и лишь на последнем этапе жидкие культуры каждого штамма объединяли для получения опытной партии биопрепарата. Далее проводили тестирование разработанного консорциума универсального назначения для совместного компостирования отходов животноводства (куриного помета) и деревообработки (опилок хвойных пород).

Таблица 2 [Table 2]

**Тепловая карта, характеризующая технологический коридор
для применения штаммов, вошедших в состав консорциума**
[Heatmap showing the technological corridor for the use of the strains in the consortium]

		Temperatura, °C [Temperature, °C]					
		4–15	15–30	30–45	45–60	60–75	
11	<i>A. kamchatkensis</i> AS-GOS-2						
22	<i>B. amyloliquefaciens</i> PL-1						
33	<i>A. thermoaerophilus</i> PL-5						
44	<i>B. brevis</i> PM-3						
55	<i>P. taiwanensis</i> PM-cell						
		4,0–5,0	5,0–6,0	6,0–7,0	7,0–8,0	8,0–9,0	
		pH, ед. pH [pH, units pH]					

Примечание. Верхний ряд ячеек для каждого штамма характеризует температурную устойчивость, нижний – устойчивость к pH. Интенсивность заливки ячеек отражает устойчивость к данному диапазону температуры и pH (чем темнее, тем выше устойчивость).

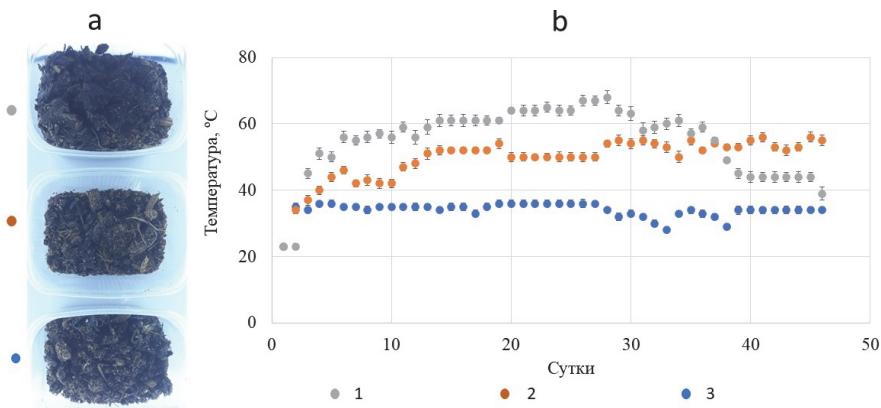
[Note. The top row of cells for each strain characterises temperature resistance, the bottom row pH resistance. The intensity of the cell filling reflects the resistance to a given range of temperature and pH (the darker the cell, the higher the resistance)].

На рис. 3, б показаны температурные кривые смеси в буртах с принудительной аэрацией без применения консорциума микроорганизмов (ПБ-2), с принудительной аэрацией и с применением консорциума микроорганизмов (ПБ-1) по сравнению с интактным контролем (ПБ-3). Средняя температура смеси за период экспозиции в контрольном бурте ПБ-3 (34°C) была значимо ниже ($p < 0,01$) по сравнению с экспериментальными буртами ПБ-2 и ПБ-1 со средними значениями 49 и 55°C соответственно. Сравнительный анализ температурных кривых в буртах ПБ-2 и ПБ-3 с применением критерия Манна–Уитни показал, что температура смеси в бурте с внесением микробного консорциума (ПБ-1) была более высокой ($p < 0,01$). Полученные данные об изменениях температуры в буртах в ходе компостирования свидетельствуют об интенсивных биологических процессах в пробе ПБ-1, связанных с развитием термофильных и термотолерантных микроорганизмов в составе использованного консорциума.

После экспозиции в течение 46 суток были получены экспериментальные образцы биокомпоста на основе органических отходов животноводства (птичьего помета) и сосновых опилок (рис. 3, а).

Результаты лабораторного анализа физико-химических и агрохимических параметров образцов компоста из отходов животноводства (птичьего помета) и отходов деревообработки представлены в табл. 3. Физико-химические и агрохимические показатели полученного компоста, как исходное

сырье в виде отходов, оценивали на соответствие требованиям ГОСТ 33830-2016 для органических удобрений на основе отходов животноводства.



- 1 – Аэрация + консорциум, среднее значение температуры $55,0 \pm 10,3^{\circ}\text{C}$ [Aeration + consortium, average temperature $55.0 \pm 10.3^{\circ}\text{C}
 2 – Аэрация, среднее значение температуры $49,5 \pm 6,5^{\circ}\text{C}$ [Aeration, average temperature $49.5 \pm 6.5^{\circ}\text{C}$]
 3 – Контроль, среднее значение температуры $33,9 \pm 2,4^{\circ}\text{C}$ [Control, average temperature $33.9 \pm 2.4^{\circ}\text{C}$]
 On the X-axis - Day; on the Y-axis - Temperature, $^{\circ}\text{C}$$

Рис. 3. Результаты эксперимента по компостированию: а – внешний вид экспериментальных образцов компоста на основе птичьего помета и хвойных опилок; б – температурные кривые буртов с разными условиями компостиования по сравнению с интактным контролем. В каждой точке показана средняя температура бурта на глубине 50 см по результатам 10 измерений \pm стандартное отклонение
 [Fig. 3. Composting experiment results: a - Appearance of experimental samples of compost based on bird droppings and pine sawdust, b - Temperature curves of piles with different composting conditions compared to intact control. Each point shows the average temperature of the pile at a depth of 50 cm, based on the results of 10 measurements \pm standard deviation]

После компостиования влажность во всех полученных экспериментальных образцах была в пределах нормы (< 75%), содержание органического вещества соответствовало требованиям ГОСТ 33830-2016 [14], составляя не менее 50% (табл. 3). Содержание питательных элементов для растений (N, P, K) удовлетворяло нормативным требованиям во всех образцах. Единственным агрохимическим показателем, превышающим норму, оказался уровень pH (от 8,9 до 9,1 при нормативном значении от 6,5 до 8,5 ед.), который нуждается в коррекции. Для получения в данных условиях компоста, соответствующего требованиям по pH (до 8,5) необходимо продлить срок стабилизации продукта на 2–4 нед. По показателям, характеризующим радиоактивность субстрата, отклонений от нормативных значений в образцах компоста не обнаружено – удельная активность радионуклидов была в норме во всех исследованных пробах (см. табл. 3). Показатели содержания токсичных металлов в компосте также полностью соответствовали требованиям ГОСТ 33830-2016.

В экспериментальном образце биокомпоста ПБ-1, полученном в ходе компостиования органических отходов в присутствии консорциума термо-

фильтральных и термотолерантных микроорганизмов и с принудительной аэрацией, не обнаружено цист кишечных патогенных простейших, жизнеспособных яиц и личинок гельминтов, патогенных и болезнетворных микроорганизмов (табл. 4).

Таблица 3 [Table 3]
**Результаты лабораторных испытаний сырья
 и экспериментальных образцов компоста**
[Results of laboratory analysis of raw materials and experimental compost samples]

Наименование показателя [Index name]	Еди- ницы изме- рения [Units]	Сырьё [Raw materials]		Экспериментальные образцы компоста [Experimental compost samples]			Норма- тив ГОСТ 33830- 2016 [Standard GOST 33830- 2016]
		Птичий помет PL [Poultry manure PL]	Опилки хвойные [Pine sawdust]	ПБ-1 [PB-1]	ПБ-2 [PB-2]	ПБ-3 [PB-3]	
		ед. pH [units pH]	5,00 ± 0,10	–	9,00	9,10	8,90
Массовая доля влаги [Mass fraction of moisture]	%	78,70 ± 0,9	–	55,30 ± 0,80	61,00 ± 0,80	62,40 ± 0,80	< 75,00
Массовая доля сухого вещества [Mass fraction of dry matter]	%	–	39,20 ± 2,00	–	–	–	> 25,00
Зольность [Ash content]	%	13,60 ± 1,50	0,6 ± 0,1	–	–	–	–
Массовая доля органического вещества в пересчете на С [Mass fraction of organic matter in terms of C]	%	–	49,7 ± 0,8	35,5 ± 1,2	42,5 ± 0,8	34,30 ± 1,20	–
Массовая доля органического вещества [Mass fraction of organic matter]	%	86,40	99,40	71,00	85,00	68,60	> 50,00
Массовая доля в сухом веществе [Mass fraction in dry matter]							
Общего азота (N) [Total nitrogen (N)]	%	4,05 ± 0,30	0,49 ± 0,07	4,50 ± 0,30	5,34 ± 0,30	4,69 ± 0,30	> 0,70
Аммонийного азота [Ammonium nitrogen]	%	0,05 ± 0,03	–	1,97 ± 0,20	2,36 ± 0,20	1,01 ± 0,10	–
Общего фосфора (P ₂ O ₅)	%	2,32 ± 0,20	0,06 ± 0,02	3,00 ± 0,20	3,40 ± 0,20	2,70 ± 0,20	> 0,50

Наименование показателя [Index name]	Единицы измерения [Units]	Сырьё [Raw materials]		Экспериментальные образцы компоста [Experimental compost samples]			Норматив ГОСТ 33830-2016 [Standard GOST 33830-2016]
		Птичий помет PL [Poultry manure PL]	Опилки хвойные [Pine sawdust]	ПБ-1 [PB-1]	ПБ-2 [PB-2]	ПБ-3 [PB-3]	
[Total phosphorus (P ₂ O ₅)]							
Общего калия (K ₂ O) [Total potassium (K ₂ O)]	%	2,15 ± 0,10	0,09 ± 0,02	1,70 ± 0,10	2,10 ± 0,10	0,70 ± 0,05	> 0,30
Металлы и мышьяк (валовая форма) [Metals and arsenic (bulk form)]							
Ртуть [Mercury]	мг/кг [mg/kg]	< 0,20	—	< 0,20	< 0,20	< 0,20	< 2,10
Мышьяк [Arsenic]	мг/кг [mg/kg]	< 0,20	—	0,40 ± 0,10	0,30 ± 0,10	0,90 ± 0,10	< 10,00
Кадмий [Cadmium]	мг/кг [mg/kg]	0,36 ± 0,04	0,19 ± 0,07	0,20 ± 0,07	0,24 ± 0,08	0,52 ± 0,18	< 2,00
Свинец [Lead]	мг/кг [mg/kg]	0,23 ± 0,05	1,68 ± 0,59	2,10 ± 0,74	1,32 ± 0,46	5,79 ± 2,01	< 130,00
Радионуклиды (удельная активность) [Radionuclides (specific activity)]							
Цезий-137 [Cesium-137]	Бк/кг [Bq/kg]	< 2,00	—	< 2,00	2,98 ± 7,72	< 2	300,00
Стронций-90 [Strontium-90]	Бк/кг [Bq/kg]	0,00	—	< 0,20	< 0,20	< 0,20	300,00
EPH [Natural radionuclides]	Бк/кг [Bq/kg]	—	—	—	59,85	—	—

Примечание. «—» – не определяли.

[Note. «—» - Not determined].

В образце ПБ-2, полученном с применением аэрации, но без внесения консорциума микроорганизмов, сохранились возбудители эймериоза, которые изначально детектированы в птичьем помете. Таким образом, в результате применения компостирования птичьего помета удалось снизить содержание условно-патогенной микрофлоры. Во всех образцах после компостирования численность энтерококков соответствовала нормативному значению ГОСТ 33830-2016 (табл. 4). Численность бактерий группы кишечной палочки (колиформных бактерий) была снижена по сравнению с характеристиками исходного сырья, однако по окончании эксперимента соответствовала нормативу только в образце ПБ-1, полученному с применением консорциума с аэрацией и прошедшему более интенсивную термообработку в ходе компостирования.

Таким образом, при использованном соотношении птичьего помета и опилок 1:2 компост, соответствующий нормативным требованиям ГОСТ 33830-2016 по санитарно-микробиологическим и паразитологическим показателям, был получен только при применении микробного консорциума и

принудительной аэрации. Устранение возбудителя эймериоза в совокупности со снижением численности условно-патогенной микрофлоры до нормируемого уровня стало возможным за счет устойчивого повышения температуры смеси до уровня выше 60°C.

Таблица 4 [Table 4]

Результаты санитарно-микробиологического и паразитологического анализа сырья и экспериментальных образцов биокомпоста
[Results of hygienic-microbiological and parasitological analyses
of raw materials and compost samples]

Наименование показателя [Index name]	Ед. из- мер. [Units]	Сырьё [Raw materials]	Экспериментальные образцы компоста [Experimental compost samples]			Норматив ГОСТ 33830- 2016 [Standard GOST 33830-2016]
		Птичий помет PL [Poultry manure PL]	ПБ-1 [PB-1]	ПБ-2 [PB-2]	ПБ-3 [PB-3]	
Цисты кишечных патогенных простейших [Cysts of intestinal pathogenic protozoa]	—	Возбудитель эймериоза [Causative agent of eimeriosis]	H/o	Возбудитель эймериоза [Causative agent of eimeriosis]	H/o [N/f]	Не допускается [Not allowed]
Наличие жизнеспособных яиц и личинок гельминтов [Presence of viable helminth eggs and larvae]	—	H/o [N/f]	H/o [N/f]	H/o [N/f]	H/o [N/f]	Не допускается [Not allowed]
Наличие патогенных и болезнетворных микроорганизмов [Presence of pathogenic microorganisms]	кл/г [cells/g]	H/o [N/f]	H/o [N/f]	H/o [N/f]	H/o [N/f]	Не допускается [Not allowed]
Колиформные бактерии [Coliform bacteria]	кл/г [cells/g]	10^6	< 1	10	10^2	1–9
Энтерококки [Enterococci]	кл/г [cells/g]	10^6	< 1	< 1	< 1	1–9

Примечание. «H/o» – не обнаружено; «—» – не определяли.

[Note. «N/f» - not found; «—» - Not determined].

Заключение

Образцы отходов послужили источником для получения термофильных и термотolerантных органотрофных микроорганизмов, в том числе продуцентов липополитических, целлюлолитических и лигнолитических ферментов. Молекулярно-генетические исследования позволили идентифицировать изоляты и отобрать непатогенные формы для включения в состав промышленного консорциума. Данные биоинформационного анализа также послужили основой для оценки метаболического потенциала выделенных микроорганизмов.

На основе выделенных непатогенных штаммов микроорганизмов-продуцентов разработан консорциум для компостирования отходов животноводства и деревообработки с получением органических удобрений, включающий штаммы *Anoxybacillus kamchatkensis* AS-GOS-2 (термофильный органотроф, деструктор органического вещества), *Bacillus amyloliquefaciens* PL-1 (термотолерантный органотроф и продуцент гидролитических ферментов), *Aneurinibacillus thermoerophilus* PL-5 (термофильный органотроф и продуцент гидролитических ферментов), *Brevibacillus brevis* PM-3 (термотолерантный органотроф, продуцент протеолитических ферментов), *Pseudoxanthomonas taiwanensis* PM-cell (термофильный сахаролитик, продуцент целлюлолитических ферментов).

Полученные контрольные и экспериментальные образцы биокомпоста на основе отходов животноводства в сочетании с отходами деревообработки продемонстрировали положительное влияние разработанного консорциума на процесс компостирования. В отличие от контрольных образцов, биокомпост, полученный с участием консорциума, соответствовал нормативам ГОСТа не только в отношении содержания органического вещества и других питательных веществ, но также характеризовался устранением возбудителя эймериоза в совокупности со снижением численности условно-патогенной микрофлоры до нормируемого уровня.

Список источников

- Chilakamarry C.R., Sakinah A.M., Zularisam A., Sirohi R., Khilji I.A., Ahmad N., Pandey A. Advances in solid-state fermentation for bioconversion of agricultural wastes to value-added products: Opportunities and challenges // Bioresource Technology. 2022. Vol. 343. PP. 126065. doi: 10.1016/j.biortech.2021.126065
- Awogbemi O., Von Kallon D.V. Pretreatment techniques for agricultural waste // Case Studies in Chemical and Environmental Engineering. 2022. Vol. 6. PP. 100229. doi: 10.1016/j.cscee.2022.100229
- Tahseen S., Basheer-Salimia R., Hawamde F., Sánchez A. Recycling of organic wastes through composting: process performance and compost application in agriculture // Agronomy. 2020. Vol. 10, № 11. PP. 1838. doi: 10.3390/agronomy10111838
- Becker S.J., Ebrahimzadeh A., Plaza Herrada B.M., Lao M.T. Characterization of compost based on crop residues: changes in some chemical and physical properties of the soil after applying the compost as organic // Communications in Soil Science and Plant Analysis. 2010. Vol. 41, № 6. PP. 696–708. doi: 10.1080/00103620903563931
- Muhammad J., Khan S., Lei M., Khan M.A., Nawab J., Rashid A., Ullah S., Khisro S.B. Application of poultry manure in agriculture fields leads to food plant contamination with potentially toxic elements and causes health risk // Environmental Technology & Innovation. 2020. Vol. 19. PP. 100909. doi: 10.1016/j.eti.2020.100909
- Rayne N., Lawrence A. Livestock manure and the impacts on soil health: a review // Soil Systems. 2020. Vol. 4, № 4. PP. 64. doi: 10.3390/soilsystems4040064
- Isikgora F.H., Remzi Becer C. Lignocellulosic biomass: a sustainable platform for the production of bio-based chemicals and polymers // Polymer Chemistry. 2015. Vol. 6. PP. 4497–4559. doi: 10.1039/C5PY00263J
- Kuba T., Tschöll A., Partl C., Meyer K., Insam H. Wood ash admixture to organic wastes improves compost and its performance // Agriculture, Ecosystems & Environment. 2008. Vol. 127, № 1–2. PP. 43–49. doi: 10.1016/j.agee.2008.02.012
- Huang G.F., Wu Q.T., Wong J.W.C., Nagar B.B. Transformation of organic matter during co-composting of pig manure with sawdust // Bioresource Technology. 2006. Vol. 97, № 15. PP. 1834–1842. doi: 10.1016/j.biortech.2005.08.024

10. Peirce J.J., Weiner R.F., Vesilind P.A. Chapter 14 - Reuse, Recycling, and Recovery // Environmental Pollution and Control, 4th edn. Butterworth-Heinemann, 1998. PP. 177–191.
11. Kulikowska D., Gusiatin Z.M. Sewage sludge composting in a two-stage system: Carbon and nitrogen transformations and potential ecological risk assessment // Waste Management. 2015. Vol. 38. PP. 312–320. doi: 10.1016/j.wasman.2014.12.019
12. Ogunwande G.A., Osunade J.A. Passive aeration composting of chicken litter: effects of aeration pipe orientation and perforation size on losses of compost elements // Journal of Environmental Management. 2011. Vol. 92. PP. 85–91. doi: 10.1016/j.jenvman.2010.08.026
13. Azim K., Soudi B., Boukhari S., Perissol C., Roussos S., Thami Alami I. Composting parameters and compost quality: a literature review // Organic Agriculture. 2018. Vol. 8. PP. 141–158. doi: 10.1007/s13165-017-0180-z
14. ГОСТ 33830-2016. Удобрения органические на основе отходов животноводства. Технические условия. М. : Стандартинформ, 2020.
15. Gerasimchuk A.L., Ivasenko D.A., Bukhtiyarova P.A., Antsiferov D.V., Frank Y.A. Search for new cultured lipophilic bacteria in industrial fat-containing wastes // BIO Web of Conferences. II International Scientific Conference “Plants and Microbes: The Future of Biotechnology” (PLAMIC2020). 2020. Vol. 23. PP. 002012. doi: 10.1051/bioconf/20202302012
16. Möller E.M., Bahnweg G., Sandermann H., Geiger H.H. A simple and efficient protocol for isolation of high molecular weight DNA from filamentous fungi, fruit bodies, and infected plant tissues // Nucleic Acids Research. 1992. Vol. 20, № 22. PP. 6115–6116. doi: 10.1093/nar/20.22.6115
17. Devi S., Sharma C.R., Singh K. Microbiological biodiversity in poultry and paddy straw wastes in composting systems // Brazilian Journal of Microbiology. 2012. Vol. 43. PP. 288–296. doi: 10.1590/S1517-838220120001000034
18. Swain M.R., Laxminarayana K., Ray R.C. Phosphorus solubilization by thermotolerant *Bacillus subtilis* isolated from cow dung microflora // Agricultural Research. 2012. Vol. 1, № 3. PP. 273–279. doi: 10.1007/s40003-012-0022-x
19. Moreno B., Vivas A., Nogales R., Benítez E. Solvent tolerance acquired by *Brevibacillus brevis* during an olive-waste vermicomposting process // Ecotoxicology and Environmental Safety. 2009. Vol. 72, № 8. PP. 2109–2114. doi: 10.1016/j.ecoenv.2009.06.011
20. Chen M.Y., Tsay S.S., Chen K.Y., Shi Y.C., Lin Y.T., Lin G.H. *Pseudoxanthomonas taiwanensis* sp. nov., a novel thermophilic, N₂O-producing species isolated from hot springs // International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology. 2002. Vol. 52, № 6. PP. 2155–2161. doi: 10.1099/00207713-52-6-2141
21. Priest F., Goodfellow M., Shute L.A., Berkeley R. *Bacillus amyloliquefaciens* sp. nov. norn. rev. // International Journal of Systematic Bacteriology. 1987. Vol. 37. PP. 69–71.
22. Gotor-Vila A., Teixidó N., Sisquella M., Torres R., Usall J. Biological characterization of the biocontrol agent *Bacillus amyloliquefaciens* CPA-8: The effect of temperature, pH and water activity on growth, susceptibility to antibiotics and detection of enterotoxic genes // Current Microbiology. 2017. Vol. 74, № 9. PP. 1089–1099. doi: 10.1007/s00284-017-1289-8
23. Meier-Stauffer K., Busse H., Rainey F., Burghardt J., Scheberl A., Hollaus L.F., Kuen B., Makristathis A., Sleytr U., & Paulmessner I. Description of *Bacillus themoaerophilus* sp. nov., to include sugar beet isolates and *Bacillus brevis* ATCC 12990 T // International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology. 1996. Vol. 46. PP. 532–541.
24. Zottig X., Meddeb-Mouelhi F., Charbonneau D.M., Beauregard M. Characterization of a novel alkalophilic lipase from *Aneurinibacillus thermoerophilus*: lid heterogeneity and assignment to family 1.5 // The Protein Journal. 2017. Vol. 36. PP. 478–488. doi: 10.1007/s10930-017-9743-9
25. Acharya S., Chaudhary A. Alkaline cellulase produced by a newly isolated thermophilic *Aneurinibacillus thermoerophilus* WBS2 from hot spring, India // African Journal of Microbiology Research. 2012. Vol. 6. PP. 5453–5458. doi: 10.5897/AJMR11.1491
26. Kamli M.R., Alzahrani N.A.Y., Hajrah N.H., Sabir J.S.M., Malik A. Genome-driven discovery of enzymes with industrial implications from the genus *Aneurinibacillus* // Microorganisms. 2021. Vol. 26. PP. 499. doi: 10.3390/microorganisms9030499

27. Takagi H., Shida O., Kadokawa K., Komagata K., Ueda S. Characterization of *Bacillus brevis* with descriptions of *Bacillus migulanus* sp. nov., *Bacillus choshinensis* sp. nov., *Bacillus parabrevis* sp. nov., and *Bacillus galactophilus* sp. nov. // International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology. 1993. Vol. 43, № 2. PP. 221–231. doi: 10.1099/00207713-43-2-221
28. Kevbrin V., Zengler K., Lysenko A., Wiegel J. *Anoxybacillus kamchatkensis* sp. nov., a novel thermophilic facultative aerobic bacterium with a broad pH optimum from the Geyser valley, Kamchatka // Extremophiles. 2005. Vol. 9, № 5. PP. 391–398. doi: 10.1007/s00792-005-0479-7
29. Lee S.J., Lee Y.J., Ryu N., Park S., Jeong H., Lee S.J., Kim B.C., Lee D.W., Lee H.S. Draft genome sequence of the thermophilic bacterium *Anoxybacillus kamchatkensis* G10 // Journal of Bacteriology. 2012. Vol. 194, № 23. PP. 6684–6685. doi: 10.1128/JB.01877-12
30. Gul-Guven R., Guven K., Poli A., Nicolaus B. *Anoxybacillus kamchatkensis* subsp. *asaccharadens* subsp. nov., a thermophilic bacterium isolated from a hot spring in Batman // Journal of General and Applied Microbiology. 2008. Vol. 54, № 6. PP. 327–334. doi: 10.2323/jgam.54.327

References

1. Chilakamarry CR, Sakinah AM, Zularisam A, Sirohi R, Khilji IA, Ahmad N, Pandey A. Advances in solid-state fermentation for bioconversion of agricultural wastes to value-added products: Opportunities and challenges. *Bioresource Technology*. 2022;343:126065. doi: 10.1016/j.biortech.2021.126065
2. Awogbemi O, Von Kallon DV. Pretreatment techniques for agricultural waste. *CSCEE*. 2022;6:100229. doi: 10.1016/j.cscee.2022.100229
3. Tahseen S, Basheer-Salimia R, Hawamde F, Sánchez A. Recycling of organic wastes through composting: process performance and compost application in agriculture. *Agronomy*. 2020;10(11):1838. doi: 10.3390/agronomy10111838
4. Becker SJ, Ebrahimzadeh A, Plaza Herrada BM, Lao MT. Characterization of compost based on crop residues: changes in some chemical and physical properties of the soil after applying the compost as organic. *Commun. Soil Sci. Plant. Anal.* 2010;41(6):696–708. doi: 10.1080/00103620903563931
5. Muhammad J, Khan S, Lei M, Khan MA, Nawab J, Rashid A, Ullah S, Khisro SB. Application of poultry manure in agriculture fields leads to food plant contamination with potentially toxic elements and causes health risk. *Environ. Technol.* 2020;19:100909. doi: 10.1016/j.etyl.2020.100909
6. Rayne N, Lawrence A. Livestock manure and the impacts on soil health: a review. *Soil Systems*. 2020;4(4):64. doi: 10.3390/soilsystems4040064
7. Isikgora FH, Remzi Becer C. Lignocellulosic biomass: a sustainable platform for the production of bio-based chemicals and polymers. *Polymer Chemistry*. 2015;6:4497–4559. doi: 10.1039/C5PY00263J
8. Kuba T, Tschöll A, Partl C, Meyer K, Insam H. Wood ash admixture to organic wastes improves compost and its performance. *Agric. Ecosyst. Environ.* 2008;127(1-2):43–49. doi: 10.1016/j.agee.2008.02.012
9. Huang GF, Wu QT, Wong JWC, Nagar BB. Transformation of organic matter during co-composting of pig manure with sawdust. *Bioresource Technology*. 2006;97(15):1834–1842. doi: 10.1016/j.biortech.2005.08.024
10. Peirce JJ, Weiner RF, Vesilind PA. Chapter 14 - Reuse, Recycling, and Recovery. In: Environmental Pollution and Control, 4th edn. Butterworth-Heinemann ; 1998. pp. 177–191.
11. Kulikowska D, Gusiati ZM. Sewage sludge composting in a two-stage system: Carbon and nitrogen transformations and potential ecological risk assessment. *Waste Management*. 2015;38:312–320. doi: 10.1016/j.wasman.2014.12.019
12. Ogunwande GA, Osunade JA. Passive aeration composting of chicken litter: effects of aeration pipe orientation and perforation size on losses of compost elements. *J. Environ. Manag.* 2011;92:85–91. doi: 10.1016/j.jenvman.2010.08.026

13. Azim K, Soudi B, Boukhari S, Perissol C, Roussos S, Thami Alami I. Composting parameters and compost quality: a literature review. *Organic Agriculture*. 2018;8:141-158. doi: 10.1007/s13165-017-0180-z
14. GOST 33830-2016. Organic fertilizers based on animal waste. Technical conditions. M: Standartinform; 2020. In Russian
15. Gerasimchuk AL, Ivasenko DA, Bukhtiyarova PA, Antsiferov DV, Frank YA. Search for new cultured lipophilic bacteria in industrial fat-containing wastes. *BIO Web Conf.* 2020;23:002012. doi: 10.1051/bioconf/20202302012
16. Möller EM, Bahnweg G, Sandermann H, Geiger HH. A simple and efficient protocol for isolation of high molecular weight DNA from filamentous fungi, fruit bodies, and infected plant tissues. *Nucleic Acids Research*. 1992;20(22):6115-6116. doi: 10.1093/nar/20.22.6115
17. Devi S, Sharma CR, Singh K. Microbiological biodiversity in poultry and paddy straw wastes in composting systems. *Braz. J. Microbiol.* 2012;43:288-296. doi: 10.1590/S1517-838220120001000034
18. Swain MR, Laxminarayana K, Ray RC. Phosphorus solubilization by thermotolerant *Bacillus subtilis* isolated from cow dung microflora. *Agricultural Research*. 2012;1(3):273-279. doi: 10.1007/s40003-012-0022-x
19. Moreno B, Vivas A, Nogales R, Benitez E. Solvent tolerance acquired by *Brevibacillus brevis* during an olive-waste vermicomposting process. *Ecotoxicol Environ Saf.* 2009;72(8):2109-2114. doi: 10.1016/j.ecoenv.2009.06.011
20. Chen MY, Tsay SS, Chen KY, Shi YC, Lin YT, Lin GH. *Pseudoxanthomonas taiwanensis* sp. nov., a novel thermophilic, N₂O-producing species isolated from hot springs. *IJSEM*. 2002;52(6):2155-2161. doi: 10.1099/00207713-52-6-2141
21. Priest F, Goodfellow M, Shute LA, Berkeley R. *Bacillus amyloliquefaciens* sp. nov. norn. rev. *IJSB*. 1987;37:69-71.
22. Gotor-Vila A, Teixidó N, Sisquella M, Torres R, Usall J. Biological characterization of the biocontrol agent *Bacillus amyloliquefaciens* CPA-8: The effect of temperature, pH and water activity on growth, susceptibility to antibiotics and detection of enterotoxic genes. *Current Microbiology*. 2017;74(9):1089-1099. doi: 10.1007/s00284-017-1289-8
23. Meier-Stauffer K, Busse H, Rainey F, Burghardt J, Scheberl A, Hollaus LF, Kuen B, Makristathis A, Sleytr U, & Paulmessner I. Description of *Bacillus themoaerophilus* sp. nov., to include sugar beet isolates and *Bacillus brevis* ATCC 12990 T. *IJSEM*. 1996;46:532-541.
24. Zottig X, Meddeb-Mouelhi F, Charbonneau DM, Beauregard M. Characterization of a novel alkalophilic lipase from *Aneurinibacillus thermoerophilus*: lid heterogeneity and assignment to family I.5. *Protein J.* 2017;36:478-488. doi: 10.1007/s10930-017-9743-9
25. Acharya S, Chaudhary A. Alkaline cellulase produced by a newly isolated thermophilic *Aneurinibacillus thermoerophilus* WBS2 from hot spring, India. *Afr. J. Microbiol. Res.* 2012;6:5453-5458. doi: 10.5897/AJMR11.1491
26. Kamli MR, Alzahrani NAY, Hajrah NH, Sabir JSM, Malik A. Genome-driven discovery of enzymes with industrial implications from the genus *Aneurinibacillus*. *Microorganisms*. 2021;26:499. doi: 10.3390/microorganisms9030499
27. Takagi H, Shida O, Kadokawa K, Komagata K, Ueda S. Characterization of *Bacillus brevis* with descriptions of *Bacillus migulanus* sp. nov., *Bacillus choshinensis* sp. nov., *Bacillus parabrevis* sp. nov., and *Bacillus galactophilus* sp. nov. *IJSEM*. 1993;43(2):221-231. doi: 10.1099/00207713-43-2-221
28. Kevbrin V, Zengler K, Lysenko A, Wiegel J. *Anoxybacillus kamchatkensis* sp. nov., a novel thermophilic facultative aerobic bacterium with a broad pH optimum from the Geyser valley, Kamchatka. *Extremophiles*. 2005;9(5):391-398. doi: 10.1007/s00792-005-0479-7
29. Lee SJ, Lee YJ, Ryu N, Park S, Jeong H, Lee SJ, Kim BC, Lee DW, Lee HS. Draft genome sequence of the thermophilic bacterium *Anoxybacillus kamchatkensis* G10. *J. Bacteriol.* 2012;194(23):6684-6685. doi: 10.1128/JB.01877-12

30. Gul-Guven R, Guven K, Poli A, Nicolaus B. *Anoxybacillus kamchatkensis* subsp. *asaccharadens* subsp. nov., a thermophilic bacterium isolated from a hot spring in Batman. *J. Gen. Appl. Microbiol.* 2008;54(6):327-334. doi: 10.2323/jgam.54.327

Информация об авторах:

Ивасенко Денис Александрович, ст. преп. кафедры ихтиологии и гидробиологии, Национальный исследовательский Томский государственный университет (Томск, Россия); директор ООО «Дарвин» (Томск, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-7132-182X>

E-mail: ivasenko.da@mail.ru

Франк Юлия Александровна, доцент, канд. бiol. наук, доцент кафедры ихтиологии и гидробиологии, Национальный исследовательский Томский государственный университет (Томск, Россия); заместитель директора по научной работе, ООО «Дарвин» (Томск, Россия). ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-6347-4009>

E-mail: yulia.a.frank@gmail.com

Перченко Роман Викторович, аспирант, Биологический институт, Национальный исследовательский Томский государственный университет (Томск, Россия).

E-mail: perchenko-roman@mail.ru

Рыбкин Данила Сергеевич, главный технолог, ООО «Дарвин» (Томск, Россия).

E-mail: danila.rybkin@gmail.com

Герасимчук Анна Леонидовна, канд. бiol. наук, доцент кафедры ихтиологии и гидробиологии, Национальный исследовательский Томский государственный университет (Томск, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-2945-2364>

E-mail: gerasimchuk_ann@mail.ru

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Information about the authors:

Denis A. Ivasenko, Senior lecturer at the Department of Ichthyology and Hydrobiology, National Research Tomsk State University (Tomsk, Russian Federation); Director, Darwin LLC (Tomsk, Russia).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-7132-182X>

E-mail: ivasenko.da@mail.ru

Yulia A. Frank, Associate professor, PhD, Associate Professor of the Department of Ichthyology and Hydrobiology, National Research Tomsk State University (Tomsk, Russian Federation); Deputy Director for Research, Darwin LLC (Tomsk, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-6347-4009>

E-mail: yulia.a.frank@gmail.com

Roman V. Perchenko, Graduate student, Biological Institute, National Research Tomsk State University (Tomsk, Russian Federation).

E-mail: perchenko-roman@mail.ru

Danila S. Rybkin, Chief Technologist, Darwin LLC (Tomsk, Russian Federation).

E-mail: danila.rybkin@gmail.com

Anna L. Gerasimchuk, PhD, Associate Professor, Department of Ichthyology and Hydrobiology, National Research Tomsk State University (Tomsk, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-2945-2364>

E-mail: gerasimchuk_ann@mail.ru

The Authors declare no conflict of interest.

*Статья поступила в редакцию 13.03.2024;
одобрена после рецензирования 27.04.2024; принята к публикации 14.06.2024.*

*The article was submitted 13.03.2024;
approved after reviewing 27.04.2024; accepted for publication 14.06.2024.*

Научная статья

УДК 591.148:574.583(262.5)
doi: 10.17223/19988591/66/12

Биолюминесценция гребневика *Pleurobrachia pileus* (O.F. Müller 1776)

Александр Валерьевич Мельник¹, Михаил Иванович Силаков²,
Ольга Владимировна Машукова³, Лидия Александровна Мельник⁴

^{1, 2, 3, 4} Институт биологии южных морей им. А.О. Ковалевского РАН
(ФИЦ ИнБиоМ), Севастополь, Россия

¹ <https://orcid.org/0000-0002-4371-384X>, melnikalexand@gmail.com

² <https://orcid.org/0000-0001-6325-7776>, ilmihvokalis@mail.ru

³ <https://orcid.org/0000-0003-3061-9122>, olgamashukova@yandex.ru

⁴ <https://orcid.org/0000-0002-7326-1581>, melniklidi@gmail.com

Аннотация. На протяжении всей истории изучения биолюминесценции вод Чёрного моря исследования были ограничены фотической зоной. С усовершенствованием научного оборудования появилась возможность исследовать биолюминесценцию нижней части кислородной зоны, как результат были обнаружены дневные пики биолюминесценции, расположенные над редоксклином. В конце прошлого века стало известно, что у редоксклина наблюдаются плотные слои копепод и гребневиков. Поэтому возникло предположение, что глубинные пики биолюминесценции в нижней границы кислородной зоны связаны со свечением зоопланктонных организмов, среди которых наиболее вероятным претендентом на эту роль могли быть гребневики *Pleurobrachia pileus* (O.F. Muller 1776). Проблема заключалась в том, что эти животные считались не светящимися. Поэтому потребовались дополнительные исследования, которые показали, что этот вид также светится. В данной работе представлены результаты лабораторных экспериментов и исследований *in situ*, которые показали, что плевробрахия обладает биолюминесцентными свойствами. Биолюминесценцию *P. pileus* исследовали на борту НИС «Профессор Водянищий». Перед началом отбора живых проб выполнялось зондирование зондом «Сальпа МА+» для регистрации дневного максимума свечения у редоксклина. Пробы гребневиков отбирали сетью Богорова-Расса. Показано, что только при температуре, не превышающей 14°C, плевробрахии оставались живыми в течение 2–3 дней. Приведенные сведения свидетельствуют, что температура выше 14°C близка к предельно допустимой для *P. pileus*, поэтому именно при данной температуре (14°C) проводились эксперименты химической и механической стимуляции по высвечиванию гребневиков, которые выявили свечение, однако характер сигналов значимо отличался. Общая доля светящихся организмов от всего лова составила 32,43%, что однозначно доказывает, что плевробрахия светится и вносит значительный вклад в интенсивность свечения на больших глубинах у редоксклина.

Ключевые слова: *Pleurobrachia pileus*, биолюминесценция, Черное море, редоксклин, гребневик

Источник финансирования: работа выполнена в рамках государственного задания ФИЦ ИнБиоМ № 124030400057-4 (FNNZ-2024-0031) «Трансформация структуры и функций экосистем морской пелагиали в условиях антропогенного воздействия и изменения климата».

Благодарность: авторы выражают благодарность в.н.с., к.б.н. отдела функционирования морских экосистем ИнБЮМ В.В. Мельникову за помошь в предоставлении материалов из 33-го рейса НИС «Мария С. Мериан».

Для цитирования: Мельник А.В., Силаков М.И., Машукова О.В., Мельник Л.А. Биолюминесценция гребневика *Pleurobrachia pileus* (O. F. Müller 1776) // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2024. № 66. С. 234–251. doi: 10.17223/19988591/66/12

Original article

doi: 10.17223/19988591/66/12

Bioluminescence of ctenophore *Pleurobrachia pileus* (O.F. Müller 1776)

Alexander V. Melnik¹, Mihail I. Silakov²,
Olga V. Mashukova³, Lidia A. Melnik⁴

^{1, 2, 3, 4} A.O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS,
Sevastopol, Russian Federation

¹ <https://orcid.org/0000-0002-4371-384X>, melnikalexand@gmail.com

² <https://orcid.org/0000-0001-6325-7776>, ilmihvokalis@mail.ru

³ <https://orcid.org/0000-0003-3061-9122>, olgamashukova@yandex.ru

⁴ <https://orcid.org/0000-0002-7326-1581>, melniklidi@gmail.com

Summary. Since the 1980s, in the Black Sea, there has been carried out intensive research of the ctenophores. The features of their distribution over the sea areas, in connection with depth, temperature and salinity, those of nutrition, respiration and reproduction, and luminescence under experimental conditions are being investigated. Until recently, it was believed that the autochthonous inhabitant of the Black Sea, *Pleurobrachia pileus*, (O.F. Muller 1776) is not a luminous species, therefore, in addition to studying the distribution and vital activity of this species, its bioluminescence has not been studied. In addition, throughout the history of studying the bioluminescence of the waters of the Black Sea, bathyphotometers were rarely lowered deeper than the photic zone in in situ studies. As a result, the bioluminescence of the lower part of the oxygen zone of the Black Sea has not been largely studied. However, at the end of the last century redoxclina became known to have dense layers of copepods and crests. Therefore, it was suggested that the deep peaks of bioluminescence at the lower boundary of the oxygen zone are associated with the glow of zooplankton organisms, among which the most likely contender for this role could be pleurobrachia crests.

P. pileus (*Ctenophora: Cydippida*) is found in the North Atlantic Ocean and along the northwestern coasts of Europe. The range of the combtail includes the Baltic Sea, Skagerrak, Kattegat and the North Sea. It is a pelagic species that lives in open waters, but sometimes it is found in rock pools or on the coast. *P. pileus* is also found off the eastern Atlantic coasts of North America and in the Black Sea (See Photo 1). This yellow-bodied organism is distributed all along the coast of Europe in early summer. *P. pileus* has a spherical body up to 15 mm long. On the surface of the body there are eight rows of rowing plates or cten, starting near the aboral pole and extending more than three-quarters of the distance to the mouth. The combtail is seasonally one of the dominant predators and can regulate the number of zooplankton.

The problem was that these animals were considered non-luminous. Therefore, additional studies were required, which showed that these species also glow. These works can be divided into two areas: in situ bioluminescence studies and laboratory measurements of the luminescence intensity of individual organisms.

This paper presents the results of laboratory experiments and in situ studies of the *Pleurobrachia pileus* comb, (O.F. Muller 1776), which showed that this species has bioluminescent properties. The bioluminescence of *P. pileus* was studied during the 116th voyage of the RV Professor Vodyanitsky (See Fig. 1), onboard the vessel. Before the start of sampling, live samples were probed with the Salpa MA+ probe (See Fig. 4) to register the daily maximum glow in redoxcline, which was recorded in this zone, as a rule, in the depth range of 60-70 m, where dense clusters of *P. pileus* crests formed at that time. Samples of ctenophores were taken with a Bogorov–Russ net. It was shown that only at a temperature not exceeding 14°C, the pleurobrachia remained alive for 2-3 days. These data indicate that the temperature above 14°C is close to the maximum permissible for *P. pileus*, therefore, it was at this temperature (14°C) that chemical and mechanical stimulation experiments were carried out to highlight the crests, which revealed a glow, but the nature of the signals was significantly different (See Fig. 5). The photosensitivity of *P. pileus* has not yet been studied enough at this stage of research, and since bioluminescence is inhibited in sunlight in many crests and this photoinhibition is reversible when living samples are kept in the dark, experiments to study the bioluminescence of *P. pileus* were carried out in complete darkness during the daytime. In total, 37 experiments on highlighting pleurobrachial crests were carried out onboard during the 116th voyage of the RV Professor Vodyanitsky. Typical bioluminescent signals of crests do not differ and represent one or two intense peaks with a steep rise front and the same attenuation front, while sharper flashes of greater amplitude, rapidly reaching a maximum and also rapidly decreasing, are observed during chemical stimulation.

The total percentage of luminous organisms from the entire catch was 32.43% (See Table), which unequivocally proves that pleurobrachia glows and makes a significant contribution to the intensity of the glow at great depths in redoxklin. It has been established that bioluminescence in redoxycline has a diurnal rhythm associated with the migrations of crests: during the day it increases when they smoothly migrate to the lower boundary of the oxygen zone, and at night this glow disappears. The dynamics of ctenophore bioluminescence in redoxycline is in the opposite phase to that in the surface layers, where it is associated with phytoplankton bioluminescence. The discovery of this new phenomenon makes it possible to use bioluminescent methods to quickly assess the depth of daytime zooplankton layers for subsequent trapping by plankton nets. This significantly expands the possibilities of studying the structure and functioning of the pelagic ecosystem of the Black Sea and other marine basins with redoxcline.

The article contains 5 Figures, 1 Photo, 1 Table, 26 References.

Keywords: *Pleurobrachia pileus*, bioluminescence, Black Sea, redoxklin, ctenophore

Fundings: This work received financial support from the Russian Academy of Science (project no. 124030400057-4 (FNNZ-2024-0031)).

Acknowledgments: The authors expressed their sincere gratitude to the Ph.D. in Biology Melnikov V. V. for assistance in providing materials from the 33 voyage of the VR "Maria S. Merian".

For citation: Melnik AV, Silakov MI, Mashukova OV, Melnik LA. Bioluminescence of ctenophore *Pleurobrachia pileus* (O. F. Müller 1776). *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology.* 2024;66:234-251. doi: 10.17223/19988591/66/12

Введение

За последние 30 лет фауна гребневиков Черного моря существенно обогатилась: в 1980–1990-е гг. к единственному виду-аборигену плевробрахии

(*Pleurobrachia pileus* (O.F. Muller 1776)) добавились два вида из родов мнемиопсис (*Mnemiopsis leidyi* (A. Agassiz 1865)) и берое (*Beroe ovata* (Mayer 1912)) [1]. Гребневики-вселенцы не только пополнили список макропланктона Черного моря, но и значительно повлияли на структуру и динамику его экосистемы, что привлекло к ним большое внимание. Изучение желетелого макропланктона представляет интерес и с другой точки зрения, поскольку потепление климата и одновременное усиление антропогенной эвтрофикации привели в ряде случаев к существенному росту популяций не только гребневиков, но и медуз [2, 3]. Это повлияло на состояние морских сообществ и отразилось на деятельности человека: забивались рыболовные сети и водоводы, создавались помехи морскому купанию, а в Черном море одновременно с первой вспышкой массового развития мнемиопсиса резко упал промысел хамсы.

С 1980-х гг. в Черном море проводится интенсивное исследование гребневиков-вселенцев: выясняются особенности их распределения по районам моря, в связи с глубиной, температурой и соленостью; изучаются особенности питания, дыхания и размножения, а также особенности свечения в экспериментальных условиях [4–7]. До недавнего времени считалось, что автохтонный житель Черного моря – гребневик *P. pileus* не является светящимся видом [8], поэтому кроме изучения особенностей распространения и жизнедеятельности данного вида, его биолюминесценция не исследовалась.

Кроме того, на протяжении всей истории изучения биолюминесценции вод Чёрного моря в исследованиях *in situ* батифотометры редко опускали глубже фотической зоны. В результате этого биолюминесценция нижней части кислородной зоны Чёрного моря практически не исследовалась. Однако в конце прошлого века стало известно, что у редоксклина наблюдаются плотные слои копепод и гребневиков [9]. Поэтому возникло предположение, что глубинные пики биолюминесценции у нижней границы кислородной зоны связаны со свечением зоопланктонных организмов, среди которых наиболее вероятным претендентом на эту роль могли быть гребневики плевробрахии. Проблема заключалась в том, что эти животные считались не светящимися [8]. Поэтому потребовались дополнительные исследования, которые показали, что этот вид также светится. Эти работы можно разбить на два направления: исследования биолюминесценции *in situ* и лабораторные измерения интенсивности свечения отдельных организмов. Определение характеристик биолюминесценции гребневика проводили в дневное время при полной темноте. Известно, что интенсивность биолюминесценции организмов неодинакова в течение суток, при этом у ктенофора её изменение может достигать двух порядков.

В связи с вышеизложенным целью работы являлось выявить свечение гребневика *P. pileus*, оценив параметры его биолюминесценции.

Материалы и методы

Биолюминесценцию *P. pileus* исследовали в 116-м рейсе НИС «Профессор Водяницкий» на борту судна. Исследования выполняли в центре западной халистазы Черного моря 07.05.2021 в 11⁰⁰–13⁰⁰ (рис. 1).



Рис. 1. Карта расположения станции № 246 отбора проб гребневиков *P. pileus* в мае 2021 г. (рейс 116 «НИС Профессор Водяницкий»)
[Fig. 1.] Location map of *P. pileus* comb sampling station No. 246 in May 2021
(Cruise 116 of VR“Professor Vodyanitsky”)]

Перед началом отбора живых проб выполнялось зондирование зондом «Сальпа МА+» для регистрации дневного максимума свечения у редокс-клина, который в этой зоне регистрировался, как правило, в диапазоне глубин 60–70 м, где в это время формировались плотные скопления гребневиков *P. pileus*. Пробы гребневиков отбирали сетью БР (Богорова–Расса) с ячейй 100 мкм в слое 60–70 м. После замыкания сеть поднимали к поверхности со скоростью 0,4–0,5 м·с⁻¹. После этого организмы помещались в сосуды объемом 3–5 л с профильтрованной (диаметр пор мембранных фильтров 35 мкм) морской водой. Для экспериментов отбирали группу одноразмерных особей (10–12 мм) без содержимого в гастронекстулярной полости. Далее организмы перемещались в отдельные кюветы для стимуляции свечения.

Для изучения биофизических характеристик светоизлучения гребневиков использовали приборный комплекс «Свет» «ФИЦ ИнБЮМ» (Россия), который включает высоковольтный блок питания (ВС-22); люминескоп, состоящий из приемника светового излучения (ФЭУ-71) и темновой камеры для объекта, а также регистрирующее устройство – цифровой интерфейс. Согласно ранее выработанной методике лабораторных исследований биолюминесценции ктенофор [10], в темновую камеру люминескопа устанавливалась кювета объемом 50 см³ из прозрачного оргстекла, в которую отсаживали подопытные и контрольные организмы. Светочувствительность *P. pileus* на данном этапе исследований ещё недостаточно изучена, а так как у многих гребневиков биолюминесценция ингибируется при солнечном свете и это фотоингибиование обратимо при содержании живых образцов в темноте [11], то эксперименты по исследованию биолюминесценции *P. pileus* проводили в полной темноте в дневное время. Конструктивные особенности темновой камеры установки «Свет» и используемых в них кювет позволили применять химический и механический способ раздражения (стимуляции)

ляции) биолюминесцентной системы планктонов, а также изучать спектральное распределение их светоизлучения в оптическом диапазоне длин волн. Для создания естественной для гребневиков реакции на гидродинамические возмущения использовали механическую стимуляцию, которая реализовалась за счет ускорения потоков воды вокруг тела животного с помощью электронасоса. Для регистрации максимальных вспышек использовали химическую стимуляцию спиртом (для чего в кювету вводили около 10% 96% этианола [12]. Всего выполнено 32 эксперимента.

Исследования *in situ* проводились в рейсе 33 НИС «Мария С. Мериан», а также в 100, 102, 105, 108, 113 и 116 рейсах НИС «Профессор Водяницкий». Использовались видеокамеры с одновременным отбором проб воды в режиме реального времени из зоны наблюдений, горизонтальные буксировки многоразовых сетей и вертикальные обловы планктонными сетями.

Для регистрации биолюминесцентного сигнала использовался мультиапараметрический гидробиофизический комплекс «Сальпа-МА+». Данный комплекс предназначен для исследования интенсивности биолюминесцентного излучения организмов в слое Мирового океана 0–250 м в режиме многократного вертикального зондирования со скоростью до 1,2 м/с. Одновременно с исследованием биолюминесценции проводилось измерение фотосинтетически активной радиации, мутности, температуры, электропроводности и гидростатического давления в автономном режиме с питанием от внутреннего источника. Измерение биолюминесценции организмов определялось выбранным методом возбуждения, спектральной чувствительностью фотоприемного устройства. Перевод организмов в активное состояние, при котором они испускают световую энергию, производился методом механического раздражения (стимуляции). Измерение малой интенсивности энергии световых импульсов биолюминесценции проводилось *in situ* при внешней освещенности, превышающей интенсивность биолюминесценции в 10⁷ раз. Измеряемый биолюминесцентный потенциал определялся интенсивностью свечения организмов [13].

Результаты исследования и обсуждение

Краткая характеристика *Pleurobrachia pileus* (O.F. Muller 1776). *P. pileus* (Ctenophora: Cydippida) встречается в северной части Атлантического океана и вдоль северо-западных побережий Европы. Ареал гребневика включает Балтийское море, Скагеррак, Каттегат и Северное море. Это пелагический вид, обитающий в открытых водах, но иногда он встречается в скальных бассейнах или на побережье [14]. *P. pileus* также встречается у восточных атлантических побережий Северной Америки и в Черном море. Этот желетельный организм распространен по всему побережью Европы в начале лета [15].

P. pileus имеет сферическое тело длиной до 15 мм. На поверхности тела расположено восемь рядов гребных пластинок, или ктен, начинающихся вблизи аборального полюса и простирающихся более чем на три четверти расстояния ко рту (фото 1). Гистологическое строение ктен показывает, что

они представляют собой сросшиеся реснички, которые расположены на коротких поперечных пластинах, являющихся биолюминесцентными [16, 17]. Именно синхронное биеение ресничек позволяет животному плавать и придает ему радужный вид.

Ктены гребневика молочно-непрозрачные; эктомезодерма стекловидно-прозрачная; щупальца, оболочка и глотка молочного или у некоторых экземпляров тусклого-оранжевого цвета [14, 17]. Пара длинных щупалец происходит от коротких луковиц щупалец, которые расположены близко к глотке. Основание щупальца широко отделено от глоточного сосуда; сократительное щупальце может быть в пятнадцать-двадцать раз больше длины тела. Вдоль одной стороны щупалец имеется ряд подобных боковых нитей [18].

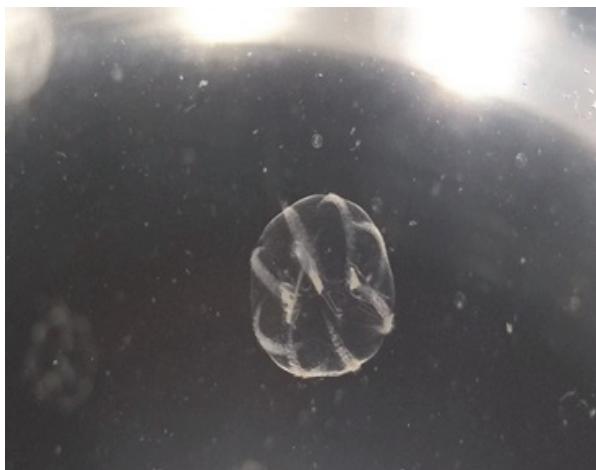


Фото. 1. Фото гребневика *Pleurobrachia pileus* (O.F. Muller 1776). Фото Силаков М.И.
[Photo 1. Photo of *Pleurobrachia pileus* comb (O.F. Muller 1776). Photo Silakov M.I.]

Ряды гребных пластинок используются для медленного продвижения жгетельных вперед, когда они вылавливают добычу. Многочисленные липкие боковые ответвления на щупальцах заманивают добычу зоопланктона в ловушку, когда она полностью вытянута. Захваченную добычу подносят ко рту с другой стороны тела вращательным движением, которое легко наблюдать в неволе [19]. *P. pileus* является хищником и питается такой активно плавающей добычей, как веслоногие моллюски, личинки рыб, различные виды яиц и мелких ракообразных, амфиподы, личинки крабов, личинки ракообразных и каланоидные копеподы. Гребневик сезонно является одним из доминирующих хищников и может регулировать численность зоопланктона [20].

В Северном море на большей части своего ареала плевробрахия существует с другим видом – гребневиком *Bolinopsis infundibulum* (O.F. Müller 1776). Установлено, что эти два вида не конкурируют за пищу, поскольку их пищевые привычки различаются. Так, *P. pileus* остается неподвижным, когда ловит более крупную добычу своими длинными щупальцами, в то время как *B. infundibulum* втягивает поток воды и отфильтровывает более

мелкий и слабо плавающий крошечный зоопланктон [20]. В Черном море плевробрахия сосуществует с двумя видами-вселенцами: мнемиопсисом и берое, и между ними также нет конкуренции за пищу в связи с сезонным различием в размножении трех видов гребневиков. Мнемиопсис и берое более теплолюбивые, и пик их размножения приходится на июль–август и август–сентябрь соответственно [4]. Плевробрахия достигает высокой численности в позднеосенний и зимний периоды [21].

P. pileus совершает большие ежедневные вертикальные миграции, как и его основная добыча – копеподы. Гребневики проводят ночь в верхних слоях воды, обычно чуть ниже термоклина, спускаясь на глубину от 80 до 150 м ранним утром и снова поднимаясь ближе к вечеру [3, 15, 22]. Эти миграции не происходят зимой, и в этот период *P. pileus* остается близко ко дну, часто с прекращением движения гребней ресничек. Данное изменение в поведении гребневика может быть связано с нехваткой добычи в толще воды в это время года.

Нервная система *P. pileus* представлена поверхностным сплетением нервных клеток, которые под рядами гребных пластинок образуют более плотные тяжи, идущие к аборальному органу, служащему для регуляции движения и равновесия [23]. Как и остальные представители Cydippida, плевробрахия – самооплодотворяющийся гермафродит с гонадами из двух пучков. Плевробрахия невероятно плодовита – взрослая особь может выпустить до 1 000 яиц в день, и размножение может происходить при любых размерах [19]. В результате в прибрежных районах в течение нескольких недель может произойти массовое увеличение численности вида. У недавно вылупившихся особей четыре пары параллельных рядов гребней образуют скопления расположенных в радиальном направлении длинных гребней; тело имеет грушевидную форму, а щупальца развиваются на поверхности. Во время развития ряды гребных пластинок удлиняются и разделяются, основание щупальца инвагинирует, а боковые нити развиваются, тело становится более сферическим.

Биолюминесценция *Pleurobrachia pileus*. По результатам 33-го рейса выявлено, что скопления плевробрахий действительно светятся. Установлено, что биолюминесценция у редокклина обладает суточной ритмикой, связанной с миграциями гребневиков: днем она усиливается, когда они плавно мигрируют к нижней границе кислородной зоны, а ночью это свечение пропадает. Динамика биолюминесценции ктенофор у редокклина находится в противофазе к таковой в поверхностных слоях, где она связана с биолюминесценцией фитопланктона [22].

Таким образом, результаты, полученные нами *in situ*, находятся в явном противоречии с работой Хеддока и Кейса (1995) «Не все ктенофоры биолюминесцентны. Плевробрахия» [8]. Эти авторы выполнили обширные исследования в четырех регионах Мирового океана с использованием водолазов, которые собирали каждый организм по отдельности, помещали его в отдельный сосуд и адаптировали как минимум за 30 мин до экспериментов к условиям темноты, в которой и проводили исследования биолюминесцен-

ции (рис. 2). В результате данных физико-химических анализов авторы показали, что нет даже признаков того, что плевробрахии могут светиться (хотя все виды из других семейств дали положительные результаты).

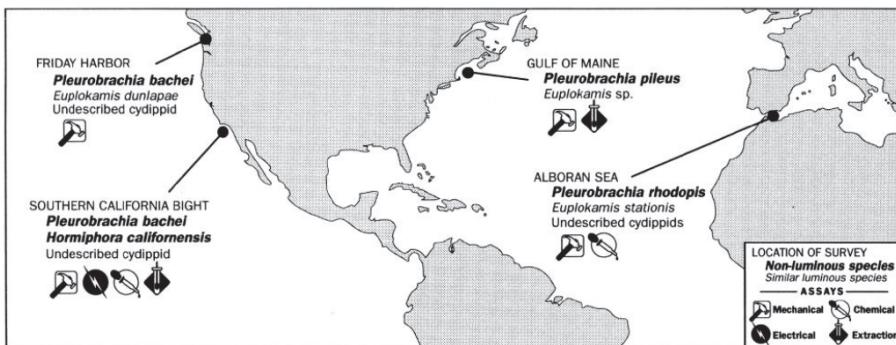


Рис. 2. Районы исследований с указанием видов и типов стимуляции по работе Хеддока и Кейса (1995)

[Fig. 2. Research areas indicating the types and types of stimulation according to the work of Heddock and Case (1995)]

Однако наш практический опыт сбора проб в Черном море говорил об обратном: плевробрахии интенсивно визуально светились в пробах в ночное время. Это свечение продолжалось всего 5–10 мин, так как организмы переставали светиться предположительно из-за иного температурного режима. Поэтому опытным путем время между отбором пробы до проведения эксперимента минимизировано до данного предела.

Вместе с тем нашей задачей являлось подобрать правильный температурный оптимум для данного вида. Поскольку в зоне вылова плевробрахии температура составляла около 14°C, при температуре в лаборатории выше 18–20°C гребневики в аквариумах чувствовали себя подавленно, что выражалось в снижении скорости биения ктен, и через несколько часов погибали, а при температуре 26°C смерть наступала почти сразу.

Показано, что только при температуре, не превышающей 14°C, плевробрахии оставались живыми в течение 2–3 дней. Приведенные сведения свидетельствуют, что температура выше 14°C близка к предельно допустимой для *P. pileus*, что согласуется с данными других исследователей [4, 24]. Поэтому именно при данной температуре (14°C) мы проводили дальнейшие эксперименты по высвечиванию гребневиков.

Первые детальные лабораторные эксперименты по исследованию биолюминесценции черноморской плевробрахии выполнены в отделе биофизической экологии ИнБЮМ О.В. Машуковой (2018). Пробы гребневиков отбирали в районе Севастополя в период с июня по март 2018 г. на глубинах до 30 м с использованием сети Джеди. Гребневиков содержали в емкостях объемом 3–5 л с профильтрованной морской водой. Всего механически стимулировано 85, химически – 57 особей.

В результате этих экспериментов установлено, что гребневики *P. pileus* имеют значительные сезонные изменения интенсивности биолюминесценции. Причем в летний период они не светились так же, как и в опытах Хеддока и Кейса (1995). Однако в ряде экспериментов в осенне-зимний и весенний периоды *P. pileus* высовывалась как при механической, так и при химической стимуляции (рис. 3). Сезонную вариабельность свечения этого вида можно объяснить как сезонными колебаниями температуры воды в Черном море, так и особенностями его экологии: мелкие особи концентрируются в верхней части термоклина, а более крупные – у редоксклина при концентрации кислорода чуть более 1 $\text{мл}\cdot\text{л}^{-1}$ [21, 22, 25]. Показано, что взрослые особи плевропахии предпочитают обитать под термоклином вплоть до нижней границы кислородной зоны [22].

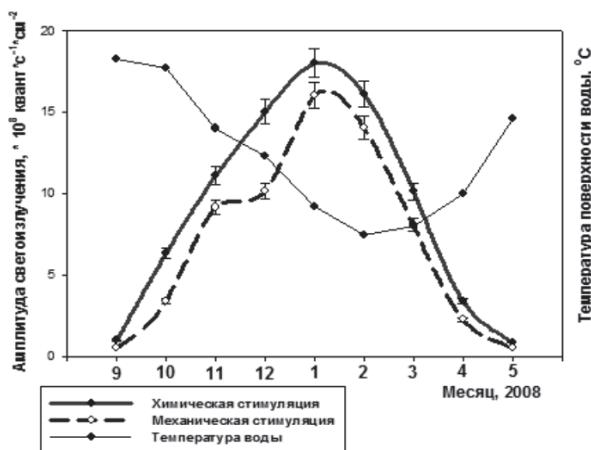


Рис. 3. Сезонная динамика амплитуды светоизлучения *P. pileus* при различных видах стимуляции (Машукова, 2018)

[Fig. 3. On the X-axis - Amplitude of light emission, $10^8 \text{ quantum s}^{-1} \text{cm}^{-2}$, Water surface temperature, $^{\circ}\text{C}$; on the Y-axis – Month. Seasonal dynamics of *P. pileus* light emission amplitude under various types of stimulation (Mashukova, 2018)]

Приведенные данные о вертикальном распределении *P. pileus* в Черном море также свидетельствуют о холодолюбивости данного вида [21, 25, 26]. Таким образом, повышение амплитуды биолюминесценции у *P. pileus* на несколько порядков при понижении температуры воды до 10°C в весенний и осенний периоды объясняется тем, что похолодание гребневики хорошо переносят. Именно поэтому численность их популяции в позднеосенний и особенно в зимний период резко увеличивается.

Цикл экспериментов О.В. Машуковой убедительно показал, что этот вид имеет сезонную изменчивость биолюминесценции (т.е. в определенные сезоны он светится, а в другие – нет) [12]. С другой стороны, все пробы в экспериментах О.В. Машуковой собраны в зоне мелководья (до 30 м), и поэтому вопрос о том, светятся ли они в холодных водах у редоксклина (на глубинах 50 м и ниже), по-прежнему оставался открытым.

Для выяснения этого обстоятельства в 116-м рейсе НИС «Профессор Водяницкий» в мае 2021 г. в центре восточной халистазы (см. рис. 1) выполнены дополнительные эксперименты на материале, собранном в слое 50 м, где на данной глубине регистрировался устойчивый пик биолюминесценции с максимальным значением 4 738 пВт см⁻²·л⁻¹ (рис. 4).

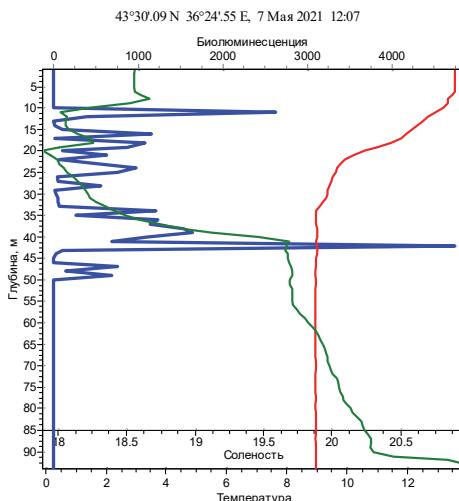


Рис. 4. Вертикальный профиль биолюминесценции (синий), температуры (зелёный) и солёности (красный) на станции № 246

[Fig. 4. On the X-axis - Depth, m; on the Y-axis - Temperature, °C, Salinity, ‰. Vertical profile of bioluminescence (blue), temperature (green) and salinity (red) at station No. 246]

При исследованиях черноморский гребневик *P. pileus* высвечивался как при химической, так и при механической стимуляции, однако характер сигналов значительно отличался (рис. 5).

Так, амплитуда свечения гребневика при химической стимуляции в 3 раза, а продолжительность в 1,5 раза выше таковой при механической стимуляции. Данное различие в биолюминесценции гребневиков можно объяснить разной чувствительностью организмов к тому или иному стимулу. Так, химическая стимуляция *P. pileus* приводит к полному высвечиванию осо-бей, заканчивающемуся их гибелю [12]. Именно этим объясняются высокие показатели амплитуды и энергии светоизлучения при химической стимуляции. Механическая стимуляция в большинстве случаев не приводит к гибели организмов, а лишь раздражает mechanoreцепторные клетки гребневиков, что соответствует природным гидродинамическим стимулам (волне-нию воды, перемешиванию водных масс и т.д.) по способу и интенсивности воздействия.

Всего в ходе проведения лабораторных исследований на борту НИС «Профессор Водяницкий» в 116-м рейсе выполнено 37 экспериментов по высвечиванию гребневиков плевробрахий. Типичные биолюминесцентные

сигналы гребневиков не отличаются и представляют собой один-два интенсивных пика с крутым фронтом нарастания и таким же фронтом затухания, при этом более резкие вспышки большей амплитуды, быстро достигающие максимума и также быстро спадающие, наблюдаются при химической стимуляции. Из 37 отобранных организмов большая часть высыпалась при механической стимуляции (таблица).

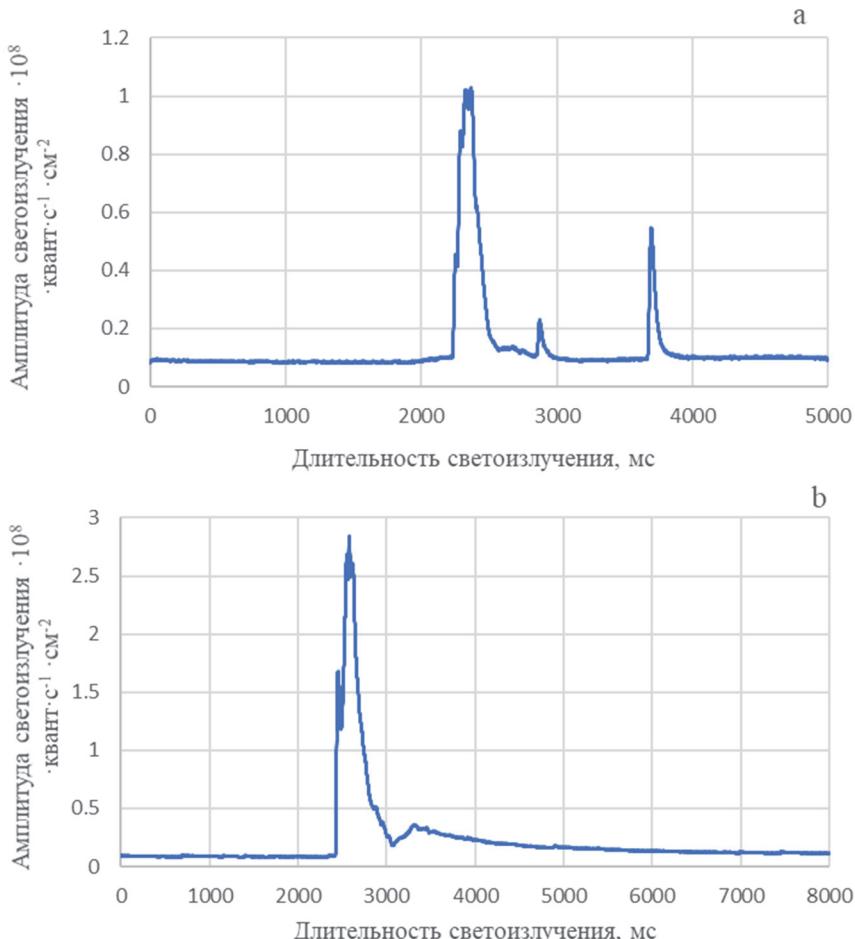


Рис. 5. Амплитуда биолюминесцентных пиков *P. pileus* (экземпляр № 34) при разных методах стимуляции: а – механическая, б – химическая
[Fig. 5. On the X-axis - Amplitude of light emission, 10^8 quantum $s^{-1} \cdot cm^{-2}$; on the Y-axis - Duration of light emission, ms. The amplitude of the bioluminescent peaks of *P. pileus* (specimen No. 34) with different stimulation methods: a - mechanical, b - chemical]

Таким образом, нами показано, что гребневики действительно создают светящиеся слои у редоксклина. Несмотря на огромный перепад давления и влияние планктонной сети, около трети животных оказались способными светиться.

Результаты экспериментальных исследований светимости гребневиков *P. pileus* по материалам сборов 116-го рейса НИС «Профессор Водяницкий» в мае 2021 г.

[The results of experimental studies of the luminosity of pileus combs based on the materials of the collections of the 116 flight of the RV "Professor Vodyanitsky" in May 2021]

Номер эксперимента [Experiment number]	Вид организма [Type of organism]	Размер тела, мм [Body size, mm]	Механическая стимуляция [Mechanical stimulation]	Химическая стимуляция [Chemical stimulation]
1	<i>P. pileus</i>	12	-	-
2	<i>P. pileus</i>	10	-	-
3	<i>P. pileus</i>	16	-	-
4	<i>P. pileus</i>	20	-	-
5	<i>P. pileus</i>	10	+	-
6	<i>P. pileus</i>	16	+	+
7	<i>P. pileus</i>	16	-	-
8	<i>P. pileus</i>	8	-	-
9	<i>P. pileus</i>	11	+	+
10	<i>P. pileus</i>	13	-	-
11	<i>P. pileus</i>	9	-	-
12	<i>P. pileus</i>	17	-	-
13	<i>P. pileus</i>	7	-	-
14	<i>P. pileus</i>	9	-	-
15	<i>P. pileus</i>	8	+	-
16	<i>P. pileus</i>	7	-	-
17	<i>P. pileus</i>	17	-	-
18	<i>P. pileus</i>	8	+	+
19	<i>P. pileus</i>	7	-	-
20	<i>P. pileus</i>	10	-	-
21	<i>P. pileus</i>	7	-	-
22	<i>P. pileus</i>	9	+	-
23	<i>P. pileus</i>	13	-	-
24	<i>P. pileus</i>	8	-	-
25	<i>P. pileus</i>	7	-	-
26	<i>P. pileus</i>	6	-	-
27	<i>P. pileus</i>	11	+	+
28	<i>P. pileus</i>	8	+	+
29	<i>P. pileus</i>	8	-	-
30	<i>P. pileus</i>	8	-	-
31	<i>P. pileus</i>	8	+	-
32	<i>P. pileus</i>	18	-	+
33	<i>P. pileus</i>	7	-	-
34	<i>P. pileus</i>	12	+	+
35	<i>P. pileus</i>	8	-	-
36	<i>P. pileus</i>	6	+	-
37	<i>P. pileus</i>	8	+	+

Примечание. «-» – отсутствие биолюминесцентного сигнала, «+» – биолюминесцентный сигнал зафиксирован.

[Note. "-" - there is no bioluminescent signal, "+" - a bioluminescent signal has been received].

Заключение

На данный момент ещё нет конкретного вывода о природе биолюминесценции *P. pileus*, но общая доля светящихся организмов от всего лова составила 32,43%, что однозначно доказывает, что плевробрахия светится и вносит значительный вклад в интенсивность свечения на больших глубинах у редоксклина. Исследования Хеддока и Кейса (1995), вероятно, проводились без учета высокой чувствительности гребневиков плевробрахий к температурному режиму. Опыты, которые они проводили, содержали целый ряд этапов, которые являлись губительными для этих организмов. В результате этого получены ошибочные данные о том, что этот род не обладает способностью светиться. Опыты О.В. Машуковой у берегов Севастополя (2018) опровергли существовавшее почти 25 лет мнение о том, что плевробрахии не светятся. Более того, они показали, что Хеддок и Кейс (1995) проводили опыты без представления о том, что плевробрахии имеют сезонную изменчивость свечения (вполне вероятно, они собирали пробы летом, когда этот вид не светится). Настоящие исследования однозначно закрыли вопрос о том, способна ли плевробрахия светиться в зоне глубинных пиков биолюминесценции. Эти опыты, ставшие логическим продолжением работы О.В. Машуковой, убедительно показали способность слоев плевробрахий у редоксклина создавать нижний пик биолюминесценции. Открытие этого нового феномена позволяет использовать биолюминесцентные методы для быстрой оценки глубины дневных слоев зоопланктона для последующих обловов планктонными сетями. Это значительно расширяет возможности изучения структуры и функционирования пелагической экосистемы Чёрного моря и других морских бассейнов с редоксклином.

Список источников

1. Öztürk B., Mihneva V., Shiganova T. First records of *Bolinopsis vitrea* (L. Agassiz, 1860) (Ctenophora: Lobata) in the Black Sea // Aquatic Invasions. 2011. Vol. 6, № 3. PP. 355–360. doi: 10.3391/ai.2011.6.3.12
2. Purcell J.E. Climate effects on formation of jellyfish and ctenophore blooms: a review // Journal of the Marine Biological Association of the UK. 2005. Vol. 85, № 3. PP. 461–476. doi: 10.1017/S0025315405011409
3. Аннинский Б.Е., Финенко Г.А., Дацык Н.А. Альтернативные условия массового появления сцифоидной медузы *Aurelia aurita* (Linnaeus, 1758) и гребневика *Pleurobranchia pileus* (O.F. Muller, 1776) в планктоне Черного моря // ЮГ России: экология, развитие. 2020. Т. 15, № 2. С. 35–47. doi: 10.18470/1992-1098-2020-2-35-47
4. Заика В.Е., Токарев Ю.Н., Машукова О.В. Видовые различия гребневиков Черного моря в реакциях на изменение температуры // Морской экологический журнал. 2014. Т. 13, № 1. С. 17–25.
5. Финенко Г.А., Романова З.А., Аболмасова Г.И., Аннинский Б.Е., Павловская Т.В., Бит Л., Кидейс А. Гребневики-вселенцы и их роль в трофодинамике планктонного сообщества в прибрежных районах крымского побережья Черного моря (Севастопольская бухта) // Океанология. 2006. Т. 46, № 4. С. 507–517. doi: 10.1134/S0001437006040047
6. Mashukova O., Danilova O., Melnik L. Variability of the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* A.Gassiz (Ctenophora: Lobata) bioluminescence while regeneration // Ecologica Montenegrina. 2020. Vol. 37. PP. 19–26. doi: 10.37828/em.2020.37.3

7. Esser M., Greve W.M., Boersma M. Effects of temperature and the presence of benthic predators on the vertical distribution of the ctenophore *Pleurobrachia pileus* // Marine Biology. 2004. Vol. 145, № 3. PP. 595–601. doi: 10.1007/s00227-004-1348-0
8. Haddock S.H.D., Case J.F. Not all ctenophores are bioluminescent: *Pleurobrachia* // Biological Bulletin. 1995. Vol. 189, № 3. PP. 356–362. doi: 10.2307/1542153
9. Флинт М.В. Структура и продукционные характеристики планктонных сообществ Чёрного моря. М. : Наука, 1989. 266 с.
10. Tokarev Yu.N., Mashukova O.V. Bioluminescence of the Black Sea ctenophores-alien as an index of their physiological condition // Luminescence - An Outlook on the Phenomena and their Applications. Croacia : InTech, 2016. Ch. 14. PP. 351–378. doi: 10.5772/65063
11. Anctil M., Shimomura O. Mechanism of photoinactivation and re-activation in the bioluminescence system of the ctenophore *Mnemiopsis* // Biochem J. 1984. Vol. 221, № 1. PP. 269–272. doi: 10.1042/bj2210269
12. Машукова О.В. К вопросу о свечении черноморского гребневика *Pleurobrachia pileus* Muller, 1776 // Вестник Прикаспия. 2018. № 3 (22). С. 15–20.
13. Melnik A., Melnik L., Mashukova O., Melnikov V. Field studies of bioluminescence in the Antarctic sector of the Atlantic Ocean in 2002 and 2020 // Luminescence. 2021. Vol. 36, № 8. PP. 1910–1921. doi: 10.1002/bio.4125
14. Couwelaar M. *Pleurobrachia pileus*. Zooplankton and Micronekton of the North Sea. Marine Species Identification Portal, 2015. URL: https://species-identification.org/species.php?species_group=zmns&id=241 (дата обращения: 05.07.2022).
15. Özsoy E., Mikaelyan A. Sensitivity to Change. Black Sea, Baltic Sea and North Sea. Dordrecht : Springer Science & Business Media, 1997. 516 p. doi: 10.1007/978-94-011-5758-2
16. Серавин Л.Н. Ревизия видового состава гребневиков рода *Mnemiopsis* (отряд Lobata) 2. Видовая принадлежность черноморского мнемиописса и видовой состав рода *Mnemiopsis* // Зоологический журнал. 1994. Т. 73, № 1. С. 19–34.
17. Лабас Ю.А., Машанский В.Ф. Структурная основа свечения гребневиков // Биология моря. 1976. Т. 1. С. 57–66.
18. Neal K. Sea gooseberry - *Pleurobrachia pileus*. Marine Life Information Network: Biology and Sensitivity Key Information, MarLIN, 2005. URL: <https://www.marlin.ac.uk/species/detail/2050> (дата обращения: 05.07.2022).
19. Шарова И.Х. Зоология беспозвоночных: учебник для студентов высших учебных заведений. М. : Гуманит. изд. центр ВЛАДОС, 2002. 592 с.
20. Costello J.H., Coverdale R. Planktonic feeding and evolutionary significance of the lobate body plan within the Ctenophora // The Biological Bulletin. 1998. Vol. 195, № 2. PP. 247–248. doi: 10.2307/1542863
21. Аннинский Б.Е., Аболмасова Г.И. Температура как фактор интенсивности метаболизма и массового развития гребневика *Mnemiopsis leidyi* в Черном море // Океанология. 2000. Т. 40, № 5. С. 63–69.
22. Melnikov V., Melnik A., Mashukova O., Kapranov S., Melnik L. Bioluminescence of ctenophores near the boundary of oxygen depleted waters at the redoxcline of the Black Sea // Luminescence. 2021. Vol. 36, № 4. PP. 1063–1071. doi: 10.1002/bio.4037
23. Courtney A., Liegey J., Burke N., Hassett A.R., Lowery M., Pickering M. Characterization of geometric variance in the epithelial nerve net of the ctenophore *Pleurobrachia pileus* // J. Comp. Neurol. 2022. Vol. 530, № 9. PP. 1438–1458. doi: 10.1002/cne.25290
24. Лазарева Л.П. О поглощении кислорода гребневиками *Pleurobrachia pileus* O.F. Müller разных размеров в зависимости от температуры и солености окружающей среды // Труды Карадагской биологической станции. 1961. № 17. С. 86–97.
25. Mutlu E., Bingel F. Distribution and abundance of ctenophores, and their zooplankton food in the Black Sea. I. *Pleurobrachia pileus* // Marine Biology. 1999. Vol. 135, № 4. PP. 589–601.
26. Виноградов М.Е., Флинт М.В., Николаева Г.Г. Современное состояние экосистемы Черного моря. М. : Наука, 1987. 239 с.

References

1. Öztürk B, Mihneva V, Shiganova T. First records of *Bolinopsis vitrea* (L. Agassiz, 1860) (Ctenophora: Lobata) in the Black Sea. *Aquatic Invasions.* 2011;6(3):355-360. doi:10.3391/ai.2011.6.3.12
2. Purcell JE. Climate effects on formation of jellyfish and ctenophore blooms: a review. *Journal of the Marine Biological Association of the UK.* 2005;85(03):461-476. doi: 10.1017/S0025315405011409
3. Anninskii BE, Finenko GA, Dacyk NA. Alternative conditions of mass appearance of the scyphozoan jellyfish, *Aurelia aurita* (Linnaeus, 1758), and the ctenophore, *Pleurobrachia pileus* (O.F. Muller, 1776), in plankton of the Black Sea. *South of Russia ecology development.* 2020;15(2):35-47. doi: 10.18470/1992-1098-2020-2-35-47 In Russian, English summary
4. Zaika VE, Tokarev YUN, Mashukova OV. Vidovye razlichiyu grebnevnikov Chernogo morya v reakciyah na izmenenie temperatury[Species differences of the Black Sea crests in reactions to temperature changes]. *Marine ecological gournal.* 2014;13(1):17-25. In Russian
5. Finenko GA, Romanova ZA, Abolmasova GI, Anninsky BE, Pavlovskaya TV, Bat L, Kideys A. Ctenophores-invaders and their role in the trophic dynamics of the planktonic community in the coastal regions off the Crimean coasts of the Black Sea (Sevastopol Bay). *Oceanology.* 2006;46(4):472-482. doi: 10.1134/S0001437006040047 In Russian, English summary
6. Mashukova O, Danilova O, Melnik L. Variability of the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* A.Agassiz (Ctenophora: Lobata) bioluminescence while regeneration. *Ecologica Montenegrina.* 2020;37:19-26. doi:10.37828/em.2020.37.3
7. Esser M, Greve WM, Boersma M. Effects of temperature and the presence of benthic predators on the vertical distribution of the ctenophore *Pleurobrachia pileus*. *Marine Biology.* 2004;145(3):595-601. doi: 10.1007/s00227-004-1348-0
8. Haddock SHD, Case JF. Not all ctenophores are bioluminescent: *Pleurobrachia*. *Biological Bulletin.* 1995;189(3):356-362. doi:10.2307/1542153
9. Flint MV. Struktura i produkcionnye harakteristiki planktonnyh soobshchestv Chernogo moray [Structure and production characteristics of Black Sea plankton communities]. Moscow: Nauka Publ.; 1989. 266 p. In Russian
10. Tokarev YuN, Mashukova OV. Bioluminescence of the Black Sea ctenophores-alien as an index of their physiological condition // Luminescence - An Outlook on the Phenomena and their Applications. Croacia: InTech Publ.; 2016. Ch. 14. PP. 351–378. doi:10.5772/65063
11. Anctil M, Shimomura O. Mechanism of photoinactivation and re-activation in the bioluminescence system of the ctenophore *Mnemiopsis*. *Biochem J.* 1984;221(1):269-272. doi: 10.1042/bj2210269
12. Mashukova OV. K voprosu o svechenii chernomorskogo grebnevika *Pleurobrachia pileus* Muller, 1776 [On the issue of the luminescence of the Black Sea ctenophore *Pleurobrachia pileus* Muller, 1776]. *Vestnik Prikasiya.* 2018;3(22):15-20. In Russian
13. Melnik A, Melnik L, Mashukova O, Melnikov V. Field studies of bioluminescence in the Antarctic sector of the Atlantic Ocean in 2002 and 2020. *Luminescence.* 2021;36(8):1910-1921. doi: 10.1002/bio.4125
14. Couwelaar M. "Pleurobrachia pileus". Zooplankton and Micronekton of the North Sea. Marine Species Identification Portal, 2015. [Electronic resource]. Available at: https://species-identification.org/species.php?species_group=zmns&id=241 (accessed 05.07. 2022).
15. Özsoy E, Mikaelyan A. Sensitivity to Change. Black Sea, Baltic Sea and North Sea. Dordrecht: Springer Science & Business Media Publ.; 1997. 516 p. doi: 10.1007/978-94-011-5758-2
16. Seravin LN. Reviziya vidovogo sostava grebnevikov roda *Mnemiopsis* (otryad Lobata) 2. Vidovaya prinadlezhnost' chernomorskogo mnemiopsisa i vidovoj sostav roda *Mnemiopsis*.

- [Revision of the species composition of the combworts of the genus Mnemiopsis (order Lobata)
2. Species belonging to the Black Sea mnemiopsis and species composition of the genus
Mnemiopsis] *Zoologicheskiy zhurnal*. 1994;73(1):19-34. In Russian
17. Labas YUA, Mashanskii VF. Strukturnaya osnova svecheniya grebnevnikov [The structural basis of the ctenophore light-emission]. *Biologiya morya*. 1976;1:57-66. In Russian
18. Neal K. "Sea gooseberry - Pleurobrachia pileus". Marine Life Information Network: Biology and Sensitivity Key Information, MarLIN, 2005 [Electronic resource]. Available at: <https://www.marlin.ac.uk/species/detail/2050> (accessed 05.07. 2022).
19. Sharova IH. Zoologiya bespozvonochnyh: Uchebnik dlya studentov vysshih uchebnyh zavedenij. [Invertebrate Zoology: A textbook for students of higher educational institutions] Moscow: Gumanit. izd. centr VLADOS Publ.; 2002. 592 p. In Russian
20. Costello JH, Coverdale R. Planktonic feeding and evolutionary significance of the lobate body plan within the Ctenophora. *The Biological Bulletin*. 1998;195(2):247-248. doi: 10.2307/1542863
21. Anninskii BE, Abolmasova GI. Temperature as a factor influencing the intensity of the metabolism and mass development of the ctenophore mnemiopsis leidyi in the black sea. *Oceanology*. 2000;40(5):63-69. In Russian, English summary
22. Melnikov V, Melnik A, Mashukova O, Kapranov S, Melnik L. Bioluminescence of ctenophores near the boundary of oxygen depleted waters at the redoxcline of the Black Sea. *Luminescence*. 2021;36(4):1063-1071. doi: 10.1002/bio.4037
23. Courtney A, Liegey J, Burke N, Hassett AR, Lowery M, Pickering M. Characterization of geometric variance in the epithelial nerve net of the ctenophore Pleurobrachia pileus. *J Comp Neurol*. 2022;530(9):1438-1458. doi: 10.1002/cne.25290
24. Lazareva LP. O pogloshchenii kisloroda grebnevikami Pleurobrachia pileus O. F. Müller raznyh razmerov v zavisimosti ot temperatury i solennosti okruzhayushchej sredy [On the oxygen absorption of the Pleurobrachia pileus O.F. Müller ctenophore of different sizes depending on the temperature and salinity of the environment]. *Trudy Karadagskoj biologicheskoy stancii*. 1961;17:86-97. In Russian
25. Mutlu E, Bingel F. Distribution and abundance of ctenophores, and their zooplankton food in the Black Sea. I. Pleurobrachia pileus. *Marine Biology*. 1999;135(4):589-601.
26. Vinogradov ME, Flint MV, Nikolaeva GG. Sovremennoe sostoyanie ekosistemy Chernogo morya [The current state of the Black Sea ecosystem]. Moscow: Nauka Publ.; 1987. 239 p. In Russian

Информация об авторах:

Мельник Александр Валерьевич, канд. биол. наук, с. н. с., лаборатория биолюминесценции, ФГБУН ФИЦ Институт биологии южных морей им. А.О. Ковалевского РАН (Севастополь, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-4371-384X>

E-mail: melnikalexsand@gmail.com

Силаков Михаил Иванович, н. с.. отдел физиологии животных и биохимии, ФГБУН ФИЦ Институт биологии южных морей им. А.О. Ковалевского РАН (Севастополь, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-6325-7776>

E-mail: ilmihvokalis@mail.ru

Машукова Ольга Владимировна, канд. биол. наук, в. н. с., отдел физиологии животных и биохимии, ФГБУН ФИЦ Институт биологии южных морей им. А.О. Ковалевского РАН (Севастополь, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-3061-9122>

E-mail: olgamashukova@yandex.ru

Мельник Лидия Александровна, м. н. с., лаборатория биолюминесценции, ФГБУН ФИЦ Института биологии южных морей им. А.О. Ковалевского РАН (Севастополь, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-7326-1581>

E-mail: melniklidi@gmail.com

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Information about the authors:

Alexandr V. Melnik, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher Bioluminescence Laboratories of the Plankton Department of IBSS, The A.O. Kovalevsky Institute of Biology South Sea of RAS (Sevastopol, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-4371-384X>

E-mail: melnikalexand@gmail.com

Mikhail I. Silakov, Research worker Animal Physiology and Biochemistry department of IBSS, The A.O. Kovalevsky Institute of Biology South Sea of RAS (Sevastopol, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-6325-7776>

E-mail: ilmihvokalis@mail.ru

Olga V. Mashukova, Cand. Sci. (Biol.), Leading researcher Animal Physiology and Biochemistry department of IBSS, The A.O. Kovalevsky Institute of Biology South Sea of RAS (Sevastopol, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-3061-9122>

E-mail: olgamashukova@yandex.ru

Lidia A. Melnik, Junior research worker Bioluminescence Laboratories of the Plankton Department of IBSS, The A.O. Kovalevsky Institute of Biology South Sea of RAS (Sevastopol, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-7326-1581>

E-mail: melniklidi@gmail.com

The authors declare no conflict of interest.

*Статья поступила в редакцию 15.08.2022;
одобрена после рецензирования 07.03.2024; принята к публикации 14.06.2024.*

*The article was submitted 15.08.2022;
approved after reviewing 07.03.2024; accepted for publication 14.06.2024.*

Original article

UDK 504.4.054, 574.5

doi: 10.17223/19988591/66/13

Microplastic ingestion by fish with different feeding habits in the Ob and Yenisei rivers

Danil S. Vorobiev¹, Yulia A. Frank^{2*}, Svetlana N. Rakhmatullina³,
Egor D. Vorobiev⁴, Yulia R. Poskrebsheva⁵, Oyeleye Oladele⁶,
Andrey A. Trifonov⁷

^{1, 2, 3, 4, 5, 6, 7} National Research Tomsk State University, Tomsk, Russian Federation

¹ <https://orcid.org/0000-0003-4397-4406>, danilvorobiev@yandex.ru

² <https://orcid.org/0000-0001-6347-4009>, yulia.a.frank@gmail.com

³ <https://orcid.org/0000-0001-9825-0304>, svetik_98_76@bk.ru

⁴ <https://orcid.org/0000-0001-5764-6134>, vorobievegor@gmail.com

⁵ <https://orcid.org/0009-0003-5901-7683>, punko.ayu@gmail.com

⁶ <https://orcid.org/0009-0001-3063-8035>, oyeleye101@gmail.com

⁷ <https://orcid.org/0000-0003-3845-8108>, packtriff@mail.ru

Abstract. Microplastic particles in the size range 0.15 to 5.00 mm were quantified and characterised in the gastrointestinal tracts of three wild freshwater fish ($n = 141$) from the Ob and Yenisei rivers, including common ruffe (*Gymnocephalus cernua* L.), Siberian dace (*Leuciscus baicalensis* Dybowski) and European perch (*Perca fluviatilis* L.). Microplastics were found in the gastrointestinal tract of 62% of the fish examined, ranging from 18.5% in the Yenisei perch sample to 92.6% in the Ob ruffe sample. The vast majority of microplastics in all fish species were fibres (up to 99.7% of all particles detected in perch), followed by irregularly shaped fragments (up to 22.7% in ruffe), with no preference between the three species. Spheres and films were found exclusively in dace and ruffe, with proportions of 3.7% and 1.2% respectively. Particles consisted of polyethylene terephthalate, polypropylene, polyamide and other synthetic polymers with a significant proportion of highly degraded polymers. The mean MP content in fish GITs ranged from 0.44 ± 0.25 items per individual in Yenisei perch to 3.81 ± 0.55 items per individual in Ob ruffe. Particle burdens in fish were significantly higher in the Ob than in the Yenisei ($p < 0.05$), which may reflect the common level of plastic contamination in these two rivers. MP ingestion varied in species with different feeding habits as ruffe (benthivorous) $>$ dace (omnivorous) $>$ perch (hunter) in both rivers ($p < 0.01$). This study was the first to quantify MP consumption by freshwater fish of different species in the Ob and Yenisei rivers and to identify patterns associated with different feeding habits.

The paper contains 4 Figures, 2 Tables and 37 References.

Keywords: microplastics, freshwater fish, Ob River, Yenisei River, bioindication, particle ingestion patterns, feeding habits

Funding: This study was supported by the Russian Science Foundation (Research Grant No. 22-27-00720) and by the Tomsk State University Development Programme (Priority2030).

Acknowledgements: Micro-Raman spectroscopy was performed at the Tomsk Regional Centre for Shared Use of Scientific Equipment of Tomsk State University.

For citation: Vorobiev DS, Frank YA, Rakhmatullina SN, Vorobiev ED, Poskrebysheva YR, Oladele O, Trifonov AA. Microplastic ingestion by fish with different feeding habits in the Ob and Yenisei rivers. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology.* 2024;66:252-266. doi: 10.17223/19988591/66/13

Научная статья
doi: 10.17223/19988591/66/13

Потребление микропластика рыбами с различным пищевым поведением в реках Обь и Енисей

Данил Сергеевич Воробьев¹, Юлия Александровна Франк^{2*},
Светлана Наильевна Рахматуллина³, Егор Данилович Воробьев⁴,
Юлия Радмировна Поскребышева⁵, Ойелейе Оладеле⁶,
Андрей Александрович Трифонов⁷

1, 2, 3, 4, 5, 6, 7 Национальный исследовательский Томский государственный университет,
Томск, Россия

¹ <https://orcid.org/0000-0003-4397-4406>, danilvorobiev@yandex.ru

² <https://orcid.org/0000-0001-6347-4009>, yulia.a.frank@gmail.com

³ <https://orcid.org/0000-0001-9825-0304>, svetik_98_76@bk.ru

⁴ <https://orcid.org/0000-0001-5764-6134>, vorobievegor@gmail.com

⁵ <https://orcid.org/0009-0003-5901-7683>, punko.ayu@gmail.com

⁶ <https://orcid.org/0009-0001-3063-8035>, oyeleye101@gmail.com

⁷ <https://orcid.org/0000-0003-3845-8108>, packtriff@mail.ru

Аннотация. Проведен количественный учет и дана характеристика микропластика размерного диапазона от 0,15 до 5,00 мм в желудочно-кишечном тракте трех видов диких пресноводных рыб ($n = 141$) из рек Обь и Енисей, включая обыкновенного ерша (*Gymnocephalus cernua* L.), сибирского ельца (*Leuciscus baicalensis* Dybowsky) и речного окуня (*Perca fluviatilis* L.). Микропластик был обнаружен в желудочно-кишечном тракте 62% исследованных рыб, доля рыб с пластиком варьировалась от 18,5% в выборке енисейского окуня до 92,6% в выборке обского ерша. Подавляющее большинство микропластика во всех видах рыб составляли волокна (до 99,7% всех частиц, обнаруженных в желудочно-кишечном тракте окуней), затем следовали фрагменты неправильной формы (до 22,7% у ерша). Достоверные отличия в поглощении частиц той или иной формы между тремя видами рыб отсутствовали. Сфера и пленки были обнаружены исключительно в выборках ельца и ерша, их доля составляла лишь 3,7 и 1,2%, соответственно. Найденные в рыбах частицы состояли из полизтилентерефталата, полипропилена, полиамида и других синтетических полимеров со значительной долей деградированных полимеров. Среднее содержание микропластика в желудочно-кишечном тракте рыб варьировало от $0,44 \pm 0,25$ шт. на особь у окуней из Енисея до $3,81 \pm 0,55$ шт. на особь у ершей из Оби. Содержание частиц в рыбах было значимо выше для выборок из Оби, чем из Енисея ($p < 0,05$), что может отражать общий уровень пластикового загрязнения в этих двух реках. Поглощение микропластика у видов с разным пищевым поведением распределялось в последовательности: ерш (бентофаг) > елец (эврифаг) > окунь (хищник) в обеих реках ($p < 0,01$). В данном исследовании впервые проведена количественная оценка потребления микропластика пресноводными рыбами разных видов в реках Обь и Енисей и выявлены закономерности, связанные с различным пищевым поведением.

Ключевые слова: микропластик, пресноводные рыбы, Обь, Енисей, бионидикация, особенности поглощения частиц, пищевое поведение

Финансирование: работа выполнена при поддержке Российского научного фонда (грант № 22-27-00720) и Программы развития Томского государственного университета (Приоритет 2030).

Благодарности: микро-рамановская спектроскопия проводилась в Томском региональном центре коллективного пользования научным оборудованием Томского государственного университета.

Для цитирования: Vorobiev DS, Frank YA, Rakhmatullina SN, Vorobiev ED, Poskrebysheva YR, Oladele O, Trifonov AA. Microplastic ingestion by fish with different feeding habits in the Ob and Yenisei rivers. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2024;66:252-266. doi: 10.17223/19988591/66/13

Introduction

Freshwater fish, which are considered to be the main recipients and bioindicators of microplastic < 5 mm (MPs) pollution in rivers and lakes, are a valuable model for developing knowledge on the effects of plastics on biota [1]. Published data show that MPs and smaller particles (nanoplastics) can have adverse effects on freshwater fish at almost all biological levels, including the cellular, tissue and organ, individual, population, aquatic community and ecosystem levels, causing metabolic disorders, altered feeding behaviour, mortality and changes in community structure [2-3]. The uptake and effects of MP particles in freshwater fish were first documented in 2013 [4], and the number of publications has steadily increased since then. More recently, evidence of plastic particles in commercial wild fish and fish products has emerged [5], highlighting the potential impact of MP contamination of the hydrosphere on human health [6-7]. Freshwater fish are important contributors to both aquatic and terrestrial food chains; in aquatic ecosystems, fish are among the most important consumers or top predators, occupying an obvious position in the food web [8]. Many of Siberia's river fish are commercially important and serve as a source of protein for local populations, highlighting the importance of research in this area.

Research on the uptake of MPs by wild fish around the world is mainly based on examination of the gastrointestinal tract (GIT), as ingestion is considered to be the main external route for particles [9]. The trophic guild can be an important factor in explaining the presence and abundance of MPs in the GIT of a fish [10]. MPs can be ingested by fish with different feeding habits in several ways [11]: (1) predators ingest particles as prey; (2) planktophages ingest MPs passively when filtering nutrients; (3) organisms ingest MPs accidentally from the environment during non-filtering feeding; (4) organisms obtain MPs through food chains; and (5) organisms ingest MPs passively from the surrounding aquatic environment during respiration.

MP ingestion has previously been demonstrated for omnivorous dace in tributaries of the Ob and Yenisei [12-13], but not in the main rivers. The consumption of MP by perch and ruffe in Siberian rivers and its patterns for fish with different feeding habits are of interest. This study aimed to quantitatively evaluate the consumption of MP by three freshwater fish species with different feeding strategies,

including Siberian dace, European perch and common ruffe in the main rivers of the Ob and Yenisei. The Siberian dace is a freshwater benthopelagic omnivorous fish of the Cyprinidae family that feeds on insect larvae such as caddis and mayflies, terrestrial insects, cladocerans, copepods, algae and higher aquatic plants [14]. The European perch and the common ruffe are two demersal carnivorous freshwater fish of Percidae family [15]. The larvae and small juveniles of perch usually feed on planktonic invertebrates; the adult is a typical hunter, while the main food of adult ruffe is zoobenthic and nektobenthic organisms [15-16]. It was shown that the niche widths of perch and ruffe differ in terms of temperature, light intensity and distance from the bottom, providing evidence for complementary niche widths [17]. For the purposes of this study, we have classified dace, perch and ruffe as ‘omnivorous’, ‘hunters’ and ‘benthivorous’ respectively, based on their feeding habits.

Materials and Methods

Fish Sampling and Biological Analysis. The objects of the study were freshwater fish commonly found in Siberian rivers, namely European perch (*Perca fluviatilis* L., 1758), common ruffe (*Gymnocephalus cernua* L., 1758) and Siberian dace (*Leuciscus baicalensis* Dybowsky, 1874). A total of 141 fish individuals of these species were caught using a fishing rod and analysed from the Ob (n = 74) and Yenisei (n = 67) rivers. The Yenisei fish collection was carried out in the Krasnoyarsk region from 20 to 29 June 2022. Dace (n = 20) and perch (n = 20) were collected from the Yenisei River within Krasnoyarsk (55°59' N 92°50' E), another 7 perch individuals were caught near Bor settlement (61°35' N 90°02' E), ruffe (n = 20) were collected in Dudinka (69°24' N 86°09' E). All Ob samples were caught in the Nizhnyaya Fedorovka settlement, Molchanovo district, Tomsk Oblast (57°42'24" N 83°51'32" E). Perch (n = 27) and ruffe (n = 24) were caught in June 2022; dace (n = 23) were caught in August 2023 at the same site.

Total fish length (L) and standard body length (l) were measured to the nearest 1 mm. Total body weight (Q) and body weight without viscera (q) ($\pm 0.1\text{--}0.01$ g) were determined using an electronic balance. Fish GIT fullness was determined visually and scored from 1 to 5 using the Lebedev scale [18]. Fish age was determined by the number of annual rings on the fish scales under a dissecting microscope. The sex of the fish was determined visually from the gonads as described by Pravdin [19].

Fish individuals were dissected and the entire gastrointestinal tract (GIT), including oesophagus, stomach and intestines, was removed for further processing as previously described [20]. GITs were fixed individually in 70% ethyl alcohol [21] prior to MP extraction.

Extraction, Quantification and Identification of Microplastics. To extract MPs from fish GITs, we used a protocol based on alkaline digestion of soft tissues followed by density separation [22]. The digestion procedure involved the destruction of fish organs for 48 h in 100 mL of 10% KOH at 55°C. After tissue destruction, MPs were collected by density separation in a saturated NaCl solution (1.19 g/cm³) overnight to avoid mineral particles. To remove products of fat saponification, the upper phase from the separation funnel was additionally treated

with 96% ethyl alcohol (10% of sample volume). After treatment, each sample was individually vacuum filtered through a glass fiber filter with a pore size of 1 µm (Membrane Solutions, China).

Particles collected on the membrane filters were first examined by light microscopy (Micromed MC2 stereomicroscope) using a digital camera and TouView 3.7.6273 software, and probed using a ‘hot needle test’ [23]. The polymer composition of the particles was determined using microscopy coupled with Raman spectroscopy (μ Raman) as described previously [24]. Spectra were obtained using an InVia Basic (Renishaw, UK) confocal Raman dispersion spectrometer fitted with a DM 2500 M microscope (Leica, Germany). Excitation was performed with a continuous wave semiconductor laser (wavelength 785 nm, 100 mW). The maximum laser intensity did not exceed 10% to avoid heating and destruction of the sample. The signal spectrum was accumulated during 1 s and the number of scans reached 200. The spectra were measured in the range of 100 to 1800 cm^{-1} with a spectral resolution of 1 cm^{-1} . The spectra obtained were then compared with those of known plastic materials available in the PublicSpectra database.

Quality Assurance and Control. Biological analysis was performed directly after sampling to avoid particle loss and underestimation, as recommended [25]. Each individual fish was rinsed with distilled water prior to dissection to remove any contamination from the fish body, and final dissection was performed in a filtered air laminar flow box. Blanks containing no biological material were analysed to control for air and reagent contamination as previously described [21] ($n = 5$ per 10 fish). Quantitative data were then normalised to account for blank results (0 to 2 fibers per filter).

Analysis and Interpretation of the Data. MP abundance in GITs was assessed as the number of particles per individual fish (items/ind.) and interpreted in the paper as the arithmetic mean \pm standard error of the mean for each sample. Standard deviation and variation of MP content values per individual are also shown. MP particles extracted from fish GITs were classified by shape into four groups: spheres, films, fibers and irregularly shaped fragments, as previously done for Siberian dace in the Yenisei tributary [13]. The particles were also classified into groups according to their largest dimension: 0.15–0.30 mm, 0.31–1.00 mm, 1.01–5.00 mm. The proportion (%) of each shape and size group of MPs was calculated for each of the six fish samples examined.

Differences in MP uptake by dace, perch and ruffe between the Ob and the Yenisei were assessed using the Mann-Whitney U test, as were differences in MP abundance between males and females, and adults and juveniles. The Kruskal-Wallis H test was used to determine the significance of differences in MP uptake by species within each river and in particle shape and size distribution in the GITs of three fish species. Differences were considered statistically significant at $p < 0.05$.

Results and Discussion

Abundance of Microplastics in Fish GITs and Associations with Biological Characteristics. The biological characteristics of the investigated samples from

the Ob and Yenisei rivers, as well as the content of MPs in the GIT of fish, are presented in Table 1.

Table 1
Biological characteristics of fish samples and MP content in fish gastrointestinal tracts

Parameter	L, mm	l, mm	Q, g	q, g	Age, years (n)	n ♀/♂/juv	GIT fullness, score	% of fish with MPs	MPs, items/ind.
<i>G. cernua</i> , the Ob River, 2023									
̄x	93.41	84.96	13.97	13.02	1+ (2)		1.65		3.81
SD	19.07	14.93	8.05	7.81	2+ (13)		0.65		2.88
m̄x	3.7	2.87	1.55	1.5	3+ (11)	12/12/3	0.13		0.55
lim	70-135	67-120	5.57-33.08	4.77-31.73	4+ (1)		1-3		0-11
<i>L. baicalensis</i> , the Ob River, 2023									
̄x	96.78	88.26	9.95	8.55	1+ (16)		2		1.85
SD	14.16	12.77	5.17	4.96	2+ (7)	3/0/20	1		1.58
m̄x	2.95	2.66	1.08	1.04			0.21		0.33
lim	71-128	63-118	2.95-21.5	1.4-19			1-4		0-6
<i>P. fluviatilis</i> , the Ob River, 2023									
̄x	200.88	181.75	131.6	122.56	1+ (1)		1.83		1.65
SD	17.38	17.72	30.96	29.33	3+ (12)		0.98		3.11
m̄x	3.55	3.62	6.32	5.99	4+ (9)		0.21		0.63
lim	158-230	142-215	61.3-199.02	57.45-188.01	5+ (2)	14/10/0	1-4		0-15
<i>G. cernua</i> , the Yenisei River, 2022									
̄x	126.5	115.2	18.57	16.25	1+ (2)		2.68		2.32
SD	12.54	11.74	6.41	5.53	2+ (10)		1.12		2.2
m̄x	2.8	2.63	1.43	1.24	3+ (8)	13/7/0	0.25		0.49
lim	109-157	100-145	11.10-37.9	10.20-32.3			1-5		0-9
<i>L. baicalensis</i> , the Yenisei River, 2022									
̄x	208.15	188.25	110.85	95.18	6+ (6)		3.33		0.86
SD	16.41	15.25	30.00	22.98	7+ (5)		1.08		1.71
m̄x	3.67	3.41	6.71	5.14	8+ (8)		0.24		0.38
lim	180-232	159-212	60.20-155.7	56.10-138.7	9+ (1)	12/8/0	2-5		0-6
<i>P. fluviatilis</i> , the Yenisei River, 2022									
̄x	213.89	189.93	154.79	141.25	1+ (1)		3.37		0.44
SD	48.3	43.8	128.83	120.62	3+ (8)		1.44		1.28
m̄x	9.3	8.43	24.79	23.21	4+ (9)		0.28		0.25
lim	166-335	147-314	60.20-555.4	53.30-519.8	5+ (7)	9/18/0	1-6		0-6

Note. n - sample size; ̄x - arithmetic mean; SD - standard deviation; m̄x - standard error of the mean; lim - variation in values; ♀ - female; ♂ - male; juv. - immature; ind. - fish individual.

The concentration of 0.15-5.00 mm plastic particles in the investigated fish varied between samples from 0.44 ± 0.25 items/ind. in perch from the Yenisei to 3.81 ± 0.55 in ruffe from the Ob. In our study, 62% of fish ($n = 141$) contained MPs in their GIT, ranging from 18.5% of the Yenisei perch

sample to 92.6% of the Ob ruffe sample (Table 1). In addition to more individuals from the Ob containing MPs in their GIT compared to fish from the Yenisei, there were statistically significant differences in MP uptake by fish of the same species in the two rivers (Fig. 1). Ruffe caught in the Ob River ingested more particles ($p < 0.05$) than ruffe caught in the Yenisei River. The GITs of the Ob samples of dace and perch also showed a higher content of MPs ($p < 0.01$) than those of the Yenisei samples. This may be a bioindication of a higher MP load in the Ob system compared to the Yenisei, as estimated in preliminary surface water and sediment pollution studies [26-27].

The uptake and accumulation of MPs by freshwater fish has been studied worldwide, with the two most intensively studied species being common carp (*Cyprinus carpio* L., 1758) and Nile tilapia (*Oreochromis niloticus* L., 1758) [9]. Much less attention is paid to the fish species analysed in our study. MPs in GIT were counted in perch from four Italian southern alpine lakes, showing that plastic particles < 0.4 mm were present in 86% of the samples analysed ($n = 80$), with mean values ranging from 1.24 ± 1.04 items/ind. in Lake Como to 5.59 ± 2.61 items/ind. in Lake Garda [28].

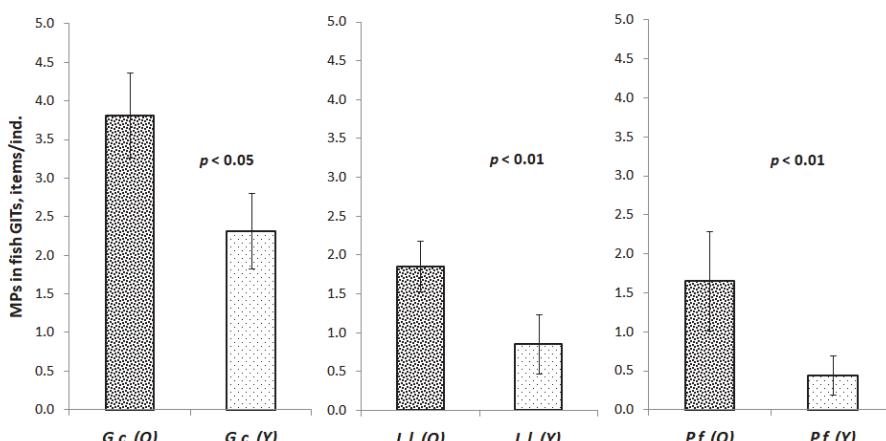


Fig. 1. Content of the MPs in GIT and differences in particle ingestion by fish between the rivers, based on the Mann-Whitney U-test, significant at $p < 0.05$ and $p < 0.01$. Designations (hereinafter): G.c. (O) and G.c. (Y) - *G. cernua* from the Ob and Yenisei rivers; L.I. (O) and L.I. (Y) - *L. baicalensis* from the Ob and Yenisei rivers; P.f. (O) and P.f. (Y) - *P. fluviatilis* from the Ob and Yenisei rivers

Individuals of common dace (*Leuciscus leuciscus* L., 1758) from rivers and lakes in Baden-Württemberg, south-west Germany, contained no MPs in the GITs, whereas perch and ruffe, among other freshwater fish studied, ingested particles of 899 ± 1050 μm [29]. For fish from Siberian rivers, previous studies have only been carried out on samples of dace from tributaries of the Ob and Yenisei. In the GIT of dace from a tributary of the Ob, the Tom River ($n = 13$), the content of particles in the size range 0.15-5.00 mm was high, averaging 41.7 items/ind. [12]. However, the quantitative analysis was preliminary and without verification of the polymeric nature of the particles, which may account for the overestimated

content. Another possible explanation is the use of strong acid hydrolysis of fish GITs, which may lead to additional fragmentation of MPs and their overestimation. Data on the content of MPs with confirmed polymer composition in the GIT of Siberian dace sampled from a tributary of the Yenisei, the Nizhnyaya Tunguska River ($n = 40$), have been published [13], which averaged 1.76 items/ind. and was significantly lower ($p < 0.05$) than that obtained in the present study for daces from the main river.

Patterns in the ingestion of MPs by freshwater fish are often related to individual biological traits such as body size [1]. For example, a significant correlation between MP uptake and body length/weight ($p < 0.01$) was observed in fish from the Han River, South Korea [30]. In our study, MP content in fish GIT was moderately correlated with linear size (L, l) and body weight (Q, q) in ruffe and perch from the Ob River samples (Table 2). No significant correlation was found between fish GIT fullness and the number of MPs in the fish.

Table 2
Spearman correlation between MP ingestion
and biological parameters of the fish studied

Sample	MPs - L	MPs - l	MPs - Q	MPs - q	MPs - GIT fullness	MPs - Age
<i>G. cernua</i> , the Ob River, 2023	$r_s = 0.59$ ($p < 0.01$)	$r_s = 0.66$ ($p < 0.01$)	$r_s = 0.55$ ($p < 0.05$)	$r_s = 0.53$ ($p < 0.05$)	no	no
<i>L. baicalensis</i> , the Ob River, 2023	no	no	no	no	no	no
<i>P. fluviatilis</i> , the Ob River, 2023	$r_s = 0.42$ ($p < 0.05$)	$r_s = 0.40$ ($p < 0.05$)	$r_s = 0.41$ ($p < 0.05$)	$r_s = 0.41$ ($p < 0.05$)	no	$r_s = 0.39$ ($p < 0.05$)
<i>G. cernua</i> , the Yenisei River, 2022	no	no	no	no	no	no
<i>L. baicalensis</i> , the Yenisei River, 2022	no	no	no	no	no	no
<i>P. fluviatilis</i> , the Yenisei River, 2022	no	no	no	no	no	$r_s = 0.46$ ($p < 0.05$)

Note. MPs - number of MP particles in GITs, items/individual; r_s - Spearman's rank correlation coefficient, no - no significant correlation.

No significant association was observed between fish age and MP intake for dace and ruffe samples. However, a moderate positive Spearman correlation ($p < 0.05$) was found between age and MPs in the GIT for perch in both the Ob and Yenisei samples (Table 2). Statistical comparison of MP abundance in the GIT of fish using the non-parametric Mann-Whitney test showed no differences between groups of males and females and between adults and juveniles. Sex has been suggested as a possible explanation for differences in MP patterns in freshwater fish in several studies [31-32]. However, this is probably an artefact of body size associated with sexual dimorphism in fish [1, 33].

Characteristics of Microplastic Found in the Gastrointestinal Tract of Fish. The MPs found in fish GIT were diverse in their chemical structure and represented both single polymers and mixtures (Fig. 2). Of the individual polymers,

Polyethylene terephthalate (PET) was detected in all six fish samples and accounted for up to 60% of all particles in Siberian dace from the Ob River. Only ruffe and dace ingested polypropylene (PP) and acrylonitrile styrene acrylate (ASA) microparticles in proportions of < 10%; polyacrylamide (PA) fibres and styrene-ethylene-butylene-styrene (SEBS) MPs were detected exclusively in the Ob ruffe and Yenisei dace, respectively (Fig. 2). Approximately 4% of the MPs in the Yenisei ruffe were represented by a PA12-PTMG copolymer consisting of polyamide blocks and polyether blocks, and 5.6% of the MPs in the Ob ruffe were particles of high-density fluorinated ethylene-propylene copolymer (FEP). A comparatively large proportion of MPs in the GIT of Yenisei ruffes, daces and perches were identified as thermoplastic polyolefin polymethylpentene (PMP) with the low spectral similarity of < 35%. A similar situation was observed with particles of polymer based on industrially used polyethersulphone (PES) (Fig. 2). The problem of identifying MPs was previously highlighted by Galafassi et al. [28], who observed that 43% of plastic particles from perch GITs were highly degraded, making it impossible to identify them down to the polymer type. The authors characterised the polymer composition of such MPs using the terms ‘aliphatic polymers’ and ‘aromatic polymers’ based on narrow and intense infrared peaks in the aromatic and aliphatic C-H stretching region (2800–3150 cm⁻¹).

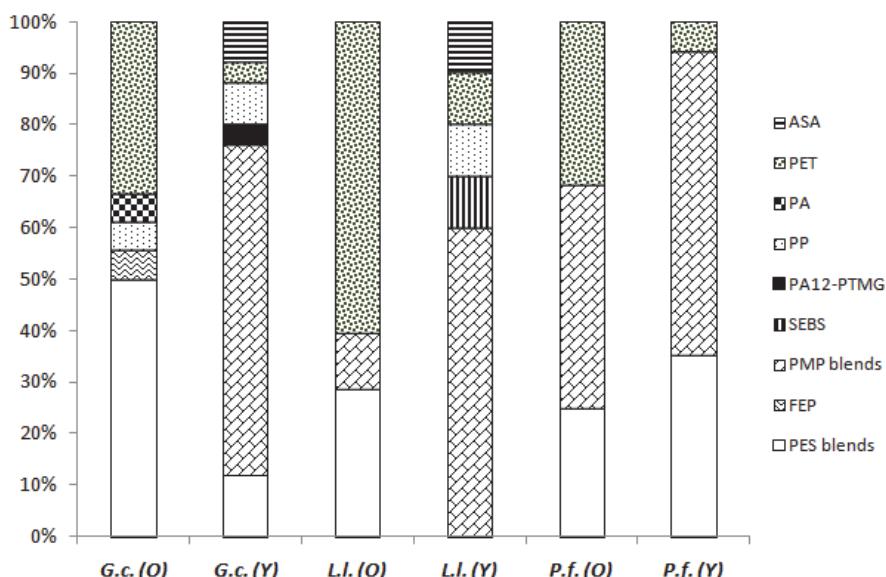


Fig. 2. Polymer structure of the MPs detected in the GITs of fish from the Ob and Yenisei rivers based on the results of the μ Raman identification

In terms of morphology, the majority of the MPs from GITs were fibers, which accounted for up to 99.7% in 51 perch individuals from two rivers (Fig. 3a). The proportion of fragments was higher in ruffe, reaching 22.7% of the total number of MPs; spheres and films were found exclusively in dace and ruffe, with a proportion of 3.7% and 1.2% respectively. Based on the meta-analysis of plastics

ingested by fish worldwide, fibers were the most common MPs ingested by fish, with a relative abundance of about 72% [34]. Otherwise, more than half of all MPs detected in the GITs of freshwater fish in rivers and lakes of south-west Germany were irregularly shaped fragments, followed by fibers, which accounted for almost 40% [29]. Plastic films and spheres were rare, similar to the results obtained for Siberian fish in the current study.

In the literature, MPs have been divided into two groups called ‘small microplastics’ (< 1 mm) and ‘large microplastics’ (1–5 mm) [35]. Of the studies that reported the size of MP ingested by fish globally, 74% found small particles to be the as the predominant size class [34]. The maximum content of the smallest particles of 0.15–0.30 mm (37%) was found in the GITs of omnivorous dace from Siberian rivers; ‘large’ MPs of 1.00–5.00 mm were relatively more abundant in benthivorous ruffe, accounting for up to 67% of the MP number (fig. 3b). However, the Kruskal-Wallis test showed no preference for MPs of different shapes and sizes among the three fish species ($p > 0.05$).

Microplastic Ingestion by Fish with Different Feeding Habits. The level of MP ingestion was dependent on the feeding habits of the fish species, with a significant decrease in the raw benthivorous ruffe – omnivorous dace – hunting perch in two Siberian rivers ($p < 0.01$) (Fig. 4). It is thought that predatory or fish-eating fish are more vulnerable to MP consumption than fish with a different feeding strategy [36], but published data are inconsistent. Other studies support our findings on the minimum MP consumption by perch, the only fish analysed with the smaller fish found in GIT. For example, a study of MP uptake by freshwater fish in southwest Germany shows a significantly lower particle loads in piscivorous fish than in lower trophic groups [29].

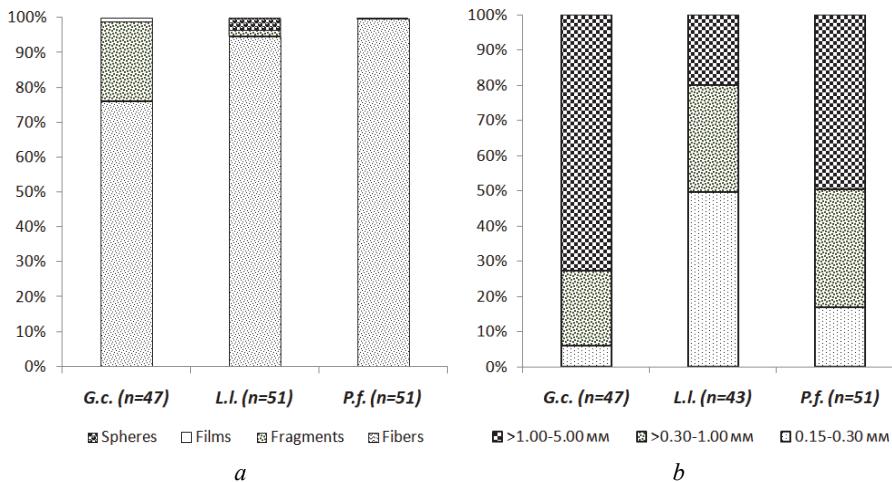


Fig. 3. Distribution of MP shapes (a) and sizes (b) in the GITs of fish from the Ob and Yenisei rivers

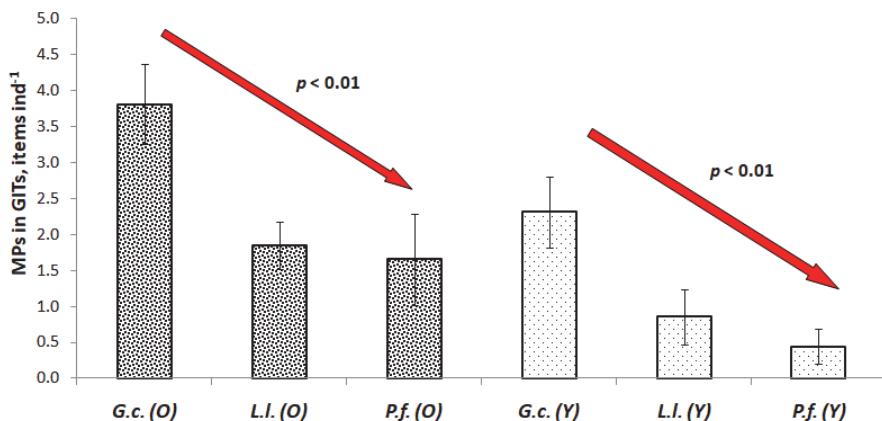


Fig. 4. MP ingestion by fish with different feeding habits, significant at $p < 0.01$ based on the Kruskal-Wallis H-test

Previously, omnivorous fish were shown to have higher levels of MPs in their GIT (namely, fibers) than herbivores and carnivores [37]. Other research has shown that omnivorous and insectivorous fish contain more MPs than carnivorous and herbivorous fish [30]. In the current study, the MP content in the GIT of ruffe and perch, both carnivorous fish, was significantly different ($p < 0.01$), showing that not only the feeding type influences particle uptake but also the feeding behaviour and living habitat. As bottom sediments are a sink for MPs, demersal and benthic fish are likely to be more exposed to MPs than pelagic species, which has been shown in many studies for freshwater fish as reviewed by Collard et al. [36]. We detected the highest particle content in the GIT of benthivorous ruffe in the Ob and Yenisei rivers compared to two other fish species with different feeding habits ($p < 0.01$). This may be related to the release of MP deposited on the surface and inside sediments during ruffe feeding, supporting previous findings.

Conclusions

It has been shown that wild freshwater fish in the Ob and Yenisei rivers ingest MPs. Quantitative analysis coupled with μ Raman spectroscopy revealed that 62% of the fish studied ($n = 141$) in two Siberian rivers contained MPs of 0.15-5.00 mm in their GIT, ranging from 18.5% of Yenisei perch to 92.6% of Ob ruffe. MP content in fish GIT varied between samples from 0.44 ± 0.25 items/individual in perch from the Yenisei to 3.81 ± 0.55 in ruffe from the Ob. The ingestion of MPs depended on the feeding habits of the fish species ($p < 0.01$), e.g. benthivorous ruffe > omnivorous dace > hunting perch, which was true for both rivers. Most of the ingested particles were fibers (up to 99.7% in the GITs of perch). The maximum content of the smallest particles of 0.15-0.30 mm was found in the GITs of omnivorous dace from Siberian rivers, but ‘large’ MPs of 1.00-5.00 mm were relatively more abundant in ruffe. However, there was no significant preference for MPs of different shapes and sizes among the three fish species.

All three fish species samples caught in the Ob River ingested significantly more particles ($p < 0.05$) compared to the Yenisei River, which may indicate a higher MP load in the Ob system compared to the Yenisei. At the same time, the consumption of MPs by different fish species differed significantly in each of the rivers. The data may be useful for the selection of fish species for bioindication of plastic pollution in Siberian rivers in the future.

References

1. Parker B, Andreou D, Green ID, Britton JR. Microplastics in freshwater fishes: Occurrence, impacts and future perspectives. *Fish and Fisheries*. 2021;22:467-488. doi: 10.1111/faf.12528
2. Hossain MAR, Olden JD. Global meta-analysis reveals diverse effects of microplastics on freshwater and marine fishes. *Fish and Fisheries*. 2022;23:1439-454. doi: 10.1111/faf.12701
3. Badea MA, Balas M, Dinischiotu A. Microplastics in freshwaters: Implications for aquatic autotrophic organisms and fauna health. *Microplastics*. 2023;2:39-59. doi: 10.3390/microplastics2010003
4. Rochman CM, Hoh E, Kurobe T, Teh SJ. Ingested plastic transfers hazardous chemicals to fish and induces hepatic stress. *Scientific Reports*. 2013;3:1-7. doi: 10.1038/srep03263
5. Thiele CJ, Hudson MD, Russell AE, Saluveer M, and Sidaoui-Haddad G. Microplastics in fish and fishmeal: an emerging environmental challenge? *Scientific Reports*. 2021;11:2045. doi: 10.1038/s41598-021-81499-8
6. Bhuyan MS. Effects of microplastics on fish and in human health. *Frontiers in Environmental Science*. 2022;10:827289. doi:10.3389/fenvs.2022.827289
7. Rodrigues ACB, de Jesus GP, Waked D, Gomes GL, Silva TM, Yariwake VY, da Silva MP, Magaldi AJ, Veras MM. Scientific evidence about the risks of micro and nanoplastics (MNPLs) to human health and their exposure routes through the environment. *Toxics*. 2022;10:308. doi:10.3390/toxics10060308
8. Us Saher N, Niazi RM, Narejo HA, Hawa N, Hameed Baloch A, Tabish M, ul Ain M, Razi F, Aziz Qureshi N. Feeding diversity of finfish in different wild habitat. IntechOpen, 2003. doi: 10.5772/intechopen.110113
9. Galafassi S, Campanale C, Massarelli C, Uricchio VF, Volta P. Do freshwater fish eat microplastics? A review with a focus on effects on fish health and predictive traits of MPs ingestion. *Water*. 2021;13(16):2214. doi: 10.3390/w13162214
10. Müller C. Not as bad as it seems? A literature review on the case of microplastic uptake in fish. *Frontiers in Marine Science*. 2021;8:672768. doi: 10.3389/fmars.2021.672768
11. Roch S, Friedrich C, Brinker A. Uptake routes of microplastics in fishes: practical and theoretical approaches to test existing theories. *Scientific Reports*. 2020;10:3896. doi:10.1038/s41598-020-60630-1
12. Frank YA, Vorobiev ED, Babkina IB, Antsiferov DV, Vorobiev DS. Microplastics in fish gut, first records from the Tom River in West Siberia, Russia. *Tomsk State University Journal of Biology*. 2020;52:130-139. doi: 10.17223/19988591/52/7
13. Frank Y, Vorobiev D, Mandal A, Lemeshko Y, Rakhamatullina S, Darbha GK. Freshwater fish Siberian dace ingest microplastics in the remote Yenisei tributary. *Toxics*. 2023;11:38. doi: 10.3390/toxics11010038
14. Luo Y. Leuciscinae. In: *Fauna Sinica. Osteichthyes. Cypriniformes II*; Chen Y-Y et al., editors. Science Press, Beijing; 1998: 61-112
15. Kottelat M. and Freyhof J. *Handbook of European Freshwater Fish*. Berlin, Germany: Kottelat, Cornol & Freyhof; 2007. 646 p
16. Popov P.A. Ryby Sibiri: rasprostraneniye, ekologiya, vylov [Fish of Siberia: distribution, ecology, catches]. Novosibirsk: NSU; 2007. 526 p. In Russian

17. Bergman E. Temperature-dependent differences in foraging ability of two percids, *Perca fluviatilis* and *Gymnocephalus cernuus*. *Journal of Animal Ecology*. 1987; 19:45-53. doi: 10.2307/4916
18. Il'mast NV, Savosin DS, Kuchko YaA. Pitanie ryb [Fish nutrition]. Petrozavodsk: PetrGU, 2015. 15 p. In Russian
19. Pravdin IF. Rukovodstvo po izucheniyu ryb [Guide for the study of fish]. Moscow: Pishch. Prom.; 1966. 376 p. In Russian
20. Bellas J, Martínez-Armental J, Martínez-Cámarra A, Besada V, Martínez-Gómez C. Ingestion of microplastics by demersal fish from the Spanish Atlantic and Mediterranean coasts. *Marine Pollution Bulletin*. 2016;109:55-60. doi: 10.1016/j.marpolbul.2016.06.026
21. Tropin NYu, Rakhmatullina SN, Vorobiev ED, Vorobiev DS, and Frank YuA. Microplastic content in the gastrointestinal tract of some fish species of Lake Kubenskoe (Vologda Oblast). *Inland Water Biology*. 2024;17(2):336-344. doi: 10.1134/S1995082924020196
22. Ershova A, Frank Y. Separation and purification of microplastics from the environmental samples. Chapter 7. In: *Analysis of Microplastics and Nanoplastics*; Shi H, Sun C, editors. Elsevier, ISBN: 9780443157790. 2024:in press
23. Lusher AL, Bråte ILN, Munno K, Hurley RR, Welden NA. Is it or isn't it: The importance of visual classification in microplastic characterization. *Applied Spectroscopy*. 2020;74:1139-1153. doi: 10.1177/0003702820930733
24. Frank Y, Khusanov A, Yuldashov M, Vorobiev E, Rakhmatullina S, Rednikin A, Tashbaev S, Mamatkarimova S, Ruchkina K, Namozov S, Turaev L, Sobirov J, Yuldashev A, and Vorobiev D. Microplastics in the Syr Darya River tributaries, Uzbekistan. *Water*. 2023;15:3698. doi: 10.3390/w15203698
25. Stock F, Narayana VKB, Scherer C, Löder MGJ, Brennholt N, Laforsch C, Reifferscheid G. Pitfalls and limitations in microplastic analyses. In: *Plastics in the Aquatic Environment - Part I. The Handbook of Environmental Chemistry*; Stock F, Reifferscheid G, Brennholt N, Kostiania E, editors. Springer, Cham. 2022;111:13-42. doi:10.1007/698_2020_654
26. Frank YA, Vorobiev DS, Kayler OA, Vorobiev ED, Kulimicheva KS, Trifonov AA, Soliman Hunter T. Evidence for microplastics contamination of the remote tributary of the Yenisei River, Siberia. The pilot study results. *Water*. 2021;13:3248. doi: 10.3390/w13223248
27. Frank YA, Vorobiev ED, Vorobiev DS, Trifonov AA, Antsiferov DV, Soliman Hunter T, Wilson SP, Strezov V. Preliminary screening for microplastic concentrations in the surface water of rivers Ob and Tom in Siberia, Russia. *Sustainability*. 2021;13(1):80. doi: 10.3390/su13010080
28. Galafassi S, Sighicelli M, Pusceddu A, Bettinetti R, Cau A, Temperini ME, Gillibert R, Ortolani M, Pietrelli L, Zaupa S, Volta P. Microplastic pollution in perch (*Perca fluviatilis*, Linnaeus 1758) from Italian south-alpine lakes. *Environmental Pollution*. 2021b;288:117782. doi: 10.1016/j.envpol.2021.117782
29. Roch S, Walter T, Ittner LD, Friedrich C, Brinker A. A systematic study of the microplastic burden in freshwater fishes of south-western Germany – Are we searching at the right scale? *Science of the Total Environment*. 2019;689:1001-1011. doi: 10.1016/j.scitotenv.2019.06.404
30. Park TJ, Kim MK, Lee SH, Lee YS, Kim MJ, Song HY, Park JH, Zoh KD. Occurrence and characteristics of microplastics in fish of the Han River, South Korea: Factors affecting microplastic abundance in fish. *Environmental Research*. 2022;206:112647. doi: 10.1016/j.envres.2021.112647
31. Horton AA, Jürgens MD, Lahive E, van Bodegom PM, and Vijver MG. The influence of exposure and physiology on microplastic ingestion by the freshwater fish *Rutilus rutilus* (roach) in the River Thames, UK. *Environmental Pollution*. 2018;236:188–194. doi: 10.1016/j.envpol.2018.01.044
32. Su L, Nan B, Hassell KL, Craig NJ, and Pettigrove V. Microplastics biomonitoring in Australian urban wetlands using a common noxious fish (*Gambusia holbrooki*). *Chemosphere*. 2019;228:65–74. doi: 10.1016/j.chemosphere.2019.04.114

33. Parker GA. The evolution of sexual size dimorphism in fish. *Journal of Fish Biology*. 1992;41:1–20. doi: 10.1111/j.1095-8649.1992.tb03864.x
34. Lim KP, Lim PE, Yusoff S, Sun C, Ding J, Loh KH. A meta-analysis of the characterisations of plastic ingested by fish globally. *Toxics*. 2022;10:186. doi: 10.3390/toxics10040186
35. Naji A, Nuri M, Amiri P, Niyogi S. Small microplastic particles (S-MPPs) in sediments of mangrove ecosystem on the northern coast of the Persian Gulf. *Marine Pollution Bulletin*. 2019;146:305–311. doi: 10.1016/j.marpolbul.2019.06.033
36. Collard F, Gasperi J, Gabrielsen GW, Tassin B. Plastic particle ingestion by wild freshwater fish: A critical review. *Environmental Science and Technology*. 2019; 53(22):12974–12988. doi: 10.1021/acs.est.9b03083
37. Mizraji R, Ahrendt C, Perez-Venegas D, Vargas J, Pulgar J, Aldana M, Patricio Ojeda F, Duarte C, Galbán-Malagón C. Is the feeding type related with the content of microplastics in intertidal fish gut? *Marine Pollution Bulletin*. 2017;116:498–500. doi: 10.1016/j.marpolbul.2017.01.008

Author info:

Danil S. Vorobiev, Doct. Sci. (Biol.), Director of the Institute, Biological Institute, National Research Tomsk State University (Tomsk, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-4397-4406>

E-mail: danilvorobiev@yandex.ru

Yulia A. Frank, Cand. Sci. (Biol.), Associate Professor, Department of Ichthyology and Hydrobiology, Biological Institute, National Research Tomsk State University (Tomsk, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-6347-4009>

E-mail: yulia.a.frank@gmail.com

Svetlana N. Rakhamatullina, PhD student, Biological Institute, National Research Tomsk State University (Tomsk, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-9825-0304>

E-mail: svetik_98_76@bk.ru

Egor D. Vorobiev, Master's student, Biological Institute, National Research Tomsk State University (Tomsk, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-5764-6134>

E-mail: vorobievegor@gmail.com

Yulia R. Poskrebsheva, Student, Biological Institute, National Research Tomsk State University (Tomsk, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0009-0003-5901-7683>

E-mail: punko.ayu@gmail.com

Oyeleye Oladele, Master's student, Biological Institute, National Research Tomsk State University (Tomsk, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0009-0001-3063-8035>

E-mail: oyeleye101@gmail.com

Andrey A. Trifonov, Engineer, Department of Ichthyology and Hydrobiology, Biological Institute, National Research Tomsk State University (Tomsk, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-3845-8108>

E-mail: packtriff@mail.ru

The Authors declare no conflict of interest.

Информация об авторах:

Воробьев Данил Сергеевич, доктор биологических наук, директор института, Биологический институт, Национальный исследовательский Томский государственный университет (Томск, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-4397-4406>

E-mail: danilvorobiev@yandex.ru

Франк Юлия Александровна, канд. биол. наук, доцент, кафедра ихтиологии и гидробиологии, Биологический институт, Национальный исследовательский Томский государственный университет (Томск, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-6347-4009>

E-mail: yulia.a.frank@gmail.com

Рахматуллина Светлана Наильевна, аспирант, Биологический институт, Национальный исследовательский Томский государственный университет (Томск, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-9825-0304>

E-mail: svetik_98_76@bk.ru

Воробьев Егор Данилович, магистрант, Биологический институт, Национальный исследовательский Томский государственный университет (Томск, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-5764-6134>

E-mail: vorobievegor@gmail.com

Поскребышева Юлия Радмировна, студент, Биологический институт, Национальный исследовательский Томский государственный университет (Томск, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0009-0003-5901-7683>

E-mail: punko.ayu@gmail.com

Оладеле Ойелайе, магистрант, Биологический институт, Национальный исследовательский Томский государственный университет (Томск, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0009-0001-3063-8035>

E-mail: oyeleye101@gmail.com

Трифонов Андрей Александрович, инженер, кафедра ихтиологии и гидробиологии, Биологический институт, Национальный исследовательский Томский государственный университет (Томск, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-3845-8108>

E-mail: packtriff@mail.ru

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

*The article was submitted 22.03.2024;
approved after reviewing 23.04.2024; accepted for publication 14.06.2024.*

*Статья поступила в редакцию 22.03.2024;
одобрена после рецензирования 23.04.2024; принята к публикации 14.06.2024.*