МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ

ВЕСТНИК
ТОМСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА

БИОЛОГИЯ

Tomsk State University Journal of Biology

Научный журнал

2021 № 56

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, входящих
в международные реферативные базы данных и системы цитирования, в которых должны
быть опубликованы основные научные результаты диссертаций на соискание
ученой степени кандидата наук, на соискание ученой степени доктора наук»
Высшей аттестационной комиссии

ISSN online 2311-2077
ISSN print 1998-8591

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, воспроизводимость экспериментальных данных. Решение о публикации принимается редколлегией после рецензирования, учитывая соответствие материала тематике журнала, актуальность проблемы, научную и практическую новизну и значимость, профессионализм выполнения работы. Принимаются статьи на русском и английском языках. Средний срок публикации 3–6 месяцев. Журнал выходит ежеквартально. Публикации осуществляются на некоммерческой основе. Все опубликованные материалы находятся в свободном доступе.

Индексируется: SCOPUS; Web of Science (Biological Abstracts, BIOSIS Previews, Emerging Sources Citation Index, Zoological Record, RSCI); Google Scholar; eLIBRARY.RU; CYBERLENINKA. 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

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

РЕДАКЦИОННЫЙ СОВЕТ

Александровский А.Л. (Институт географии РАН, Москва, Россия); **Ананьева Н.Б.** (Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия); **Афтанас Л.И.** (НИИ физиологии и экспериментальной медицины СО РАМН, Новосибирск, Россия); **Васильев В.П.** (Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Россия); **Васильева Е.Д.** (Зоомузей МГУ, Москва, Россия); **Дюбуа А.** (Национальный музей естественной истории, Париж, Франция); **Зеллер Б.** (Национальный институт агрономических исследований, Нанси, Франция); **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 Вл.В.** (Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН, Москва, Россия); **Лодыгин Е.Д.** (Институт биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН, Коми научный центр УрО РАН, Сыктывкар, Россия); **Лупашин В.В.** (Университет Арканзаса медицинских наук, Арканзас, США); **Максимов Т.Х.** (Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН, Якутск, Россия); **Носов А.М.** (Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва, Россия); **Оленников Д.Н.** (Институт общей и экспериментальной биологии СО РАН, Улан-Удэ, Россия); **Пердисес 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); **Шарахов И.В.** (Политехнический университет Вирджинии, Вирджиния, США).

Издательство: Издательство Томского государственного университета. Редактор К.Г. Шилько; редактор-переводчик М.Б. Кузьменко; оригинал-макет А.И. Лелюр; дизайн обложки Л.Д. Кривцова

Подписано в печать 29.12.2021 г. Формат 70x108$^{1}/_{16}$. Усл. печ. л. 15,2. Тираж 50 экз. Заказ № 4828. Цена свободная.

Дата выхода в свет 17.01.2022 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

© Томский государственный университет, 2021

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

Founder – Tomsk State University

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

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

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

Language: Russian, English

Publications are on non-commercial basis (FREE)

Open access

Publication timeframe: 3-6 months

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

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

Contact the Journal

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

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

Editor-in-Chief - Sergey P Kulizhskiy, Dr. Sci. (Biol.), Professor, Tomsk State University (Tomsk, Russia), kulizhskiy@yandex.ru

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

EDITORIAL COUNCIL

Akimova EE - Associate Editor, Tomsk State University, Tomsk, Russia
biojournaltsu@gmail.com, biotsu@mail.ru

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

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

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

Danilets MG - Editor, ED Goldberg Research Institute of Pharmacology and Regenerative Medicine, Tomsk Research Medical Center, Russian Academy of Sciences, Tomsk, Russia

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

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

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

Litviakov NV - Editor, Cancer Research Institute of Tomsk NRMC, Tomsk, Russia

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

Tambovtseva RV - Editor, Russian State University of Physical Education, Sport, Youth and Tourism, Moscow, Russia

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

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

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

EDITORIAL BOARD [In Russian Alphabetical order]

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

PUBLISHER: TSU Press (Tomsk State University, Tomsk, Russian Federation). Editor KG Shilko; Translator/Editor MB Kuzmenko; camera-ready copy AI Leloyur; cover design LD Krivtsova.

Passed for printing 29.12.2021. Format 70x108 1/16. Conventional printed sheets 15.2. Circulation is 50 copies. Orders No 4828. Open price. Date of publication 17.01.2022.

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

Вестник Томского государственного университета. Биология
2021 № 56

СОДЕРЖАНИЕ

АГРОХИМИЯ И ПОЧВОВЕДЕНИЕ

Sokolov DA, Androkhanov VA, Abakumov EV. Soil formation in technogenic landscapes: trends, results, and representation in the current classifications (Review) 6
Гурбанов Э.А., Рамазанова Ф.М., Гусейнова С.М., Гурбанова З.Р. Изменение противоэрозионной стойкости орошаемых серо-коричневых почв сухой субтропической зоны Азербайджана в зависимости от давности их орошения 33

БИОТЕХНОЛОГИЯ И МИКРОБИОЛОГИЯ

Андреева И.С., Сафатов А.С., Пучкова Л.И., Емельянова Е.К., Соловьянова Н.А., Буряк Г.А., Терновой В.А. Встречаемость и свойства бактерий цереусной группы в аэрозолях атмосферного воздуха Новосибирской области....60

ФИЗИОЛОГИЯ

Бушов Ю.В., Ушаков В.Л., Светлик М.В., Карташов С.И., Орлов В.А. Роль зеркальных нейронов в интерпретации действий и намерений....86
Махин С.А., Кайда А.И., Эйсмонт Е.В., Михайлова А.А., Павленко В.Б. Динамика частоты альфа-ритма ЭЭГ при слуховом восприятии действий и ее связь с уровнем интеллекта у детей 7–10 лет 108

ЭКОЛОГИЯ

Гайсин И.К., Моисеев П.А., Балакин Д.С., Нагимов З.Я. Структура древостоев и особенности накопления ими фитомассы на остепненных склонах массива гор Крака (Южный Урал) 125
Зуев И.В., Андрущенко П.Ю., Яблоков Н.О., Дементьев Д.В., Зотина Т.А. Идентификация оседлых и мигрирующих хариусов в р. Енисей с использованием чешуи 152
Кузьмин С.Р., Рубцов А.В., Барченков А.П., Карпюк Т.В. Дифференциация климатипов лиственниц (*Larix* spp.) в географических культурах в лесостепи Средней Сибири....170

Tomsk State University Journal of Biology
2021 No. 56

TABLE OF CONTENTS

AGROCHEMISTRY & SOIL SCIENCE

Sokolov DA, Androkhanov VA, Abakumov EV. Soil formation in technogenic landscapes: trends, results, and representation in the current classifications (Review) 6
Gurbanov EA, Ramazanova FM, Huseynova SM, Gurbanova ZR. Changes in anti-erosion resistance of irrigated grey Cinnomanic soils of the dry subtropical zone of Azerbaijan depending on the age of irrigation..... 33

BIOTECHNOLOGY & MICROBIOLOGY

Andreeva IS, Safatov AS, Puchkova LI, Emelyanova EK, Solovyanova NA, Buryak GA, Ternovoi VA. Occurrence and characteristics of *Bacillus cereus* group bacterial atmospheric aerosols in Novosibirsk region..... 60

PHYSIOLOGY

Bushov YuV, Ushakov VL, Svetlik MV, Kartashov SI, Orlov VA. The role of mirror neurons in the interpretation of actions and intentions..... 86
Makhin SA, Kaida AI, Eismont YV, Mikhailova AA, Pavleko VB. The EEG alpha rhythm frequency dynamics during the auditory perception of actions and its relation to intelligence level in children aged 7-10 years 108

ECOLOGY

Gaisin IK, Moiseev PA, Balakin DS, Nagimov ZYa. The structure of tree stands and features of their phytomass accumulation on the steppified slopes of the Kraka Mountain massif (Southern Urals)..... 125
Zuev IV, Andrushchenko PYu, Yablokov NO, Dementiev DV, Zotina TA. Identification of sedentary and migrating graylings in the Yenisei River using scales..... 152
Kuzmin SR, Rubtsov AV, Barchenkov AP, Karpyuk TV. Differentiation of larch (*Larix* spp.) climatypes in the Central Siberian forest-steppe provenance trial..... 170

Вестник Томского государственного университета. Биология. 2021. № 56. С. 6–32

АГРОХИМИЯ И ПОЧВОВЕДЕНИЕ

UDC 631.618
doi: 10.17223/19988591/56/1

Denis A. Sokolov[1], Vladimir A. Androkhanov[1], Evgeny V. Abakumov[2]

[1]Institute of Soil Science and Agrochemistry, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russian Federation
[2]St. Petersburg State University, St. Petersburg, Russian Federation

Soil formation in technogenic landscapes: trends, results, and representation in the current classifications (Review)

For hundreds of years, humans have been a soil formation factor. With the recent industrial development of vast territories, the formation of soils in technogenic and post-anthropogenic conditions requires more attention. This study reviews the literature on the soils of human-transformed or human-made landscapes (technogenic landscapes), in which soil formation starts on a new technogenic substrate. Such soils may occur in different bioclimatic conditions. We focused on processes that govern soil morphology and the subsequent transformation of these soils. Often, the soils of technogenic landscapes are characterized by high bulk density values and by the presence of dense contact. Their properties are affected mainly by organic matter accumulation (humus, litter, and peat). The paper also covers approaches to the reclamation of technogenic landscapes, the main stages, and partly the reclamation options. It is noted that the efficiency of reclamation activities depends on the available resources and timely decision-making. We assessed the efficiency of soil reclamation methods and suggested technogenic landscape survey techniques. The major approaches to soil classification in technogenic landscapes in national and international soil classification systems are briefly discussed, and an approximate correlation of soil names used in different systems is suggested. All considered classifications provide the opportunity to assess the soil properties and specifics of soil formation in technogenic landscapes. However, in most studies, the soil diagnostics are limited to top-order taxa only.

The paper contains 3 Figures, 2 Tables, and 140 References.

Keywords: Soil formation; technogenic landscapes; reclamation; soil classification; coal mine; dump rock; Technosol

Funding's: This work is supported by the Russian Foundation for Basic Research as part of Project No. 20-14-50193 (literature review) and the Institute of Soil Science and Agrochemistry Government Project (Recommendations for surveying and reclamation of technogenic landscapes.)

The Authors declare no conflict of interest.

For citation: Sokolov DA, Androkhanov VA, Abakumov EV. Soil formation in technogenic landscapes: trends, results, and representation in the current classifications (Review). *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2021;56:6-32. doi: 10.17223/19988591/56/1

Introduction

The development of the post-industrial economy does not reduce industrial output or the rate of mineral extraction. On the contrary, the manufacturing productivity increase is accompanied by the transformation of large natural landscapes into technogenic barrens (technogenic landscapes). The formation and structure of technogenic landscapes are governed by human engineering activities to extract and process minerals [1]. Engineering soil transformation has the most significant impact on soils compared to agricultural and urban cases [2] because it leads to a drastic transformation not only of soils themselves but also of all soil formation factors. Soil formation in technogenic landscapes is accompanied by biocenotic succession [3], as well as changes in microclimate, initial substrate properties, and terrain features [4]. As opposed to human-transformed (disturbed) soils, where the natural processes are just corrected, soil-forming processes in technogenic landscapes utilize the "new" substrate [5].

Although some countries faced disturbed area problems as early as the 19th century, technogenic landscapes have become an object of soil research relatively recently. It was facilitated, firstly, by a significant increase in environmental footprint in the second half of the 20th century, and secondly by gaining experience in soil reclamation [6]. Until recently, the research on industrially disturbed territories has covered, mainly, the countries of Europe, the former USSR, and North America. By the beginning of the 1970s, technogenic landscapes were studied in the USA [7, 8], the DDR [9], Great Britain [10], Germany [11], Czechoslovakia [12], and Poland [13]. In Russia, as reported by the Public Committee for Safe Industrial and Mining Practices, by 1965, the reclaimed area exceeded 60.000 hectares [14]. In recent decades, a sharp increase in mineral deposit extraction has occurred in developing countries, so the geography of research has expanded significantly to cover China [15–17], India [18–20], South America [21–23], and Africa [24, 25].

The ever-increasing interest in technogenic landscapes is also related to their significant impact on adjacent areas. Thus, the risk of extreme flooding is higher in areas of intense mining [26–28]. Technogenic landscapes are also subjected to erosion and solifluction processes [21, 29]. Drain water ingress into migration flows affects ground and surface waters [30–32]. Artifacts containing carbonaceous material are prone to spontaneous combustion [33], which reduces the air quality [34].

Technogenic landscapes have not only negative but also some positive effects. In some cases, the fertility of mining waste is higher than that of natural soils [35]. There are cases when soils suitable for plant growth are produced from mining waste. Such waste is prepared by grinding stony fractions, adding active organic matter, and, sometimes, pH neutralization [36]. In the soils of technogenic landscapes, a particular field of study is their carbon sequestration capacity [37–39].

Regardless of the type of activity that produced technogenic landscapes and soils, there are always geochemically (and sometimes geomorphologically)

unstable formations. The forces driving the balancing of their surface properties with environmental factors are not only the soil formation drivers but may be caused by pedogenesis. For this reason, the studies of the soils of technogenic landscapes are of great interest.

This review analyzes the existing global approaches to soil formation in technogenic landscapes, their reclamation, and their placement in the soil classification system. We consider the soils created through self-remediation or by reclamation of mining waste dumps, mineral processing waste, construction waste, and marine sediments deposited onshore during dredging operations. We paid particular attention to coal mine dump soils, as coal mining is the leading industry that expands technogenic landscapes. In addition, coal is mined on all continents except for Antarctica and in every climatic zone.

Characteristic features of soil formation in technogenic landscapes

Physical properties of parent materials. Compaction and decompaction. As technogenic landscapes are formed, significant volumes of various substrates are extracted or moved by heavy machinery. As a result, soil formation usually occurs on over-compacted substrates. Even when the process does not include surface leveling or the use of heavy equipment (for example, in water development projects), the soil density of technogenic landscapes is still higher than the density of natural soils in the adjacent areas [40]. While the density of the technogenic landscape soils composed of sandy, loamy and clayey substrates (loose rocks) is in the range of 1.1-1.8 g/cm^3, it can reach 2.5 g/cm^3 for stony surfaces. In both cases, as soils are formed, the density does not remain constant and changes through two alternating and opposite compaction and decompaction processes [41].

Technogenic soils compaction often continues even after a human activity is completed. For instance, stony soils continue to be compacted regardless of the climatic conditions through packing (shrinkage) of the soil-forming substrate (Table 1). Extra soil compaction occurs when the soils are used for agriculture [42], and, subsequently, as polyculture is replaced by monoculture [43]. The high density of loose soils in technogenic landscapes leads to low water permeability. Therefore, the soil formation on the surface of drill cuttings in a humid climate is hydromorphic [44], which is also detected in moderately humid areas covered by a fertile soil layer [45]. Reducing processes identified by increased methane emission [46] or formation of ferromanganese nodules [47] are detected in the soils formed on stony substrates.

Decompaction occurs as a result of root system development initiating the soil structure formation [15]. Because loamy soils contain more material suitable for structure formation than stony soils, their deconsolidation is faster.

Spatial and vertical heterogeneity. Heterogeneity is typical of the soils of technogenic landscapes. Spatial heterogeneity (Fig. 1) is found at sites where the surface is composed of various substrates [17, 48]. A pronounced profile

heterogeneity is formed during reclamation, as rocks are laid layer-by-layer. It is also produced as young soil mature. In a humid climate, the textural differentiation of the profile of the technogenic landscape soils is caused by eluvial and illuvial processes [49]. In technogenic formations composed of stony rocks, the soil profile differentiation is due to physical, biophysical, chemical, and biochemical disintegration [50]. It is noted that the intensity of disintegration of coarse rock fragments is higher in arid areas, while for gravel and sand, it is higher in areas with optimal moisture content [51].

Fig. 1. Scheme of the formation of technogenic landscape spatial heterogeneity in surface mining

Organic matter accumulation. Soil profile differentiation by organic matter content is a distinctive feature of most technogenic landscapes. Organic matter can be both inherited from soil-forming rocks (lithogenic), e.g., in the soils of coal mine dump, or generated by soil and biological processes. As many authors note (Table 1), the soils of technogenic landscapes, regardless of the rock composition and climatic conditions, feature intense organic matter accumulation rates exceeding those in natural soils. In the areas where organic matter accumulation occurs in zonal soils, organic carbon in technogenic landscapes is fixed by humus accumulation.

High organic matter accumulation rates are also found in the soils with soil-forming rocks enriched with lithogenic organic matter [61]. The accumulation of humus increases from stony to sandy [58] and further to loamy rocks [82]. In areas where the formation of thick humus horizons is not a feature of the zonal soil formation, the intensity and peculiarities of organic matter stabilization processes in the soils of technogenic landscapes are determined by the lithological properties of the substrates [83]. In the soils enriched with fine fractions (< 0.01 mm), high organic matter accumulation rates can also be found in subtropical and tropical climates [19, 64]. In such areas, they are also found on stony substrates capable of producing fine particles upon weathering [20, 23].

It should be noted that humus accumulation is not the only process of organic carbon accumulation in the soils.

Table 1

Key factors and processes contributing to technogenic soil properties

Key properties	Major processes	Manifestation	Soil-forming rocks	Climate	Authors
Density	Compaction	Rolling	Total	Everywhere	Shikula, Drugov, 1974 [52]; Jacinthe et al., 2006 [46]; Evans et al., 2013 [53]; Ahirwal, Maiti, 2016 [20]
		Shrinkage	Mostly stony	Everywhere	Sokolov et. al., 2015 [54]; Ahirwal, Maiti, 2016 [20]; Ruiz, 2020 [23]
			Loamy rocks	Humid	
	Decompaction	Structure formation	All non-phytotoxic, mostly loose	Everywhere	Shikula, Drugov, 1974 [52]; Zhao et al., 2013 [15]; Frouz et al., 2017 [55]; Ruiz et al., 2020 [56]
Heterogeneity	Textural differentiation	Disintegration	Mostly stony	Everywhere	Kusov, 2007 [50]; Sokolov et al., 2012 [51]; Sokolov, 2019 [41]
		Lessivage		Humid	Daniels et al., 2004 [49]; Daniell, van Deventer, 2018 [24]; Wang et al., 2017 [57]
		Podzolization		Strongly continental humid	Sokolov et al., 2015 [54]
	Organic matter accumulation	Humus accumulation	Non-phytotoxic, from stony to clay	Moderate and strongly continental	Burykin, Zasorina, 1989 [58]; Shugaley, 1997 [59]; Abakumov, Frouz, 2009 [60]; Vindušková et al., 2014 [61]; Uzarowicz et al., 2017 [62]; Čížková, 2018; Frouz, Vindušková 2018 [63]
			Sedimentary stony, silty, ash, and bottom sediments	Dry subtropical and tropical	Masciandaro, 2014 [64]; Maiti, Maiti 2015 [19]; Ahirwal, Maiti, 2016 [20]
				Humid subtropical and tropical	Ruiz et al., 2020 [23]; Hu et al., 2021 [65]
		Litter accumulation	Non-phytotoxic, from stony to clay	Moderate and strongly continental	Filcheva et al., 2000 [66]; Kurachev, Androkhanov, 2002 [67]; Abakumov, Gagarina, 2006 [68]; Pereverzev et al., 2007 [69]
		Coalification	Pyrite-bearing loamy rocks	Moderate continental	Solntseva, Rubilina, 1987 [70]
		Mummification	Sedimentary stony	Arid strongly continental	Sokolov et al., 2014 [47]
	Organic matter oxidation	Dehumification	Humified substrates	Everywhere	Androkhanov et al., 2000 [40]; Shrestha, Lal, 2011 [71]; Festin et. al., 2019 [25]
		Decoalification	Coal-containing loose and dense sedimentary rocks	Moderate continental humid	Rumpel, Kögel-Knabner, 2002 [72]; Rumpel, 2004 [73]; Chabbi et al., 2006 [74]
		Burning		Humid	Querol et al., 2011 [33]; Bragina et al., 2014 [75]; Sokolov, 2019 [41]

Table 1 (end)

Key properties	Major processes	Manifestation	Soil-forming rocks	Climate	Authors
Acidity	acidification	acid drainage	sulfide-containing	humid	Kuka et al., 2013 [76]; Rocha-Nicoleite et al., 2017 [21]; Ramasamy, Power, 2019 [77]; Weiler et al., 2020 [78]; Acharya, Kharel, 2020 [79]
		decarbonatization and gypsification	sulfide-bearing loose sedimentary rocks	moderate continental	Solntseva et al., 1992 [29]; Bragina, 2016 [80]; Konstantinov et al., 2018 [81]

For example, in soils on calcareous rocks within technogenic landscapes, the abundance of soil microorganisms contributes to a higher rate of particular organic matter accumulation compared to mineral-bonded organic matter. This effect increases with the soil heat [65]. When the activity of plant organic matter destructors is suppressed for various reasons, plant litter is accumulated on the surface of technogenic landscapes [66, 69]. During the formation of herbaceous ecosystems, the predominance of litter accumulation over humus accumulation is observed in the first stages of vegetation development [67]. In forest ecosystems of boreal and sub-boreal climates, litter accumulation often replaces humus accumulation [68]. Specific organic matter stabilization processes in the soils within technogenic landscapes include carbonizing plant residues in highly acidic rocks [70] and their mummification during the soil formation in arid areas [47, 54].

Organic matter oxidation. In technogenic landscapes where humus substrates form the surface, organic matter *dehumification* occurs. The upper layers of natural soils stored for subsequent use in reclamation are subjected to mineralization to a greater extent [25, 40]. The reason for this is that the bulk humus layer in the soil profile being formed is slowly involved in metabolic processes. In 30-year-old soils from Siberian coal mine dumps, the biologically active layer thickness does not exceed 10 cm. The microbial biomass and basal respiration values only come close to the background value in the topmost 5-cm thick layer [84].

Another manifestation of organic matter mineralization in the soils of coal mine dumps is *combustion* occurring as spontaneous combustion of the dumps. Combustion is not a soil process. Nevertheless, it affects both the soil-forming rock composition [75] and the properties of the soils at the adjacent sites [41]. A less intensive process of lithogenic organic matter oxidation is called *decoalification* [85]. Along with mineralization [74], decoalification involves coal carbon in the formation of humus systems and soil microbial communities [72, 73]. It is noted that the carbon balance in the soils of technogenic landscapes remains positive after the decomposition of lignite. 60% of the CO_2 released from such soils is provided by the degradation of carbonates [86].

Acidification and gypsification. The acidity of the technogenic landscape soils is also associated with oxidation processes (Table 1) Minimal pH values are characteristic of soils formed on sulfide-containing wastes of ferrous and non-ferrous metallurgy and coal mining. Oxidation of sulfides at such sites leads to the termination of plant communities [87]. In humid areas, this process initiates acid drainage, which increases heavy metal mobility [88]. When the soils are formed on carbonate rocks, exposure to acid solutions leads to leaching or decarbonatization [81]. The latter is often accompanied by gypsum formation: gypsification of the entire soil profile or the upper part [29, 80].

Soil properties and environmental conditions. The soil formation in technogenic landscapes does not always follow the trend of pedogenesis typical of zonal soils in natural conditions. The primary reason for this is the soil-forming substrate properties. The trends of local natural and technogenic pedogenesis

coincide only where the properties of technogenic substrates are close to those of soil-forming rocks in undisturbed soils. This is most evident in a moderate continental climate, where humus accumulation is the leading process of soil formation on both dumps of loamy rocks and natural loamy soils. Besides, this is a primary process for the soils in hotter and more humid regions but only on rocks with a high lithogenic humus accumulation potential. Such rocks contain or can produce a sufficient amount of fine mineral material [89, 90].

The evolution of eluvial and illuvial processes leading to texture-differentiated soils is typical of humid climate areas. Illuvial processes are primarily found in stony substrates, especially consisting of rocks less resistant to weathering. However, the high density of technogenic substrates and their shrinkage can minimize the manifestation of any soil processes.

Another important feature is that the surfaces of most technogenic landscapes are differentiated in their relief, density, composition, and some other soil-forming rock properties. Under such conditions, the evolution of soils and topsoil is diversified [41], while the divergence of soil geochemical processes in time and space contributes to further isolation of evolutionary trends [91].

Reclamation of technogenic landscapes

On the practical side, the soil formation in technogenic landscapes is a transformation of the substrate properties to make them "useful" and facilitate further use of the technogenic landscapes. "Useful" functions are selected and adjusted while reclamation is in progress. Conventionally, reclamation is understood as restoring soil fertility to a degree suitable for agriculture and forestry [11]. Recently, the concept of reclamation has been somewhat changed, mainly due to expanding its goals and objectives. Today's reclamation is the formation of a sustainable neo-landscape that meets the soil-ecological state specifications and has the soil functions defined at the design stage [92]. Such a definition suggests that the result of reclamation is creating sustainable soil cover, contributing to the reproduction of the key ecosystem components with a certain level of fertility [41]. In practical terms, results of the soil formation in technogenic landscapes should be considered through the soil-ecological efficiency of reclamation [4]. Let us explain that by *soil-ecological efficiency* of reclamation, we mean the ability of the soils of technogenic landscapes to perform the functions inherent for natural undisturbed (zonal) soils in the same area.

Modern approaches to reclamation involve four main stages (Fig. 2). At the first *planning stage*, we define reclamation goals and objectives and assess the required and available resources for implementing methods and options of reclamation [17, 57, 93].

At the engineering stage, the relief and surface layers of a technogenic landscape are formed, including horizontal surface arrangement and slope reduction. Boulder rocks resistant to supergene transformation are often used to

stabilize the slopes mechanically and ensure geomorphological stability. When building flat and slightly sloping areas, it is better to cover the surface with potentially fertile substrates (PFS) suitable for soil formation. One example case is the disturbed areas of Mangyshlak and the foothills of the Tien Shan within Kazakhstan. It shows that substrates already transformed by soil formation are more susceptible to soil processes [94]. In a moderate climate, humus material of fertile soil layers (FSL), pre-stored before mineral deposit development, is used for surface backfill [38, 43, 48, 95]. Where FSL resources are in low supply, the fertile layer can be mixed with other rocks (usually loamy). It was established that the acceptable mix ratio is 50%. With 75% loam content, the ability of the soil to self-repair is sharply reduced. Adding more rocks to FSL decreases the resistance of the reclaimed soil to stress [96]. Some reclamation guidelines suggest backfill with FSL not immediately after the dump formation, but 4-5 years after; the soil will settle down and be inhabited by plant communities [97].

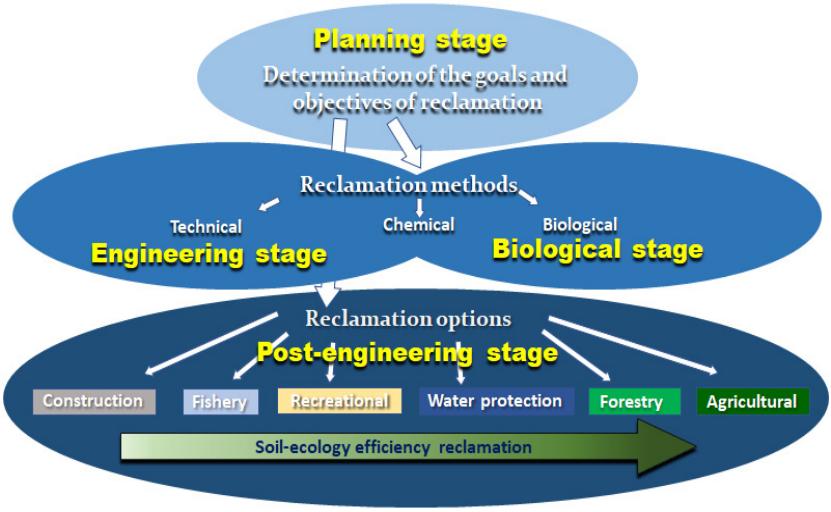


Fig. 2. Reclamation activities flowchart

When the neo-landscape body is composed of phytotoxic substrates, *chemical reclamation* is used at the engineering stage [56]. Chemical ameliorants make the root zone suitable for plant growing [64, 87, 98, 99]. They also reduce the mobility of pollutants [77]. Chemical reclamation is also used for soil improvement. The use of mineral fertilizers [46], ash [76], some organic [19, 100], and municipal solid waste [78] are widespread. Recently, particular attention has been paid to the use of coal produced by incomplete combustion of wood [18, 25], animal bones [101], or fossil coal [102] in reclamation. It was found that in climatic conditions unfavorable for humus accumulation, pyrocarbons promote the fixation of carbon and other nutrients in soils [103]. The presence of lignite particles in the soil facilitates herbaceous vegetation growth and mortmass accumulation [104].

The key objective of ***the biological stage*** is forming a layer of soil and vegetation over the surface of a technogenic landscape. The layer properties should meet the goals of reclamation. Note that some goals do not require the biological stage at all. For example, there is *reclamation for construction* when structures and industrial sites are built within a technogenic landscape. *Reclamation for fishery* provides the lowest soil-ecological efficiency. It is often limited to slope flattening and creating shallow ponds for subsequent fish farming [16]. Overgrowing of technogenic landscapes can be considered as a particular case of reclamation. This option also excludes the biological stage. Surrounding ecosystems, which usually have a substantial biological capacity, promote vegetation growth on the soil-forming substrate [59]. For coal mine dumps, the soil-ecological efficiency of overgrowth is often higher than conventional forestry and agricultural reclamation technologies [22, 105].

The post-engineering stage. With the proximity to large settlements, a wide variety of rock compositions, and landforms (some of them are unsuitable for any further use), in some cases, technogenic landscapes are promising for *recreational (tourist) reclamation*. For example, dumps are "technogenic mountains", so they are attractive for residents of plain territories. The reason for technogenic landscape attractiveness is their specific macro- and mesorelief and the presence of various rocks and vegetation areas that may form a wide range of forest, meadow, and rupicolous ecosystems. The soil-ecological efficiency of this option depends on the properties of stored substrates and the intensity of the subsequent use of an area [93].

Reclamation of a technogenic landscape for *water protection* aims to maintain the sustainable functioning of water bodies, both natural and created through industrial activities. This option rarely covers the entire technogenic landscape. Usually, it applies to the areas adjacent to water bodies. It was established that under a humid climate, the storm runoff coefficient at unreclaimed sites is 2–3 times higher than at reclaimed ones [26]. Such results are possible when multilayered perennial plantings on suitable soils are created on the surface of a technogenic landscape.

Forestry reclamation is widespread in humid and subhumid areas. The high efficiency of this option largely depends on the eluvial processes in soils. However, because of the high substrate density, the survival rate of seedlings is low [53]. Moreover, some cereal plants may hamper the growth of woody plants [21]. Dissected topography minimizes these factors and increases the soil-ecological efficiency of forestry reclamation [55, 106]. It is also noted that areas covered with deciduous forests show faster litter transformation than coniferous forests [63]. In this way, the microbiocenosis similar to that in natural soils is formed [66]. The use of sea buckthorn (*Hippophae rhamnoides* L.) in reclamation contributes to nitrogen accumulation in the soils [107]. In some cases, the rates of soil nitrogen accumulation in sea-buckthorn plantations exceed those in areas with leguminous grasses [15].

Agricultural reclamation has the highest soil and ecological efficiency. The primary reason is that this reclamation option aims to form highly fertile soils. It is achieved through surface leveling, application of fertile substrates [38, 109], fertilizing [42], sowing crops [21], and maintaining the required fertility in the root layer [43, 71]. For this reason, agricultural reclamation is only appropriate for large areas [57]. Nevertheless, many references have described the use of crops in reclamation without radical soil improvement [20, 56, 78].

The review of research on reclamation has enabled us to identify some measures to increase the soil cover remediation efficiency (Fig. 3). First of all, we should assess the climatic conditions of the technogenic landscape location: the amount of precipitation, biologically active temperatures, evaporation rate, and other metrics. Then, the natural soils of adjacent areas should be studied to assess the zonal soil formation trends and identify the accompanying soil processes. The next step is to evaluate the quantity and quality of available FSL and PFS and classify technogenic substrates by their degree of suitability for soil formation. The reclamation options can be selected both for the entire technogenic landscape or specifically for its sections. Further, the substrates to be deposited on the surface and relief formation methods should be selected. Having evaluated all the above-listed conditions, we should select plant species for biological reclamation. At this step, it is important to take into account the ecological flexibility of plant species.

Sequence	Object assessment and development of recommendations		
1	Climatic conditions assessment		
2	Identification of zonal soil formation trends		
3	Assessment of locally available fertile and potentially fertile substrates		
4	Assessment of the man-made landscape rock properties		
5	Selection of the reclamation option		
6	Selection of the rocks to be deposited on the surface		
7	Selection of the surface relief formation method		
8	Selection of plant species for biological reclamation		
Stages of reclamation	Planning	Engineering	Biological

Fig. 3. The steps of technogenic landscape survey and recommendation development

The soil-ecological efficiency depends on the availability of resources and their use in due time. Obviously, all reclamation conditions and resources should be evaluated at the planning stage for maximum efficiency. A shortage of such resources as FSL and PFS at the engineering stage can significantly reduce the reclamation efficiency. At the biological stage, there are few chances to change the reclamation activities. Therefore, under a shortage of FSL and PFS, the artificial substrates should spatially and vertically alternate reasonably, and diverse relief formation methods should be used. It will contribute to a) the efficient use of the reclamation resources; b) the avoidance of "exotic" combinations of the

soil-forming rock properties, climatic conditions, and plant species used at the biological stage; c) the increased biological diversity of a technogenic landscape.

Classification of soils in technogenic landscapes

Soil classifications in technogenic landscapes are just over two decades old, so they are based on the modern concepts of soil genesis. Before that, there was a long period of assessing the technogenic substrate suitability for growing crops and trees, or, conversely, selecting plants for industrial site greenspace expansion [109]. The result of the long efforts is the categorization of technogenic substrates into several classes by their potential fertility and phytotoxicity [11, 98, 110, 111]. Other research that was conducted before the creation of soil classifications for technogenic landscapes was technogenic landform grouping. Such grouping and rock classification can be found in several regulatory documents [112, 113]. In this paper, we will not dwell on these approaches. We only note that they served as the foundation for the classifications of the technogenic landscape soils.

Along with categorization according to the characteristics of substrate and relief features, it has been proposed to categorize technogenic landscapes by the degree of soil features preservation [114] and the structure of the newly formed soil profile [115]. The need to assess the diversity of phytocenosis formation conditions in disturbed areas has facilitated the development of landscape feature classifications. Taranov et al. [116] showed that various combinations of soil formation conditions within a single technogenic landscape could produce forest, sod-steppe, meadow, or bog evolution of young soils. Such a differentiation of conditions has become a foundation for classifying the soils of technogenic landscapes proposed by Eterevskoy et al. [117]. Besides the above attributes, the advantage of the proposed classification compared to the rock classifications widespread at that time is the use of soil properties that reflect elementary soil processes and the thickness of genetic horizons.

Nevertheless, these approaches were not further developed since, at that time, the surface substrates in disturbed areas were not considered to be soil or soil-like. The key reason for this attitude is the considerable predominance of rock features in the soils of technogenic landscapes and the weak development of classical soil horizons. However, despite the initial heterogeneity of technogenic substrates, most of them perform soil functions to provide living organisms with nutrition and moisture. In addition, the soils formed on such substrates eventually acquire features of zonal soils [118]. We consider that the listing of the Technosol into the World Reference Base for Soil Resources (WRB) was the tipping point in recognizing the surface substrates of technogenic landscapes as soils. From this moment, the modern classification of the soils of technogenic landscapes began.

WRB classifies not only formations with “traditional” soil attributes but also any substrates located within two meters from the surface and in contact with the atmosphere (except for ice and water bodies deeper than 2 meters). The classification

principles are based on the measurable soil profile attributes. Their relations to soil-forming processes and the possible use of the soils are also taken into account. The key feature of Technosols is a significant amount (≥ 20%) of artifacts in the top layer 1 m thick and/or the presence of a low-permeability artificial geomembrane. The key qualifiers, specific to Technosols, include Ekranic, Urbic, Spolic, Garbic, stony and over-compacted soil qualifiers, Isolatic, Linic, Leptic, Hyperskeletic, and Subaquatic, Tidalic, Reductic, and Cryic only [119].

With its sufficiently broad interpretation of the soil concept and classification principles, allowing national classification systems to be fitted into, the WRB system has quickly gained popularity [100, 101, 120–123]. However, it should be noted that in most listed studies, the use of the WRB classification is limited to the use of the term Technosol without further subdivision into reference soil groups. Even fewer works assess technogenic landscape soils with additional qualifiers [39, 62, 120].

Another general substantive classification of the technogenic landscape soils is the Soil Taxonomy developed by the US Department of Agriculture [124]. In this classification, the soils of technogenic landscapes are not separated as an individual group. By their genetic properties, most of these soils are categorized as order Entisols: young soils without morphologically distinct horizons [49, 65, 125]. The suborders are divided by soil moistening and thermal conditions. By mineral component properties, stony soils of technogenic landscapes are categorized within the suborder of Orthents. In contrast, sandy soils belong to the suborder of Psamments. The suborders are divided into great groups based mainly on temperature and water regime characteristics. Thus, stony soils of technogenic landscapes in areas with precipitation equally distributed throughout the year (udic moisture regime) belong to the suborder of Udorthernts [43, 46, 113, 126]. In the areas with a temporarily dry climate (ustic moisture regime), these soils should be classified as Ustorthents. Special attention to the anthropogenic influence on soil formation is paid at the subgroup level. Among other subgroups, there are subgroups diagnosed by the presence of human-altered or human-transported materials in soil profiles. The soils of technogenic landscapes mainly belong to the subgroups of Anthrodensic soils (soils with a dense contact due to mechanical compaction, e.g., compacted mine spoil) and Anthroportic soils (soils having 50 cm or more of human-transported material in their profile). However, the Typic subgroup is more often used to describe such soils [43, 113]. The soils of technogenic landscapes with better-developed genetic horizons can be classified as the order of Inceptisols [49]. More detail is added at the level of soil families (within subgroups), where classes for human-altered and human-transported are specified: Methanogenic, Asphaltic, Concretic, Gypsifactic, Combustic, Pyrocarbonic, etc. Local soil characteristics can be reflected at the series level. Finally, landscape features (slope steepness, slope exposure, the presence of new material in surface cover, etc.) are taken into account at the lower level of taxonomy (soil phase), which is essential for the soil classification and practical use [124]. Although Soil Taxonomy is a very complex and practically oriented classification system, it is not used much when dealing with

the soils of technogenic landscapes in the United States. Often, other terms are used, e.g., minesoils [37, 43].

The groupings of human-transformed soils and some other national soil classifications [5, 126–129] are also based on substantive principles. The new Russian soil classification system (RSC) also belongs to substantive-genetic classification systems [130]. According to its principles, formations with "rudiments" (morphologically unexpressed genetic horizons) cannot be diagnosed as soils because they do not have sufficiently conservative features. It is proposed to call them "technogenic surface formations" (TSF) and, unlike soils, divide them not into classes, types, and subtypes, but groups and subgroups. Such groups are distinguished by formation conditions and potential suitability for further use. For instance, Quasizems are TSFs, in which the surface is composed of humified substrates. Naturfabricants are TSFs devoid of a humus layer and formed of mineral, organic, or organomineral materials. Artifabricants include TSFs composed of filled artificial material of various origins (household, industrial, and agricultural waste). An advantage of the RSC is separating a specific group of Toxifabricants TSFs composed of toxic substrates. Unfortunately, more detailed diagnostics taking into account the nature and degree of toxicity is not developed yet. The criteria for distinguishing TSF subgroups are material composition and occurrence.

Technogenic formations with poorly developed genetic horizons (W: weakly developed humus layer and/or O: litter and peat layer) are categorized as the initial soil formation trunk, poorly developed soil order [131]. Depending on the soil-forming rock composition, poorly developed soils are divided into petrozems, psammozems, and pelozems with further specification into humic, calcareous, and gypsiferous soils (e.g., types petrozems, humus (protohumus) petrozems, carbopetrozems, and gypsum petrozems). The fundamental division into TSF and poorly developed soils, and the unique features of their functioning in technogenic landscapes, make the diagnostics and soil/non-soil identification quite challenging [80]. Still, the RSC is often widely used in the Russian academic literature on disturbed areas [75, 84, 132, 133].

The classification of the technogenic landscape soils developed by the Institute for Soil Science and Agrochemistry (ISSA), Siberian Branch, Russian Academy of Science [34, 104, 134–136] offers a more detailed differentiation of surface formations at the rock-soil interface. This classification is generally applied in Russian academic literature. According to the principles of this classification, just like in the WRB, any surface substrate in contact with the atmosphere is categorized as soil [137]. In the ISSA classification, the technogenic landscape soils are categorized not as TSF and not as initial soils (like in the RSC) but as the post-lithogenic soil formation trunk. Instead of orders, this system has classes (branches) distinguished by the lithoreflectivity of soil-forming rocks. Embryozem soils are categorized as biogenically undeveloped soils. Embryozems are formed on clay, loamy and sandy substrates and easily weathered stony sedimentary rocks. The lithogenically undeveloped soils class includes Eluviozems. They are

developed on coarse-clastic massively crystalline and strongly metamorphosed sedimentary rocks. The Technozem class includes the soils with artificially formed horizons. According to the number of artificial horizons, Technozems are divided into differentiated and nondifferentiated types.

Embryozems and Eluviozems are divided into types by the soil features governed by the plant community development. Initial, organic-accumulative, sod, humus-accumulative, and dry peat types are distinguished, and their gleyic analogs for the Embryozem class are identified. In the first versions of the classification [67, 137], the Embryozem subtypes were distinguished by the processes accompanying the primary type-diagnostic processes (e.g., typical, leached, podzolic). However, with the broader geographic coverage of the technogenic landscape studies and factual basis, the approaches to subtype differentiation have changed. Therefore, in the latest ISSA classification editions [138], the properties of the type-diagnostic horizons reflecting the conditions of soil formation are used as the subtype criteria. Along with typical subtypes, the cryptopedogenic subtype is distinguished in initial embryozems. Felty, litter, and peat subtypes are distinguished in organic-accumulative soils. Xerophytic and hygrophytic are distinguished in sod soils, and the coarse humus-accumulative subtype is distinguished in humus-accumulative soils.

With such approaches to the soils grouping, the ISSA soil classification is more functional-genetic than substantive. Therefore, this classification significantly simplifies the mapping of technogenic landscapes and facilitates the quantitative assessment of their soil-ecological state [4, 105, 139], particularly using remote sensing methods [140].

Despite the different approaches to soil diagnostics in the above classifications, we tried to correlate the major taxa by the features representing soil conditions and young soil formation trends (Table 2). Table 2 shows that the features based on the soil-forming rock properties are sufficiently represented in all classifications. The same applies to the constructed soils with artificially created horizons. The exception is technogenic landscapes composed of toxic rocks. In some classifications (RSC and the Soil Taxonomy), such substrates are not considered soils because they do not fulfill one of the main functions: enabling growth and development of plant communities. However, the rock toxicity to specific plant species may be different. Therefore, in our opinion, they should be classified as soils. In the WRB, the soil toxicity is accounted for by the Toxic additional qualifier. In the ISSA classification, the soils formed on toxic rocks and the soils not featuring organogenic horizons yet are identified as initial Embryozems and Eluviozems.

The effects of elementary soil processes, despite their weak performance in technogenic landscapes, can be assessed using natural soil features. For the soils of technogenic landscapes, the most suitable features for such assessment are the accumulation of organic matter: humus, litter, and peat accumulation. In addition, the organogenic horizon features in the sites with climax vegetation communities enable us to identify the soil formation trends [138].

Evaluating the suitability of the considered classification approach for the technogenic landscape soils, we can conclude that all of them are applicable for adequate assessment of these soils. However, the literature review indicates low demand for such classifications. In the studies where modern classifications are referred, soil diagnostics are limited to top-order taxa only. We suppose that the main reason is the relatively short period of special studies of these soils. Secondly, most classifications rely mainly on inherited rock features, making it difficult to consider the spatial heterogeneity of technogenic landscapes.

Table 2

Key technogenic landscape soil taxa used in most common classification systems

Features/ processes	Classification			
	RSC (2004, 2008)	WRB (2015)	Soil Taxonomy (2014)	ISSA Soil Classification (2010, 2020)
Soil-forming rocks				
Dense	Naturfabricats and Toxifabricants: (toxi-) abralites, (toxi-) lithostrates (carbo-, gypsum-) petrozems and (carbo-, gypsum-) humus petrozems	Technosol: Ekranic, Urbic, Spolic, Linic, Leptic, Hyperskeletic	Entisols: Orthents, Udorthents, and Ustorthents All Inceptisols	All Eluviozems and Embryozems
Loose	All Naturfabricants, Artifabricants, and Toxifabricants Pelozems and Psammozems, humus Pelozems and Psammozems	Technosol: Urbic, Spolic, Garbic, Reductic, Cryic	Entisols: Psamments, Fluvents All Inceptisols	All Embryozems
Toxic	All Toxifabricants	Technosol with toxic horizons	N/A*	Initial Eluviozems and Embryozems
Constructed soils	Quasizems: Replantozems and Urbiquasizems	Technosol: Isolatic, Linic, with Transportic features	Entisols: Fluvents	Differentiated and undifferentiated Technozems
Organic accumulation features				
Litter accumulation	Pelozems, Psammozems, (carbo-, gypsum-) Petrozems	All Technosol with Folic and Protofolic horizons	Inceptisols: Gelepts, Cryepts, Udepts, Ustepts	Organic-accumulative and sod Embryozems and Eluviozems
Humus accumulation	Humus Pelozems and Psammozems (carbo-, gypsum-) Petrozems	All Technosol with Humic, Molic, Umbric horizons	Inceptisols: Cyepts, Udepts, Ustepts, Xerepts	Sod and humus-accumulative embryozems
Peat accumulation	Pelozems, Psammozems, (carbo-, gypsum-) Petrozems	Technosol with Histic horizons	Inceptisols: Aquepts, Gelepts, Cryepts, Udepts	Organic-accumulative peat Embryozems and dry peat Eluviozems

Note. N/A: no data available.

Conclusion

The literature review indicates that, at present, the soils of technogenic landscapes are of scientific interest globally. An essential part of the studies is local and aimed at analyzing the soil features of individual technogenic sites. However, the geographic coverage of soil studies in technogenic landscapes has expanded in recent years. With their short lifespan and specific formation factors, the soils of technogenic landscapes are not in equilibrium with the environment. Therefore, their key feature is dynamic transformation. Trends of soil-forming processes in technogenic landscapes do not always follow the zonal features. The formation trends of zonal and technogenic soil coincide if artificial substrates have properties close to soil-forming rocks in undisturbed soils. Along with soil-forming rock properties, young soils are often formed by organic matter accumulation processes. In various conditions, it could be humus, litter, and peat accumulation. High humus accumulation rates in the soils of technogenic landscapes are detected not only in moderate climate areas but also in a hotter and more humid climate. This is possible on rocks enriched with fine particles or capable of releasing them through weathering. The high density of technogenic substrates and their shrinkage negatively affect soil formation. The surface of most technogenic landscapes is highly differentiated by relief, density, composition, and some other soil-forming rock properties. In such conditions, the development of soils and topsoil is diversified, while the divergence of soil geochemical processes in time and space contributes to the further isolation of evolutionary trends, which are often opposite.

The soil formation efficiency in technogenic landscapes is primarily determined by the efficiency of reclamation activities, which depends on the availability of resources and their use in due time. The maximum efficiency is achieved if all the conditions and resources for reclamation are evaluated at the planning stage. At the engineering and, even more so, at the subsequent biological stage, there are few opportunities to improve the reclamation efficiency. Therefore, under a shortage of FSL and PFS, the artificial substrates should spatially and vertically alternate reasonably, and diverse relief formation methods should be used. It is necessary to: a) efficiently use reclamation resources; b) avoid "exotic" combinations of soil-forming rock properties, climatic conditions, and plant species used at the biological stage; c) increase the biological diversity of technogenic landscape.

Modern soil classifications are sufficient for evaluating the properties and features of the soil formation in technogenic landscapes. At the same time, the literature review indicates low demand for such classifications. In the works where modern classifications are referred, soil diagnostics are limited to top-order taxa only. This fact, as well as individual features of each technogenic landscape and the lack of appropriate generalization, negatively affect the development of the functioning and reclamation concepts of technogenic landscapes. The development of the methods and approaches to assessing their soil-ecological state also gets complicated, as well as the design and improvement of reclamation technolo-

gies. We believe that our analysis of the soil properties, classifications, and approaches to reclamation will contribute to a better understanding of technogenic landscape functioning and their efficient use, and will promote further research on the concepts of the soil formation in technogenic landscapes.

References

1. Reymers NF. Prirodopol'zovanie: Slovar'-spravochnik [Nature management: A reference dictionary]. Moscow: Mysl' Publ.; 1990. 637 p. In Russian
2. Gerasimova MI, Stroganova MN, Mozharova NV, Prokof'eva TV. Antropogennye pochvy: Genezis, geografiya, rekul'tivatsiya [Anthropogenic soils: Genesis, geography, reclamation]. Smolensk: Oykumena Publ.; 2003. 268 p. In Russian
3. Sokolov DA, Kulizhskiy SP. Singenesys of vegetation cover and redox systems forming in soils of burrows of coal-pits. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2013;1(21):22-29. doi: 10.17223/19988591/21/2 In Russian, English Summary
4. Androkhanov VA, Kurachev VM. Pochvenno-ekologicheskoe sostoyanie tekhnogennykh landshaftov: dinamika i otsenka [Soil-ecological state of technogenic landscapes: dynamics and evaluation]. Novosibirsk: Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences Publishing House; 2010. 224 p. In Russian
5. Baize D, Girard MC. Référentiel pédologique [Soil repository]. Versailles: Versailles Cedex Publ.; 2008. 432 p. In French
6. Motorina LV, Ovchinnikov VA. Promyshlennost' i rekul'tivatsiya zemel' [Industry and land reclamation]. Moscow: Mysl' Publ.; 1975. 240 p. In Russian
7. Given JA. The future in open pit mining and stripping in the United States. *Soil Conservation Society of America.* Proc. 17th Annual Meeting. Washington. 1962:93-97.
8. Deasy GF, Griess PR. Coal strip-mine reclamation in the United States. *Geographical Review*. 1965;55(1):107-108.
9. Werner K. Organization und stand der rekultivierung in der Deutschen Demokratischen Republik. In: *Sbornik I International symposium on issues relating to the recultivation of dumps and heaps*. Leipzig. 1962. pp. 54-59. In German
10. Beaver SH, Land reclamation. *Journal Royal Institution of Chartered Surveyors*. 1960;92(12):25-40.
11. Knabe W. Methods and Results of Strip-Mine Reclamation in Germany. *The Ohio Journal of Science.* 1964;64(2):75-105.
12. Parizek J. Organizacja i stan recultiwacia [Organization and state of reclamation]. *Czechoslowakiej Republice socjalistycznej Biuletyn = Czechoslovak Socialist Republic Biuletyn*. 1962;1:33-37. In Czech
13. Skawina T. Organization und stand der rekultivierung in der Volksrepublic Polen. *Sbornik I Internationales Symposium*. 1962:32-38.
14. Motorina LV, Zabelina NM. Rekul'tivatsiya zemel', narushennykh gornodobyvayushchey promyshlennost'yu [Reclamation of land disturbed by the mining industry]. Moscow: MSKh SSSR Publ.; 1968. 90 p. In Russian
15. Zhao Z, Shahrour I, Bai Z, Fan W, Feng L, Li H. Soils development in opencast coal mine spoils reclaimed for 1-13 years in the West-Northern Loess Plateau of China. *European Journal of Soil Biology*. 2013;55:40-46. doi: 10.1016/j.ejsobi.2012.08.006
16. Domínguez-Haydar H, Li-xun K. Mine land reclamation and eco-reconstruction in Shanxi Province I: Mine land reclamation model. *The Scientific World Journal*. 2014;2014:483862. doi: 10.1155/2014/483862

17. Feng Y, Wang J, Bai Z, Reading L. Effects of surface coal mining and land reclamation on soil properties: A review. *Earth-Science Reviews*. 2019;191:12-25. doi: 10.1016/j.earscirev.2019.02.015
18. Kumar BM. Mining waste contaminated lands: an uphill battle for improving crop productivity. *Journal of Degraded and Mining Lands Management*. 2013;1(1):43-50. doi: 10.15243/jdmlm.2013.011.043
19. Maiti SK, Maiti D. Ecological restoration of waste dumps by topsoil blanketing, coir-matting and seeding with grass–legume mixture. *Ecological Engineering*. 2015;77:74-84. doi: Z/10.1016/j.ecoleng.2015.01.003
20. Ahirwal J, Maiti SK. Assessment of soil properties of different land uses generated due to surface coal mining activities in tropical Sal (Shorea robusta) forest, India. *Catena*. 2016;140:155-163. doi: 10.1016/j.catena.2016.01.028
21. Rocha-Nicoleite E, Overbeck GE, Müller SC. Degradation by coal mining should be priority in restoration planning. *Perspectives in Ecology and Conservation*. 2017;15(3):202-205. doi: 10.1016/j.pecon.2017.05.006
22. Domínguez-Haydar Y. Evaluation of reclamation success in an open-pit coal mine using integrated soil physical, chemical and biological quality indicators. *Ecological Indicators*. 2019;103:182-193. doi: 10.1016/j.ecolind.2019.04.015
23. Ruiz F, Resmini Sartor L, de Souza Júnior VS, Cheyson Barros dos Santos J, Osório Ferreira T. Fast pedogenesis of tropical Technosols developed from dolomitic limestone mine spoils (SE-Brazil). *Geoderma*. 2020;374:114439. doi: 10.1016/j.geoderma.2020.114439
24. Daniell A, van Deventer PW. An overview of pedogenesis in Technosols in South Africa. *South African Journal of Plant and Soil.* 2018;35(4):281-291. doi: 10.1080/02571862.2018.1470265
25. Festin ES, Tigabu M, Chileshe MN, Syampungani S, Oden PC. Progresses in restoration of post-mining landscape in Africa. *Journal of Forestry Research*. 2019;30:381-396. doi: 10.1007/s11676-018-0621-x
26. Negley TL, Eshleman KN. Comparison of stormflow responses of surface-mined and forested watersheds in the Appalachian Mountains, USA. *Hydrological Process*. 2006;20(16):3467-3483. doi: 10.1002/hyp.6148
27. Eisenbies MH, Aust WM, Burger JA, Adams MB. Forest operations, extreme flooding events, and considerations for hydrologic modeling in the Appalachians – A review. *Forest Ecology and Management*. 2007;242:77-98. doi: 10.1016/j.foreco.2007.01.051
28. Townsend PA, Helmers DP, Kingdon CC, McNeil BE, de Beurs KM, Eshleman KN. Changes in the extent of surface mining and reclamation in the Central Appalachians detected using a 1976-2006 Landsat time series. *Remote Sensing of Environment*. 2009;113(1):62-72. doi: 10.1016/j.rse.2008.08.012
29. Solntseva NP, Rubilina NE, Gerasimova MI, Alistratov SV. Izmenenie morfologii vyshchelochennykh chernozemov v rayonakh dobychi uglya [Morphological transformations of leached chernozems in coal mining areas (the example of Moscow brown coal basin)]. *Pochvovedenie = Eurasian Soil Science*. 1992;1:17-29. In Russian
30. Vodyanitskii YN. Status and behavior of natural and technogenic forms of as, sb, se, and te in ore tailings and contaminated soils: A review. *Eurasian Soil Science*. 2010;43(1):30-38. doi: 10.1134/S1064229310010059
31. Wei X, Wei H, Viadero Jr. RC. Post-reclamation water quality trend in a Mid-Appalachian watershed of abandoned mine lands. *Science of the Total Environment.* 2011;409(5):941-948. doi: 10.1016/j.scitotenv.2010.11.030
32. Mishra SK, Hitzhusen FJ, Sohngen BL, Guldmann J-M. Costs of abandoned coal mine reclamation and associated recreation benefits in Ohio. Journal of Environmental Management. 2012;100:52-58. doi: 10.1016/j.jenvman.2012.01.021

33. Querol X, Zhuang X, Font O. Izquierdo M, Alastuey A, Castro I, van Drooge BL, Moreno T, Grimalt JO, Elvira J, Cabañas M, Bartroli R, Hower JC, Ayora C, Plana F, López-Soler A. Influence of soil cover on reducing the environmental impact of spontaneous coal combustion in coal waste gobs: A review and new experimental data. *International Journal of Coal Geology*. 2011;85(1):2-22. doi: 10.1016/j.coal.2010.09.002
34. Claxton LD. The history, genotoxicity, and carcinogenicity of carbon-based fuels and their emissions. Part 2: Solid fuels. *Mutation Research/Reviews in Mutation Research*. 2014;762:108-122. doi: 10.1016/j.mrrev.2014.07.002
35. Maryati S. Land capability evaluation of reclamation Areain Indonesia coal mining using LCLP software. *Procedia Earth and Planetary Science*. 2013;6:465-473. doi: 10.1016/j.proeps.2013.01.061
36. Firpo BA, Amaral Filho JR, Schneider IAH. A brief procedure to fabricate soils from coal mine wastes based on mineral processing, agricultural, and environmental concepts. *Minerals Engineering*. 2015;76:81-86. doi: 10.1016/j.mineng.2014.11.005
37. Ussiri DAN, Jacinthe P-A, Lal R. Methods for determination of coal carbon in reclaimed minesoils: A review. *Geoderma*. 2014;214-215:155-167. doi: 10.1016/j.geoderma.2013.09.015
38. Čížková B, Woś B, Pietrzykowski M, Frouz J. Development of soil chemical and microbial properties in reclaimed and unreclaimed grasslands in heaps after opencast lignite mining. *Ecological Engineering*. 2018;123:103-111. doi: 10.1016/j.ecoleng.2018.09.004
39. Rees F, Dagois R, Derrien D, Fiorelli J-L, Watteau F, Morel JL, Schwartz C, Simonnot M-O, Séré G. Storage of carbon in constructed technosols: in situ monitoring over a decade. *Geoderma*. 2019;337:641-648. doi: 10.1016/j.geoderma.2018.10.009
40. Androkhanov VA, Ovsyannikova SV, Kurachev VM. Tekhnozemy: svoystva, rezhimy, funktsionirovanie [Tekhnozems: Properties, modes, functioning]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 2000. 200 p. In Russian
41. Sokolov DA. *Diversifikatsiya pochvoobrazovaniya na otvalakh ugol"nykh mestorozhdeniy Sibiri* [Diversification of soil formation on the dumps of coal deposits in Siberia. Dr. Sci. Dissertation, Soil Science]. Novosibirsk: Institute of Soil Science and Agrochemistry SB RAS; 2019. 329 p. In Russian
42. Ussiri DAN, Guzman JG, Lal R, Somireddy U. Bioenergy crop production on reclaimed mine land in the North Appalachian region, USA. *Biomass and Bioenergy*. 2019;125:188-195. doi: 10.1016/j.biombioe.2019.04.024
43. Guzman JG, Ussiri DAN, Lal R. Soil physical properties following conversion of a reclaimed minesoil to bioenergy crop production. *Catena*. 2019;176:289-295. doi: 10.1016/j.catena.2019.01.020
44. Smagin AV, Kol'tsov IN, Pepelov IL, Kirichenko AV, Sadovnikova NB, Kinzhaev RR. The physical state of finely dispersed soil-like systems with drilling sludge as an example. *Eurasian Soil Science*. 2011;44(2):163-172. doi: 10.1134/S1064229311020128
45. Shein EV, Umarova AB, Sokolova IV, Milanovskii EY, Shcheglov DI. Structural status of technogenic soils and the development of preferential water flows. *Eurasian Soil Science*. 2009;42(6):636-644. doi: 10.1134/S1064229309060088
46. Jacinthe P-A, Lal R. Spatial variability of soil properties and trace gas fluxes in reclaimed mine land of southeastern Ohio. *Geoderma*. 2006;136(3-4):598-608. doi: 10.1016/j.geoderma.2006.04.020
47. Sokolov DA, Kulizhskiy SP, Loiko SV, Domozhakova EA. Using electronic scanning microscopy for diagnostics of soil-forming processes on the surface of coal-mine dumps in Siberia. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology.* 2014;3(27):36-52. In Russian, English Summary
48. Chenot J, Jaunatre R, Buisson E, Bureau F, Dutoit T. Impact of quarry exploitation and disuse on pedogenesis. *Catena*. 2018;160:354-365. doi: 10.1016/j.catena.2017.09.012

49. Daniels WL, Haering KC, Galbraith JM. Mine soil morphology and properties in pre- and post-smcra coal mined landscapes in Southwest Virgina. *Journal American Society of Mining and Reclamation*. 2004;1:421-449. doi: 10.21000/JASMR04010421
50. Kusov AV. Granulometricheskaya diagnostika vnutripochvennogo vyvetrivaniya oblomochnogo materiala v tekhnogennykh landshaftakh [Granulometric diagnostics of intersoil erosion of detritus in man-caused landscapes]. *Sibirskiy Ekologicheskiy Zhurnal = Contemporary Problems of Ecology.* 2007;5:837-842. In Russian
51. Sokolov DA, Kulizskiy SP, Domozhakova EA, Gossen IN. Soil forming features under different environmental conditions in man-caused landscapes of South Siberia. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta = Tomsk State University Journal*. 2012;364:225-229. In Russian
52. Shikula NK, Drugov AN. Agrofizicheskie svoystva rekul'tiviruemykh pochvogruntov Chasov-Yarskogo mestorozhdeniya [Agrophysical phoperties of recultivatied soils of Chasov-Yar deposits of refractory clays]. *Pochvovedenie = Soviet Soil Science*. 1974;9:63-70. In Russian
53. Evans DM, Zipper CE, Burger JA, Strahm BD, Villamagna AM. Reforestation practice for enhancement of ecosystem services on a compacted surface mine: Path toward ecosystem recovery. *Ecological Engineering*. 2013;51:16-23. doi: 10.1016/j.ecoleng.2012.12.065
54. Sokolov DA, Androkhanov VA, Kulizhskiy SP, Domozhakova EA, Loiko SV. Morphogenetic diagnostics of soil formation on tailing dumps of coal quarries in Siberia. *Eurasian Soil Science*. 2015;1(48):95-105. doi: 10.1134/S1064229315010159
55. Frouz J, Mudrák O, Reitschmiedová E, Walmsley A, Vachová P, Šimáčková H, Albrechtová J, Moradi J, Kučera J. Rough wave-like heaped overburden promotes establishment of woody vegetation while leveling promotes grasses during unassisted post mining site development. *Journal of Environmental Management*. 2018;205:50-58. doi: 10.1016/j.jenvman.2017.09.065
56. Ruiz F, Perlatti F, Oliveira DP, Ferreira TO. Revealing tropical technosols as an alternative for mine reclamation and waste management. *Minerals*. 2020;10(2):110. doi: 10.3390/min10020110
57. Wang J, Zhao F, Yang J, Li X. Mining site reclamation planning based on land suitability analysis and ecosystem services evaluation: A case study in Liaoning Province, China. *Sustainability*. 2017;9(6):890. doi: 10.3390/su9060890
58. Burykin AM, Zasorina EV. Protsessy mineralizatsii i gumifikatsii rastitel'nykh ostatkov v molodykh pochvakh tekhnogennykh ekosistem [Mineralization and humification of plant remains in young soils of technogenic ecosystems]. *Pochvovedenie = Soviet Soil Science*. 1989;2:61-69. In Russian
59. Shugaley LS. Pervichnoe pochvoobrazovanie na otvalakh vskryshnykh porod pod kul'turoy sosny [Initial soil formation on the tailings of strip mines under pine cultures]. *Pochvovedenie = Eurasian Soil Science.* 1997;2:247-254. In Russian
60. Abakumov EV, Frouz J. Evolution of the soil humus status on the calcareous neogene clay dumps of the Sokolov quarry complex in the Czech Republic. *Eurasian Soil Science*. 2009;42(7):718-724. doi: 10.1134/S1064229309070023
61. Vindušková O, Dvořáček V, Prohasková A, Frouz J. Distinguishing recent and fossil organic matter – A critical step in evaluation of post-mining soil development – using near infrared spectroscopy. *Ecological Engineering*. 2014;73:643-648. doi: 10.1016/j.ecoleng.2014.09.086
62. Uzarowicz Ł, Zagórski Z, Mendak E, Bartmiński P, Szara E, Kondras M, Oktaba L, Turek A, Rogoziński R. Technogenic soils (Technosols) developed from fly ash and bottom ash from thermal power stations combusting bituminous coal and lignite. Part I. Properties, classification, and indicators of early pedogenesis. *Catena*. 2017;157:75-89. doi: 10.1016/j.catena.2017.05.010

63. Frouz J, Vindušková O. Soil organic matter accumulation in postmining sites: Potential drivers and mechanisms. *Soil Management and Climate Chang*e. 2018;8:103-120. doi: 10.1016/B978-0-12-812128-3.00008-2
64. Masciandaro G. Phytoremediation of dredged marine sediment: Monitoring of chemical and biochemical processes contributing to sediment reclamation. *Journal of Environmental Management*. 2014;134:166-174. doi: 10.1016/j.jenvman.2013.12.028
65. Hu P, Zhang W, Chen H, Li D, Zhao Y, Zhao J, Xiao J, Wu F, He X, Luo Y, Wang K. Soil carbon accumulation with increasing temperature under both managed and natural vegetation restoration in calcareous soils. *Science of the Total Environment*. 2021;767(1):145298. doi: 10.1016/j.scitotenv.2021.145298
66. Filcheva E, Noustorova M, Gentcheva-Kostadinova S, Haigh MJ. Organic accumulation and microbial action in surface coal-mine spoils, Pernik, Bulgaria. *Ecological Engineering*. 2000;15(1-2):1-15. doi: 10.1016/S0925-8574(99)00008-7
67. Kurachev VM, Androkhanov VA. Klassifikatsiya pochv tekhnogennykh landshaftov [Classification of soils of techogenic landscapes]. *Sibirskiy Ekologicheskiy Zhurnal = Contemporary Problems of Ecology.* 2002;3:255-261. In Russian
68. Abakumov EV, Gagarina EI. Pochvoobrazovanie v posttekhnogennykh ekosistemakh kar'erov na Severo-Zapade Russkoy ravniny [Soil formation in post-mining ecosystems on the North-West of the Russian plain]. Saint Petersburg: Publishing House of Saint Petersburg University; 2006. 208 p. In Russian
69. Pereverzev VN, Ivliev AI, Gorbunov AV, Lyapunov SM. Primary pedogenesis in the tailings of apatite-nepheline ores on the Kola Peninsula. *Eurasian Soil Science*. 2007;8:900-906. doi: 10.1134/S1064229307080133
70. Solntseva NP, Rubilina NE. Morfologiya pochv, transformirovannykh pri ugledobyche [On the morphology of soils transformed in the course of coal mining]. *Pochvovedenie.* 1987;2:105-118. In Russian
71. Shrestha RK, Lal R. Changes in physical and chemical properties of soil after surface mining and reclamation. *Geoderma*. 2011;161(3-4):168-176. doi: 10.1016/j.geoderma.2010.12.015
72. Rumpel C, Kögel-Knabner I. The role of lignite in the carbon cycle of lignite-containing mine soils: evidence from carbon mineralisation and humic acid extractions. *Organic Geochemistry*. 2002;33(3):393-399. doi: 10.1016/S0146-6380(01)00169-3
73. Rumpel C. Microbial use of lignite compared to recent plant litter as substrates in reclaimed coal mine soils. *Soil Biology and Biochemistry*. 2004;36(1):67-75. doi: 10.1016/j.soilbio.2003.08.020
74. Chabbi A, Rumpel C, Grootes PM, Gonzalez-Perez JA, Delaune RD, Gonzalez-Vila F, Nixdorf B. Lignite degradation and mineralization in lignite-containing mine sediment as revealed by 14C activity measurements and molecular analysis. *Organic Geochemistry*. 2006;37:957-976. doi: 10.1016/j.orggeochem.2006.02.002
75. Bragina PS, Tsibart AS, Zavadskaya MP, Sharapova AV. Soils on overburden dumps in the forest-steppe and mountain taiga zones of the Kuzbass. *Eurasian Soil Science*. 2014;47(7):723-733. doi: 10.1134/S1064229314050032
76. Kuka K, Franko U, Hanke K, Finkenbein P. Investigation of different amendments for dump reclamation in Northern Vietnam. *Journal of Geochemical Exploration*. 2013;132:41-53. doi: 10.1016/j.gexplo.2013.05.001
77. Ramasamy M, Power C. Evolution of acid mine drainage from a coal waste rock pile reclaimed with a simple soil cover. *Hydrology.* 2019;6(4):83. doi: 10.3390/hydrology6040083
78. Weiler J, Firpo BA, Schneider IAH. Technosol as an integrated management tool for turning urban and coal mining waste into a resource. *Minerals Engineering*. 2020;147:1061798. doi: 10.1016/j.mineng.2019.106179
79. Acharya BS, Kharel G. Acid mine drainage from coal mining in the United States – An overview. *Journal of Hydrology*. 2020;588:125061. doi: 10.1016/j.jhydrol.2020.125061

80. Bragina PS. *Pochvoobrazovanie na otkhodakh gornodobyvayushchikh predpriyatiy Kemerovskoy oblasti* [Soil formation on the waste of mining enterprises in Kemerovo region. Cand. Sci. Dissertation, Geography]. Moscow: Lomonosov Moscow State University; 2016. 156 p. In Russian
81. Konstantinov AO, Novoselov AA, Loiko SV. Special features of soil development within overgrowing fly ash deposit sites of the solid fuel power plant. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology.* 2018;43(27): 6-24. doi: 10.17223/19988591/43/1 In Russian, English Summary
82. Naumov AV, Naumova YN. Razlozhenie rastitel'noy massy v «molodykh» pochvakh KATEKa [Biodegradation of plant mass in "young" soils of KAHECa]. *Pochvovedenie = Eurasian Soil Science.* 1993;5:47-55. In Russian
83. Abakumov EV, Gagarina EI. Pochvoobrazovanie v posttekhnogennykh ekosistemakh kar'erov na Severo-Zapade Russkoy ravniny [Soil formation in post-mining ecosystems on the North-West of the Russian plain]. Saint Petersburg: Publishing House of Saint Petersburg University; 2006. 208 p. In Russian
84. Trefilova OV, Grodnitskaya ID, Efimov DY. Dinamika ekologo-funktsional'nykh parametrov replantozemov na otvalakh ugol'nykh razrezov Tsentral'noy Sibiri [Dynamics of ecological and functional parameters of replantozems on dumps of coal mines in Central Siberia]. *Pochvovedenie = Eurasian Soil Science.* 2014;1:109-119. doi: 10.7868/S0032180X14010134 In Russian
85. Sokolov DA, Morozov SV, Abakumov EV, Androkhanov VA. Polycyclic aromatic hydrocarbons in soils of heaps of antracite mines of Siberia. *Eurasian Soil Science.* 2021;6:701-714. doi: 10.31857/S0032180X21060125
86. Trefilova OV, Oskorbin PA. Biological activity of waste dump substrates in the eastern part of the Kansk-Achinsk coal field. *Eurasian Soil Science.* 2014;47(2):96-101. doi: 10.7868/S0032180X14020129
87. Santos ES, Abreu MM, Macías F. Rehabilitation of mining areas through integrated biotechnological approach: Technosols derived from organic/inorganic wastes and autochthonous plant development. *Chemosphere*. 2019;224:765-775. doi: 10.1016/j.chemosphere.2019.02.172
88. Dang Z, Liu C, Haigh MJ. Mobility of heavy metals associated with the natural weathering of coal mine spoils. *Environmental Pollution*. 2002;118(3):419-426. doi: 10.1016/S0269-7491(01)00285-8
89. Sokolov DA, Merzlyakov OE, Domozhakova EA. Estimation of lythogene potential of humus accumulating in soils of coal-mine dumps of Siberia. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta = Tomsk State University Journal*. 2015;399:247-253. doi: 10.17223/15617793/399/40 In Russian, English Summary
90. Sokolov DA, Kulizhskiy SP, Lim AG, Gurkova EA, Nechaeva TV, Merzlyakov OE. Comparative evaluation of methods for determination of pedogenic organic carbon in coalbearing soils. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2017;39:29-43. doi: 10.17223/19988591/39/2 In Russian, English Summary
91. Solntseva NP. Evolyutsionnye trendy pochv v zone tekhnogeneza [Trends in soil evolution under technogenic impacts]. *Pochvovedenie = Eurasian Soil Science.* 2002;1:9-20. In Russian
92. Gadzhiev IM, Kurachev VM, Androkhanov VA. Strategiya i perspektivy resheniya problem rekul'tivatsii narushennykh zemel' [Strategy and prospects for solving the problems of recultivation of disturbed land]. Novosibirsk: TsERIS Publ.; 2001. 37 p. In Russian
93. Mborah C, Bansah KJ, Boateng MK. Evaluating alternate post-mining land-uses: A review. *Environment and Pollution.* 2016;5(1):9. doi: 10.5539/ep.v5n1p14

94. Dzhamalbekov YU. O pochvoobrazovanii pri rekul'tivatsii zemel' v Kazakhstane [On the pedogenesis rate in the course of recultivation in Southern Kazakhstan]. *Pochvovedenie.* 1989;11:75-82. In Russian
95. Barnhise RI, Hower JM. Coal surface mine reclamation in the eastern united states: The revegetation of disturbed lands to hayland/pasture or cropland. *Advances in Agronomy.* 1997;61:233-275. doi: 10.1016/S0065-2113(08)60665-3
96. Idrisova ZN, Garifullin FS, Ishemiarov AS. Dopustimyy uroven' razbavleniya gumusovogo sloya vyshchelochennogo chernozema vskryshnoy porodoy pri stroitel'stve magistral'nykh truboprovodov [Permissible level of the leached chernozem humus layer "dissolution" by underlying rock in the course of pipeline construction]. *Pochvovedenie.* 1987;6:82-88. In Russian
97. Burykin AM, Rol' podstilayushchego substrata v plodorodii rekul'tiviruemykh zemel' (na primere KMA) [The importance of the underlying substratum for the recultivated lands fertility (at the Kursk Magnetic Anomaly example)]. *Pochvovedenie.* 1991;9:159-164. In Russian
98. Kirilov I, Banov M. Reclamation of lands disturbed by mining activities in Bulgaria. *Agricultural Science and Technology*. 2016;8(4):339-345. doi: 10.15547/ast.2016.04.066
99. Bilibio C, Retz S, Schellert C, Hensel O. Drainage properties of technosols made of municipal solid waste incineration bottom ash and coal combustion residues on potash-tailings piles: A lysimeter study. *Journal of Cleaner Production*. 2021;279:123442. doi: 10.1016/j.jclepro.2020.123442
100. Macía P, Fernández-Costas C, Rodríguez E, Sieiro P, Pazos M, Sanromán MA. Technosols as a novel valorization strategy for an ecological management of dredged marine sediments. *Ecological Engineering*. 2014;67:182-189. doi: 10.1016/j.ecoleng.2014.03.020
101. González-Méndez B, Chávez-García E. Re-thinking the Technosol design for greenery systems: Challenges for the provision of ecosystem services in semiarid and arid cities. *Journal of Arid Environments*. 2020;179:104191. doi: 10.1016/j.jaridenv.2020.104191
102. Nechaeva TV, Sokolov DA, Sokolova NA. Estimation of absorption capacity of coals metamorphosed to a different extent using the example of potassium fixation. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology.* 2018;44:6-23. doi: 10.17223/19988591/44/1 In Russian, English Summary
103. Glaser B, Birk JJ. State of the scientific knowledge on properties and genesis of Anthropogenic Dark Earths in Central Amazonia (terra preta de Índio). *Geochimica et Cosmochimica Acta*. 2012;82:39-51. doi: 10.1016/j.gca.2010.11.029
104. Kostenkov NM, Komachkova IV, Purtova LN. Soils of technogenic landscapes in the far east: The Luchegorsk and Pavlovsk coal strip mines. *Eurasian Soil Science*. 2013;46(11):1049-1058. doi: 10.1134/S1064229313110057
105. Gossen IN. Pochvenno-ekologicheskaya effektivnost' tekhnologiy rekul'tivatsii narushennykh zemel' v Kuzbasse [Soil and ecological efficiency of technologies for recultivation of disturbed lands in Kuzbass. Cand. Sci. Dissertation, Soil Science]. Novosibirsk: Institute of Soil Science and Agrochemistry SB RAS. 2013. 170 p. In Russian
106. Lavrinenko AT, Ostapova NA. He study of limiting factors of biological reclamation on dumps ridge form filling coal mines Khakassia. *Ugol' = Russian Coal Journal.* 2018;12:98-100. doi: 10.18796/0041-5790-2018-12-98-101 In Russian
107. Barannik LP. *Ekologo-biologicheskie osnovy lesnoy rekul'tivatsii tekhnogennykh zemel' Kuzbassa* [Ecological and biological bases of forest recultivation of technogenic lands of Kuzbass. Dr. Sci. Dissertation, Ecology, Botany]. Novosibirsk: Central Siberian Botanical Garden SB RAS; 1992. 282 p. In Russian
108. Bing-yuan H, Li-xun K. Mine land reclamation and eco-reconstruction in shanxi province i: mine land reclamation model. *The Scientific World Journal.* 2014:483862. doi: 10.1155/2014/483862

109. Motorina LV. Opyt rekul'tivatsii narushennykh promyshlennost'yu landshaftov v SSSR i zarubezhnykh stranakh. [Experience of recultivation of landscapes disturbed by industry in the USSR and foreign countries]. *Obzornaya informatsiya = Overview information*. Moscow: VINTISKh Publ.; 1975. 18-46 p. In Russian
110. Kolesnikov BP, Pikalova GM. K voprosu o klassifikatsii promyshlennykh otvalov kak komponentov tekhnogennykh landshaftov [On the classification of industrial dumps as components of technogenic landscapes]. In: *Rasteniya i promyshlennaya sreda* [Plants and industry]. Sverdlovsk: Uralsky State University Publ., 1974. pp. 3-28. In Russian
111. GOST 17.5.1.03-86. Nature protection. Lands. Classification of overburden and enclosing rocks forbiological recultivation of lands. Moscow: Standardinform Publ.; 1986. 6 p. Available at: http://docs.cntd.ru/document/1200005963 (access 10.03.2021)
112. GOST 17.5.1.02-85. Soils. Nature protection. Lands. Classification of disturbed lands to be recultivated. Moscow: Standardinform Publ.; 1985. 15 p. Available at: http://docs.cntd.ru/document/1200003375 (accessed: 10.03.2021).
113. Daniels WL, Haering K, Galbraith J, Thomas J. Mine soil classification and mapping issues on pre- and post-smcra Appalachian coal mined lands. *Journal American Society of Mining and Reclamation*. 2004;1:450-479. doi: 10.21000/JASMR04010450
114. Keleberda TN, Drugov AN. O sistematike i klassifikatsii pochv, obrazovannykh v protsesse tekhnogeneza [On the taxonomy and classification of soils formed in the process of technogenesis]. *Pochvovedenie*. 1983;11:17-21. In Russian
115. Gennadiev AN, Solntseva NP, Gerasimova MI. O printsipakh gruppirovki i nomenklatury tekhnogenno-izmenennykh pochv [On principles of grouring and nomenclature of technogenic-transformed soils]. *Pochvovedenie = Eurasian Soil Science*. 1992;2:49-60. In Russian
116. Taranov SA, Kandrashin ER, Fatkulin FA, Shushueva MG, Rodynyuk IS. Partsellyarnaya struktura fitotsenoza i neodnorodnost' molodykh pochv tekhnogennykh landshaftov [Parcellar structure of phytocenosis and heterogeneity of young soils of technogenic landscapes]. In: *Pochvoobrazovanie v tekhnogennykh landshaftakh* [Soil formation in technogenic landscapes]. Novosibirsk: Nauka Publ.; 1979. pp. 19-57. In Russian
117. Eterevskaya LV, Donchenko MT, Lekhtsier LV. Sistematika i klassifikatsiya tekhnogennykh pochv [Systematics and classification of technogenic soils]. In: *Rasteniya i promyshlennaya sreda* [Plants and industry]. Sverdlovsk: Uralsky State University Publ., 1984. pp. 14-21. In Russian
118. Trofimov SS, Taranov SA. Osobennosti pochvoobrazovaniya v tekhnogennykh ekosistemakh [Features of soil formation in technogenic ecosystems]. *Pochvovedenie*. 1987;11:95-99. In Russian
119. IUSS Working Group WRB. 2015. World Reference Base for Soil Resources 2014, update 2015. International soil classification system for naming soils and creating legends for soil maps. World Soil Resources Reports. No. 106. Rome: FAO Publ.; 2015. 192 p. [Electronic resource]. Available at: http://www.fao.org/3/a-i3794e.pdf (accessed: 12.03.2018)
120. Colombini G. Techno-moder:_ A proposal for a new morpho-functional humus form developing on Technosols revealed by micromorphology. *Geoderma*. 2020;375:114526. doi: 10.1016/j.geoderma.2020.114526
121. Huot H, Simonnot M-O, Morel JL. Pedogenetic Trends in Soils Formed in Technogenic Parent Materials: *Soil Science*. 2015;180(4/5):182-192. doi: 10.1097/SS.0000000000000135
122. Charzyński P, Bednarek R, Greinert A, Hulisz P, Uzarowicz Ł. Classification of technogenic soils according to WRB system in the light of Polish experiences. *Soil Science Annual*. 2013;64(4):145-150. doi: 10.2478/ssa-2013-0023
123. Legué doi:s S, Séré G, Auclerc A, Cortet J, Huot H, Ouvrard S, Watteau F, Schwartz C, Morel JL. Modelling pedogenesis of Technosols. *Geoderma*. 2016;262:199-212. doi: 10.1016/j.geoderma.2015.08.008

124. *Keys to Soil Taxonomy*. 12th edition. Washington: USDA-Natural resources conservation service; 2014. 372 p.
125. Grossman RB. Chapter 2 Entisols. In: *Pedogenesis and Soil Taxonomy*. Wilding LP, Smeck NE and Hall GF, editors. Elsevier; 1983. pp. 55-90. doi: 10.1016/S0166-2481(08)70613-5
126. Sonn Y-K, Cho H-J, Hyun B-K, Shin K-S. Classification of Anthropogenic Soil "Ingwan" Series. *Hangugtoyangbilyohaghoeji = Korean Journal of Soil Science and Fertilizer*. 2015;48(5):535-541. doi: 10.7745/KJSSF.2015.48.5.535 In Korean
127. Zhang WL, Xu AG, Zhang RL, Ji HJ. Review of soil classification and revision of China soil classification system. *Zhōngguó nóngyè kēxué = Scientia Agricultura Sinica*. 2014;47(16):3214-3230. doi: 10.3864/j.issn.0578-1752.2014.16.009 In Chinese, English Summary
128. McBratney AB, Huang J, Minasny B, Micheli E, Hempel J. Comparisons between USDA Soil Taxonomy and the Australian Soil Classification System I: Data harmonization, calculation of taxonomic distance and inter-taxa variation. *Geoderma*. 2017;307:198-209. doi: 10.1016/j.geoderma.2017.08.009
129. Kabała C, Charzyński P, Chodorowski J, Drewnik M, Glina B, Greinert A, Hulisz P, Jankowski M, Jonczak J, Łabaz B, Łachacz A, Marzec M, Mendyk Ł, Musiał P, Musielok Ł, Smreczak B, Sowiński P, Świtoniak M, Uzarowicz Ł, Waroszewski J. Polish Soil Classification, 6th edition – principles, classification scheme and correlations. *Soil Science Annual*. 2019;70(2):71-97. doi: 10.2478/ssa-2019-0009
130. Shishov LL, Tonkonogov VD, Lebedeva II, Gerasimova MI. Klassifikatsiya i diagnostika pochv Rossii [Classification and diagnostics of soils in Russia]. Smolensk: Oykumena Publ.; 2004. 342 p. In Russian
131. Polevoy opredelitel' pochv Rossii [Russian soil field guide]. Ostrikova KT, editor. Moscow: Soil institute in name of VV Dokuchaev; 2008. 182 p. In Russian
132. Bragina PS, Gerasimova MI. Pedogenic processes on mining dumps (a case study of southern Kemerovo oblast). *Geography and Natural Resources*. 2014;35(1):35-40. doi: 10.1134/S1875372814010053
133. 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 soillike bodies of urban territories into the Russian soil classification system. *Eurasian Soil Science*. 2014;47(10):959-967. doi: 10.1134/S1064229314100093
134. Androkhanov VA, Sokolov DA. Fractional composition of redox systems in the soils of coal mine dump. *Eurasian Soil Science*. 2012;45(4):399-403. doi: 10.1134/S1064229312020032
135. Kulizhskiy SP, Koronatova NG, Artymuk SY, Sokolov DA, Novokreshchennykh TA. Comparison of the sedimentation method and the laser-diffraction analysis during determination of soil texture of natural and technogenic landscapes. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology.* 2010;12(4):21-31. In Russian
136. Seredina VP, Dvurechenskiy VG, Pronina IA, Akinina AN. Material composition of embriozems developing on dumps of iron ore deposits in the south of Western Siberia. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology.* 2017;40:25-43. doi: 10.17223/19988591/40/2 In Russian, English Summary
137. Gadzhiev IM, Kurachev VM. Ekologiya i rekul'tivatsiya tekhnogennykh landshaftov [Ecology and reclamation of technogenic landscapes]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publishing House; 1992. 305 p. In Russian
138. Androkhanov VA, Sokolov DA. Soil evolution and reclamation of technogenic landscapes in Siberia. In: *Advances in Raw Material Industries for Sustainable Development Goals*. Litvinenko V, editor. CRC Press; 2020. pp. 268-273. doi: 10.1201/9781003164395-33

139. Gossen IN, Kulizhskiy SP, Danilova EB, Sokolov DA. Boniting approach to assessment of soil-ecological state of man-general landscapes of Siberia (the example of anthracite, stone and brown coal deposits). *Vestnik Novosibirskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta = Bulletin of NSAU (Novosibirsk State Agrarian University)*. 2016;2:71-82. In Russian
140. Sokolova NA, Gossen IN, Sokolov DA. Assessment of the suitability of vegetation indices to identify soil and ecological condition of the surface of anthracite deposits dumps. *Ekologiya i promyshlennost' Rossii = Ecology and Industry of Russia.* 2020;24(1):62-68. doi: 10.18412/1816-0395-2020-1-62-68 In Russian

Received 20 April, 2021; Revised 19 October, 2021;
Accepted 17 December, 2021; Published 29 December, 2021.

Author info:
Sokolov Denis A, Dr. Sci. (Biol.), Leading Researcher, Laboratory of Soil Reclamation, Institute of Soil Science and Agrochemistry, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 8/2 Academician Lavrentiev Av., Novosibirsk 630090, Russian Federation.
ORCID iD: http://orcid.org/0000-0002-7859-7244
E-mail: sokolovdenis@issa-siberia.ru
Androkhanov Vladimir A, Dr. Sci. (Biol.), Director of the Institute of Soil Science and Agrochemistry, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 8/2 Academician Lavrentiev Av., Novosibirsk 630090, Russian Federation.
ORCID iD: http://orcid.org/0000-0002-2123-2367
E-mail: androhanov@issa-siberia.ru
Abakumov Evgeny V, Dr. Sci. (Biol.), Professor, Department of Applied Ecology, Saint Petersburg State University,13B Universitetskaya Emb., St. Petersburg 199034, Russian Federation.
ORCID iD: http://orcid.org/0000-0002-5248-9018
E-mail: e_abakumov@mail.ru

For citation: Sokolov DA, Androkhanov VA, Abakumov EV. Soil formation in technogenic landscapes: trends, results, and representation in the current classifications (Review). *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2021;56:6-32. doi: 10.17223/19988591/56/1

Для цитирования: Sokolov D.A., Androkhanov V.A., Abakumov E.V. Soil formation in technogenic landscapes: trends, results, and representation in the current classifications (Review) // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2021. №. 56. С. 6–32. doi: 10.17223/19988591/56/1

Вестник Томского государственного университета. Биология. 2021. № 56. С. 33–59

УДК 631.41
doi: 10.17223/19988591/56/2

Э.А. Гурбанов[1], Ф.М. Рамазанова[2], С.М. Гусейнова[3], З.Р. Гурбанова[4]

[1]Азербайджанский государственный архитектурно-строительный университет, г. Баку, Азербайджан
[2, 3]Национальная академия наук Азербайджана, Институт почвоведения и агрохимии, г. Баку, Азербайджан
[4]Азербайджанский государственный университет нефти и промышленности, г. Баку, Азербайджан

Изменение противоэрозионной стойкости орошаемых серо-коричневых почв сухой субтропической зоны Азербайджана в зависимости от давности их орошения

Работа выполнена по государственному заданию Института почвоведения и агрохимии Национальной академии наук Азербайджана, Азербайджанского государственного архитектурно-строительного университета, Азербайджанского государственного университета нефти и промышленности.

Впервые изучены и изложены результаты исследований по изменению противоэрозионной стойкости орошаемых серо-коричневых почв (WRB (2014) Haplic Kastanozems / Haplic Calcisols) предгорных и равнинных территорий сухой субтропической зоны Азербайджана в зависимости от давности их орошения. Выявлены изменения морфологических профилей, физических и химических свойств целинных и орошаемых серо-коричневых почв. Определена связь количественных показателей противоэрозионной стойкости почв с величинами размывающей скорости потока с водопрочностью структуры, плотностью почвы, высотой выступов шероховатости. Дана оценка и установлена зависимость плотности твердой фазы, плотности сложения и порозности орошаемых серо-коричневых почв от содержания гумуса, гранулометрического состава и давности их орошения. Установлено, что противоэрозионную стойкость серо-коричневых почв в зависимости от давности их орошения по мере снижения донной размывающей скорости потока и противоэрозионной устойчивости можно расположить в следующий ряд: целина→орошаемые (около 100 лет)→давноорошаемые (более 300 лет)→новоорошаемые (20–25 лет). На основании полученных результатов определено место серо-коричневых почв в зависимости от давности орошения в системе международной классификации WRB (2014): целина, насыщенная глеевая карбонатная тяжело-суглинистая серо-коричневая почва – Duric Gleyic Calcic Kastanozems (Loamic); – новоорошаемые серо-коричневые (20–25 лет), мощная новая орошаемая карбонатная тяжело-суглинистая серо-коричневая почва – Newly irrigated Grey Cinnamonic (20–25 years old) – Someric Calcic Kastanozems (Loamic); – орошаемая серо-коричневая почва (около 100 лет), мощная окультуренная орошаемая карбонатная тяжелосуглинистая серо-коричневая почва – Someric Kastanozems (Anthric,

Loamic); – давноорошаемые серо-коричневые (ирригационно-аккумулятивные) (более 300 лет), мощная глеевая окультуренная давноорошаемая карбонатная тяжело-суглинистая серо-коричневая почва – Gleyic Petrocalcic Kastanozems (Anthric, Loamic).

Ключевые слова: Haplic Calcisols; серо-коричневые почвы; длительность орошения; ирригационная эрозия; Азербайджан

Для цитирования: Гурбанов Э.А., Рамазанова Ф.М., Гусейнова С.М., Гурбанова З.Р. Изменение противоэрозионной стойкости орошаемых серо-коричневых почв сухой субтропической зоны Азербайджана в зависимости от давности их орошения // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2021. № 56. С. 33–59. doi: 10.17223/19988591/56/2

Введение

Главная проблема мирового земельного фонда, особенно в засушливых зонах, – деградация [1–4]. Высокий уровень вовлеченности земельного фонда в сельскохозяйственный оборот в сухостепной зоне пастбищ при перевыпасе скота, *несоблюдении правил и норм полива в орошаемом земледелии* часто сопровождается дегумификацией, засолением, развитием процессов ветровой и ирригационной эрозии [1, 5, 6]. В мире 31% суши подвержено водной эрозии; ежегодно смывается в мировой океан до 60 млрд т почвенного материала [7]; в Белоруссии площадь эродированных почв занимает около 480 тыс. га [8], в Российской Федерации – из 36,5 млн га сельхозугодий, подверженных водной эрозии, 24,7 млн га составляет пашня, вымывается около 1,5 млрд т плодородного слоя [9], в США полностью разрушено или серьезно повреждено около 115 млн га пахотной земли, 313 млн га в различной степени подвержены эрозионным процессам. Согласно прогнозу Института наблюдений за состоянием мира (Нью-Йорк) при существующих темпах развития эрозии к 2030 г. плодородной земли на планете станет меньше на 960 млрд т [4, 7]. В связи с этим точная оценка эрозии, вызванной орошением, имеет важное значение для разработки плана управления эрозией и контролем загрязнения [10]. Среди почвенных показателей непосредственное влияние на опасность ирригационной эрозии оказывает противоэрозионная стойкость почвы (размер и вес отдельных почвенных частиц и агрегатов, шероховатость поверхности почвы) [6, 11, 12], а ее критерием служит «размывающая скорость» водного потока, при которой начинается «сплошной» отрыв частиц [13]. Эти процессы широко распространены на предгорных и равнинных территориях сухостепной зоны Азербайджана, и ирригационная эрозия проявляется на площади более 255 тыс. га. Ущерб, который причиняет ирригационная эрозия сельскому хозяйству республики, проявляется не только в разрушении структуры почв, но и в выносе из почвы питательных элементов [14, 15]. Однако закономерности изменения противоэрозионной стойкости орошаемых серо-коричневых почв сухой субтропической зоны Азербайджана в зависимости от давности орошения многообразны и недостаточно изучены, поэтому проведение исследований в этом направлении является актуальным [16].

Цель настоящей работы – исследовать изменение противоэрозионной стойкости орошаемых серо-коричневых почв предгорных и равнинных территорий сухой субтропической зоны Азербайджана в зависимости от давности орошения. На основании полученных результатов определить место серо-коричневых почв в зависимости от давности орошения в системе международной классификации WRB (2014).

Материалы и методики исследования

Объект исследования – серо-коричневые почвы предгорий и равнин сухой субтропической зоны Азербайджана. В классификации и диагностике почв СССР 1977 г. серо-коричневые почвы относят к реферативной группе – Grey-cinnamonic soils /Luvic Calcicoils/ Luvi-Calcic Kastanozems [17] (оглиненные карбонатные почвы с малогумусным профилем, каштаново-коричневым цветом верхнего горизонта, по строению и свойствам являются переходными между коричневыми почвами и сероземами) [18, 19], по классификации почв Азербайджана – к серо-коричневым (Grey Cinnamonic) [20], по WRB (2014) – Haplic Kastanozems/ Haplic Calcisols [21]. В табл. 1 приведены объекты исследований и их местоположение. Общая площадь серо-коричневых почв составляет около 1,4 млн га. В геоморфологическом отношении они приурочены к предгорным наклонным равнинам, расчлененным подгорьями, увалисто-холмистыми, в основном водно-эрозионными, аккумулятивными формами рельефа Кура-Аразской низменности (Бейлаган, Евлах и Агдаш), Приаразской полосы (Билясувар), Гянджа-Казахского массива, который располагается между горными хребтами Большого и Малого Кавказа (Акстафа), южного склона Большого Кавказа (Ахсу) и подножья Большого Кавказа (Геокчай) [14]. Почвообразующими породами серо-коричневых почв Бейлаганского района являются щебнисто-мелкоземисто-карбонатные суглинки или лессовидные суглинки и глины, Евлахского – делювиальнные и делювиально-пролювиальные карбонатные суглинки, Агдашского – аллювиально-пролювиальные валунно-галечниковые мелкоземистые отложения, Билясуварского – омергеленные, высокогипсоносные суглиники со смесью галечниковых отложений, Акстафинского – верхнечетвертичные, тяжелосуглинистые и легкоглинистые аллювиально-пролювиальные отложения, Ахсуинского – глинистые соленосные отложения аллювиально-пролювиального происхождения, Геокчайского – песчаники, валунно-галечниковые слоистые отложения. Почвообразовательный процесс целинных почв протекает в основном в условиях недостаточной влажности при ослабленном или зачастую непромывном водном режиме, а орошаемых – в промывном ирригационном режиме увлажнения на фоне смены периодов нисходящего (прохладный) и восходящего (сухой летний) движений растворов, в составе которых преобладают бикарбонаты кальция и магния [14].

Климат территорий распространения серо-коричневых почв засушливый с высокой теплообеспеченностью и недостаточным атмосферным увлажнением. Зима засушливая, теплая со средней годовой температурой в январе

+1–+2 °С. Снежный покров неустойчивый. Лето жаркое – +25...+26 °С (в июле). Среднегодовая температура воздуха составляет +14...+15 °С, сумма активных температур – 3 500–4 500 °С, годовое количество выпадающих осадков – 250–500 мм, максимум их приходится на осенне-зимне-весенний период, лето засушливое. Коэффициент увлажнения – 0,3–0,5. Индекс сухости – 2,0–3,0. Суммарная радиация составляет 122,5–128,5 ккал/см^2, $t_{возд.}$ >10 °С – 210–240 дней, $t_{почвы}$ > 5 °С – 240–270 дней [21]. Вследствие низкого количества выпадающих осадков и высокого индекса сухости целинная растительность на исследуемых территориях осталась на небольших площадях и представлена эфемероидами, бородачево-типчаковыми, полынно-бородачевыми, можжевельными сообществами (табл. 1). Величина целинной фитомассы сухостепной полосы низкая (52,0–95,0 ц/га). Значительная часть серо-коричневых почв освоена под богарное и орошаемое земледелие. В морфологическом отношении серо-коричневые почвы характеризуются четкой дифференциацией профиля, хорошо агрегированным гумусовым горизонтом (AU и A/B – 40–50 см), наличием карбонатно-иллювиального горизонта Bca. Состав обменных оснований показывает высокую насыщенность почв катионом Ca (19–29 мг-экв./100 г. почвы). Величина азота в верхних горизонтах составляет 0,20–0,30%. Отношение C:N –7,0–9,0. По гранулометрическому составу почвы тяжелосуглинистые и легкоглинистые, с преобладанием пылеватых частиц, степень илистости составляет – 42–52%. Содержание водопрочных агрегатов >0,25 мм – 43–48%, гумуса – 2,28–2,65%, водопроницаемость – 1,1–1,2 мм/мин, pH – 7,5–8,5 [22].

Основные методы исследования противоэрозионной стойкости серо-коричневых почв – сравнительно-географический (географические закономерности распределения данных почв по гранулометрическому составу и гумусированности пахотного горизонта) и сравнительно-аналитический. На типичных участках заложены почвенные разрезы, определены высоты над уровнем моря и их географические координаты, проведено морфологическое описание, по генетическим горизонтам отобраны почвенные образцы [19, 21, 23, 24]. Противоэрозионная стойкость почв определена донной размывающей скоростью потока – по М.С. Кузнецову [13], водопрочность агрегатов – методами сухого и «мокрого» агрегатного анализа по Саввинову, плотность твердой фазы – пикнометрическим методом, гранулометрический состав – методом пипетки (вариант Н.А. Качинского при подготовке к анализу почвы пирафосфатным методом по С.И. Долгову и А.И. Личмановой), плотность почвы – буром по общепринятой методике [25, 26]. Значение выступов шероховатости почв определено по соотношению

$$\Delta = 0{,}7\overline{d}w,$$

где $\overline{d}w$ – средневзвешенный диаметр водопрочных агрегатов. Величина рассчитана по результатам структурного анализа почвы по методу Н.И. Саввинова при исходной влажности W [27], содержание общего гумуса $\overline{d}w$ – по

Таблица 1 [Table 1]

Местоположение объектов исследований и их характеристика
[The location of research objects and their characteristics]

Координаты [Coordinates]	Место проведения исследований [Research location]	Тип почвы [Type of soil]	Абс. высота, м над ур.м. [Absolute height, m a.s.l]	Рельеф, уклон° [Relief, slope°]	Целинная растительность и возделываемые культуры [Virgin crops and cultivated crops]
39°46'02.2"N 47°36'13.3"E 40°60'67.75"N 47°17'02.71"E	Бейлаганский р-н [Beylagan region] Евлахский район [Yevlakh region]	Серо-коричневая, (целина) [Grey Cinnamonic] (virgin soils)	60–70 250–260	Предгорная волнистая, холмистая равнина, 0,8–15° [Piedmont undulating, rolling plain, 0.8-1.5°] Предгорная наклонная равнина, 0,7–1,0° [Piedmont sloping plain, 0.7-1.0°]	Полынь горькая [*Artemisia absinthium* L.], бородач обыкновенный [*Andropogon ischaemum* L.], овсяница каменистая [*Festuca sulcata* (Hack.) Nym.], пырей ползучий [*Elymus repens* L.], свинорой пальчатый [*Cynodon dactylon* (L.) Pers.], ковыль волосатик [*Stipa cappilata* L.], мятлик луковичный [*Poa annua* L.], мышехвостник маленький [*Myosurus minimus* L.], можжевельник обыкновенный [*Juniperus communis* L.], рогоглавник яичковидный [*Ceratocephala testiculata* (Crantz) Besser]
40°63'24.62"N 47°49'11.92"E 40°37'10.5"N 47°44'29.5"E	Агдашский район [Agdash region] Геокчайский район [Geokchay region]	Новоорошаемые серо-коричневые, (20–25 лет) [Newly irrigated Grey Cinnamonic] (20–25 years old)	250–280 250–300	Предгорная равнина [Piedmont plain] Предгорная низменность [Piedmont lowland]	Рожь [*Secale cereale* L.], хлопчатник [*Gossypium tomentosum* Nutt. ex Seem.], томаты [*Solanum lycopersicum* L.], твердая пшеница [*Triticum durum* Desf.], кукуруза [*Zea mays* L.]

Окончание табл. 1 [Table 1 (end)]

Координаты [Coordinates]	Место проведения исследований [Research location]	Тип почвы [Type of soil]	Абс. высота, м над ур.м. [Absolute height, m a.s.l]	Рельеф, уклон° [Relief, slope°]	Целинная растительность и возделываемые культуры [Virgin crops and cultivated crops]
39°48'36.49"N 48°43'35.24"E	Билясуварский район [Bilasuvar region]	Орошаемые серо-коричневые, (около 100 лет) [Irrigated Grey Cinnamonic] (about 100 years old)	40–50	Низменность, наклонная по направлению на восток, 1° [Lowland inclined towards the east, 1°]	Рожь [*Secale cereale* L.] + вика озимая [*Vicia villosa* Roth] + рапс [*Brassica napus* L.] → кукуруза [*Zea mays* L.] + соя культурная [*Glycine max* (L.) Merr.] + сорго двуцветное [*Sorghum bicolor* (L.) Moench] + амарант багряный [*Amaranhtus cruentus* L.] → ячмень обыкновенный [*Hordeum vulgare* L.] + вика озимая [*Vicia villosa* Roth]; люцерна посевная [*Medicago sativa* L.], твердая пшеница [*Triticum durum* Desf.]
40°44'34.18"N 46°96'51.13"E	Евлахский район [Yevlakh region]		250–260	Предгорная наклонная низменность, 0,5–1,0° [Piedmont sloping lowland, 0.5-1.0°]	
40°55'39.53"N 48°35 04.18"E	Ахсуинский р-н [Akhsu region]		250–260		
41°06'11.17"N 45°28'07.32"E	Акстафинский р-н [Aghstafa region]		270–344	Предгорная холмистая равнина, 1–1,4° [Piedmont rolling plain, 1-1.4°]	
				Наклонная равнина, 0,4–0,9° [Sloping plain, 0.4-0.9°]	
39°44'25.56"N 48°42'52.72"E	Билясуварский район [Bilasuvar region]	Давноорошаемые (ирригационно-аккумулятивные) серо-коричневые, (более 300 лет) [For a long time-irrigated Grey Cinnamonic] (over 300 years old)	40–50	Низменность, наклонная по направлению на восток, 1–1,3° [Lowland inclined towards the east, 1-1.3°]	Томаты [*Solanum lycopersicum* L.], твердая пшеница [*Triticum durum* Desf.], люцерна посевная [*Medicago sativa* L.], хлопчатник [*Gossypium tomentosum* Nutt. ex Seem.], кукуруза [*Zea mays* L.], соя культурная [*Glycine max* (L.) Merr.]
39°76'45.13"N 47°59'13.50"E	Бейлаганский район [Beylagan region]		90–100	Предгорная волнистая, холмистая равнина, 1° [Piedmont undulating, rolling plain, 1°]	

И.В. Тюрину в модификации Никитина, целлюлозолитическая активность – аппликационным методом по разложению хлопчатобумажного полотна (повторность – трехкратная) [28]. Статистическая обраработка полученных данных проводена по Б.А. Доспехову [29].

Результаты исследования и обсуждение

Орошение имеет тенденцию изменять морфологические, физические и химические свойства почвы, делая их подобными почвам, образовавшимся при повышенном количестве осадков в засушливых и полузасушливых зонах [30]. Выявлено, что сельскохозяйственное использование целинных серо-коричневых почв в зависимости от их географического расположения на разных широтах, состава и свойств почвообразующих пород, давности орошения привело к различным морфологическим изменениям почвы и мощности генетических горизонтов и является одним из основных факторов, определяющих изменение противоэрозионной стойкости почв сухостепной зоны Азербайджана. Установлено, что новоорошаемые серо-коричневые почвы в Агдашском (Кура-Аразская низменность) и Геогчайском (подножье гор Большого Кавказа) районах находятся в начальной стадии освоения и орошения; преобладает особенность зонального почвенного типа. Окультуренный слой (мощность 25–30 см) сформирован не полностью, новые пахотные (А1 – 22–27 см) и подпахотные горизонты (А2 – 15–16 см) несколько уплотнены. В пахотных и подпахотных горизонтах структура ухудшена, опущен уровень карбонатных и гипсовых горизонтов. Максимальное их накопление отмечено в нижних горизонтах. В Билясуварском (Приаразская полоса), Евлахском (Кура-Аразская низменность), Акстафинском (между горными хребтами Большого и Малого Кавказа) и Ахсуинском (южный склон Большого Кавказа) районах серо-коричневые орошаемые почвы находятся во второй стадии культурного почвообразовательного процесса. Морфологическое строение профиля резко отличается от целинных и новоорошаемых почв с преобладанием признаков, присущих окультуренным почвам. Профиль обладает четкой цветовой дифференциацией. Сформирован окультуренный слой (52–56 см), пахотный горизонт составляет 25–28 см; подпахотный – 24–26 см, иллювиально-карбонатный горизонт выражен слабо, снижен до 96–101 см. Давноорошаемые (ирригационно-аккумулятивные) серо-коричневые почвы в Билясуварском (Приаразская полоса) и Бейлаганском (Кура-Аразская низменность) районах под воздействием длительного орошения мутными водами и постоянной обработки полностью потеряли признаки зональных первичных почв и приобрели особый тип почвенного профиля. Это, прежде всего, относится к распределению гумуса, карбонатов и гипса в почвенном профиле. Развиваясь в условиях промывного ирригационного режима увлажнения, сопровождаемого привносом мутными поливными водами питательных элементов, растворимых солей и взвешенных

частиц, на мощных агроирригационных отложениях серо-коричневые почвы приобретают монотонный серовато-коричневатый цвет, однородность профиля и сложения, полностью сформированного окультуренного слоя мощностью 65–70 см. На глубине 61–83 см встречаются погребенные горизонты.

Противоэрозионная устойчивость почв является интегральным показателем, который невозможно объективно оценить только при помощи какого-то одного фактора, а целесообразно привлекать к анализу другие показатели агрофизического состояния почв [3, 13]. Гумус является одним из факторов, снижающих подверженность почвы эрозионным процессам, путем «склеивания» гранулометрических элементов в микро и макроагрегаты, образуя гуматы кальция и магния, которые выпадают в осадок и служат центрами агрегатообразования [31, 32].

При исследовании проявления ирригационной эрозии на серо-коричневых почвах, которые развиваются на различных по генезису почвообразующих породах, установлено, что наиболее интенсивно она протекает на новоорошаемых вариантах, расположенных у подножья гор Большого Кавказа, имеющих приподнятый и наклонный рельеф, а также в Кура-Аразской низменности. Почвообразующими породами на этих территориях являются песчаники, валунно-галечниковые слоистые отложения, аллювиально-пролювиальные валунно-галечниковые мелкоземистые отложения. На таких почвах с ухудшением агрофизических свойств возрастает подверженность эрозии, которая может привести к полной потере гумусового горизонта [22]. Вовлечение серо-коричневых почв в орошаемое земледелие оказывало негативное воздействие на органическую часть почвы, проявившись в снижении содержания гумуса, что оказалось довольно информативным при сопоставлении данных по гумусу целинных и орошаемых почв (табл. 2). Со временем после распашки и орошения целины потери гумуса постепенно замедляются, и спустя несколько десятилетий его содержание в почве стабилизируется [33, 34], что и наблюдается на территориях давноорошаемых (ирригационно-аккумулятивные) почв.

При сопоставлении среднестатистических данных гумуса (М) выявилось, что величина потерь гумуса при орошении зависит также от давности орошения почв. В целинных почвах содержание гумуса, по среднестатистическим данным, в смываемых зонах (0–25 см) составило 2,68%, а после орошения его величина снизилась на 0,47% в новоорошаемых, на 0,30% – в орошаемых и на 0,19% – в давноорошаемых (ирригационно-аккумулятивных) вариантах. Решающая роль в накоплении почвенного органического вещества (гумуса) принадлежит травянистой растительности [34]. В новоорошаемых серо-коричневых почвах по сравнению с орошаемыми и давноорошаемыми снижение содержания гумуса объясняется не только недостаточным поступлением в почву органического вещества после хлопчатника, помидоров и пшеницы, но и небольшим содержанием в растительных остатках

азота. Из орошаемых почв давноорошаемые хорошо микроагрегированы и отличаются относительно наибольшим содержанием в пахотных горизонтах гумуса (2,49%). Это можно объяснить привносом мутными поливными водами питательных элементов, растворимых солей, взвешенных частиц и их накоплением длительное время. Агроирригационные слои показывают снижение содержания гумуса по сравнению с верхними горизонтами, но его содержание в средних частях профиля (25–50 и 50–100 см) орошаемых почв всегда больше (1,78–2,29% и 0,93–1,34%), чем в целинных –1,19% и 0,72%. Под влиянием орошения изменилось распределение гумуса по профилю. В давноорошаемых почвах гумус распределен равномерно по всему почвенному профилю до 50–100 см.

Таблица 2 [Table 2]

Содержание гумуса в серо-коричневых почвах в зависимости от давности орошения
[The humus content in Grey Cinnamonic soils depending on the age of irrigation]

Почвы [Soils]	Глубина образца, см [Depth, cm]	Число случаев, шт. [Number of cases, pcs.]	Содержание гумуса [Humus content], % ($M \pm m_M$)
Серо-коричневая (целина) [Grey Cinnamonic] (virgin soils)	0–25	20	2,68±0,076
	25–50	20	1,19±0,113
	50–100	20	0,72±0,053
Новоорошаемые серо-коричневые (20–25 лет) [Newly irrigated Grey Cinnamonic] (20-25 years old)	0–25	26	2,21±0,092
	25–50	26	1,78±0,098
	50–100	26	0,93±0,067
Орошаемые серо-коричневые (около 100 лет) [Irrigated Grey Cinnamonic] (about 100 years old)	0–25	25	2,38±0,105
	25–50	25	1,85±0,91
	50–100	25	1,02±0,097
Давноорошаемые (ирригационно-аккумулятивные) серо-коричневые (более 300 лет) [For a long time - irrigated Grey Cinnamonic] (over 300 years)	0–25	31	2,49±0,121
	25–50	31	2,29±0,118
	50–100	31	1,34±0,109

Примечание [*Note*]: $M \pm m_M$ – средняя арифметическая с ошибкой средней арифметической [Mean and standard error of the mean].

Степень противоэрозионной стойкости почв целесообразно определять, применяя биодиагностику [36], которая реагирует на отрицательные видоизменения на ранних этапах их проявления. Один из чувствительных методов биодиагностики – определение целлюлозолитической активности почвы. При этом степень ее проявления зависит от уровня эродированности почвы, возделываемых культур и давности орошения [36]. При повышении целлюлозолитической активности в орошаемом варианте (3 урожая зеленой массы в год с 1 га) происходит минерализация негумифицированных раститель-

ных остатков с иммобилизацией азота, который высвобождают микроорганизмы. Здесь часть гумуса минерализуется, что приводит к повышению содержания в почве лабильных гумусовых веществ за счет новообразованных гумусовых веществ.

Причины устойчивости разных типов почв к водной эрозии в значительной мере связаны с их гранулометрическим составом [25, 37], определяющим характер связей между частицами и их прочность [34]. Исследования показывают, что в серо-коричневых почвах в зависимости от давности орошения гранулометрический состав претерпел определенные изменения – отмечается иллювиирование илистой фракции из пахотных слоев почв в подпахотные и нижележащие горизонты (табл. 3). В пахотных слоях (0–25 см) новоорошаемых серо-коричневых почв содержание частиц фракции <0,001 мм ниже (24,2%), чем на целинных (25,8%), орошаемых (27,4%) и давноорошамых (28,4%) почвах. Под влиянием эрозионных процессов происходит утяжеление гранулометрического состава пахотного слоя почвы [36]. Среднестатистические значения фракций <0,01 мм и <0,001 мм показывают, что наименьшее перемещение илистой фракции с пахотных слоев (0–25 см) почв в подпахотные слои (25–50 см) по сравнению с новоорошаемыми почвами отмечено на орошаемом варианте (на 0,6%), а наибольшее (на 8,2%) – на давноорошаемом. Отмечено, что в процессе орошения снижение илистой фракции во всех вариантах приводило к увеличению количества физической глины (на 0,6–3,5%) и утяжелению гранулометрического состава. Наибольшее содержание частиц фракций <0,001 и <0,01 мм в пахотных и подпахотных слоях давноорошаемых серо-коричневых почв указывает на их относительно высокую противоэрозионную устойчивость по сравнению с целинными, новоорошаемыми и орошаемыми вариантами.

Способность гумуса склеивать, цементировать частицы почвы в водопрочные агрегаты непосредственно должна сказываться на противоэрозионной стойкости почв [38], и водопрочность почвенной структуры, как и многие другие свойства почвы, динамична и изменяется в пространстве и во времени [4, 39, 40]. Некоторые исследователи считают, что почва, находящаяся под длительным антропогенным воздействием слабо микроагрегирована, противоэрозионная стойкость неудовлетворительная, а способность к агрегированию слабая [41], в связи с этим особенное значение имеет хорошая структура почвы в районах опасности проявления ирригационной эрозии [42].

Исследования показывают, что физическое состояние серо-коричневых почв во многом зависит от давности орошения, способа полива, возделываемых культур и характеризуется различным агрегатным составом (табл. 4).

Неорошаемые (целинные) серо-коричневые почвы характеризуются довольно неплохим содержанием глыбистых отдельностей (11–16%).

Таблица 3 [Table 3]

Данные гранулометрического состава серо-коричневых почв в зависимости от давности орошения
[Data on the granulometric composition of Grey Cinnamonic soils depending on the age of irrigation]

Почва	Глубина образца, см [Depth, cm]	Число образцов, шт. [Number of samples, pcs]	Фракция [Fraction]					
			0,01 mm, %			<0,001 mm, %		
			$M\pm m_M$	*SD*	*CV*	$M\pm m_M$	*SD*	*CV*
Серо-коричневая (целина) [Grey Cinnamonic] (virgin soils)	0–25	20	57,6±0,80	4,64	8,04	25,8±0,30	1,71	6,60
	25–50	20	59,2±1,25	7,38	12,45	27,7±0,42	5,41	19,54
Новоорошаемые серо-коричневые (20–25 лет) [Newly irrigated Grey Cinnamonic] (20-25 years old)	0–25	26	56,7±1,18	6,76	11,93	24,2±1,04	5,94	24,81
	25–50	26	58,7±1,26	8,47	14,42	26,7±0,82	5,52	14,42
Орошаемые серо-коричневые (около 100 лет) [Irrigated Grey Cinnamonic] (about 100 years old)	0–25	15	59,6±1,21	7,48	12,55	27,4±0,77	4,83	17,60
	25–50	25	60,2±1,48	6,26	11,12	28,0±0,95	4,16	18,90
Давноорошаемые серо-коричневые (ирригационно-аккумулятивные) (более 300 лет) [For a long time-irrigated Grey Cinnamonic] (over 300 years old)	0–25	31	60,8±0,85	5,21	8,58	28,4±0,68	4,80	18,91
	25–50	31	64,3±0,93	5,36	8,34	36,6±0,88	5,01	17,45

Примечание [*Note*]: Здесь и далее в таблицах [Here and further in the tables] $M\pm m_M$ – средняя арифметическая с ошибкой средней арифметической [Mean and standard error of the mean]; *SD* – среднеквадратическое отклонение [Standard Deviation]; *CV* – коэффициент вариации [the Coefficient of variation].

Водопрочный агрегатный состав (>0,25 мм) в горизонте 0–25 см данных почв при среднестатистическом значении (54,08%) указывает на их среднюю структурность. Вследствие орошения серо-коричневых почв содержание водопрочных агрегатов >0,25 мм в пахотных слоях (0–25 см) почвы по среднестатистическим значениям по сравнению с целинным вариантом (54,08%) снижается до 35,83% в новоорошаемых, в орошаемых – до 38,23% и в ирригационно-аккумулятивных (давноорошаемых) – до 40,40% . Здесь выявляется зависимость агрегированности пахотных слоев почв с содержанием гумуса, рельефа, почвообразующих пород, давности орошения и т.д. Результаты установления водопрочности агрегатов подтверждают, что орошаемые серо-коричневые почвы, особенно новоорошаемые, имеют низкую водопрочность.

Окультуривание почв должно быть направлено на улучшение агрохимических и физических свойств [43, 44], а измениение структуры эродированной почвы приводит к изменениям величин плотности, общей пористости. Влажность почвы совместно с содержанием гумуса изменяют ее плотность, а структурность и плотность – водопроницаемость [45].

Таблица 4 [Table 4]

Среднее содержание водопрочных агрегатов размером >0,25 мм в серо-коричневых почвах в зависимости от давности орошения
[Average content of water-resistant aggregates > 0.25 mm in size of Grey Cinnamonic soils depending on the age of irrigation], %

Почвы [Soils]	Глубина образца, см [Depth, cm]	Число образцов, шт. [Number of samples, pcs.]	$M \pm m_M$	*SD*	*CV*
Серо-коричневая (целина) [Grey Cinnamonic] (virgin soils)	0–25	20	54,08±2,27	4,27	12,03
	25–50	20	42,91±3,36	3,81	14,50
Новоорошаемые серо-коричневые (20–25 лет) [Newly irrigated Grey Cinnamonic] (20-25 years old)	0–25	26	35,83±3,81	5,41	24,81
	25–50	26	31,95±4,17	5,52	17,45
Орошаемые, (около 100 лет) [Irrigated Grey Cinnamonic)] (about 100 years old)	0–25	25	38,23±1,26	4,80	18,91
	25–50	25	37,29±1,48	5,86	17,60
Давноорошаемые серо-коричневые (ирригационно-аккумулятивные) (более 300 лет) [For a long time-irrigated Grey Cinnamonic] (over 300 years old)	0–25	31	40,40±2,31	5,35	20,96
	25–50	31	39,50±1,12	8,12	18,42

Чем меньше плотность почвы и лучше её оструктуренность, тем больше значение водопроницаемости и, следовательно, меньше скорость стекающих вод. Определение плотности серо-коричневых почв при разной давности орошения свидетельствует об отличиях по данному показателю (табл. 5).

Таблица 5 [Table 5]

Плотность серо-коричневых почв в зависимости от давности орошения
[The density of Grey Cinnamonic soils depending on the age of irrigation]

Почвы [Soils]	Глубина образца, см [Depth, cm]	Число образцов, шт. [Number of samples, pcs.]	Плотность, г/см^3 [Density, g / cm^3]		
			$M \pm m_M$	*SD*	*CV*
Серо-коричневая (целина) [Grey Cinnamonic] (virgin soils)	0–25	20	1,190±0,021	0,080	6,88
	25–50		1,352±0,034	0,098	9,29
Новоорошаемые серо-коричневые (20–25 лет) [Newly irrigated Grey Cinnamonic (20-25 years old)]	0–25	26	1,286±0,041	0,161	13,54
	25–50		1,365±0,023	0,116	3,77
Орошаемые, (около 100 лет) [Irrigated Grey Cinnamonic (about 100 years old)]	0–25	25	1,300±0,027	0,114	3,78
	25–50		1,414±0,025	0,115	6,98
Давноорошаемые серо-коричневые (ирригационно-аккумулятивные) (более 300 лет) [For a long time-irrigated Grey Cinnamonic (over 300 years old)]	0–25	31	1,384±0,025	0,160	11,56
	25–50		1,420±0,010	0,074	5,21

В целинных почвах плотность в пахотном слое (0–25 см) по среднестатистическим значениям (*M*) составляет 1,19 г/см^3, а с глубиной возрастает до 1,35 г/см^3 (слой 25–50 см). Сравнительная характеристика серо-коричневых почв свидетельствует, что в зависимости от давности орошения в пахотном слое (0–25 см) происходит достоверное повышение плотности сложения до 1,29 г/см^3 (новоорошаемые, более 20–25 лет) и 1,38 г/см^3 (давноорошаемые серо-коричневые (ирригационно-аккумулятивные), более 300 лет). Наиболее уплотненный иллювиальный горизонт ирригационно-аккумулятивных (давноорошаемых) почв отмечен там, где содержание физической глины составляет 64,3%. Статистическая обработка данных показала, что наиболее высокие величины коэффициента вариации плотности сложения (*SV* = 13,54%), при среднеквадратическом отклонении (*SD* = 0,161) и ошибке средней величины (m_M = 0,041), наблюдается в новоорошаемом варианте. Однако данные показатели находились в пределах допустимых оптимальных значений плотности сложения для почв сельскохозяйственного использования (по классификации Н.А. Качинского – 1,31–1,55 г/см^3).

Количественную характеристику противоэрозионной стойкости почвы дают критические величины размывающих скоростей в зависимости от их гранулометрического состава, количества водопрочных агрегатов [13]. Исследованиями выявлено, что наибольшей донной размывающей скорости потока обладают неорошаемые (целинные) почвы – 0,070–0,072 м/с, несколько меньше – орошаемые варианты под рожь + вика + рапс → кукуруза + соя + сорго + амарант → ячмень + вика (3 урожая в год с 1 га) и рожь. Рожь, кукуруза, соя, люцерна, хлопчатник, амарант (0,063–0,050 м/с), потом следует давноорошаемый (ирригационно-аккумулятивный) вариант под люцерну, твердая пшеница, хлопчатник, томаты, кукуруза, соя (0,048–0,050 м/с) (табл. 6). Новорошаемые серо-коричневые почвы с плотностью не более 1,286 г/см^3 без растительности или под томаты, хлопчатник, твердую пшеницу, рожь, кукурузу, имеют самую малую донную размывающую скорость потока (0,048–0,049 м/с). Стойкость к размыву орошаемых и давноорошаемых (ирригационно-аккумулятивных) почв, очевидно, связана с содержанием гумуса, поглощенных оснований и возделываемых культур (корневые системы, скрепляя частицы почв, повышают сопротивляемость отрыву агрегатов), которые создают водопрочную структуру.

Пористость зависит от гранулометрического, микроагрегатного состава и структуры почвы, от формы почвенных частиц, плотности их упаковки, и в зависимости от изменения водопрочности структуры почвы меняются пористость и устойчивость почвы к размывающему действию водного потока при орошении [13]. Наибольшее значение пористости, при плотности твердой фазы 2,65–2,67 г/см^3, отмечено на неорошаемом (целина) варианте (49–55%), в давноорошаемом (ирригационно-аккумулятивный) – снижается до 47–49%. По сравнению с новоорошаемым и давноорошаемым (ирригационно-аккумулятивным) вариантами пористость на орошаемом варианте

при плотности твердой фазы 2,66–2,77 г/см^3 соответствовала в пределах допустимых оптимальных значений (51–52%).

Таблица 6 [Table 6]

Донная размывающая скорость потока рыхлых пахотных горизонтов серо-коричневых почв в зависимости от давности орошения
[Bottom flow erosive velocity of loose arable horizons of Grey Cinnamonic soils depending on the age of irrigation]

Почвы, давность орошения, агрофон [Soils, duration of irrigation, agricultural background]	Донная размывающая скорость потока, м/с [Bottom erosion flow rate, m/s]	Плотность твердой фазы почвы, г/см^3 [Density of the solid phase of soil, g/cm^3]	Пористость агрегатов [Porosity of aggregates], %
Серо-коричневая (целина) [Grey Cinnamonic] (virgin soils): полынь горькая [*Artemisia absinthium*], бородач обыкновенный [*Andropogon ischaemum*], овсяница каменистая [*Festuca sulcata*], пырей ползучий [*Elymus repens*], свинорой пальчатый [*Cynodon dactylon*], ковыль волосатик [*Stipa cappilata*], мятлик луковичный [*Poa annua*]; полынь горькая [*Artemisia absinthium*], мышехвостник маленький [*Myosurus minimus*], можжевельник обыкновенный [*Juniperus communis*], рогоглавник яичковидный [*Ceratocephala testiculata*], ковыль волосатик [*Stipa cappilata*]	0,070 0,072	2,67 2,65	55 49
Новоорошаемые (20–25 лет) [Newly irrigated Grey Cinnamonic] (20-25 years old): хлопчатник [*Gossypium tomentosum*], томаты [*Solanum lycopersicum*], кукуруза [*Zea mays*]; твердая пшеница [*Triticum durum*], кукуруза [*Zea mays*]; рожь [*Secale cereale*], хлопчатник [*Gossypium tomentosum*], томаты [*Solanum lycopersicum*], твердая пшеница [*Triticum durum*]	0,048 0,048 0,049	2,73 2,60 2,72	50 51 50
Орошаемые (около 100 лет) [Irrigated Grey Cinnamonic] (about 100 years old): Рожь [*Secale cereale*] + вика озимая [*Vicia villosa*] + рапс [*Brassica napus* L.] → кукуруза [*Zea mays*] + соя культурная [*Glycine max*] + сорго двуцветное [*Sorghum bicolor*] + амарант багряный [*Amaranhtus cruentus*] → ячмень обыкновенный [*Hordeum vulgare*] + вика озимая [*Vicia villosa*]; Рожь [*Secale cereale*], кукуруза [*Zea mays*], соя культурная [*Glycine max*], люцерна посевная [*Medicago sativa*], хлопчатник [*Gossypium tomentosum*], амарант багряный [*Amaranhtus cruentus*]; Рожь [*Secale cereale*], хлопчатник [*Gossypium tomentosum*], твердая пшеница [*Triticum durum*], кукуруза [*Zea mays*], амарант багряный [*Amaranhtus cruentus*]	0,063 0,050 0,049	2,66 2,73 2,72	52 51 48

Окончание табл. 6 [Table 6 (end)]

Почвы, давность орошения, агрофон [Soils, duration of irrigation, agricultural background]	Донная размывающая скорость потока, м/с [Bottom erosion flow rate, m/s]	Плотность твердой фазы почвы, г/см^3 [Density of the solid phase of soil, g/cm^3]	Пористость агрегатов [Porosity of aggregates], %
Давнооршаемые (ирригационно-аккумулятивные) (более 300 лет) [For a long-irrigated Grey Cinnamonic] (over 300 years old): люцерна посевная [*Medicago sativa*];	0,050	2,71	49
твердая пшеница [*Triticum durum*], хлопчатник [*Gossypium tomentosum*], томаты [*Solanum lycopersicum*], кукуруза [*Zea mays*], соя культурная [*Glycine max*]	0,048	2,70	47
Давнооршаемые (ирригационно-аккумулятивные) (более 300 лет) [For a long time-irrigated Grey Cinnamonic] (over 300 years old): люцерна посевная [*Medicago sativa*], рожь [*Secale cereale*], хлопчатник [*Gossypium tomentosum*], томаты [*Solanum lycopersicum*];	0,049	2,70	49
люцерна посевная [*Medicago sativa*], соя культурная [*Glycine max*], томаты [*Solanum lycopersicum*], кукуруза [*Zea mays*], хлопчатник [*Gossypium tomentosum*]	0,048	2,71	49

Важным количественным параметром почвенной структуры является средневзвешенный диаметр водоустойчивых агрегатов, который имеет значительную пространственную и временную изменчивость [13, 46]. Установлено, что наибольшая величина средневзвешенного диаметра водоустойчивых агрегатов отмечена в целинных серо-коричневых почвах (0,67–0,74 мм). При сопоставлении полученных данных наблюдается закономерное уменьшение этого показателя от целинного варианта к новоорошаемому и далее к давноорошаемому (ирригационно-аккумулятивной) вариантам (от 0,67–0,74 до 0,27–0,31 мм) (рис. 1), т.е. чем больше почва подвержена ирригационной эрозии, тем меньше средневзвешенный диаметр водоустойчивых агрегатов.

Больший средневзвешенный диаметр водоустойчивых агрегатов у целинных почв по сравнению с новоорошаемыми, орошаемыми и давноорошаемыми (ирригационно-аккумулятивными) серо-коричневыми почвами объясняется тем, что в верхнем слое почвы в формировании водоустойчивой структуры значительная роль принадлежит гумусу. При определении противоэрозионной стойкости к размывающей скорости потока выявлено, что наибольшей величины обладали целинные серо-коричневые почвы – 0,0710±0,102) (табл. 7).

Высокая сопротивляемость размыву данных почв, очевидно, связана с относительно высоким содержанием гумуса, низкой плотностью сложения почвы, способных создать водопрочную структуру. Величина размывающей скорости потока новороошаемых серо-коричневых почв при сопоставлении с целинными на 0,025 м/с меньше.

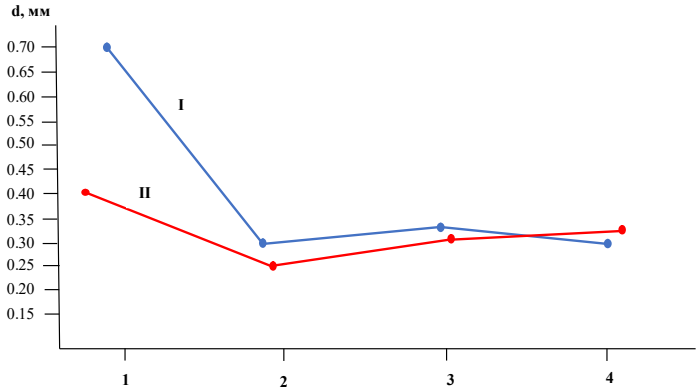


Рис. 1. Зависимость средневзвешенного диаметра водоустойчивых агрегатов серо-коричневой почвы в зависимости от давности орошения. По оси ординат – средневзвешенный диаметр водоустойчивых агрегатов (d, мм); по оси абсцисс (почва): 1 – целина; 2 – новоорошаемые (20–25 лет); 3 – орошаемые (около 100 лет); 4 – давноорошаемые (ирригационно-аккумулятивные) (более 300 лет). I – пахотный горизонт; II – подпахотный горизонт

Fig. 1. The weighted average diameter of water-resistant aggregates of Grey Cinnamonic soils depending on the age of irrigation. Y axis - the weighted average diameter of water-resistant aggregates (d, mm); X axis - (soil): 1 - Virgin, 2 - Newly irrigated (20-25 years old), 3 - Irrigated (about 100 years old), 4 - Long-irrigated (irrigation-accumulative) (over 300 years old). I - Arable horizon; II - Subsurface horizon

Таблица 7 [Table 7]

Противоэрозионная стойкость рыхлых пахотных горизонтов серо-коричневых почв в зависимости от давности орошения
[Anti-erosion resistance of loose arable horizons of Grey Cinnamonic soils depending on the age of irrigation]

Почвы [Soils]	Число образцов, шт. [Number of samples, pcs.]	Размывающая скорость потока, м/с [Blurring flow speed, m/s]	Средняя высота выступов шероховатости, мм [Average height of the roughness protrusions, mm]
		$M \pm m_M$	$M \pm m_M$
Серо-коричневая (целина) [Grey Cinnamonic (virgin soils)]	20	0,0710±0,102	0,40±0,75
Новоорошаемые серо-коричневые (20–25 лет) [Newly irrigated Grey Cinnamonic (20-25 years old)]	26	0,0485±0,098	±0,083
Орошаемые серо-коричневые, (около 100 лет) [Irrigated Grey Cinnamonic] (about 100 years old)]	25	0,0540±0,116	0,25±0,91
Давноорошаемые серо-коричневые (ирригационно-аккумулятивные) (более 300 лет) [For a long time-irrigated Grey Cinnamonic (over 300 years old)]	31	0,0495±0,079	0,27±0,074

Из орошаемых серо-коричневых почв наибольшей размывающей скоростью потока отличается орошаемый вариант (0,054 м/с), а наименьшей – новоорошаемый (0,04–0,05 м/с). Однако по классификации орошаемых почв Азербайджана противоэрозионной стойкости по пятибалльной шкале орошаемый и давноорошаемый (ирригационно-аккумулятивный) варианты оцениваются как средние.

Шероховатость отражает состояние поверхности почвы и позволяет оценить потенциальные потери почв от водной эрозии. Анализ полученных данных по шероховатости поверхности орошаемых серо-коричневых почв (табл. 7), показывает, что по среднестатистическим значениям наибольшая средняя высота выступов шероховатости отмечена в давноорошаемом (ирригационно-аккумулятивном) варианте (0,27 мм), затем следует орошаемый вариант (0,25 мм), а наименьшая – в новоорошаемом варианте (0,19 мм). Выявлено, что наименьшая размывающая скорость потока и средняя высота выступов шероховатости отмечаются в давноорошаемом (ирригационно-аккумулятивном) варианте. Как видно из табл. 7, по мере увеличения интенсивности развития эрозионных процессов при поливе и давности орошения противоэрозионная стойкость орошаемых почв уменьшается.

Выводы

1. Эрозия серо-коричневых почв (по классификации СССР – Grey-cinnamonic soils /Luvic Calcicoils/ Luvi-Calcic Kastanozems, Азербайджана – Grey Cinnamonic, WRB (2014) – Haplic Kastanozems/ Haplic Calcisols) в сухой субтропической зоне Азербайджана имеет значительное распространение, и орошение оказало значительное влияние на процессы и свойства данных почв.

2. Выявлено, что вследствие уменьшения содержания гумуса (2,21%) водопрочная структура (35,83%) новоорошаемых почв имела низкую противоэрозионную стойкость (0,048–0,049 м/с), чем целинные, орошаемые и давноорошаемые (ирригационно-аккумулятивные).

Отмечено уменьшение величины средневзвешенного диаметра водопрочных агрегатов от целинных (0,6–0,74 мм) к давноорошаемым (ирригационно-аккумулятивным) (0,31 мм) и новоорошаемым почвам (0,27 мм).

3. Установлено, что из орошаемых почв наибольшей размывающей скоростью потока (0,054 м/с) при среднестатистическом значении по высоте выступов шероховатости 0,25 мм отличался орошаемый вариант. Но по классификации орошаемых почв Азербайджана значение противоэрозионной стойкости по пятибалльной шкале оценивается как среднее.

4. Серо-коричневые почвы в зависимости от давности орошения можно расположить в ряд в порядке снижения прогивоэрозионной стойкости: целина → орошаемые (около 100 лет) → давноорошаемые (более 300 лет) → новоорошаемые (20–25 лет). Проведенная статистическая обработка полученных данных подтверждает их достоверность.

5. На основании полученных результатов определено место серо-коричневых почв в зависимости от давности орошения в системе международной классификации WRB (2014):

– целина, *насыщенная глеевая карбонатная тяжело-суглинистая серо-коричневая почва* (Virgin soils, Saturated gley calcareous heavy loamy – Duric Gleyic Calcic Kastanozems (Loamic));

– новоорошаемые серо-коричневые (20–25 лет), *мощная новая орошаемая карбонатная тяжело-суглинистая серо-коричневая почва* (Newly irrigated Grey Cinnamonic (20-25 years old), Powerful new irrigated calcareous heavy loamy Grey Cinnamonic-Someric Calcic Kastanozems (Loamic));

– орошаемая серо-коричневая почва (около 100 лет), *мощная окультуренная орошаемая карбонатная тяжело-суглинистая серо-коричневая почва* (Irrigated Grey Cinnamonic (about 100 years old), Powerful cultivated irrigated calcareous heavy loamy-Someric Kastanozems (Anthric, Loamic));

– давноорошаемые серо-коричневые (ирригационно-аккумулятивные) (более 300 лет), *мощная глеевая окультуренная давно орошаемая карбонатная тяжело-суглинистая серо-коричневая почва* (For a long time-irrigated Grey Cinnamonic (over 300 years old), Powerful gley cultivated for a long time irrigated calcareous heavy loamy Grey Cinnamonic-Gleyic Petrocalcic Kastanozems (Anthric, Loamic)).

Литература

1. Gurbanov E.A. Soil degradation due to erosion under furrow irrigation // Journal Eurasian Soil Science. 2010. Vol. 43 (12). PP. 1387–1393.
2. Baliuk S., Naydyonova O. Biological degradation of chernozems under irrigation // Eurasian Journal of Soil Science. 2014. Vol. 3. PP. 267–273.
3. Дымов А.А., Жангуров Е.В., Страцев В.В. Почвы северной части Приполярного Урала: морфология, физико-химические свойства, запасы углерода и азота // Почвоведение. 2013. № 5. С. 507–516. doi: 10.7868/S0032180X1305002 X
4. Васильченко Н.И., Звягин Г.А. Проявление агрогенной трансформации в почвах сухостепной зоны Республики Казахстан // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2015. № 1 (29). С. 6–15. doi: 10.17223/199885 91/29/1
5. Иванов М.М., Краснов С.Ф., Беляев В.Р., Сафаров Х.Н. Оценка скорости плоскостного смыва на малом водосборе в предгорной зоне Каратегинского хребта (Центральный Таджикистан) // Вестник Московского университета. Серия 5. География. 2014. № 3. С. 64–71.
6. Мирзакеев Э.К., Сапаров А.С., Шарыпова Т.М., Айтбаев Т.Е. Проявление ирригационной эрозии на темно-каштановых почвах Северного Тянь-Шаня // Почвоведение и агрохимия. 2011. № 3. С. 87–92.
7. Defersha M., Quraishi S, Melesse A. Interrill erosion, runoff and sediment size distribution as affected by slope steepness antecedent moisture content // Hydrol. Earth Syst. Sci. Discuss. 2010. № 7. PP. 6447–6489.
8. Афанасьев Н.И., Юхновец А.В. Коэффициенты устойчивости почв Беларуси к водной эрозии // Почвоведение и агрохимия. 2010. № 2 (45). С. 49–54.
9. Кузнецов М.С. Изменение противоэрозионной стойкости светлокаштановых почв Ергеней после предварительного увлажнения и промораживания // Вестник Московского университета. Серия «Биология, почвоведение». 1969. № 1. С. 70–79.

10. Damodhara R., Mailapalli N. S., Raghuwanshi R. Sediment transport in furrow irrigation // Irrigation Science. 2009. № 27 (6). PP. 449–456. DOI: 10.1007/s00271-009-0160-5
11. Бабаев М.П., Рамазанова Ф.М., Гурбанов Э.А. Влияние промежуточных посевов кормовых культур на гранулометрический и микроагрегатный состав генетически различных почв сухой субтропической зоны Азербайджана // Агрохимия. 2020. № 3. С. 11–13.
12. Геннадиев А.Н., Жедкин А.П. Типизация склоновых сопряжений почв по количественным проявлениям смыва-намыва вещества // Почвоведение. 2012. № 1. С. 21–31.
13. Кузнецов М.С. Противоэрозионная стойкость почв. М. : МГУ, 1981. 135 с.
14. Babaev M.P., Gurbanov E.A., Ramazanova F.M. Main types of soil degradation in the Kura-Aras Lowland of Azerbaijan // Eurasian Soil Science. 2015. Vol. 48, № 4. PP. 445–456.
15. Бабаев М.П., Рамазанова Ф.М., Наджафова С.И., Гурбанов Э.А. Почвы Азербайджанской Республики (Орошаемые почвы Кура-Араксинской низменности и их производительная способность). М. : LAP LAMBERT Academic Publishing, 2019. 275 с.
16. Бабаев М.П., Гурбанов Э.А. Противоэрозионная стойкость орошаемых почв Азербайджанской Республики // Почвоведение. 2010. № 12. С. 1501–1507.
17. Красильников П.В. Почвенная номенклатура и корреляция. Петрозаводск : Карельский научный центр РАН, 1999. 453 с.
18. Шишов Л.Л., Тонконогов В.Д., Лебедева И.И., Герасимова М.И. Классификация и диагностика почв России. Смоленск : Ойкумена, 2004. 342 с.
19. Полевой определитель почв России. М. : Почвенный ин-т им. В.В. Докучаева, 2008. 182 с.
20. Бабаев М.П., Исмаилов А.И., Гусейнова С.М. Интеграция национальной классификации почв Азербайджана в международную систему. Баку : Элм, 2017. 272 с.
21. IUSS Working Group WRB. World Reference Base of Soil Resources 2014, update 2015. International Soil Classification System for Naming Soils and Creating Legends for Soil Maps. World Soil Resources Reports No. 106. Rome : FAO, 2015. 192 p.
22. Салаев М.Э., Бабаев М.П., Джафарова Ч.М., Гасанов В.Г. Морфогенетические профили почв Азербайджана. Баку : Элм, 2004. 202 с.
23. Каллас Е.В., Танзыбаев М.Г. Методы изучения эрозии почв : методические указания. Томск : Томский государственный университет, 2001. 40 с.
24. FAO. Guidelines for soil description. 4th ed. Rome, 2006. 97 p.
25. Аринушкина Е.В. Руководство по химическому анализу почв. М. : Изд-во МГУ, 1970. 476 с.
26. Вадюнина А.Ф., Корчагина З.А. Методы исследования физических свойств почв. М. : Агропромиздат, 1986. 416 с.
27. Григорьев В.Я., Маккавеев Н.Н. Выбор коэффициента шероховатости при расчете склонового стока // Вестник МГУ. Серия 5. География. 1979. № 4. С. 68–71.
28. Казеев К.Ш., Колесников С.М., Вальков В.Ф. Биологическая диагностика и индикация почв: методология и методы исследований. Ростов н/Д : Ростовский университет, 2003. 204 с.
29. Доспехов В.А. Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследований). М. : Агропромиздат, 1985. 351 с.
30. Drewry J.J., Carrick S., Penny V., Houlbrooke D.J., Laurenson S., Mesman N.L.. Effects of irrigation on soil physical properties in predominantly pastoral farming systems: a review // New Zealand Journal of Agricultural Research. 2021. Vol. 64, Iss. 4. PP. 483–507. doi: 10.1080/00288233. 2020.1742745
31. Овчинникова М.Ф. Влияние водной эрозии на химические свойства и гумусное состояние пахотной дерново-подзолистой почвы на двучленных отложениях // Вестник Московского университетата. Серия 17. Почвоведение. 2003. № 1. С. 36–41.

32. Смоленцев Б.А., Смоленцева Е.Н. Буроземы Кузнецкого Алатау, их свойства и разнообразие // Вестник Томского государственного университетата. Биология. 2020. № 50. С. 6–27. doi: 10.17223/19988591/50/1
33. Vormstein S., Kaiser M., Piepho H., Joergensen R.G., Ludwig B. Effects of fine root characteristics of beech on carbon turnover in the topsoil and subsoil of a sandy Cambisol // European Journal of Soil Science. 2017. No 68. PP. 177–188. doi: 10.1111/ejss.12410
34. Paterson E., Sim A. Soil-specific response functions of organic matter mineralization to the availability of labile carbon // Global Change Biology. 2013. Vol. 19, № 5. PP. 1562–1571.
35. Шепелев А.Г., Самохвалова Л.М. Взаимосвязи дыхания чернозема с составом органического вещества почвы в условиях центральной лесостепи Западной Сибири // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2017. № 37. С. 6–16. doi: 10.17223/19988591/37/1
36. Ramazanova F.M. The influence of long-term agricultural use of soils of the dry subtropical zone of Azerbaijan on its morphological and agrochemical properties // Mechanization in Agriculture & Conserving of the Resources. Publishers : Scientific-Technical Unionof Mechanical Engineering “Industry-4.0” Buglarina Assotioation of Agricultural Machinery. Bolqarıstan. 2020. Vol. 66. Iss. 5. PP. 169–172. URL: http://www.stumejournals.com/
37. Окорков В.В. Гранулометрический состав почв и его роль в устойчивости к водной эрозии // Владимирский земледелец. 2010. № 3 (53). С. 17–19.
38. Григорьев В.Я. Размывающие скорости водного потока для почв светло-каштанового комплекса // Почвоведение. 1974. № 9. С. 97–103.
39. Кулижский С.П., Блохин А.Н. Использование данных о физико-химических свойствах почв Сибири при оценке устойчивости к внешним воздействиям // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2009. № 3 (7). С. 95–102.
40. Ganieva S., Dyunyamalievaa N., Ramazanova F. Grazing effect on soil properties in dry subtropic steppesof Azerbaijan // Arid Ecosystems. 2019. Vol. 9, № 3. PP. 174–178. doi: 10.1134/S2079096119030028
41. Ларионов Г.А., Добровольская Н.Г., Кирюхина З.П., Краснов С.Ф., Литвин Л.Ф., Горобец А.В., Судницын И.И. Влияние плотности почвы, сопротивления разрыву и инфильтрации воды на скорость разрушения межагрегатных связей // Почвоведение. 2017. Т. 50, № 3. С. 354–359.
42. Кирюхина З.П., Пацукевич З.В. Эрозионная деградация почвенного покрова России // Почвоведение. 2004. № 6. С.752–758.
43. Кузнецова И.В., Уткаева В.Ф., Бондарев А.Г. Оценка изменения физических свойств пахотных дерново-подзолистых суглинистых почв Нечерноземной зоны России в зависимости от характера антропогенного воздействия // Почвоведение. 2009. № 2. С. 152–162.
44. Ramazanova F.M. Influence of the intermediate sowings of fodder crops on the agrofisical indicators of the irrigated soils in Azerbaijan dry subtropics // Russian Agricultural Sciences. 2017. Vol. 43, № 5. PP. 410–413.
45. Lehmann J., Kleber M. The contentious nature of soil organic matter // Nature. 2015. Vol. 528. PP. 60–68.
46. Алексеева Т.В., Соколовска З., Хайнос М., Алексеев А., Калинин П. Водопрочность агрегатов почв субтропиков и тропиков (Грузия и Китай): связь с минералогическим составом и химическими свойствами // Почвоведение. 2009. № 4. С. 452–462.

Поступила в редакцию 31.07.2021 г.; повторно 02.10.2021 г.;
принята 17.12.2021 г.; опубликована 29.12.2021 г.

Авторский коллектив:
Гурбанов Эльдар Агасалам оглы, д-р с.-х. наук, доцент кафедры геоматики, Азербайджанский государственный архитектурно-строительный университет (Азербайджан, 1073, г. Баку, ул. Айна Султанова, 11).
ORCID iD: https://orcid.org/0000-0003-1448-6788
E-mail: eldar_qurbanov-54@mail.ru
Рамазанова Фироза Мухуровна, канд. с.-х. наук, доцент, в.н.с. лаборатории генезиса, географии и картографии почв, Институт почвоведения и агрохимии Национальной Академии Наук Азербайджана (Азербайджан, 1073, г. Баку, ул М. Рагима, 5).
ORCID iD: https://orcid.org/0000-0003-0556-4799
E-mail: firoza.ramazanova@rambler.ru
Гусейнова Султан Магеррам кызы, канд. с.-х. наук, доцент, в.н.с. лаборатории генезиса, географии и картографии почв, Институт почвоведения и агрохимии Национальной Академии Наук Азербайджана (Азербайджан, 1073, г. Баку, ул. М. Рагима, 5).
ORCID iD: https://orcid.org/0000-0002-7991-3616
E-mail: sultanhuseynova@rambler.ru
Гурбанова Зумруд Рамазан кызы, доцент, канд. техн. наук, кафедра химии и технологии неорганических веществ, Азербайджанский государственный университет нефти и промышленности (Азербайджан, 1010, г. Баку, пр. Азадлыг, 20 (34).
ORCID iD: https://orcid.org/0000-0002-7333-5843
E-mail: zumrud.qurbanova@bk.ru

For citation: Gurbanov EA, Ramazanova FM, Huseynova SM, Gurbanova ZR. Changes in anti-erosion resistance of irrigated grey Cinnomanic soils of the dry subtropical zone of Azerbaijan depending on the age of irrigation. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2021;56:33-59. doi: 10.17223/19988591/56/2

Eldar A. Gurbanov[1], Firoza M. Ramazanova[2], Sultan M. Huseynova[3], Zumrud R. Gurbanova[4]

[1]Azerbaijan State University of Architecture and Construction, Baku, Azerbaijan
[2,3]Institute of Soil Science and Agrochemistry, Azerbaijan National Academy of Sciences, Baku, Azerbaijan
[4]Azerbaijan State University of Oil and Industry, Baku, Azerbaijan

Changes in anti-erosion resistance of irrigated grey Cinnomanic soils of the dry subtropical zone of Azerbaijan depending on the age of irrigation

The dry subtropical zone of Azerbaijan is located in an erosion-hazardous zone, and irrigation erosion manifests itself on an area of more than 255 thousand hectares. The damage caused by irrigation erosion to the agriculture of the republic is manifested not only in the destruction of the soil structure, but also in the removal of nutrients from the soil. At the same time, the patterns of change in the anti-erosion resistance of grey Cinnomanic soils /Luvic Calcisols /Luvic-Calcic Kastanozems (according to the classification of the USSR), grey Cinnamonic soils (according to the classification of Azerbaijan), (on WRB (2014)-Haplic Kastanozems / Haplic Calcisols) in the dry subtropical zone of Azerbaijan, depending on the age of irrigation, are diverse and not fully studied. Therefore, conducting research in this direction and assessing the anti-erosion resistance of grey Cinnamonic soils is relevant for Azerbaijan.

The aim of this research is to study the changing of the anti-erosion resistance of irrigated grey Cinnomanic soils in the foothill and plain areas of the dry subtropical zone of the republic, depending on the age of irrigation. Based on the results obtained, the place of grey Cinnomanic soils in the international classification system WRB (2014) was determined. The research was carried out on grey Cinnomanic soils of heavy loamy and light clayey granulometric composition of the foothills and plains

of the dry subtropical zone of different irrigation periods, in the territories: Grey Cinnomanic (virgin soils) – Beylagan (39°46'02.2"N, 47°36'13.3"E) and Yevlakh region (40°60'67.75"N, 47°17'02.71"E); Newly Irrigated Grey Cinnamonic (20-25 years old) – Agdash region (40°63'24.62"N, 47°49'11.92"E) and Geokchay region (40°37'10.5"N, 47°44'29.5"E); Irrigated Grey Cinnamonic (about 100 years old) – Bilasuvar (39°48'36.49"N, 48°43'35.24"E), Yevlakh (40°44'34.18"N, 46°96'51.13"E), kshu (40°55'39.53"N, 48°35'04.18"E), and Aghstafa region (41°06'11.17"N, 45°28'07.32"E); For a Long Time-Irrigated Grey Cinnamonic (about 300 years old) – Bilasuvar (39°44'25.56"N, 48°42'52.72"E) and Beylagan region (39°76'45.13"N, 47°59'13.50"E).

The research methods are comparative-geographical (geographical patterns of distribution of these soils according to the granulometric competition and humus content of the arable horizon) and comparative-analytical. On the plots, soil sections were laid, a morphological description was carried out, soil samples were taken from the genetic horizons (*Field guide of soils in Russia* (2008), *FAO. Guidelines for soil description* (2006), *IUSS Working Group WRB. World Reference Base of Soil Resources* 2014, update 2015, Kallas and Tanzybayev (2001)). The anti-erosion resistance of soils was determined by the bottom erosion flow rate-according to Kuznetsov MS. (1981), the water resistance of the aggregates – by methods of dry and "wet" aggregate analysis according to Savvinov, the specific gravity of the solid phase – by the pycnometric method, the granulometric compotition – by the pipette method, soil density – with a drill according to the generally accepted method (Arinushkina, 1970; Vadyunina and Korchagina, 1986]. The value of the protrusions of soil roughness was determined by the ratio $\Delta = 0.7\ \bar{d}_W$, where $\bar{d}_W$ is the weighted average diameter of the water-resistant aggregates. The value $\bar{d}_W$ was calculated based on the results of the structural analysis of the soil by the Savvinov method at the initial moisture content *W* (Grigoryev and Makkaveev, 1979), the content of total humus – according to Tyurin, modified bu Nikitin, cellulolytic activity – by application method for the decomposition of cotton canvases (Kazeev, Kolesnikov and Valkov, 2003).

Depending on the age of irrigation, we revealed changes in the morphological profile of soil and qualitative indicators of physical-chemical properties of grey Cinnamonic soils during cultivation. İn newly irrigated grey Cinnamonic soils, the cultivated layer (25-30 cm thick) is not fully formed, new arable (A1-22-27 cm) and subsurface horizons (A2-15-16 cm) have been formed and are somewhat compacted, the structure is deteriorated, the level of carbonate and gypsum horizons is lowered. The profile of irrigated soils differs sharply from virgin and newly irrigated soils, has a clear colour differentation; a cultivated layer is formed (thickness - 52-56 cm), the arable horizon is A1-25-28 cm, subsoil - A2-24-26 cm, the illuvial-carbonate horizon is poorly expressed, down to 96-101 cm. Long time-irrigated (irrigation-accumulative) soils under the influence of long-term irrigation with turbid waters and constant cultivation have lost the signs of zonal primary soils and acquired a special type of soil profile – a monotonous grayish-brownish colour, uniformity of profile and composition, a fully formed cultivated layer with a thickness of 65-70 cm; burried horizons are found at a depth of 61-83 cm. A distinctive feature of the irrigated and irrigation-accumulative (long-irrigated) variants of grey Cinnamonic soils – an increase in the microaggregates content, a high content of physical clay (60.8-64.3%), which, when compared with the non-flush type of water regime (virgin), causes not very high humus content of the upper (0-25 and 25-50 cm of soil) horizons (2.29 and 1.78% humus), their weak resistance to the destructive action of water (*See Tables 2 and 3*). The content of water-resisant aggregates >0.25 mm in layers (0.25 cm) of the soil in comparison with virgin (54.08%) decreases to 35.83% in newly irrigated, in irrigated - to 38.23 % and in irrigation-accumulative (long-irrigated) - up to 40.40% (*See Table 4*); the highest values

of the coefficient of variation of density (*CV* = 13.54), with a standard deviation (*SD* = 0.161) are observed in newly irrigated soils (*See Table 5*).

A high bottom erosive flow rate was noted in virgin soils is 0.070-0.072 m/s, somewhat less - in irrigated (0.050–0.063 m/s), in long-irrigated (irrigation-accumulative) (0.048–0.050 m/s) and in newly irrigated soils - 0.048-0.049 m/s (*See Table 6*). The highest value of porosity, with a solid phase density of 2.65-2.67 g/cm^3, is noted on non-irrigated (virgin) soils (49-55%), in long-irrigated (irrigation-accumulative) soils, it decreases to 47-49%, and on irrigated at a solid phase density of 2.66-2.77 g/cm^3 corresponded within the permissible values (51-52%) (*See Table 6*). The values of the weighted average diameter of water-resistant aggregates decreased from virgin to newly irrigated and to long-irrigated (irrigation-accumulative) soils (from 0.67-0.74 mm to 0.27-0.31 mm) (*See Fig. 1*). The highest value of the ratio of anti-erosion resistance to erosion flow velocity was observed for virgin grey Cinnamonic soils (0,0710±0,102 m/s). The maximum average height of roughness protrusions was noted in long-irrigated (irrigation-accumulative) soils (0.27 mm), then irrigated (0.25 mm), and the smallest - in newly irrigated (0.19 mm) soils (*See Table 7)*.

We revealed that depending on the age of their irrigation, the anti-erosion resistance of grey Cinnamonic soils, as the bottom erosion flow rate and anti-erosion resistance decrease, can be arranged in the following row: virgin soils → irrigated → long-irrigated → newly irrigated.

Based on the results obtained, we determined the place of grey Cinnamonic soils in the international classification system WRB (2014): Virgin soils - Saturated gley calcareous heavy loamy - Duric Gleyic Calcic Kastanozems (Loamic); Newly irrigated Grey Cinnamonic (20-25 years old) - Powerful new irrigated calcareous heavy loamy Grey Cinnamonic - Someric Calcic Kastanozems (Loamic); Irrigated Grey Cinnamonic (about 100 years old) - Powerful cultivated irrigated calcareous heavy loamy - Someric Kastanozems (Anthric, Loamic); For a long time-irrigated Grey Cinnamonic (over 300 years old) - Powerful gley cultivated for a long time irrigated calcareous heavy loamy Grey Cinnamonic - Gleyic Petrocalcic Kastanozems (Anthric, Loamic).

The paper contains 1 Figures, 7 Tables, and 46 References.

Key words: Grey Cinnamonic soils/Luvic Calcisols/ Luvic-Calcic Kastanozems (according to the classification of the USSR), grey Cinnamonic soils (according to the classification of Azerbaijan), (on WRB (2014)-Haplic Kastanozems / Haplic Calcisols); the age of irrigation, irrigation erosion, humus; water-resistant aggregates; erosion resistance, Duric Gleyic Calcic Kastanozems (Loamic), Someric Kastanozems (Anthric, Loamic), Gleyic Petrocalcic Kastanozems (Anthric, Loamic).

Funding: This work was supported by the government assignment of the Institute of Soil Science and Agrochemistry, Azerbaijan National Academy of Sciences; Azerbaijan State University of Architecture and Construction; Azerbaijan State University of Oil and Industry.

The Authors declare no conflict of interest.

References

1. Gurbanov EA. Soil degradation due to erosion under furrow irrigation. *Eurasian Soil Science*. 2010;43(12):1387-1393. doi: 10.1134/S1064229310120094
2. Naydyonova O, Baliuk S. Biological degradation of chernozems under irrigation. *Eurasian Journal of Soil Science*. 2014;3:267-273. doi: 10.18393/ejss.87170
3. Dymov AA, Zhangurov EV, Startsev VV. Soils of the northern part of the Subpolar Urals: Morphology, physicochemical properties, and carbon and nitrogen pools. *Eurasian Soil Science*. 2013;46(5):459-467. doi: 10.1134/S1064229313050025

4. Vasil'chenko NI, Zvyagin GA. Agrogenic transformation of soils in the dry steppe zone of the Republic of Kazakhstan. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology.* 2015;1(29):66-15. doi: 10.17223/19988591/29/1 In Russian, English Summary
5. Ivanov MM, Krasnov SF, Belyayev VR, Safarov KHN. Evaluation of sheet erosion rates within a small catchment area in the Karateginsky ridge piedmont area (Central Tadzhikistan). *Vestnik Moskovskogo Universiteta. Seria 5, Geografia = Moscow University Bulletin. Series 5, Geography* . 2014;3:64-71. In Russian
6. Mirzakeyev EK, Saparov AS, Sharypova TM, Aytbayev TE. Proyavleniye irrigatsionnoy erozii na temno-kashtanovykh pochvakh Severnogo Tyan'-Shanya [Manifestation of irrigation erosion on dark chestnut soils of the Northern Tien Shan]. *Soil Science and Agrochemistry.* 2011;3:87-92. In Russian
7. Defersha M, Quraishi S, Melesse A. Interrill erosion, runoff and sediment size distribution as affected by slope steepness an antecedent moisture content. *Hydrol. Earth Syst. Sci. Discuss*. 2010;7:6447-6489. doi: 10.5194/hessd-7-6447-2010
8. Afanas'yev NI, Yukhnovets AV. Coefficients of resistance of sod-podzolic soils of Belarus to erosion. *Pochvovedenie i agrokhimiya.* 2010;2(45):49-54. In Russian
9. Kuznetsov MS. Izmeneniye protivoerozionnoy stoykosti svetlokashtanovykh pochv Yergeney posle predvaritel'nogo uvlazhneniya i promorazhivaniya [Change in anti-erosion resistance of light chestnut soils of Ergeni after preliminary moistening and freezing]. *Vestnik Moskovskogo Universiteta. Seriya. Biologiya, Pochvovedenie = Moscow State University Bulletin. Biology, Soil science.* 1969;1:70-79. In Russian
10. Damodhara R, Mailapalli NS, Raghuwanshi R. Sediment transport in furrow irrigation. *Irrigation Science.* 2009;27(6):449-456. doi: 10.1007/s00271-009-0160-5
11. Babayev MP, Ramazanova FM, Gurbanov EA. Influence of the ıntermedıate sowıngs of fodder crops on granulometrıc and mıcroagregate composıtıon genetıcally dıfferent soıls ın the arıd subtropıcal zone of Azerbaıjan. *Agrohimia.* 2020;3:11-13. doi: 10.31857/S0002188120030035 In Russian
12. Gennadiev, A.N., Zhidkin, A.P. Typification of soil catenas on slopes from the quantitative manifestations of the accumulation and loss of soil material. *Eurasian Soil Sc.* 2012;45:12-21 doi: 10.1134/S1064229312010036
13. Kuznetsov MS. Protivoerozionnaya stoykost' pochv [Anti-erosion resistance of soils]. Moscow: MGU Publ.; 1981. 135 p. In Russian
14. Babaev MP, Gurbanov EA, Ramazanova FM. Main types of soil degradation in the Kura-Aras Lowland of Azerbaijan. *Eurasian Soil Science.* 2015;48(4):445-456. doi: 10.1134/S106422931504002X
15. Babayev MP, Ramazanova FM, Nadzhafova SI, Gurbanov EA. Pochvy Azerbaydzhanskoy Respubliki (Oroshayem·yye pochvy Kura-Araksinskoy nizmennosti i ikh proizvoditel'naya sposobnost') [Soils of the Azerbaijan Republic (Irrigated soils of the Kura-Araks lowland and their productive capacity))]. Moscow: LAP LAMBERT Academic Publ.; 2019. 275 p. In Russian
16. Babayev MP, Gurbanov EA. Protivoerozionnaya stoykost' oroshayemykh pochv Azerbaydzhanskoy Respubliki Erosion resistance of irrigated soils in the republic of Azerbaijan. *Eurasian Soil Sc*. 2010;12:1394-1400. 10.1134/S1064229310120100
17. Krasil'nikov PV. Pochvennaya nomenklatura i korrelyatsiya [Soil Terminology and Correlation]. Petrozavodsk: Karelian Scientific Center of the Russian Academy of Sciences Publ.; 1999. 453 p. In Russian
18. Shishov LL, Tonkonogov VD, Lebedeva II, Gerasimova MI. Klassifikatsiya i diagnostika pochv Rossii [Russian Soil Classification System]. Smolensk: Oikumena Publ.; 2004. 342 p. In Russian
19. *Polevoy opredelitel' pochv Rossii* [Field guide of soils of Russia]. Moscow: Soil Institute named VV. Dokuchaev; 2008. 182 p. In Russian

20. Babayev MP, Ismailov AI, Guseynova SM. Integratsiya natsional'noy klassifikatsii pochv Azerbaydzhana v mezhdunarodnuyu sistemu [Integration of the national soil classification of Azerbaijan into the international popular system]. Baku: ElM Publ.; 2017. 272 p. In Azerbaijan
21. *IUSS Working Group WRB*. World Reference Base of Soil Resources 2014, update 2015. International Soil Classification System for Naming Soils and Creating Legends for Soil Maps. World Soil Resources Reports No.106. Rome: FAO; 2015.192 p.
22. Salayev ME, Babayev MP, Dzhafarova CHM, Gasanov VG. Morfogeneticheskiye profili pochv Azerbaydzhana [Morphogenetic profiles of soils of Azerbaijan]. Baku: ElM Publ.; 2004. 202 p. In Russian
23. Kallas YEV, Tanzybayev MG. Metody izucheniya erozii pochv. Metodicheskiye ukazaniya [Methods for studying soil erosion. Methodical instructions]. Tomsk: Ministry of Education of the Russian Federation Tomsk State Publ.; 2001. 40 p. In Russian
24. *FAO. Guidelines for soil description.* 4th edition. Rome: Food and Agriculture Organization of the United Nations; 2006. 109 p.
25. Arinushkina YEV. Rukovodstvo po khimicheskomu analizu pochv [Guide to soil chemical analysis]. Moscow: MGU Publ.; 1970. 476 p. In Russian
26. Vadyunina AF, Korchagina ZA. Metody issledovaniya fizicheskikh svoystv pochv [Methods for studying the physical properties of soils]. Moscow: Agropromizdat Publ.; 1986. 416 p. In Russian
27. Grigor'yev VYA, Makkaveyev NN. Vybor koeffitsiyenta sherokhovatosti pri raschete sklonovogo stoka [The choice of the roughness coefficient when calculating slope runoff]. *Vestnik Moskovskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya 5. Geografiya.* 1979;4:68-71. In Russian
28. Kazeyev KSH., Kolesnikov SM., Val'kov VF. Biologicheskaya diagnostika i indikatsiya pochv: metodologiya i metody issledovaniy [Biological diagnostics and indication of soils: methodology and research methods]. Rostov-on-Don: Rostov University Publ.; 2003. 204 p. In Russian
29. Dospekhov VA. Metodika polevogo opyta (s osnovami statisticheskoy obrabotki rezul'tatov issledovaniy) [Field experiment methodology (with the basics of statistical processing of research results)]. Moscow: Agroindustrial Publ.; 1985. 351 p. In Russian
30. Drewry JJ, Carrick S, Penny V, Houlbrooke DJ, Laurenson S, Mesman NL. Effects of irrigation on soil physical properties in predominantly pastoral farming systems: a review. *New Zealand Journal of Agricultural Research*. 2021;64(4):483-507. doi: 10.1080/00288233.2020.1742745
31. Ovchinnikova MF. Vliyaniye vodnoy erozii na khimicheskiye svoystva i gumusnoye sostoyaniye pakhotnoy dernovo-podzolistoy pochvy na dvuchlennykh otlozheniyakh [Influence of water erosion on the chemical properties and humus state of arable sod-podzolic soil on two-member sediments]. *Vestnik Moskovskogo Universiteta. Seriya 17: Pochvovedenie = Moscow University Soil Science Bulletin.* 2003;1:36-41. In Russian
32. Smolentsev BA, Smolentseva YEN. Cambisols of the Kuznetsk Alatau, their properties and diversity. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology.* 2020;50:6-27. doi: 10.17223/19988591/50/1 In Russian, English Summary
33. Vormstein S, Kaiser M, Piepho H, Joergensen RG, Ludwig B. Effects of fine root characteristics of beech on carbon turnover in the topsoil and subsoil of a sandy Cambisol. *European Journal of Soil Science*. 2017;68:177-188. doi: 10.1111/ ejss.12410
34. Paterson E, Sim A. Soil-specific response functions of organic matter mineralization to the availability of labile carbon. *Global Change Biology.* 2013;19(5):1562-1571. doi: 10.1111/ gcb.12140

35. Shepelev AG, Samokhvalova LM. Relationship between chernozem respiration and soil organic matter composition in the central forest-steppe of Western Siberia. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology.* 2017;37:6-16. doi: 10.17223/19988591/37/1 In Russian, English Summary
36. Ramazanova FM. The influence of long-term agricultural use of soils of the dry subtropical zone of Azerbaijan on its morphological and agrochemical properties. In: *Mechanization in Agriculture & Conserving of the Resources.* Publishers: Scientific-Technical Unionof Mechanical Engineering "Industry-4.0" Buglarina Assotioation of Agricultural Machinery. Bolqarıstan. 2020;66 (5):169-172. URL: http://www.stumejournals.com/
37. Okorkov VV. Granulometricheskiy sostav pochv i yego rol' v ustoychivosti k vodnoy erozii [Granulometric composition of soils and its role in resistance to water erosion]. *Vladimirskiy zemledelets = Vladimir agricolist*. 2010;3(53):17-19. In Russian
38. Grigor'yev VYA. Razmyvayushchiye skorosti vodnogo potoka dlya pochv svetlo-kashtanovogo kompleksa [Erosion rates of water flow for soils of the light chestnut complex]. *Pochvovedenie.* 1974;9:97-103. In Russian
39. Kulizhskiy SP, Blokhin AN. Physico-mechanical properties of soils on the example of thehumus-accumulative soil horizons south of Siberia. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology.* 2009;3(7):95-102. In Russian
40. Ganieva S, Dyunyamalievaa N, Ramazanova F. Grazing effect on soil properties in dry subtropic steppesof Azerbaijan. *Arid Ecosystems.* 2019;9(3):174-178. doi: 10.1134/S2079096119030028
41. Larionov GA, Dobrovol'skaya NG, Kiryukhina ZP, Krasnov SF, Litvin LF, Gorobets AV, Sudnitsyn II. Effect of soil density, tensile strength, and water infiltration on the rupture rate of interaggregate bonds. *Eurasian Soil Science.* 2017;50(3):335-340. doi: 10.1134/S1064229317010094
42. Kiryukhina ZP, Patsukevich ZV. Erosion-induced degradation of the soil cover in Russia. *Eurasian Soil Science.* 2004;37(6):653-658. doi: 10.1134/S1064229315010056
43. Kuznetsova IV, Utkayeva VF, Bondarev AG. Assessment of changes in the physical properties of plowed loamy soddy-podzolic soils in the nonchernozemic zone of European Russia under the impact of anthropogenic loads. *Eurasian Soil Science*. 2009;42(2):137-146. doi: 10.1134/S1064229309020045
44. Ramazanova FM. Influence of the intermediate sowings of fodder crops on the agrofisical indicators of the irrigated soils in Azerbaijan dry subtropics. *Russian Agricultural Sciences*. 2017;43(5):410-413. doi: 10.3103/S1068367417050147
45. Lehmann J, Kleber M. The contentious nature of soil organic matter. *Nature.* 2015;528:60-68. doi: 10.1038/nature16069
46. Alekseyeva TV, Sokolovska Z, Khaynos M, Alekseyev A, Kalinin P. Water stability of aggregates in subtropical and tropical soils (Georgia and China) and its relationships with the mineralogy and chemical properties. *Eurasian Soil Science*. 2009;42(4):415-425

Received 31 July, 2021; Revised 02 October, 2021;
Accepted 17 December, 2021; Published 29 December, 2021.

Author info:
Gurbanov Eldar Agasalam oglu, Dr. Sci. (Agric.), Assos. Professor, Department of Geomatics, Azerbaijan State University of Architecture and Construction, 11 Ayna Sultanova Str., Baku 1073, Azerbaijan.
ORCID iD: https://orcid.org/0000-0003-1448-6788
E-mail: eldar_qurbanov-54@mail.ru
Ramazanova Firoza Muhurovna, Cand. Sci. (Agric.), Assoc. Professor, Leading Researcher, Laboratory of Soil Genesis, Geography and Mapping, Institute of Soil Science and Agrochemistry, Azerbaijan National Academy of Sciences, 5 M. Rahima Str., Baku 1073, Azerbaijan.

ORCID iD: https://orcid.org/0000-0003-0556-4799
E-mail: firoza.ramazanova@rambler.ru
Huseynova Sultan Maharram kızı, Cand. Sci. (Agric.), Assoc. Professor, Leading Researcher, Laboratory of Soil Genesis, Geography and Mapping**,** Institute of Soil Science and Agrochemistry, Azerbaijan National Academy of Sciences, 5 M. Rahima Str., Baku 1073, Azerbaijan.
ORCID iD: https://orcid.org/0000-0002-7991-3616
E-mail: sultanhuseynova@rambler.ru
Gurbanova Zumrud Ramazan kızı, Cand. Sci. (Engin.), Assoc. Professor, Department of Chemistry and Technology of Inorganic Substances, Azerbaijan State University of Oil and Industry, 20 (34) Azadlig Ave., Baku 1010, Azerbaijan.
ORCID iD: https://orcid.org/0000-0002-7333-5843
E-mail: zumrud.qurbanova@bk.ru

БИОТЕХНОЛОГИЯ И МИКРОБИОЛОГИЯ

УДК 606:579.852.11+66.911.38(571.1)
doi: 10.17223/19988591/56/3

И.С. Андреева[1], А.С. Сафатов[1], Л.И. Пучкова[1], Е.К. Емельянова[1, 2], Н.А. Соловьянова[1], Г.А. Буряк[1], В.А. Терновой[1]

[1]Государственный научный центр вирусологии и биотехнологии «Вектор» Роспотребнадзора, р.п. Кольцово Новосибирской области, Россия
[2]Новосибирский государственный медицинский университет Минздрава, г. Новосибирск, Россия

Встречаемость и свойства бактерий цереусной группы в аэрозолях атмосферного воздуха Новосибирской области

Работа выполнена при поддержке Государственного задания «Изучение биоразнообразия микроорганизмов в атмосферных аэрозолях» Отраслевой научно-исследовательской программы Роспотребнадзора на 2016–2020 гг. «Проблемно-ориентированные научные исследования в области эпид. надзора за инфекционными и паразитарными болезнями», п. 2.4.6.

Представлены данные по встречаемости и определению свойств спорообразующих бактерий группы Bacillus cereus в образцах малоизученных высотных атмосферных аэрозолей Новосибирской области, полученных при самолетном зондировании атмосферы, и в аэрозолях, отобранных в приземном слое воздуха этого же региона. Бактерии цереусной группы Bacillus cereus (Bc) и Bacillus thuringiensis (Bt), подвидов Bt ssp. kurstaki, Bt ssp. galleriae, а также изоляты Bt с неопределенным серотипом, обнаруженные как в высотных, так и в приземных аэрозолях, проявляли высокую антибиотическую активность к микроорганизмам рода Staphylococcus, Candida, Bacillus, полирезистентность по отношению к антибиотикам. При исследовании биохимических признаков бактерий данной группы обнаружены штаммы, обладающие высокой фосфатазной, протеолитической, липолитической и амилолитической активностями при pH 5,0–9,0, что может быть использовано в биотехнологии для разработки продуцентов ферментов. Установлено, что данные бактерии продуцируют такие ферменты агрессии, как фосфолипазы, гемолизины, протеазы, нуклеолитические ферменты, являющиеся признаками патогенности. Выявлен штамм B. thuringiensis, обладающий выраженной секрецией комплекса РНКаз, перспективный для разработки противовирусных препаратов против РНК-содержащих вирусов.

Ключевые слова: *Bacillus cereus*; *Bacillus thuringiensis*; биоаэрозоли атмосферы; спорообразующие бактерии; ферментативная активность; антибиотическая активность

Для цитирования: Андреева И.С., Сафатов А.С., Пучкова Л.И., Емельянова Е.К., Соловьянова Н.А., Буряк Г.А., Терновой В.А. Встречаемость и свойства бактерий цереусной группы в аэрозолях атмосферного воздуха Новосибирской области // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2021. № 56. С. 60–85. doi: 10.17223/19988591/56/3

Введение

Состав и структура сообществ бактерий, входящих в состав биоаэрозолей, формируется под воздействием многокомпонентных, меняющихся факторов среды, включающих погодные условия, географическое положение, время суток, сезон года, состав атмосферы, наличие точечных источников микроорганизмов [1, 2]. Спорообразующие бактерии группы *Bacillus cereus*, имеющие большое экономическое, медицинское и биологическое значение, встречаются повсеместно в почвах и воздухе, в том числе в аэрозолях пустынных [3] и тропических [4] широт, обнаруживаются в составе «органической» пыли, воздействующей на рабочих, связанных с растениеводством и производством сельскохозяйственной продукции во время полевых работ [5], и могут быть причиной возникновения инфекционных заболеваний. Транспортный перенос микроорганизмов в атмосфере фиксируется на значительные расстояния. Например, длина траектории переноса воздушных масс, содержащих бактерии цереусной группы, с юга Западной Сибири до Японии в течение 93 ч составила 4 700 км [6]. Кроме переноса на дальние расстояния, спорообразующие бактерии способны оставаться жизнеспособными и после вертикальных подъемов на высоту до 20 км [7, 8], что демонстрирует их устойчивость к УФ-индуцированному повреждению ДНК, высушиванию и экстремальным температурам [9]. Значительное внимание исследователей привлекли события, связанные с пылью в Азии и переносом ее в другие регионы, из-за их неблагоприятного воздействия на экосистемы и здоровье человека. Относительная численность видов *Firmicutes* существенно увеличилась в пылевых образцах (44,3 ± 5,0%) по сравнению с местными образцами без пыли (27,8 ± 4,3%) [10].

В цереусную группу бацилл до недавнего времени включали 12 видов рода *Bacillus*: *B. cereus, B. thuringiensis, B. anthracis, B. mycoides, B. pseudomycoides, B. weihenstephanensis*, *B. gaemokensis*, *B. manliponensis*, *B. cytotoxicus, B. toyonensis, B. bingmayongensis*, *B. wiedmannii*. С 2017 г. в эту группу отнесены еще 9 новых видов: *B. paranthracis, B. pacificus, B. tropicus, B. albus, B. mobilis, B. luti, B. proteolyticus, B. nitratireducens, B. paramycoides* [11]. Представители цереусной группы *B. cereus, B. mycoides, B. weihenstephanensis, B. wiedmannii, B. cytotoxicus* имеют целый ряд патогенных признаков, включая адгезины, энтеротоксины, гемолизины, являются причиной порчи пищевых продуктов [12]. *B. anthracis* – возбудитель сибирской язвы, *B. thuringiensis* – патоген насекомых, используемый в качестве биоконтролирующего агента [13]. Температурный оптимум роста большинства представителей цереусной группы бактерий позволяет отнести их к мезофиллам, однако *B. weihenstephanensis, B. wiedmannii* – психротолерантные, а *B. cytotoxicus* – термотолерантные микроорганизмы [14]. Причастность бактерии *B. cereus* к пищевым отравлениям известна с 1950-х гг. Микроорганизмы этого вида могут вызывать диарею, заболевание, похожее на газовую гангрену, пневмонию, менингиты, септицемию, бактериемию,

эндофтальмит, эндокардит, сальпингит, кожные инфекции, инфицирование мочевыделительного тракта, встречаться в виде нозокомиальных инфекций [15].

Высокая ферментативная, антибиотическая, инсектицидная активности бактерий цереусной группы находят широкое применение в биотехнологии для разработки биопрепаратов различного назначения. Благодаря продукции гидролитических ферментов и широкого спектра антибиотических соединений, метаболиты *B. cereus* обладают высокой антимикробной активностью, в связи с чем биомасса спор введена в состав таких препаратов-пробиотиков, как «тойоцерин» [16], «бактисубтил», «флонивил», «цереобиоген» [17], других препаратов для медицины и ветеринарии [18]. Штаммы *B. cereus* патогенны для большого круга насекомых: чешуекрылых *Lepidoptera*, перепончатокрылых *Hymenoptera*, жесткокрылых *Coleoptera*, а также тараканов *Leucophaea maderae*. Считают, что факторами патогенности *B. cereus* служит фосфолипаза С. Однако ведущую роль среди возбудителей бактериальных болезней насекомых имеет чрезвычайно гетерогенный токсинопродуцирующий вид *B. thuringiensis,* штаммы которого различаются по целому ряду физиолого-биохимических признаков, способности к синтезу ферментов, бактериноподобных веществ, а также инсектицидности и специфичности к насекомым [13]. Сравнение инсектицидной и антимикробной активностей растворов параспоральных включений *B. thuringiensis* выявило существование прямой корреляции между ними. Выяснено, что морфовары *B. thuringiensis* могут проявлять как взаимный антагонизм, так и противомикробное воздействие на *B.megaterium, B. subtilis, B. laterosporus* [19].

В связи с накопившимися сведениями о влиянии микробиоты атмосферы на климатические процессы, способности вызывать аллергические реакции и заболевания человека, транспортироваться на большие расстояния активность исследований биогенной компоненты атмосферы в мире значительно выросла, в то время как обширная территория Сибири по-прежнему относится к малоизученным территориям. Для Западной Сибири исследования аэрозолей атмосферы сравнительно немногочисленны: проведены мониторинговые исследования состава, концентрации культивируемых микроорганизмов и суммарного белка в атмосферных высотных и приземных аэрозолях над Караканским бором, на площадках в п. Ключи и п. Кольцово Новосибирской области, выделено и охарактеризовано большое количество культивируемых бактерий и грибов [20−22]; с применением молекулярно-биологических методов в приземных аэрозолях Сибирского региона исследованы таксономический состав, сезонная и суточная динамика микробных сообществ [23], пробы отобраны в диапазоне температур 48 °С (от 26 до –22 °С). Зимой по сравнению с летом наблюдали в 5–170 раз снижение выхода ДНК, извлеченной из биомассы, находящейся в воздухе. Отдельных исследований о наличии *Bacillus cereus* и других представителей цереусной группы в аэрозолях атмосферного воздуха территории Западной Сибири в литературе практически не представлено.

Восполнение недостающей информации о составе, концентрации микробиоты атмосферы Сибири, имеющей планетарное экологическое значение, поиск новых штаммов для обновления базы продуцентов биологически активных веществ с расширенным диапазоном действия, мониторинг патогенных микроорганизмов в аэрозолях воздуха для профилактики и предотвращения заболеваний – задачи с возрастающей актуальностью.

Цель данного исследования – определение встречаемости и свойств бактерий группы *B. cereus* в приземных атмосферных аэрозолях и в аэрозолях высотных, полученных при самолетном зондировании атмосферы Новосибирской области, расположенной на юге Западной Сибири, оценка биотехнологического потенциала выделенных микробных изолятов.

Материалы и методики исследования

Отбор образцов аэрозолей. Приземные пробы воздуха отбирали на высоте 2 м в импинджеры с расходом 50 л/мин, содержащие 50 мл раствора Хенкса «БИОЛОТ» (Россия), по 30 мин 4 раза за сутки ежемесячно на площадке, используемой в качестве примера участка с антропогенной нагрузкой, расположенной в п. Кольцово Новосибирской области. Средний объем воздуха, пропущенный через импинджер, составлял около 1 500 л. Отбор высотных проб атмосферного воздуха осуществляли над территорией Караканского бора в 50 км к югу от Новосибирска (границы траектории полета самолета: 54°26'38" с.ш., 82°30'47" в.д.; 54°10'55" с.ш., 81°44'00" в.д.) с помощью лаборатории «Оптик-Э», смонтированной на самолете АН-30 и затем на ТУ-134. Караканский бор исследовали как пример относительно чистого экологического эталона. Пробы отбирали в дневное время, последовательно на высотах 7 000, 5 500, 4 000, 2 000, 1 500, 1 000 и 500 м в течение 6–10 мин с использованием импинджеров с расходом 50 л/мин, содержащих 50 мл раствора Хенкса. В зависимости от времени отбора объем высотной пробы воздуха составлял 300–500 л.

Титр микроорганизмов в высотных и приземных пробах определяли в пересчете на 1 м^3 атмосферного воздуха.

Образцы атмосферных аэрозолей в трех повторах высевали на стандартные питательные среды [24]: рыбный питательный агар, крахмало-аммиачный агар, почвенный агар, среду Сабуро «ФБУН ГНЦ ПМБ» (Россия), жидкую и агаризованную среду LB «Difco» (США), позволяющие выявить микроорганизмы различных таксономических групп [24, 25], и инкубировали при температурах 28–30 и 6–10 °С в течение 3–20 суток. Индивидуальные колонии микроорганизмов использовали для получения чистых культур и последующего анализа фенотипических свойств. Влияние pH среды на рост микроорганизмов определяли при культивировании штаммов на вариантах агаризованной среды LB с pH 5,0, 7,0 и 9,0. Температурный диапазон роста определяли при культивировании штаммов на агаризованных средах

при температурах 5, 20, 30, 37, 42 и 55 °С. Морфологию клеток микроорганизмов исследовали методом фазово-контрастной микроскопии с помощью микроскопа Axioskop 40 «Carl Zeiss» (Германия). Для дальнейшего исследования отобраны 25 бактериальных изолятов по фенотипическим и геномным признакам, соответствующих бактериям группы цереус. В качестве контрольных штаммов использованы типовые штаммы из состава коллекции бактерий, бактериофагов и грибов ФБУН ГНЦ ВБ «Вектор» Роспотребнадзора: штамм *B. thuringiensis* ssp. *kurstaki* B-916, штаммы *B. thuringiensis* ssp. *galleriae* B-966 и B-997, штаммы *B. cereus* B-1367 и B-277.

Скрининг ферментативной активности культур. Липолитическую активность определяли на желточном агаре и агаризованной среде LB, содержащей эфиры жирных кислот, с добавлением 0,01% $CaCl_2$. В качестве субстратов использовали 1,0% монолаурат (твин-20) и моноолеат (твин-80). Чашки со средой, засеянные испытуемыми культурами, выдерживали в термостате при 28–30 °С в течение 2 суток. Амилолитическую активность культур определяли при их высеве на крахмало-аммиачный агар, протеолитическую – по способности к гидролизу желатина и казеина молока [26]. Способность к гемолизу учитывали, высевая культуры на среду LB с добавлением крови барана. Нуклеазную активность исследовали на среде LB с добавлением ДНК «Sigma» (США) [26]. Содержание плазмидной ДНК в изолятах определяли скринингом по стандартной методике [26].

Способность к секреции РНКаз в культуральной среде ПДГГ при культивировании бактерий при температуре 30 °С в течение 18–24 ч определяли по накоплению кислото-растворимых продуктов, образующихся при гидролизе высокополимерной РНК дрожжей (1 мг/мл). За единицу активности ферментов принимали их количество, катализирующее образование 1 A_{260} кислорастворимых продуктов в течение 60 мин при 37 °С в 50 мМ трис-HCl, pH 8,0. Состав среды ПДГГ (г/л): пептон – 9,27, дрожжевой экстракт – 5,00, NaCl – 3,00; 10 мл 50% глицерина, 2 мл 20% глюкозы; pH 7,0–7,2 [27].

Антибиотическую активность исследуемых штаммов определяли классическим диффузионным методом отсроченного антагонизма (метод перпендикулярных штрихов) [28] на среде LB при температуре 37 °С. В качестве патогенных тест-штаммов применяли: *Staphylococcus aureus* ATCC 6538, *Bacillus subtilis* ATCC 6633, *Candida albicans* 620, *Klebsiella pneumoniae* B-4894, *Escherichia coli* ATCC 25922, *Salmonella typhimurium* 2606, *Shigella sonnei* 32 из состава коллекции бактерий, бактериофагов и грибов ФБУН ГНЦ ВБ «Вектор» Роспотребнадзора. Контроль характера и активности роста тест-штаммов – их параллельный посев на чашки Петри с той же питательной средой без испытуемой культуры.

Чувствительность исследуемых культур к антибиотикам определяли дискодиффузионным методом с применением дисков производства НИЦФ (Россия).

Генетический анализ бактериальных изолятов проведен с помощью ПЦР со специфическими праймерами на 16S рРНК [29]. Нуклеиновые кислоты

выделяли из суточных вегетативных клеток, контролируя отсутствие спорообразования микроскопически. Клетки бактериальных изолятов разрушали лизирующим буфером (набор реагентов для выделения ДНК/РНК, «НПФ Литех» (Россия)) и выделяли суммарную ДНК согласно прилагаемой к набору инструкции. ПЦР проведен с использованием буфера и полимеразы производства «СибЭнзим» (Новосибирск, Россия) в соответствии с инструкцией по применению. Для проведения ПЦР использовали следующую программу: 94 °С – 10 с, 60 °С – 15 с, 72 °С – 30 с, 40 циклов, затем 72 °С – 7 мин. Продукты ПЦР анализировали в 2,0% агарозном геле. Нуклеотидные последовательности 16S рРНК бактерий определяли на автоматическом секвенаторе Applied Biosystems 3130xl «Hitachi» (США) с использованием набора ABI prism Big Dye terminator V3.1 cycle. Для секвенирования использовали продукты амплификации длиной 1 360 п.о. Выравнивание проведено с помощью программы «Lasergene 9». Филогенетический анализ осуществлен с помощью программного обеспечения «MEGA 7».

Выделенные штаммы микроорганизмов хранили при низкотемпературном замораживании в коллекции природных изолятов ФБУН ГНЦ ВБ «Вектор» Роспотребнадзора.

Статистическая обработка данных. Расчет числа культивируемых микроорганизмов в пробах проведен по методу Кербера [30], при этом количество микроорганизмов усредняли по 3 параллелям высеянных проб. Среднегодовые суммарные величины численности культивируемых микроорганизмов рассчитывали как средние по повторностям ± доверительный интервал на уровне значимости 95%, применяя *t*-критерий Стьюдента ($p < 0,05$).

Результаты исследования и обсуждение

На территории юга Западной Сибири с 1998 г. проводится мониторинг биогенной компоненты аэрозолей атмосферного воздуха на высотах до 7 км, заключающийся в изучении качественного и количественного состава культивируемых микроорганизмов. Общая концентрация микроорганизмов в аэрозолях Новосибирской области, расположенной на юге Западной Сибири, составляла в разных пробах в среднем от менее единицы до 5×10^5 КОЕ/м^3, при этом концентрация психрофильных микроорганизмов, способных расти при температуре 6–10 °С, в разных образцах могла составлять от $3,20\times10^2$ до $1,13\times10^5$ КОЕ/м^3. Среди выделенных микроорганизмов преобладали бактерии, средняя концентрация грибов в образцах не превышала 10% от общего количества изолятов. Встречаемость спорообразующих микроорганизмов в высотных пробах за годы мониторинга составляла от общего количества выделяемых минимум 0,5% в 2005 г. и максимум 55% в 2011 г.; для наземных образцов – 0,1% в 2002 г. и максимум – 83% в 2016 г. Содержание бактерий цереусной группы в разных образцах также значительно отличалось, составляя от 0,1 до 6,5% от общего количества выделяемых бацилл. Среднегодовое

значение содержания спорообразующих бактерий в высотных и приземных пробах атмосферных аэрозолей представлено на рис. 1.

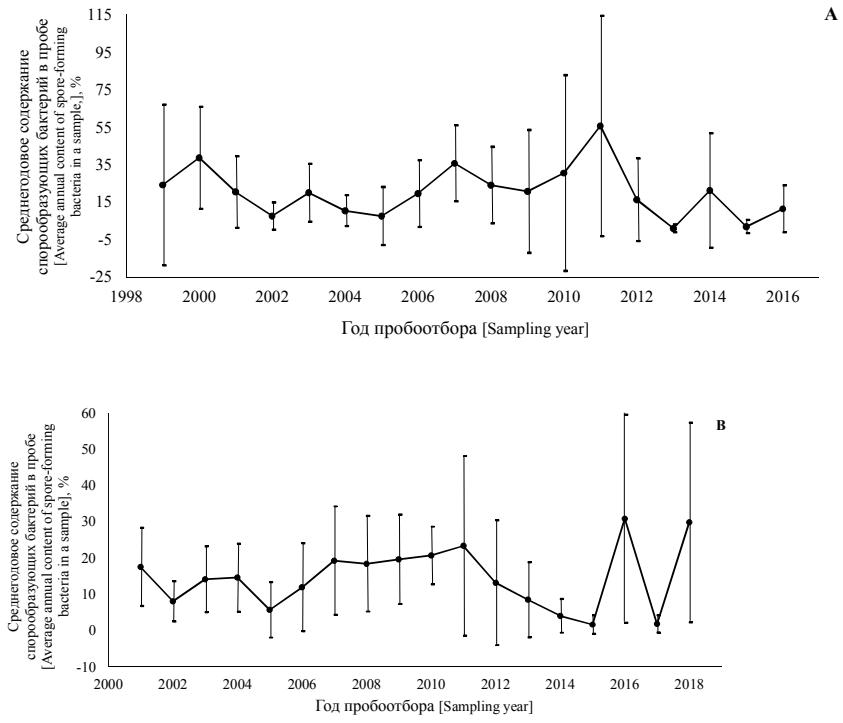


Рис. 1. Среднегодовое значение содержания спорообразующих бактерий в высотных (*A*) и приземных (*B*) пробах атмосферных аэрозолей Новосибирской области, %
[**Fig. 1.** The average annual value of the content of the spore-forming bacteria in high-altitude (*A*) and surface (*B*) samples of atmospheric aerosols of Novosibirsk region], %

Количество выделяемых культивируемых спорообразующих бактерий, значительно отличающееся в разные годы наблюдения, представлено на рис. 2, данные геномного анализа – на рис. 3.

Интересно, что в исследуемых образцах аэрозолей, отобранных после длительного дождя или обильного снегопада, клетки микроорганизмов не обнаруживались или присутствовали в единичном количестве. В качестве примера такой ситуации можно привести результаты высевов зимних высотных аэрозолей от 22.12.2010, 29.01.2013, летних высотных – от 30.05.2000, 24.08.2008, приземных проб от 14–15.08.2012, от 18–19.08.2015, где культивируемые микроорганизмы отсутствовали, т.е. наблюдался своеобразный эффект вымывания частиц аэрозолей из атмосферы, что может быть одной из причин значительного отличия концентрации выделяемых микроорга-

низмов в разных образцах, а в результате – и в суммарных среднегодовых данных.

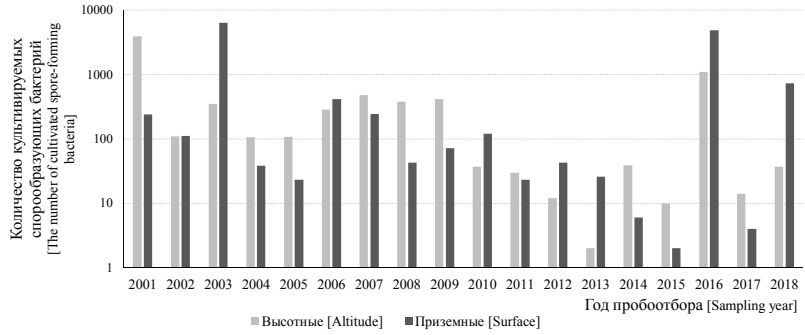


Рис. 2. Суммарное количество культивируемых штаммов спорообразующих бактерий, ежегодно выделяемых из образцов высотных и приземных атмосферных аэрозолей Новосибирской области
[**Fig. 2.** The total number of cultivated strains of spore-forming bacteria annually isolated from samples of high-altitude and surface atmospheric aerosols of the Novosibirsk region]

Из приземных и высотных проб аэрозолей осени 2016 г., отобранных в период преобладания юго-западных ветров из Казахстана, характеризующихся повышенным содержанием пылевых компонентов и особо высокой численностью спорообразующих бактерий, выделены 225 бактериальных изолята, из которых 62 образовывали эндоспоры.

Штаммы спорообразующих бактерий по определению фенотипических свойств и данных геномного анализа (см. рис. 3) отнесены к родам *Bacillus, Paenibacillus, Brevibacillus, Lysinibacillus, Oceanobacillus* и ряду других. Среди микробных изолятов этого периода преобладали бактерии рода *Bacillus,* по совокупности признаков отнесенные к видам *B. beringensis, B. boroniphilus, B. megaterium, B. firmus, B. korlensis, B. pumilus, B. subtilis, B. brevis*, *B. licheniformis* и другим.

Бактерии, идентифицированные как *Bacillus cereus* (*Bc*) и *Bacillus thuringiensis* (*Bt*) подвидов *Bt* ssp. *kurstaki*, обнаружены как в высотных, так и в приземных пробах, штаммы *Bt* ssp. *galleriae* изолированы из приземных атмосферных аэрозолей.

Следует отметить, что среди бактериальных изолятов цереусной группы отсутствовали патогенные бактерии *Bacillus anthracis*, так как клетки всех выделенных штаммов подвижны, обладали фосфолипазой, щелочной фосфатазой, проявляли гемолитическую, плазмокоагулазную активности, устойчивы к пенициллину, что не является свойственным для бактерий вида *B. anthracis* (табл. 1, 2).

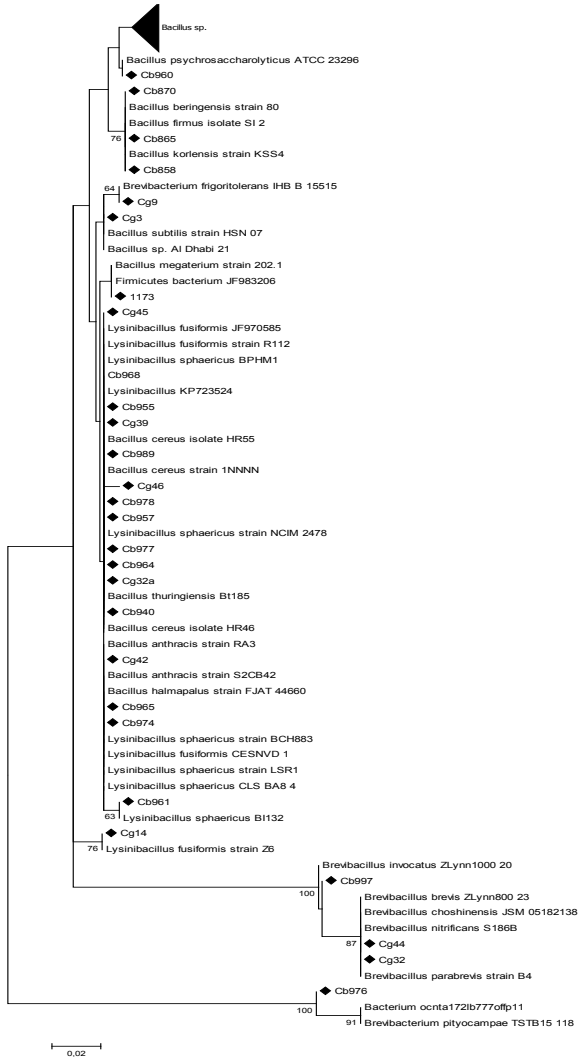


Рис. 3. Филогенетическое дерево, построенное для бактерий, выделенных из аэрозолей атмосферного воздуха, на основе сравнения с известными штаммами. Анализ проведен методом «объединения ближайших соседей» с использованием 2-параметрической модели Кимуры

[**Fig. 3.** The phylogenetic tree constructed for bacteria isolated from atmospheric aerosols based on comparison with known strains. The analysis was carried out with the nearest neighbor method using the Kimura 2-parameter model]

В литературе приводятся данные анализа сходных образцов, где авторами показано, что аэрозоли, привнесенные с пылью из Азии, также содержали большее количество видов бацилл (23,8% от общего количества), чем местные образцы без пыли (13,3%), включая виды, тесно связанные с *Bacillus cereus*. В изолятах *B. cereus*, выделенных из образцов аэрозолей, со-

держащих пыль, анализ генов энтеротоксинов подтвердил наличие факторов вирулентности [10].

Таблица 1 [Table 1]

Признаки штаммов бацилл, близких на филогенетическом дереве к видам *Bacillus cereus* и *Bacillus anthracis*
[Characteristics of bacilli strains that are close to the species *Bacillus cereus* and *Bacillus anthracis* on the phylogenetic tree]

Штамм [Strain]	Морфология клеток [Cell morphology]	Размер клеток (мкм) [Cell size (μm)]	Подвижность [Mobility]	Эндоспоры [Endospores]	Щелочная фосфатаза [Alkaline phosphatase]	Фосфолипаза [Phospholipase]	Плазмокоагулаза [Plasma coagulase]	Гемолиз [Hemolysis]	Устойчивость к пенициллину [Penicillin resistance]	Параспоральные кристаллы [Parasporal crystals]
Cb-989	Палочки по 1–2 и в цепочках [1-2 rods and in chains]	1,0–1,2× 3–5	+	EST EC	+	+	+	+	R	–
Cg-42	–«–	–«–	+	–«–	+	+	+	+	R	–
Cb-940	–«–	–«–	+	–«–	+	+	+	+	R	–
Cg-45	–«–	–«–	+	–«–	+	+	+	+	R	–
Cg-39	–«–	–«–	+	–«–	+	+	+	+	R	+
Cg-46	–«–	–«–	+	–«–	+	+	+	+	R	–
Cb-946	–«–	–«–	+	–«–	+	+	+	+	R	–
*C*b-958	–«–	–«–	+	–«–	+	+	+	+	R	–
B. cereus ATCC 10702	–«–	–«–	+	–«–	+	+	+	+	R	–
B. cereus B-277	–«–	–«–	+	–«–	+	+	+	+	R	–
*B. cereus**	–«–	–«–	+/–	–«–	+	+	+/–	+	R	–
*B. anthracis**	–«–	–«–	–	EC	–	–	–	–	S	–
*B. thuringiensis**	–«–	–«–	+/–	EST	+	+	+	+	R	+

Примечание: * по [31]; «+» – положительное проявление признака; «–» – отрицательное проявление признака; «+/–» – вариабельное проявление признака; EC – споры эллиптические центральные, EST – споры эллиптические субтерминальные; R – устойчив к антибиотику, S – чувствителен к антибиотику.

[*Note*: * according to [31]; "+" - Positive manifestation of the characteristic; "–" - Negative manifestation of the characteristic; "+/–" - Variable manifestation of the characteristic; EC - Elliptical central spores, EST - Elliptical subterminal spores; R - Antibiotic resistance, S - Antibiotic sensitivity].

Ферментативная активность. Биохимические признаки выделенных штаммов *Bc* и *Bt* довольно схожи: все исследуемые штаммы продуцировали каталазу, протеазы, обладали амилолитической, фосфатазной, желатиназной, гемолитической активностями, выраженными в разной степени; гидролизовали глюкозу с образованием кислоты, но не газа, не утилизировали сахарозу и маннит, как правило, обладали плазмокоагулазной активностью. Выявлен штамм *B*t Cb-527 с высокой нуклеазной активностью. За небольшим исключением отличия выделенных штаммов проявлялись в соответ-

ствии с видовыми характеристиками [25] в наличии или отсутствии уреазы, липазной и липолитической активностей (табл. 2).

Таблица 2 [Table 2]

Биохимические признаки штаммов *Bacillus cereus* и *Bacillus thuringiensis*, выделенных из атмосферных аэрозолей
[Biochemical characteristics of *Bacillus cereus* and *Bacillus thuringiensis* strains isolated from atmospheric airaerosols]

Штамм [Strain]		Кристаллы [Crystals]	Амилаза [Amylase]	Уреаза [Ureaza]	Желатиназа [Gelatinase]	Казеиназа [Caseinaza]	Фосфолипазы [Phospholipases]	Липаза [Lipase]	Фосфатаза [Phosphatase]	Гемолизины [Hemolysins]	Плазмокоагулаза [Plasma coagulase]	Гидролиз [Hydrolysis]		
												Сахароза [Sucrose]	Глюкоза [Glucose]	Маннит [Mannit]
Bc	B-1367	–	±	–	+	+	+	–	+	+	+	–	К	–
Bc	B-277	–	+	–	+	+	+	–	+	+	+	–	К	–
Bc	Cb-946	–	+	–	±	+	+	–	+	+	+	–	К	–
Bc	Cb-958	–	+	–	+	+	+	–	+	+	+	–	К	–
Bc	Cb- 989	–	+	–	+	+	+	–	+	+	+	–	К	–
Bc	Cg-45	–	+	–	+	+	+	–	+	+	+	–	К	–
Bc	Cg-42	–	+	–	+	+	+	–	+	+	+	–	К	–
Bc	Cg-39	–	+	–	±	+	+	–	+	+	+	–	К	–
Bc	Cg-46	–	+	–	±	+	+	–	+	+	+	–	К	–
Btk	24-17	+	+	+	+	+	+	+	+	±	+	–	К	–
Btk	18-15	+	+	+	±	+	+	+	+	+	–	–	К	–
Btk	32-04	+	+	+	+	+	+	–	+	±	+	–	К	–
Btk	50-04	+	+	+	±	+	+	–	+	±	+	–	К	–
Btk	18-05	+	+	±	–	+	+	–	+	+	+	–	К	–
Btk	09-01-40	+	+	±	+	+	+	+	+	+	+	–	К	–
Btk	32-04	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	–	К	–
Btk	63-04	+	+	+	+	+	+	+	+	±	±	–	К	–
Btk	41-18	+	+	+	+	+	+	+	+	±	+	–	К	–
Btk	100-04	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	–	К	–
Btk	118-17	+	+	±	+	+	+	+	+	±	+	–	К	–
Btk	78-04	+	+	+	+	+	+	+	+	+	±	–	К	–
Btk	31-04	+	+	+	+	+	+	+	+	±	+	–	К	–
Btk	5-18	+	+	+	±	+	+	+	+	±	±	–	К	–
Btg	Sn-50	+	+	+	±	+	–	+	+	±	±	–	К	–
Btg	Sn-56	+	+	+	±	+	–	+	+	±	±	–	К	–
Btg	Sn-60	+	+	+	±	+	–	+	+	±	±	–	К	–
Btg	Sn-66	+	+	+	±	+	–	+	+	±	±	–	К	–
Bt	Cb-527	+	+	–	+	+	+	–	+	+	+	–	К	–
Btg	B-996	+	+	+	+	+	–	+	+	±	+	–	К	–
Btg	B-997	+	+	+	+	+	–	+	+	±	+	–	К	–
Btk	B-916	+	+	+	+	+	+	+	+	±	+	–	К	–
*B.cereus**		–	+	–	+	+	+	–	+	+	+	–	К	–
*B. anthracis**		–	+	+	+	+	–	+	–	–	–	+	К	–
*B. thuringiensis**		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	–	К	–

Примечание: * по [31]; «+» – положительная реакция; «–» – отрицательная реакция; «±» – слабо выраженная реакция; «К» – гидролиз углевода с образованием кислоты; *Bc* – *Bacillus cereus*; *Bt* – *Bacillus thuringiensis*; *Btk* – *Bacillus thuringiensis* ssp. *kurstaki*; *Btg* – *Bacillus thuringiensis* ssp. *galleriae*.

[*Note*: * according to [31]; "+" Positive reaction; "–" Negative reaction; "±" - Weakly expressed reaction; "K" - Hydrolysis of carbohydrate to form an acid*; Bc - Bacillus cereus; Bt - Bacillus thuringiensis; Btk - Bacillus thuringiensis* ssp. *kurstaki; Btg - Bacillus thuringiensis* ssp. *galleriae*].

Сведения по резистентности к антибиотикам одинаково важны как при использовании микроорганизмов в биотехнологических процессах в качестве, например, селективного агента, так и для возможности ограничения развития вызываемых ими инфекций. Данные по резистентности исследуемых штаммов к антибиотикам представлены в табл. 3.

Таблица 3 [Table 3]

Чувствительность штаммов *Bacillus cereus* и *Bacillus thuringiensis* к антибиотикам
[Sensitivity of *Bacillus cereus* and *Bacillus thuringiensis* strains to antibiotics]

Штамм [Strain]		Антибиотики (мкг/диск)/ зона подавления роста в мм [Antibiotics (μg / disc) / growth inhibition zone in mm]													
		Ванкомицин (30) [Vancomycin]	Клиндамицин (2) [Clindamycin]	Левофлоксацин (30) [Levofloxacin]	Ципрофлоксацин (30) [Ciprofloxacin]	Гентамицин (10) [Gentamicin]	Линкомицин (15) [Lincomycin]	Амикацин (30) [Amikacin]	Канамицин (30) [Kanamycin]	Цефаклор (30) [Cefaclor]	Цефалексин (30) [Cephalexin]	Цефалотин (30) [Cephalothin]	Рифампицин (5) [Rifampicin]	Меропенем (10) [Meropenem]	Фузидин (10) [Fuzidin]
Bc	B 1367	22	22	25	25	20	12	20	20	25	18	15	12	17	18
Bc	B-277	15	16	20	14	20	15	20	15	0	18	0	10	10	12
Bc	Cb 946	0	19	22	24	24	0	12	0	15	22	0	12	0	15
Bc	Cb 958	18	19	23	27	20	10	23	14	23	10	0	10	20	15
Bc	Cb 989	30	15	30	27	0	10	0	35	35	12	14	16	20	20
Bc	Cg 45	17	23	20	11	18	0	20	16	0	12	0	0	11	11
Bc	Cg 42	13	0	0	20	12	0	0	15	0	16	0	0	12	12
Bc	Cg 42	15	22	0	20	21	12	19	14	0	18	0	14	17	11
Bc	Cg 39	8	0	14	27	11	12	25	15	28	15	12	15	24	22
Bc	Cg 46	12	0	15	25	20	10	20	23	25	15	10	15	18	20
Btk	24-17	17	21	25	24	19	0	21	0	0	0	0	14	0	0
Btk	18-05	20	26	24	30	25	18	0	13	12	10	0	18	16	20
Btk	32-04	0	20	16	28	20	20	16	12	0	0	0	10	0	0
Btk	50-04	0	24	28	15	22	12	24	18	15	20	9	15	0	25
Btk	18-15	17	19	20	12	0	9	11	0	0	0	0	12	9	11
Btk	01-40	18	0	25	29	21	17	19	15	0	15	0	0	19	20
Btk	32-04	19	21	25	30	21	0	0	0	0	20	0	15	22	17
Btk	63-04	16	21	24	21	18	0	15	0	0	0	0	14	0	15
Btk	41-18	17	23	24	12	22	13	14	15	11	23	20	16	21	20
Btk	100-04	20	24	28	26	25	25	25	20	0	17	0	10	15	23
Btk	118-17	20	20	24	24	22	18	22	20	10	16	0	20	20	20
Btk	78-04	20	24	0	27	0	0	21	14	9	0	0	11	0	20
Btk	31-04	10	19	26	25	24	19	25	0	0	0	0	12	13	15
Btk	5-18	11	10	11	18	21	18	10	0	0	0	0	8	0	19
Bt	Cb-527	17	20	20	23	21	0	21	20	20	20	27	12	14	12
Btg	Sn-50	11	10	16	10	9	11	11	0	0	0	0	10	0	12
Btg	Sn-56	17	24	22	24	20	16	18	13	0	0	0	14	14	12
Btg	Sn-60	19	25	25	26	19	10	9	9	0	0	0	10	0	13
Btg	Sn-66	17	23	23	0	21	13	10	17	0	0	0	11	9	12
Btk	B-916	19	23	19	20	19	0	14	0	10	0	0	18	0	19
Btg	B-996	0	26	23	0	20	20	19	18	10	15	10	10	0	10
Btg	B-997	20	23	25	0	24	13	11	15	0	0	13	24	12	15

Примечание [*Note*]: *Bc* – *Bacillus cereus*; *Bt* – *Bacillus thuringiensis*; *Btk* – *Bacillus thuringiensis* ssp. *kurstaki*; *Btg* – *Bacillus thuringiensis* ssp. *galleriae.*

В многочисленных литературных источниках отмечается, что большинство изолятов *B. cereus* устойчиво к пенициллинам и цефалоспоринам, что рассматривается как следствие продукции β-лактамаз [32]. Ряд работ, касающихся изучения чувствительности штаммов *B. cereus* к антибиотикам, показывает, что за последние десятилетия к некоторым из препаратов начинает формироваться резистентность, не характерная ранее [33]. Исследования последних лет свидетельствуют о присутствии бактерий вида *B. cereus*, содержащих как множественные гены токсина, так и проявляющих мультиустойчивость к антибиотикам, в природных источниках и в качестве контаминантов различных продуктов [34].

Выяснено, что все исследуемые в настоящей работе штаммы *Bc* и *Bt* резистентны к полимиксину, оксациллину, бензилпенициллину, а также к цефуроксиму (данные в таблицу не внесены), что согласуется с литературными сведениями [33]. Исключение составляли штаммы *Bc* B-1367 и *Bt* Cb-527, проявившие к данным антибиотикам высокую чувствительность. Большая часть штаммов оказалась резистентной к цефалоспоринам (цефалексину, цефалотину и цефаклору). Важно отметить, что выделенные из аэрозолей штаммы *Bc*, кроме штамма *Bc* Cg-45, показали высокую чувствительность к ципрофлоксацину, но очень отличались по восприимчивости к ванкомицину, отмеченным на практике как антибиотики резерва, эффективные в лечении инфекции *B. cereus* (см. табл. 3). Высокую чувствительность все штаммы *Bc* и *Bt* проявили к рокситромицину, эритромицину и, за исключением штамма *Bt* 24-17, к линезолиду (данные в табл. 3 не приведены). Кроме штаммов *Bt* Cb-527 и *Bc* B-1367, все исследуемые штаммы цереусной группы оказались полирезистентными, проявляя устойчивость к шести–пятнадцати антибиотикам.

Антибиотическая активность. В разной степени выделенные из аэрозолей штаммы *Bt* и *Bc* подавляли рост патогенных дрожжей *C. albicans*, наибольшую активность проявили штаммы *Btk* 24-17, 18-15, 09-01-40, 63-04 (табл. 4). Антифунгальное действие штаммов *Bt* обусловливается продукцией ферментов из класса гидролаз и антибиотических соединений [35]. Штамм *Bt* Cb-527 и ряд штаммов *Bc* дополнительно эффективно угнетали рост грамположительных тест-штаммов *S. aureus*, *B. subtilis.* Грамотрицательные тест-штаммы проявили значительно меньшую чувствительность к антибиотическому действию штаммов *Bt и Bc*: угнетение роста штамма *E. coli* наблюдали под воздействием секретируемых метаболитов штаммов *Btk* 5-18, 41-18, 09-01-40; штаммы *Btk* 24-17, 63-04, 118-17 и 5-18 ограничивали рост штамма *S. thyphimurium*. Штамм *K. pneumoniae* проявил резистентность относительно всех штаммов *Bt* и *Bc*, используемых в опыте. Следует отметить также, что типовой коллекционный штамм *Bc* B-1367 значительно уступал природным аэроизолятам по устойчивости к антибиотикам и антимикробной активности (см. табл. 3, 4).

Противомикробная активность бактерий цереусной группы, в частности *B. thuringiensis*, ранее показана по отношению к бактериям *Bacillus subtilis,*

Erwinia herbicola, Erwinia amylovory, Pantoea agglomerans, Enterococcus avium, Staphylococcus aureus, Bacillus amyloliquefaciens, Bacillus pumilis, Bacillus thuringiensis [36], противогрибковая активность – по отношению к грибам рода Aspergillus [35]. Известна также литическая активность *B. cereus* к цианобактериям [37], показана продукция штаммов *B. cereus* UW85 двух фунгистатических антибиотиков, подавляющих рост патогенного гриба *Phytophthora medicaginis* [39]. Подтверждение сведений об активности бактерий цереусной группы против близкородственных бактерий [19, 35] – антагонизм штаммов *B. thuringiensis* ssp. *galleriae* В-996 и В-997 по отношению к штаммам *B. cereus* В-277 и В-1367. Зона лизиса этих бактерий под влиянием секретируемых метаболитов штаммов *Btg* В-996 и В-997 при применении метода отсроченного антагонизма составляла 16 мм (данные в табл. 3 не внесены). Зоны угнетения роста тест-штаммов в условиях проведенного опыта менее 10 мм пренебрежимо малы и отнесены к отрицательным результатам.

Таблица 4 [Table 4]

Антибиотическая активность штаммов *Bacillus cereus и Bacillus thuringiensis*, выделенных из атмосферных аэрозолей
[Antibiotic activity of *Bacillus cereus* and *Bacillus thuringiensis* strains isolated from atmospheric aerosols]

Штамм [Strain]		Тест-штаммы патогенов / зона угнетения роста, мм [Test strains of pathogens / zone of growth inhibition, mm]						
		Staphylococcus aureus	*Bacillus subtilis*	*Candida albicans*	*Klebsiella pneumoniae*	*Escherichia coli*	*Salmonella typhimurium*	*Shigella sonnei*
Bc	B-1367	0	0	24	0	0	0	0
Bc	B-277	20	12	25	0	0	OR	OR
Bc	Cb-946	30	25	25	0	0	0	OR
Bc	Cb-958	25	25	23	0	0	0	0
Bc	Cb-989	0	0	26	0	0	OR	OR
Bc	Cg-45	0	0	10	0	0	0	0
Bc	Cg-42	30	25	23	0	0	0	0
Bc	Cg-39	20	30	15	0	0	0	0
Bc	Cg-46	25	25	26	5	0	0	0
Btk	24-17	7	0	41	0	0	17	5
Btk	18-15	11	0	45	0	0	12	5
Btk	32-04	6	0	35	0	0	10	6
Btk	50-04	5	0	30	0	6	4	4
Btk	09-01-40	7	0	46	0	17	11	4
Btk	32-04	6	0	35	0	30	10	6
Btk	63-04	4	0	40	0	4	20	8
Btk	41-18	5	0	42	0	30	10	7
Btk	100-04	3	0	40	0	16	6	7
Btk	118-17	6	6	25	0	0	25	6

Окончание табл. 4 [Table 4 (end)]

Штамм [Strain]		Тест-штаммы патогенов / зона угнетения роста, мм [Test strains of pathogens / zone of growth inhibition, mm]						
		Staphylococcus aureus	*Bacillus subtilis*	*Candida albicans*	*Klebsiella pneumoniae*	*Escherichia coli*	*Salmonella typhimurium*	*Shigella sonnei*
Btk	78-04	9	0	41	0	6	14	5
Btk	31-04	3	0	28	0	6	4	4
Btk	5-18	10	0	30	0	33	30	11
Bt	Cb-527	30	25	22	0	0	0	0
*Bt*g	Sn-50	0	0	40	0	0	0	0
Btg	Sn-56	0	0	25	0	0	0	0
Btg	Sn-60	7	0	40	0	0	0	0
Btg	Sn-66	7	0	20	0	0	0	0
Btk	B-916	5	0	40	0	0	5	0
Btg	B-996	7	15	45	0	0	7	0
Btg	B-997	7	10	40	0	0	7	0

Примечание [*Note*]: *Bc* – *Bacillus cereus*; *Bt* – *Bacillus thuringiensis*; *Btk* – *Bacillus thuringiensis* ssp. *kurstaki*; *Btg* – *Bacillus thuringiensis* ssp. *galleriae*; OR – ослабление роста [the weakening of growth].

Штамм *Cb-527*, идентифицированный согласно фенотипическим признакам как *Bacillus thuringiensis* (колл. № B-1378), в отличие от других выделенных штаммов *Bt* имел неподвижные клетки, при культивировании в жидкой среде на термостатированной качалке образующие крупные агрегаты (хлопья) (рис. 4, *A*), которые при прекращении перемешивания среды в короткое время осаждались в виде рыхлого осадка (рис. 4, *B*). Есть мнение, что агрегация клеток может быть стратегией повышения их выживаемости в суровых условиях, таких, например, как высокая доза ультрафиолетового излучения на большой высоте [9]. Клетки штамма *Bt* Cb-527 образовывали мощные капсулы (рис. 4, *C*), что не характерно для типовых штаммов *Bt*, процесс активного образования эндоспор и параспоральных кристаллов при его выращивании в жидкой среде при температуре 37 °C начинался уже к 24 ч культивирования (у других выделенных штаммов *Bt* – на 3–5-е сутки).

Штамм *Bt* Cb-527 отличался также от других изолированных из аэрозолей штаммов *Bt* высокой чувствительностью к антибиотическим препаратам (к 17 из 21 антибиотика, использованного в опыте). В отличие от остальных штаммов *Bt* штамм *Bt* Cb-527 имел сходную со штаммами *Bc* высокую антимикробную активность относительно грамположительных штаммов *S. aureus, B. subtilis* (см. табл. 3). Обнаруженные особенности штамма *Bt* Cb-527 могут быть обусловлены характерным для цереусной группы обменом плазмидами как между *B. thuringiensis*, так и другими близкородственными видами, принадлежащими к группе *Bacillus cereus* [39]. Плазмидные ДНК представляют особый интерес как содержащие внехромосомные гены резистентности к

антибиотикам и другим факторам среды обитания. Анализ штаммов *Bt* и *Bc*, изолированных из аэрозолей, показал, что как характерно для этих видов [39], все они содержат плазмиды. Электрофореграммы, отражающие состав плазмидных ДНК и их подвижность, для всех штаммов оказались достаточно сходными. Анализ, подтверждающий резистентность штаммов к антибиотикам в зависимости от состава и наличия плазмид, в настоящей работе не проводили.

Штамм *Bt* Cb-527 продуцировал комплекс РНКаз с концентрацией до 350–400 е.а./мл культуральной жидкости (КЖ). Ранее проведенными экспериментами нами показана противовирусная активность отдельных фракций КЖ штаммов *B. thuringiensis*, содержащих внеклеточные низкомолекулярные (от 15 до 20 кДа) и высокомолекулярные РНКазы (порядка 55 кДа), по отношению к вирусу гриппа человека A/Aichi/2/68 (H3N2) и вирусу гриппа птиц A/chicken/Kurgan/05/2005 (H5N1) [40], что согласуется с литературным данными о противовирусной активности бактериальных РНКаз против вирусов, в качестве нуклеиновой кислоты содержащих РНК [41]. Высокая концентрация РНКаз, секретируемых штаммом *B. thuringiensis* Cb-527, свидетельствует о перспективности его использования для разработки препаратов, направленных на подавление размножения РНК-содержащих вирусов. Дополнительные исследования позволят более точно идентифицировать штамм *Bt* Cb-527 и оптимизировать возможности его биотехнологического применения в качестве противовирусного средства.

A *B* *C*

Рис. 4. Морфология клеток и особенности роста штамма *Bacillus thuringiensis* Cb-527 в жидкой среде (фото И.С. Андреевой): *A* – клетки штамма *B. thuringiensis* Cb-527 в скоплениях (хлопьях) при культивировании в жидкой среде (фазовый контраст, ×2500); *B* – осадок клеток штамма *B. thuringiensis* Cb-527 при культивировании в жидкой среде (слева), – штамм *Bacillus cereus* B-277, среда равномерно мутная (справа); *C* – кристаллы, споры и капсулы клеток штамма *B. thuringiensis* Cb-527 (фазовый контраст, ×2500)

[**Fig. 4.** The morphology of cells and the growth characteristics of strain *Bacillus thuringiensis* Cb-527 in a liquid medium (Photo by Irina Andreeva): A. *B. thuringiensis* Cb-527 strain cells in clusters (flakes) when cultured in a liquid medium (phase contrast, ×2500); B. On the left - The sediment of cells of the *B. thuringiensis* Cb-527 strain when cultured in a liquid medium; on the right - the *Bacillus cereus* B-277 strain, the medium is uniformly turbid; C. Crystals, spores and capsules of *B. thuringiensis* Cb-527 (phase contrast, ×2500)]

Заключение

В результате многолетнего мониторинга биогенной компоненты атмосферы Новосибирской области, расположенной на юге Западной Сибири, показано, что значение концентрации микроорганизмов в исследуемых аэрозолях колебалось в разных пробах в среднем от менее единицы до 5×10^5 КОЕ/м^3. Численность культивируемых спорообразующих бактерий, включая бактерии группы цереус, в разные временные периоды также была переменчива, титр выделяемых изолятов в разных пробах мог отличаться на 5 порядков.

В исследованных образцах выделены бактерии *B. cereus* и *B. thuringiensis*, в том числе подвидов *Bt* ssp. *kurstaki*, *Bt* ssp. *galleriae*. Показано характерное для представителей этих таксонов наличие таких ферментов агрессии, как фосфолипазы, гемолизины, протеазы, нуклеолитические ферменты. За исключением штаммов *Bc* B-1367 и *Bt* Cb-527, все штаммы аэроизолятов *B. cereus* и *B. thuringiensis* проявили множественную устойчивость по отношению к антибиотикам, подтверждая литературные данные о все большем распространении полирезистентности среди выявляемых природных микробных изолятов. Выраженная антибиотическая активность штаммов *B. cereus* и *B. thuringiensis* показана относительно возбудителя кандидозов *Candida albicans* и грамположительных штаммов *S. aureus* и *B. subtilis*, в единичных случаях – против штаммов *B. cereus*.

Из аэрозолей атмосферного воздуха выделен атипичный новый штамм *B. thuringiensis* Cb-527, обладающий высокой продукцией РНКаз, что позволяет рекомендовать его для разработки противовирусных препаратов против РНК содержащих вирусов. Штаммы *B. cereus* и *B. thuringiensis*, проявившие выраженную ферментативную, антибиотическую активность, депонированы в Коллекции бактерий, бактериофагов и грибов ФБУН ГНЦ ВБ «Вектор» Роспотребнадзора для дальнейших разработок в качестве источников ферментов и соединений, ингибирующих развитие патогенных микроорганизмов и вирусов.

Литература

1. Smets W., Moretti S., Denys S., Lebeer S. Airborne bacteria in the atmosphere: Presence, purpose, and potential // Atmospheric Environment. 2016. Vol. 139. PP. 214–221. doi: 10.1016/j.atmosenv.2016.05.038
2. Wei K., Zheng Y., Li J., Shen F., Zou Z., Fan H., Li X., Wu C., Yao M. Microbial aerosol characteristics in highly polluted and near-pristine environments featuring different climatic conditions// Science Bulletin. 2015. Vol. 60. PP. 1439–1447. doi: 10.1007/s11434-015-0868-y
3. Soleimani Z., Goudarzi G., Sorooshian A., Marzouni M.B., Maleki H. Impact of Middle Eastern dust storms on indoor and outdoor composition of bioaerosol // Atmospheric Environment. 2016. Vol. 138. PP. 135–143. doi: 10.1016/j.atmosenv.2016.05.023
4. Akila M., Priyamvada H., Ravikrishna R., Gunthe S.S. Characterization of bacterial diversity and ice-nucleating ability during different monsoon seasons over a southern tropical Indian region // Atmospheric Environment. 2018. Vol. 191. PP. 387–394. doi: 10.1016/j.atmosenv.2018.08.026

5. Madsen A.M., Zervas A., Tendal K., Nielsen J.L. Microbial diversity in bioaerosol samples causing ODTS compared to reference bioaerosol samples as measured using Illumina sequencing and MALDI-TOF // Environmental Research. 2015. Vol. 140. PP. 255–267. doi: 10.1016/j.envres.2015.03.027
6. Kobayashi F., Maki T., Kakikawa M., Yamada M., Puspitasari F., Iwasaka Y. Bioprocess of Kosa bioaerosols: Effect of ultraviolet radiation on airborne bacteria within Kosa (Asian dust) // Journal of Bioscience and Bioengineering. 2015. Vol. 119, № 5. PP. 570–579. doi: 10.1016/j.jbiosc.2014.10.015
7. Griffin D.W. Terrestrial microorganisms at an altitude of 20,000 m in Earth's atmosphere // Aerobiologia. 2000. Vol. 20, № 2. PP. 135–140. doi: 10.1023/B:AERO.0000032948.84077.12
8. Griffin D.W. Atmospheric movement of microorganisms in clouds of desert dust and implications for human health // Clinical Microbiology Reviews. 2007. Vol. 20, № 3. PP. 459–477. doi: 10.1128/CMR.00039-06
9. Yang Y., Itahashi S., Yokobori S.I., Yamagishi A. UV-resistant bacteria isolated from upper troposphere and lower stratosphere // Biological Science in Space. 2008. Vol. 22. PP. 18–25. doi: 10.2187/bss.22.18
10. Yoo K., Han I., Ko K.S., Lee T.K., Yoo H., Khan M.I., Tiedje J.M., Park J. *Bacillus*-dominant airborne bacterial communities identified during Asian dust events // Microbial Ecology. 2019. Vol. 78. PP. 677–687. doi: 10.1007/s00248-019-01348-0
11. Liu Y., Du J., Lai Q., Zeng R., Ye D., Xu J., Shao Z. Proposal of nine novel species of the *Bacillus cereus* group // International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology. 2017. Vol. 67, № 8. PP. 2499–2508. doi: 10.1099/ijsem.0.001821
12. Buehler A.J., Martin N.H., Boor K.J., Wiedmann M. Psychrotolerant spore-former growth characterization for the development of a dairy spoilage predictive model // Journal of Dairy Science. 2018. Vol. 101, № 8. PP. 6964–6981. doi: 10.3168/jds.2018-14501
13. Патогены насекомых: структурные и функциональные аспекты / под ред. В.В. Глупова. М. : Круглый год, 2001. 736 с.
14. Ramarao N., Lereclus D., Sorokin A. The *Bacillus cereus* group // Molecular Medical Microbiology / eds by Y.-W. Tang, M. Sussman, D. Liu, I. Poxton, J. Schwartzman. Vol. 2, Chapter 59. New York : Elsevier, 2015. PP. 1041–1078.
15. Bottone E.J. *Bacillus cereus*, a Volatile Human Pathogen // Clinical Microbiology Reviews. 2010. Vol. 23, № 2. PP. 382–398. doi: 10.1128/CMR.00073-09
16. Williams L.D., Burdock G.A., Jiménez G., Castillo M. Literature review on the safety of Toyocerin, a non-toxigenic and non-pathogenic *Bacillus cereus* var. toyoi preparation // Regulatory Toxicology and Pharmacology. 2009. Vol. 55, № 2. PP. 236–246. doi: 10.1016/j.yrtph.2009.07.009
17. Похиленко В.Д., Перелыгин В.В. Пробиотики на основе спорообразующих бактерий и их безопасность // Химическая и биологическая безопасность. 2007. № 2-3. С. 20–41. URL: http://www.cbsafety.ru/rus/saf_32_2f.pdf (дата обращения: 08.11.2021).
18. Мефёд К.М., Осипова И.Г., Васильева Е.А. Результаты сравнительного исследования новых ветеринарных пробиотиков ирилис и пацифлор // Вестник Российского университета дружбы народов. Серия: Медицина. 2006. № 2. С. 27–31. URL: https://cyberleninka.ru/article/n/rezultaty-sravnitelnogo-issledovaniya-novyh-veterinarnyh-probiotikov-irilis-i-patsiflor/viewer (дата обращения: 08.11.2021).
19. Yeo I.C., Lee N.K., Cha C.-J., Hahm Y.T. Narrow antagonistic activity of antimicrobial peptide from *Bacillus subtilis* SCK-2 against *Bacillus cereus* // Journal of Bioscience and Bioengineering. 2011. Vol. 112, № 4. PP. 338–344. doi: 10.1016/j.jbiosc.2011.06.011
20. Safatov A.S., Andreeva I.S., Buryak G.A., Marchenko V.V., Ol'kin S.E., Reznikova I.K., Repin V.E., Sergeev A.N., Belan B.D., Panchenko M.V. Tropospheric bioaerosols of Southwestern Siberia: Their concentrations and variability, distributions and long-term

dynamics // Nucleation and Atmospheric Aerosols / eds by C.D. O'Dowd, P.E. Wagner. Dordrecht : Springer, 2007. PP. 741–745. doi: 10.1007/978-1-4020-6475-3_146

21. Андреева И.С., Сафатов А.С., Пучкова Л.И., Емельянова Е.К., Буряк Г.А., Олькин С.Е., Резникова И.К., Охлопкова О.В. Культивируемые микроорганизмы в высотных пробах аэрозолей воздуха севера Сибири в ходе самолетного зондирования атмосферы // Вестник Нижневартовского государственного университета. 2019. № 2. С. 3–11. doi: 10.36906/2311-4444/19-2/01; URL: https://e.lanbook.com/journal/issue/312018 (дата обращения: 08.11.2021).
22. Andreeva I.S., Safatov A.S., Morozova V.V., Tikunova N.V., Emelyanova E.K., Solovyanova N.A., Babkin I.V., Buryak G.A., Puchkova L.I. Saprophytic and pathogenic yeasts in atmospheric aerosols of Southwestern Siberia // Atmospheric and Oceanic Optics. 2020. Vol. 33, № 5. PP. 505–511. doi: 10.1134/S1024856020050024
23. Gusareva E.S., Gaultier N.P.E., Premkrishnan B.N.V., Kee C., Lim S.B.Y., Heinle C.E., Purbojati R.W., Nee A.P., Loha S.R., Yanqing K., Kharkov V.N., Drautz-Moses D.I., Stepanov V.A., Schuster S.C. Taxonomic composition and seasonal dynamics of the air microbiome in West Siberia // Scientific Reports. 2020. Vol. 10, № 1. PP. 21515. doi: 10.1038/s41598-020-78604-8
24. Методы общей бактериологии. Т. 3 / под ред. Ф. Герхарда, Р. Мюррэя, Р. Костилоу, Ю. Нестера, В. Вуда, Н. Крига, Г. Филипса. М. : Мир, 1984. 264 с.
25. Bergey's Manual of Systematic Bacteriology. Volume 3. The Firmicutes / eds by P. Vos, G. Garrity, D. Jones, N.R. Krieg, W. Ludwig, F.A. Rainey, W.B. Whitman. Springer-Verlag, 2009. 1450 p.
26. Маниатис Т., Фрич Э., Сэмбрук Дж. Методы генетической инженерии. Молекулярное клонирование. М. : Мир, 1984. 480 с.
27. Yasuda T., Nadano D., Tenjo E., Takeshita H., Kishi K. The zymogram method for detection of ribonucleases after isoelectric focusing: analysis of multiple forms of human, bovine, and microbial enzymes // Anal. Biochem. 1992. № 206 (1). PP. 172–177. doi: 10.1016/s0003-2697(05)80029-6
28. Singh V., Haque S., Singh H., Verma J., Vibha K., Singh R., Jawed A., Tripathi CR.M. Issolation, Screening, and Identification of Novel Isolates of *Actinomycetes* from India for Antimicrobial Applications // Front. Microbiol. 2016. № 7. PP. 1–9. doi: 10.3389/fmicb.2016.01921
29. Wang Y., Qian P.-Y. Conservative fragments in bacterial 16S rRNA genes and primer design for 16S ribosomal DNA amplicons in metagenomic studies // PLoS One. 2009. Vol. 10. Articlee 7401. doi: 10.1371/journal.pone.0007401
30. Ашмарин И.П., Воробьев А.А. Статистические методы в микробиологических исследованиях. Л. : Медгиз, 1962. 180 с.
31. Руководство по медицинской микробиологии. Частная медицинская микробиология и этиологическая диагностика инфекций. Кн. II / под ред. А.С. Лабинской, Н.Н. Костюковой, С.М. Ивановой. М. : БИНОМ, 2010. 1152 с.
32. Bottone E.J. *Bacillus cereus*, a volatile human pathogen // Clinical Microbiology Review. 2010. Vol. 23, № 2. PP. 382–398. doi: 10.1128/CMR00073-09
33. Страчунский Л.С., Козлов С.Н. Современная антимикробная химиотерапия. Руководство для врачей. М. : Боргес, 2002. 432 с.
34. Yibar A., Çetinkaya F., Soyutemiz E., Yaman G. Prevalence, enterotoxin production and antibiotic resistance of *Bacillus cereus* isolated from milk and cheese // Kafkas Universitesi Veteriner Fakultesi Dergisi. 2017. Vol. 23, № 4. PP. 635–642. doi: 10.9775/kvfd.2017.17480
35. Kumar S.N., Mohandas C., Nambisan B. Purification of an antifungal compound, cyclo(l-Pro-d-Leu) for cereals produced by *Bacillus cereus* subsp. *thuringiensis* associated with entomopathogenic nematode // Microbiological Research. 2013. Vol. 168, № 5. PP. 278–288. doi: 10.1016/j.micres.2012.12.003

36. Zheng D., Zeng Z., Xue B., Deng Y., Sun M., Tang Y.-J., Ruan L. *Bacillus thuringiensis* produces the lipopeptide thumolycin to antagonize microbes and nematodes // Microbiological Research. 2018. Vol. 215. PP. 22–28. doi: 10.1016/j.micres.2018.06.004
37. Nakamura N., Nakano K., Sugiura N., Matsumura M. A novel cyanobacteriolytic bacterium, *Bacillus cereus*, isolated from a Eutrophic Lake // Journal of Bioscience and Bioengineering. 2003. Vol. 95, № 2. PP. 179–184. doi: 10.1016/s1389-1723(03)80125-1
38. Silo-Suh L.A., Lethbridge B.J., Raffel S.J., He H., Clardy J., Handelsman J.O. Biological activities of two fungistatic antibiotics produced by *Bacillus cereus* UW85 // Applied and Environmental Microbiology. 1994. Vol. 60, № 6. PP. 2023–2030. doi: 0.1128/aem.60.6.2023-2030.1994
39. Vilas-Bôas G.T., Santos C.A. Conjugation in *Bacillus thuringiensis*: Insights into the plasmids exchange process // *Bacillus thuringiensis* Biotechnology / ed. by E. Sansinenea. Dordrecht : Springer, 2012. doi: 10.1007/978-94-007-3021-2_8
40. Андреева И.С., Закабунин А.С. Исследование внеклеточных нуклеотических ферментов штаммов *Bacillus thuringiensis* методом зимографии // Colloquium-Journal. 2017. № 2 (2). С. 7–14. URL: https://www.elibrary.ru/item.asp?id=28922173 (дата обращения: 16.11.2021).
41. Shah Mahmud R., Ilinskaya O.N. Antiviral activity of binase against pandemic influenza A (H1N1) virus // Acta Naturae. 2013.Vol. 5, № 4 (19). PP. 44–51. doi: 10.32607/20758251-2013-5-4-44-51

Поступила в редакцию 04.04.2021 г.; повторно 17.08.2021 г.;
принята 25.11.2021 г.; опубликована 29.12.2021 г.

Авторский коллектив:
Андреева Ирина Сергеевна, канд. биол. наук, доцент, в.н.с. отдела биофизики и экологических исследований, Федеральное бюджетное учреждение науки Государственный научный центр вирусологии и биотехнологии «Вектор» Роспотребнадзора (Россия, 630559, р.п. Кольцово, Новосибирская область).
E-mail: andreeva_is@vector.nsc.ru
Сафатов Александр Сергеевич, д-р техн. наук, зав. отделом биофизики и экологических исследований, Федеральное бюджетное учреждение науки Государственный научный центр вирусологии и биотехнологии «Вектор» Роспотребнадзора (Россия, 630559, р.п. Кольцово, Новосибирская область).
E-mail: safatov@vector.nsc.ru
Пучкова Лариса Ивановна, канд. биол. наук, в.н.с. отдела биофизики и экологических исследований, Федеральное бюджетное учреждение науки Государственный научный центр вирусологии и биотехнологии «Вектор» Роспотребнадзора (Россия, 630559, р.п. Кольцово, Новосибирская область).
E-mail: puchkova@vector.nsc.ru
Емельянова Елена Константиновна, канд. биол. наук, с.н.с. отдела биофизики и экологических исследований, Федеральное бюджетное учреждение науки Государственный научный центр вирусологии и биотехнологии «Вектор» Роспотребнадзора (Россия, 630559, р.п. Кольцово, Новосибирская область); доцент кафедры гигиены и экологии, Новосибирский государственный медицинский университет (Россия, 630091, г. Новосибирск, Красный проспект, 52).
E-mail: emelen1@yandex.ru
Соловьянова Надежда Алексеевна, н.с. отдела биофизики и экологических исследований, Федеральное бюджетное учреждение науки Государственный научный центр вирусологии и биотехнологии «Вектор» Роспотребнадзора (Россия, 630559, р.п. Кольцово, Новосибирская область).
E-mail: solovyanova_na@vector.nsc.ru
Буряк Галина Алексеевна, н.с. отдела биофизики и экологических исследований, Федеральное бюджетное учреждение науки Государственный научный центр вирусологии и биотехнологии «Вектор» Роспотребнадзора (Россия, 630559, р.п. Кольцово, Новосибирская область).
E-mail: buryak@vector.nsc.ru

Терновой Владимир Александрович, канд. биол. наук, зав. лабораторией отдела молекулярной вирусологии, Федеральное бюджетное учреждение науки Государственный научный центр вирусологии и биотехнологии «Вектор» Роспотребнадзора (Россия, 630559, р.п. Кольцово, Новосибирская область).
E-mail: tern@vector.nsc.ru

For citation: Andreeva IS, Safatov AS, Puchkova LI, Emelyanova EK, Solovyanova NA, Buryak GA, Ternovoi VA. Occurrence and characteristics of *Bacillus cereus* group bacterial atmospheric aerosols in Novosibirsk region. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology.* 2021;56:60-85. doi: 10.17223/19988591/56/3

Irina S. Andreeva[1], Aleksandr S. Safatov[1], Larisa I. Puchkova[1], Elena K. Emelyanova[1,2], Nadezda A. Solovyanova[1], Galina A. Buryak[1], Vladimir A. Ternovoi[1]

[1]State Scientific Research Center of Virology and Biotechnology "Vector" of Rospotrebnadzor, Koltsovo, Novosibirsk region, Russian Federation
[2]Novosibirsk State Medical University of the Ministry of Health, Novosibirsk, Russian Federation

Occurrence and characteristics of *Bacillus cereus* group bacterial atmospheric aerosols in Novosibirsk region

The microbial diversity of atmospheric bioaerosols involves microorganisms that can cause allergic and infectious diseases or toxic effects. They include bacteria of the *Bacillus cereus* group (*B. cereus, B. thuringiensis, B. anthracis, B. mycoides, B. pseudomycoides*, etc.), which can result in diarrhea, pneumonia, meningitis, septicemia, and other infectious diseases. Accordingly, monitoring the presence of *Bacillus cereus* group bacteria in aerosols is critical. However, practically no data exist on *Bacillus cereus* and other cereus-group bacteria in southwestern Siberia's poorly investigated atmospheric aerosol environment. Bacteria of the cereus group are capable of effective production of various biologically active compounds, with important implications for biotechnology; microorganism strains with new capabilities are being investigated. This study aimed to determine the occurrence and characteristics of *B. cereus* group bacteria in ground-level and high-altitude atmospheric aerosols in Novosibirsk region of southwestern Siberia, and to evaluate the biotechnological potential of the obtained microbial isolates.

High-altitude atmospheric samples were collected over Karakan Pine Forest, approximately 50 km south of Novosibirsk, at altitudes of 7000, 5500, 4000, 2000, 1500, 1000, and 500 m, by aircraft sounding. Boundaries of the aircraft flight path: 54° 26'38" N, 82° 30'47" E; 54°10'55" N, 81° 44'00" E. Ground-level samples were collected at various sites in Koltsovo settlement, Novosibirsk region. Impingers with a flow rate of 50 L/min containing 50 ml of Hanks' solution were used for air sampling. The obtained aerosol samples were sown on a set of nutrient media and incubated at 28–30°C and 6–10 °C. The titers of microorganisms in high-altitude and ground-level samples were determined in terms of 1 m^3 of atmospheric air. Standard microbiological methods were employed to study the phenotypic characteristics of the identified microbial isolates. Lipolytic activity was determined on yolk agar and LB agarized medium containing fatty acid esters with 0.01% $CaCl_2$. The substrates used were 1.0% monolaurate (tween-20) and monooleate (tween-80). Amylolytic activity of the cultures was determined by their isolation on starch-ammonia agar, and proteolytic activity by their ability to hydrolyse milk gelatin and casein (Maniatis T et al., 1984). The ability to hemolysis was taken into account when cultures were plated on LB medium with the addition of ram's blood. Nuclease activity was studied on LB medium with the addition of Sigma DNA (USA) (Maniatis T et al., 1984). The content of plasmid DNA in the isolates was determined

by screening according to Maniatis T et al. (1984). The capacity for RNAase secretion in culture medium (peptone - 9.27 g/l, yeast extract - 5 g/l, NaCl - 3.00; 10 ml of 50% glycerin, 2 ml of 20% glucose; pH 7.07.2) during cultivation of bacteria at 30 °C, for 18-24 h, was determined by the accumulation of acid-soluble products, formed upon hydrolysis of high-polymer RNA of yeast (1 mg/ml). Antibiotic activity of the studied strains was determined by cross-strics (Yasuda T et al., 1992) on LB medium at 37 °C. The following pathogenic test strains were used: *Staphylococcus aureus* ATCC 6538, *Bacillus subtilis* ATCC 6633, *Candida albicans* 620, *Klebsiella pneumoniae* B-4894, *Escherichia coli* ATCC 25922, *Salmonella typhimurium* 2606, and *Shigella sonnei* 32 (collection of FSBI State Research Centre Vektor of the Rospotrebnadzor). The genetic analysis of bacterial isolates was performed using PCR with specific primers on 16S rRNA. The calculation of the number of cultivated microorganisms in the samples was carried out according to the Kerber method [Bottone EJ, 2010], and the number of microorganisms was averaged over three parallels of the inoculated samples. The annual average numbers of cultivated microorganisms were calculated as a mean ± the confidence interval at a significance level of 95% of *t*-Student's ($p < 0.05$).

Percentages of spore-forming cultured bacteria in aerosol samples varied significantly across the years of observation (1998–present): in high-altitude samples, the minimum and maximum were 0.5% (in 2005) and 55% (in 2011), respectively, and, in ground-level samples, the minimum and maximum were 0.1% (in 2002) and 83% (in 2016), respectively (*See Fig. 1 and 2*). Annual averages of total concentration of microorganisms ranged from < 1 to 5×10^5 CFU/m^3. The number of cereus-group bacteria also varied significantly from sample to sample, with averages ranging from 0.01% to 6.5% of the total number of isolated microorganisms. A total of 2.025 bacterial isolates, of which 62 formed endospores, were isolated from ground-level and high-altitude aerosol samples collected during the predominance of south-westerly winds from Kazakhstan in autumn 2016, and were characterized by increased dust-component content. Spore-forming bacteria were identified as belonging to the genera *Bacillus, Paenibacillus, Brevibacillus, Lysinibacillus*, and some others. Both high-altitude and ground-level aerosol samples were shown to contain bacteria of the cereus group: *Bacillus cereus* (*Bc*) and *Bacillus thuringiensis* (*Bt*), *Bt* ssp. *kurstaki, Bt* ssp. *galleriae* subspecies; *Bt* strains with indefinite serotype were also found. Notably, *Bacillus anthracis* species were not found (*See Table 1*). Screening for enzyme secretion revealed *Bt* and *Bc* strains with pronounced proteolytic, phosphatase, lipolytic, and amylolytic activities in a medium pH range from 5.0 to 9.0 (*See Table 2*). An atypical strain of *B. thuringiensis* Cb-527, which demonstrates high production of RNase, was isolated. All strains demonstrated hemolysis capability, were multi-resistant to antibiotics (resistant to 6-15 drugs (*See Table 3*), and suppressed the growth of the pathogenic yeast, *Candida albicans*, to varying degrees. The *Bt* Cb-527 strain, as well as several *Bc* strains, also effectively inhibited the growth of Gram-positive test strains of *Staphylococcus aureus* and *Bacillus subtilis*. Gram-negative bacterial test strains were low-sensitive to the action of metabolites of the studied *Bc* and *Bt* strains (*See Table 4*).

In high-altitude and ground-level samples of the studied atmospheric aerosols, bacteria of the cereus group belonging to *Bacillus cereus* and *Bacillus thuringiensis* species were found in amounts ranging from 0.01 to 6.5% of the total number of cultured microorganisms isolated under experimental conditions. The presence of aggression enzymes such as phospholipases, hemolysins, proteases, and nucleolytic enzymes typical of representatives of these taxa, was found. We isolated *Bc* and *Bt* strains with high levels of secretion of enzymes and metabolites that possess antibiotic activity; these strains are promising as producers. The *Bacillus thuringiensis* Cb-527 strain (with

a pronounced secretion of the RNase complex) can be used for the development of anti-RNA-containing virus drugs. The isolated *Bc* and *Bt* strains demonstrated multiple antibiotic resistance, which confirms literature data on the increasing prevalence of polyresistance among the identified natural microbial isolates.

The paper contains 4 Figures, 4 Tables, and 41 References.

Key words: *Bacillus cereus*; *Bacillus thuringiensis*; atmospheric bioaerosols; spore-forming microorganisms; enzymatic, antibiotic activity

Funding: The work was performed as a part of the state order of Rospotrebnadzor (Russian Federal Service for Surveillance on Consumer Rights Protection and Human Wellbeing).

The Authors declare no conflict of interest.

References

1. Smets W, Moretti S, Denys S, Lebeer S. Airborne bacteria in the atmosphere: Presence, purpose, and potential. *Atmos. Environ*. 2016;139:214-221. doi: 10.1016/j.atmosenv.2016.05.038
2. Wei K, Zheng Y, Li J, Shen F, Zou Z, Fan H, Li X, Wu C, Yao M. Microbial aerosol characteristics in highly polluted and near-pristine environments featuring different climatic conditions. *Science Bulletin*. 2015;60:1439-1447. doi: 10.1007/s11434-015-0868-y
3. Soleimani Z, Goudarzi G, Sorooshian A, Marzouni MB, Maleki H. Impact of Middle Eastern dust storms on indoor and outdoor composition of bioaerosol. *Atmospheric Environment*. 2016;138:135-143. doi: 10.1016/j.atmosenv.2016.05.023
4. Akila M, Priyamvada H, Ravikrishna R, Gunthe SS. Characterization of bacterial diversity and ice-nucleating ability during different monsoon seasons over a southern tropical Indian region. *Atmospheric Environment*. 2018;191:387-394. doi: 10.1016/j.atmosenv.2018.08.026
5. Madsen AM, Zervas A, Tendal K, Nielsen JL. Microbial diversity in bioaerosol samples causing ODTS compared to reference bioaerosol samples as measured using Illumina sequencing and MALDI-TOF. *Environmental Research*. 2015;140:255-267. doi: 10.1016/j.envres.2015.03.027
6. Kobayashi F, Maki T, Kakikawa M, Yamada M, Puspitasari F, Iwasaka Y. Bioprocess of Kosa bioaerosols: Effect of ultraviolet radiation on airborne bacteria within Kosa (Asian dust). *Journal of Bioscience and Bioengineering*. 2015;119(5):570-579. doi: 10.1016/j.jbiosc.2014.10.015
7. Griffin DW. Terrestrial microorganisms at an altitude of 20,000 m in Earth's atmosphere. *Aerobiologia*. 2000;20(2):135-140. doi: 10.1023/B:AERO.0000032948.84077.12
8. Griffin DW. Atmospheric movement of microorganisms in clouds of desert dust and implications for human health. *Clinical Microbiology Reviews*. 2007;20(3):459-477. doi: 10.1128/CMR.00039-06
9. Yang Y, Itahashi S, Yokobori SI, Yamagishi A. UV-resistant bacteria isolated from upper troposphere and lower stratosphere. *Biological Science in Space*. 2008;22:18-25. doi: 10.2187/bss.22.18
10. Yoo K, Han I, Ko KS., Lee TK., Yoo H, Khan MI, Tiedje JM, Park J. *Bacillus*-dominant airborne bacterial communities identified during Asian dust events. *Microbial Ecology*. 2019;78(3):677-687. doi: 10.1007/s00248-019-01348-0
11. Liu Y, Du J, Lai Q, Zeng R, Ye D, Xu J, Shao Z. Proposal of nine novel species of the *Bacillus cereus* group. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*. 2017;67(8):2499-2508. doi: 10.1099/ijsem.0.001821
12. Buehler AJ, Martin NH, Boor KJ, Wiedmann M. Psychrotolerant spore-former growth characterization for the development of a dairy spoilage predictive model. *Journal of Dairy Science*. 2018;101(8):6964-6981. doi: 10.3168/jds.2018-14501

13. *Patogeny nasekomykh: strukturnye i funktsional'nye aspekty* [Insect Pathogens: structural and functional aspects]. Glupov VV, editor. Moscow: Kruglyy god Publ.; 2001. 736 p. In Russian
14. Ramarao N, Lereclus D, Sorokin A. The *Bacillus cereus* group. In: *Molecular Medical Microbiology*. Vol. 2. Chap. 59. Tang Y-W, Sussman M, Liu D, Poxton I, Schwartzman J, editors. New York: Elsevier Publ.; 2015. pp. 1041-1078.
15. Bottone EJ. *Bacillus cereus*, a volatile human pathogen. *Clinical Microbiology Reviews*. 2010;23(2):382-398. doi: 10.1128/CMR.00073-09
16. Williams LD, Burdock GA, Jiménez G, Castillo M. Literature review on the safety of Toyocerin, a non-toxigenic and non-pathogenic *Bacillus cereus* var. *toyoi* preparation. *Regulatory Toxicology and Pharmacology*. 2009;55(2):236-246. doi: 10.1016/j.yrtph.2009.07.009
17. Pokhilenko VD, Perelygin VV. Probiotiki na osnove sporoobrazuyushchikh bakteriy i ikh bezopasnost' [Probiotics on the basis of spore-forming bacteria and their safety]. *Khimicheskaya i biologicheskaya bezopasnost'*. 2007;2-3:20-41. In Russian
18. Mefoyd KM, Osipova IG, Vasilyeva EA. The results of the'comparative study of new vet probiotics irilis and paciflor. *Vestnik Rossiyskogo universiteta druzhby narodov. Seriya: Meditsina = Rudn Journal of Medicine*. 2006;2:27-31. In Russian
19. Yeo IC, Lee NK, Cha C-J, Hahm YT. Narrow antagonistic activity of antimicrobial peptide from *Bacillus subtilis* SCK-2 against *Bacillus cereus*. *Journal of Bioscience and Bioengineering*. 2011;112(4):338-344. doi: 10.1016/j.jbiosc.2011.06.011
20. Safatov AS, Andreeva IS, Buryak GA, Marchenko VV, Ol'kin SE, Reznikova IK, Repin VE, Sergeev AN, Belan BD, Panchenko MV. Tropospheric bioaerosols of Southwestern Siberia: Their concentrations and variability, distributions and long-term dynamics. In: *Nucleation and Atmospheric Aerosols*. O'Dowd CD, Wagner PE, editors.Dordrecht: Springer; 2007. pp. 741-745. doi: 10.1007/978-1-4020-6475-3_146
21. Andreeva IS, Safatov AS, Puchkova LI, Emel'yanova EK, Buryak GA, Ol'kin SE, Reznikova IK, Okhlopkova OV. Kul'tiviruemye mikroorganizmy v vysotnykh probakh aerozoley vozdukha severa Sibiri v khode samoletnogo zondirovaniya atmosfery [Culturable microorganisms in high-altitude atmospheric aerosol samples collected above northern Siberia by aircraft sounding]. *Vestnik Nizhnevartovskogo gosudarstvennogo universiteta*. 2019;2:3-11. doi: 10.36906/2311-4444/19-2/01 In Russian
22. Andreeva IS, Safatov AS, Morozova VV, Tikunova NV, Emelyanova EK, Solovyanova NA, Babkin IV, Buryak GA, Puchkova LI. Saprophytic and pathogenic yeasts in atmospheric aerosols of Southwestern Siberia. *Atmospheric and Oceanic Optics*. 2020;33(5):505-511. doi: 10.1134/S1024856020050024
23. Gusareva ES, Gaultier NPE, Premkrishnan BNV, Kee C, Lim SBY, Heinle CE, Purbojati RW, Nee AP, Lohar SR, Yanqing K, Kharkov VN, Drautz-Moses DI, Stepanov VA, Schuster SC. Taxonomic composition and seasonal dynamics of the air microbiome in West Siberia. *Scientific Reports*. 2020;10(1):21515. doi: 10.1038/s41598-020-78604-8
24. *Metody obshchey bakteriologii. T. 3.* [General bacteriology methods. Vol. 3]. Pod red. Gerkhard F, Myurrey R, Kostilou R, Nester Yu, Vud V, Krig N, Filips G, editors. Moscow: Mir Publ.; 1984. 264 p. In Russian
25. *Bergey's Manual of Systematic Bacteriology.* Vol. 3. The Firmicutes. Vos P, Garrity G, Jones D, Krieg NR, Ludwig W, Rainey FA and Whitman WB, editors. New York: Springer-Verlag Publ.; 2009. 1450 p. doi: 10.1007/978-0-387-68489-5
26. Maniatis T, Fritsch E, Sembrook J. Molecular cloning: A Laboratory Manual. Translated from English by Baev AA and Skryabin KG. Moscow: Mir Publ.; 1984. 480 p. In Russian
27. Yasuda T, Nadano D, Tenjo E, Takeshita H, Kishi K. The zymogram method for detection of ribonucleases after isoelectric focusing: analysis of multiple forms of human, bovine, and microbial enzymes. *Anal. Biochem.* 1992;206(1):172-177. doi: 10.1016/s0003-2697(05)80029-6

28. Singh V, Haque S, Singh H, Verma J, Vibha K, Singh R, Jawed A, Tripathi CRM. Issolation, screening, and identification of novel isolates of *Actinomycetes* from India for antimicrobial applications. *Front. Microbiol*. 2016;7:1-9. doi: 10.3389/fmicb.2016.01921
29. Wang Y, Qian P-Y. Conservative fragments in bacterial 16S rRNA genes and primer design for 16S ribosomal DNA amplicons in metagenomic studies. *PLoS One*. 2009;4(10):e7401. doi: 10.1371/journal.pone.0007401
30. Ashmarin IP, Vorob'ev AA. Statisticheskie metody v mikrobiologicheskikh issledovaniyakh [Statistical methods in microbiological research]. Leningrad: Medgiz Publ.; 1962. 180 p. In Russian
31. *Rukovodstvo po meditsinskoy mikrobiologii. Chastnaya meditsinskaya mikrobiologiya i etiologicheskaya diagnostika infektsiy. Kniga II* [Guide to Medical Microbiology. Private medical microbiology and etiological diagnosis of infections. Book II]. Labinskaya AS, Kostyukova NN, Ivanova SM, editors. Moscow: Izdatel'stvo BINOM; 2010. 1152 p. in Russian
32. Bottone EJ. *Bacillus cereus*, a volatile human pathogen. *Clinical Microbiology Review*. 2010;23(2):382-398. doi: 10.1128/CMR.00073-09
33. Strachunskiy LS, Kozlov SN. Sovremennaya antimikrobnaya khimioterapiya. Rukovodstvo dlya vrachey [Modern antimicrobial chemotherapy. A guide for doctors]. Moskow: Borges Publ.; 2002. 432 p. In Russian
34. Yibar A, Çetinkaya F, Soyutemiz E, Yaman G. Prevalence, enterotoxin production and antibiotic resistance of *Bacillus cereus* isolated from milk and cheese. *Kafkas Universitesi Veteriner Fakultesi Dergisi*. 2017;23(4):635-642. doi: 10.9775/kvfd.2017.17480
35. Kumar SN, Mohandas C, Nambisan B. Purification of an antifungal compound, cyclo(l-Pro-d-Leu) for cereals produced by *Bacillus cereus* subsp. *thuringiensis* associated with entomopathogenic nematode. *Microbiological Research*. 2013;168(5):278-288. doi: 10.1016/j.micres.2012.12.003
36. Zheng D, Zeng Z, Xue B, Deng Y, Sun M, Tang Y-J, Ruan L. *Bacillus thuringiensis* produces the lipopeptide thumolycin to antagonize microbes and nematodes. *Microbiological Research*. 2018;215:22-28. doi: 10.1016/j.micres.2018.06.004
37. Nakamura N, Nakano K, Sugiura N, Matsumura M. A novel cyanobacteriolytic bacterium, *Bacillus cereus*, isolated from a Eutrophic Lake. *Journal of Bioscience and Bioengineering*. 2003;95(2):179-184. doi: 10.1016/s1389-1723(03)80125-1
38. Silo-Suh LA, Lethbridge BJ, Raffel SJ, He H, Clardy J, Handelsman JO. Biological activities of two fungistatic antibiotics produced by *Bacillus cereus* UW85. *Applied and Environmental Microbiology*. 1994;60(6):2023-2030. doi: 0.1128/aem.60.6.2023-2030.1994
39. Vilas-Bôas GT, Santos CA. Conjugation in *Bacillus thuringiensis*: Insights into the Plasmids Exchange Process. In: *Bacillus thuringiensis Biotechnology.* Sansinenea E, editor. Dordrecht: Springer Publ.; 2012; pp. 159-174. doi: 10.1007/978-94-007-3021-2_8
40. Andreeva IS, Zakabunin AS. Issledovanie vnekletochnykh nukleoticheskikh fermentov shtammov *Bacillus thuringiensis* metodom zimografii [Study of extracellular nucleotide enzymes of *Bacillus thuringiensis* strains by zymography]. *Colloquium-Journal*. 2017;2(2):7-14. In Russian
41. Shah Mahmud R, Ilinskaya ON. Antiviral activity of binase against pandemic influenza A (H1N1) virus. *Acta Naturae*. 2013;5(4):44-51. doi: 10.32607/20758251-2013-5-4-44-51

Received 04 April, 2021; Revised 17 August, 2021;
Accepted 25 November, 2021; Published 29 December, 2021.

Author info:
Andreeva Irina S, Cand. Sci (Biol.), Assoc. Professor, Leading Researcher, Department of Biophysics and Environmental Research, FBRI State Research Center of Virology and Biotechnology "Vector" Rospotrebnadzor, Koltsovo, Novosibirsk region 630559, Russian Federation.
E-mail: andreeva_is@vector.nsc.ru
Safatov Alexander S, Dr. Sci. (Techn.), Head of the Department of Biophysics and Environmental Research, FBRI State Research Center of Virology and Biotechnology "Vector" Rospotrebnadzor, Koltsovo, Novosibirsk region 630559, Russian Federation.
E-mail: safatov@vector.nsc.ru
Puchkova Larisa I, Cand. Sci (Biol.), Leading Researcher, Department of Biophysics and Environmental Research, FBRI State Research Center of Virology and Biotechnology "Vector" Rospotrebnadzor, Koltsovo, Novosibirsk region 630559, Russian Federation.
E-mail: puchkova_li@vector.nsc.ru
Emelyanova Elena K, Cand. Sci (Biol.), Senior Researcher, Department of Biophysics and Environmental Research, FBRI State Research Center of Virology and Biotechnology "Vector" Rospotrebnadzor, Koltsovo, Novosibirsk region 630559, Russian Federation; Assoc. Professor of Department of Hygiene and Ecology, FSBEI HE Novosibirsk State Medical University, 52 Krasny pr., Novosibirsk 630091, Russian Federation.
E-mail: emelen1@yandex.ru
Solovyanova Nadezhda A, Researcher, Department of Biophysics and Environmental Research, FBRI State Research Center of Virology and Biotechnology "Vector" Rospotrebnadzor, Koltsovo, Novosibirsk region 630559, Russian Federation.
E-mail: solovyanova_na@vector.nsc.ru
Buryak Galina A, Researcher, Department of Biophysics and Environmental Research, FBRI State Research Center of Virology and Biotechnology "Vector" Rospotrebnadzor, Koltsovo, Novosibirsk region 630559, Russian Federation.
E-mail: buryak@vector.nsc.ru
Ternovoi Vladimir A, Cand. Sci (Biol.), Head of Laboratory, Department of Molecular Virology, FBRI State Research Center of Virology and Biotechnology "Vector" Rospotrebnadzor, Koltsovo, Novosibirsk region 630559, Russian Federation.
E-mail: tern@vector.nsc.ru

Вестник Томского государственного университета. Биология. 2021. № 56. С. 86–107

ФИЗИОЛОГИЯ

УДК 612.821
doi: 10.17223/19988591/56/4

Ю.В. Бушов[1], В.Л. Ушаков[2, 3, 4], М.В. Светлик[1], С.И. Карташов[5], В.А. Орлов[5]

[1] Национальный исследовательский Томский государственный университет, г. Томск, Россия
[2]Институт перспективных исследований мозга, Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, г. Москва, Россия
[3]НИЯУ МИФИ, г. Москва, Россия
[4]ГБУЗ «Психиатрическая клиническая больница № 1 им. Н.А. Алексеева Департамента здравоохранения города Москвы», г. Москва, Россия
[5]Национальный исследовательский центр «Курчатовский институт», г. Москва, Россия

Роль зеркальных нейронов в интерпретации действий и намерений

Исследование выполнено при поддержке гранта РФФИ № 18-013-00758.

Показано, что наблюдение за транзитивными действиями, связанными с репродукцией пятисекундного ритма и речевыми действиями, связанными с произнесением неэмоционального слова, сопровождается активацией не только тех зон коры, где расположены соответствующие «двигательные» или «коммуникативные» зеркальные нейроны, но и других зон ассоциативной, сенсорной и двигательной коры, а также базальных ганглиев. Полученные данные свидетельствуют о том, что сами по себе зеркальные нейроны не обеспечивают понимание действий и намерений, хотя и участвуют в этих процессах. Предполагается, что эти нейроны обеспечивают взаимодействие между префронтальной корой, сенсорными и двигательными областями коры, а также местами хранения в мозге двигательных программ. Результат взаимодействия этих структур, по-видимому, – понимание действий и намерений других людей.

Ключевые слова: зеркальные нейроны; корковые взаимодействия; интерпретация действий и намерений

Для цитирования: Бушов Ю.В., Ушаков В.Л., Светлик М.В., Карташов С.И., Орлов В.А. Роль зеркальных нейронов в интерпретации действий и намерений // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2021. № 56. С. 86–107. doi: 10.17223/19988591/56/4

Введение

В последние десятилетия пристальное внимание исследователей привлекают так называемые зеркальные нейроны, которые обнаружены у животных и человека. К настоящему времени выделены три вида зеркальных нейронов: «двигательные», «коммуникативные» и «эмоциональные», которые отличаются выполняемыми функциями и локализацией [1].

Считается, что характерным ЭЭГ-коррелятом активации зеркальных нейронов является депрессия мю-ритма частотой 8–13 Гц, который регистрируется в центральных областях коры и не подавляется при зрительной и слуховой стимуляции [2]. В исследованиях с одновременной регистрацией фМРТ и ЭЭГ обнаружена связь мощности мю-ритма с BOLD-сигналом в сенсомоторной сети, сети контроля внимания, предполагаемой системы зеркальных нейронов, передней поясной извилины и островка [3]. Вместе с тем проведенные в этом направлении исследования дали неоднозначные результаты. В частности, при изучении электрической активности мозга при наблюдении за движениями рук и калейдоскопически движущимися стимулами авторы приходят к выводу, что подавление мю-ритма может быть использовано как индикатор активации зеркальных нейронов человека, но эффект слабый и ненадежный и легко смешивается с подавлением затылочного альфа-ритма [4]. Для разграничения затылочного альфа- и сенсомоторного мю-ритмов определяют индивидуальный частотный диапазон сенсомоторного ритма [5] или проводят регистрацию затылочного альфа-ритма [6].

Кроме того, некоторые исследователи [7] выделяют в мю-ритме два поддиапазона 8–10 и 10–12 Гц, которые, по их мнению, функционально различаются. Показано, что снижение мощности мю-ритма в задачах, связанных с наблюдением, мысленным представлением и выполнением движений, наблюдается только в верхнем частотном диапазоне 10,5–13 Гц [8].

В ряде исследований обнаружены значительные индивидуальные различия реактивности мю-ритма при выполнении двигательных задач. В частности, при изучении изменений реактивности мю-ритма у испытуемых от 10 до 86 лет при наблюдении за действиями обнаружено, что выраженность модуляции мю-ритма увеличивается с возрастом [9]. В недавнем исследовании [10] показано, что величина снижения амплитуды мю-ритма и скорость моторной адаптации связаны с уровнем невербального интеллекта [10]. Имеются данные о гендерных различиях в системе зеркальных нейронов у людей [11]. Некоторые исследователи отмечают, что при изучении процессов сенсомоторной координации речи целесообразно учитывать не только изменения мю-ритма в альфа-, но и в бета-диапазоне частот [12].

Согласно популярной в настоящее время гипотезе [13], зеркальные нейроны могут служить нейрональной основой для интерпретации действий, подражательного обучения и имитации поведения других людей. По мнению исследователей [13], это достигается путем копирования мозгом наблюдателя действий другого человека посредством актуализации соответствующих двигательных программ. Однако не все исследователи разделяют эту точку зрения. В частности, Грег Хикок [14] на основе анализа имеющихся данных приходит к выводу, что «ранняя гипотеза о том, что эти клетки лежат в основе понимания действия, является интересной и, на первый взгляд, разумной идеей. Однако, несмотря на широкое признание, это предположение никогда не было адекватно проверено у обезьян, а у людей есть эмпирические

данные против нее». В. Косоногов [15] видит другое противоречие. По мнению автора, сторонники теории зеркальных нейронов в качестве нейрофизиологической основы понимания действий постулируют, что активность зеркальных нейронов отражает цели чужих действий, потому что они активируются, если наблюдаемое действие целенаправленно. Однако остается неясным, откуда они (зеркальные нейроны) «знают», что определенное действие целенаправленно? На какой стадии их активации они обнаруживают цель движения или ее отсутствие? Автор считает, что система зеркальных нейронов может быть активирована только после того, как цель наблюдаемого действия определяется некоторыми другими структурами мозга [15]. С возражениями против того, что зеркальные нейроны ответственны за понимание намерений других людей, выступили и некоторые нейрофилософы. В частности, Патриция Чёрчлэнд [16] считает, что понимание намерений другого человека осуществляется на уровне более сложной нейронной активности, чем уровень отдельных нейронов. Таким образом, вопрос об участии зеркальных нейронов в интерпретации действий и намерений требует дополнительного изучения.

Цель данного исследования – изучение роли зеркальных нейронов в интерпретации действий и намерений.

Материалы и методики исследования

В ходе предварительного обследования изучены особенности латеральной организации мозга с определением ведущей руки. Для выявления ведущей руки использована анкета Аннет [17]. По результатам анкетирования подсчитывали показатель мануального предпочтения (ПМП). В качестве модели когнитивной деятельности испытуемым предлагали деятельность, связанную с наблюдением и репродукцией пятисекундного ритма, с наблюдением и произнесением неэмоционального слова. В качестве маркеров активности зеркальных нейронов использовали депрессию мю-ритма ЭЭГ, корковые взаимодействия на частоте этого ритма, результаты фМРТ-сканирования мозга. В электроэнцефалографическом исследовании участвовали добровольцы, практически здоровые мужчины (31 человек) и женщины (34 человека), студенты в возрасте от 18 до 23 лет. Все испытуемые дали информированное согласие на участие в нем. Данное исследование разрешено комиссией по биоэтике Биологического института Томского государственного университета. Для решения поставленных задач проведены несколько серий экспериментов. В первой серии («Наблюдение за репродукцией ритма») испытуемый наблюдал за рукой оператора, который вначале запоминал пятисекундный ритм, затем средним и указательным пальцами ведущей руки воспроизводил этот ритм, периодически нажимая на клавишу «Пробел». Период ритма задавался зрительным стимулом (светлый квадрат со стороной 2 см, появляющийся периодически на 200 мс в центре затем-

ненного экрана монитора). Во второй и третьей сериях испытуемый вначале запоминал пятисекундный ритм, после этого воспроизводил этот ритм пальцами левой руки, а затем – правой руки. В четвертой серии испытуемый наблюдал за оператором, который беззвучно одними губами произносил слово «раз», когда стрелка секундомера на экране монитора пересекала деления 0, 5, 10 и т.д. секунд. Всего стрелка секундомера совершала 5 оборотов. В пятой серии испытуемый в указанные моменты времени сам беззвучно произносил слово «раз». В ходе эксперимента оператор располагался за столом, на котором на расстоянии 40–50 см от него находился монитор компьютера. Испытуемый при этом находился спереди и справа на расстоянии 70–80 см от него и, в зависимости от инструкции, следил за его рукой или губами. При репродукции ритма или произнесении слов испытуемый занимал место оператора. Перед выполнением предлагаемой деятельности и в процессе ее выполнения регистрировали ЭЭГ монополярно с помощью 24-канального энцефалографа-анализатора «Энцефалан-131-03» (фирма «Медиком», г. Таганрог, Россия) в лобных (F3, F4, Fz, F7, F8), центральных (C3, C4, Cz), височных (T3, T4, T5, T6), теменных (P3, P4, Pz) и затылочных (O1, O2) отведениях по системе «10–20%». В качестве референтных использовали отведения A1 и A2, расположенные справа и слева на сосцевидных отростках височной кости. Для снижения уровня сетевой помехи также устанавливался заземляющий электрод (N). С целью исключения артефактов, связанных с движением глаз и мышечной активностью, регистрировали ЭОГ и ЭМГ мышц шеи и лба. Электроды для регистрации ЭОГ устанавливали над бровью и у нижнего края глазной впадины левого глаза испытуемого. При вводе аналоговых сигналов в ЭВМ частота дискретизации составляла 250 Гц. С целью выделения мю-ритма частотой 8–13 Гц ЭЭГ предварительно фильтровали. Для этого применялся полосовой фильтр Баттерворта 20-го порядка с коэффициентом подавления частот выше 13 Гц не менее 80 дБ и частот ниже 8 Гц не менее 40 дБ. Этот фильтр обеспечивает эффективное (с минимальными искажениями) выделение интересующей полосы частот. При обработке полученных данных подсчитывали максимальные значения кросскорреляционных функций и оценки спектральной мощности на коротких (1,5 с), лишенных артефактов, отрезках записи ЭЭГ за 3 с («Фон») и 1,5 с («Подготовка») до выполнения транзитивного действия (нажатие на клавишу) или речевого действия, выполняемых испытуемым или оператором, и сразу после указанного события («Выполнение действия»). При подсчете кросскорреляционных функций учитывали, что максимальный временной сдвиг должен быть не более одной десятой длины реализации, которая выбиралась больше или равной десяти периодам мю-ритма (1,5 с). Для описания спектра мощности использовалась «нефильтрованная» ЭЭГ и применялось преобразование Фурье. Расчет спектра выполнялся с аппроксимацией на целые гармоники (8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15 Гц), что позволяло существенно упростить последующую статистическую обработку

и сравнительный анализ результатов. При статистической обработке данных использовали пакет «MatLab v6.5» и критерий Вилкоксона для связанных и независимых выборок.

В части опытов при наблюдении и репродукции ритма, при наблюдении и произнесении слов исследовали активность мозга методом фМРТ. В этих исследованиях участвовали добровольцы – 20 мужчин и 20 женщин в возрасте от 19 до 27 лет, учащиеся вузов. От каждого испытуемого получено согласие на участие в экспериментах, также заполнены форма добровольного информированного согласия, опросный лист и согласие на обработку персональных данных. Разрешение на проведение исследований на людях предоставлено Этической комиссией НИЦ «Курчатовский институт». В ходе предварительного обследования с помощью анкеты Аннет выявляли ведущую руку. Исследование включало несколько серий экспериментов. В первой серии испытуемому предварительно демонстрируют видеоролик, в котором в центре экрана периодически (через 5 с) появляется белый квадрат со стороной 2 см. Испытуемый должен запомнить этот ритм. Затем демонстрируют видеоролик, где показана рука оператора, который воспроизводит пятисекундный ритм, нажимая средним и указательным пальцами ведущей руки на клавишу «Пробел». После этого демонстрируют видеоролик с изображением неподвижной руки оператора. Во второй и третьей сериях испытуемый сам воспроизводит пятисекундный ритм, нажимая кнопки левой или правой рукой в зависимости от инструкции. Затем испытуемому демонстрируют видеоролик с изображением стимула (белый крест на темном фоне в центре экрана), на который должен быть направлен его взор во время отдыха. В четвертой серии испытуемому вначале демонстрируют видеоролик с изображение лица оператора, который в моменты перехода стрелки секундомера через деления 0, 5, 10 и т.д. секунд произносит слово «раз». Затем демонстрируют видеоролик с изображением неподвижного лица оператора. В пятой серии испытуемому вначале демонстрируют видеоролик с изображением движущейся стрелки секундомера. Затем в указанные моменты времени (0, 5, 10 и т.д. секунд) испытуемый сам произносит слово «раз».

Результаты структурной и функциональной МРТ получены в НБИКС-технологий НИЦ «Курчатовский институт» на томографе SIEMENS Magnetom Verio 3 Tesla. Для получения структурного изображения мозга с высоким разрешением (T1-взвешенное изображение) использованы следующие параметры последовательности быстрого градиентного эхо (rapid gradient echo): 176 срезов, TR (время повторения) = 1 900 мс, TE (время эхо) = 2,19 мс, толщина среза = 1 мм, угол переворота = 90, время инверсии = 900 мс, поле наблюдения = 250×218 мм. Для получения данных фМРТ использованы следующие параметры: TR = 2 с, TE = 20 мс, количество срезов – 42, размер воксела – 2×2×2 мм. Дополнительно получены данные для уменьшения пространственных искажений эхо-планарных изображений.

Все фМРТ-данные предварительно обработаны с помощью пакета SPM8. В рамках каждой из парадигм выполнены попарные сравнения на основании статистики Стьюдента и получены индивидуальные и групповые карты с уровнем значимости $p < 0{,}001$. Все полученные статистические карты наносились на шаблонное Т-1 изображение и производилась анатомическая привязка «активных» вокселов к атласу CONN.

Результаты исследования и обсуждение

Результаты исследования электрической активности мозга при наблюдении и репродукции пятисекундного ритма. Изучение латеральной организации мозга испытуемых показало, что среди мужчин преобладают правши (27 человек), имеются амбидекстры (4 человека) и отсутствуют левши. Среди женщин также преобладали правши – 31, имелись амбидекстры – 1 и левши – 2.

Изучение корреляционных и спектральных характеристик мю-ритма при наблюдении и репродукции пятисекундного ритма позволило обнаружить у мужчин и женщин зависимость изменений этих характеристик от частоты мю-ритма, вида и этапа выполняемой деятельности. В частности, в серии «Наблюдение за репродукцией ритма» на этапе «Выполнение действия» по сравнению с фоном у мужчин наблюдается статистически значимое снижение спектральной мощности ЭЭГ в отведении С3 на частоте 9 Гц на 10,1% ($p < 0{,}005$), а на частоте 10 Гц – на 9,4% ($p < 0{,}05$). В то же время на этапе «Подготовка» по сравнению с фоном статистически значимые изменения спектральной мощности ЭЭГ на частотах мю-ритма у мужчин отсутствовали. Сходные изменения спектральной мощности ЭЭГ на частотах мю-ритма обнаружены при репродукции ритма левой и правой рукой. Так, в серии с репродукцией ритма правой рукой на этапе «Выполнение действия» по сравнению с фоном у мужчин наблюдается статистически значимое снижение спектральной мощности ЭЭГ в отведении С3 на частоте 9 Гц на 22% ($p < 0{,}01$), а на частоте 11 Гц – на 33,5% ($p < 0{,}001$), в отведении С4 на частоте 8 Гц – на 18,5% ($p < 0{,}001$), а на частоте 11 Гц – на 2,1% ($p < 0{,}02$). Зависимость изменений спектральных характеритстик мю-ритма от его частоты, вида и этапа выполняемой деятельности обнаружена и у жнщин. В частности, при репродуции пятисекундного ритма правой рукой на этапе «Вполнение действия» по сравнению с фоном у них наблюдается в отведении С4 на частоте 8 Гц статистически значимое повышение спектральной мощности ЭЭГ ($p < 0{,}01$), а на частоте 9 Гц в том же отведении − снижение на 10,8% ($p < 0{,}02$). Вероятно, обнаруженное на отдельных частотах снижение спектральной мощности мю-ритма на этапах «Подготовка» и «Выполнение действия» отражает активацию «двигательных» зеркальных нейронов [1].

Анализ корковых взаимодействий на частоте мю-ритма между центральными и другими зонами коры при наблюдении и репродукции пятисекунд-

ного ритма позволил обнаружить у мужчин и женщин зависимость этих взаимодействий от вида и этапа выполняемой деятельности. Зависимость корковых взаимодействий от вида и этапа выполняемой деятельности у мужчин и женщин при наблюдении и репродукции пятисекундного ритма иллюстрирует рис. 1.

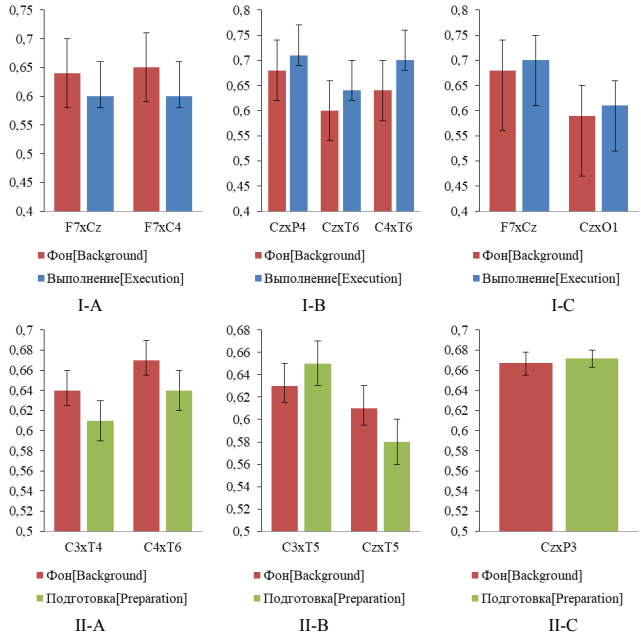


Рис. 1. Зависимость корковых взаимодействий на частоте мю-ритма от вида и этапа выполняемой деятельности у мужчин (I) и женщин (II) в сериях «Наблюдение за репродукцией ритма» (*A*), «Репродукция ритма левой рукой» (*B*) и «Репродукция ритма правой рукой» (*C*).
Примечание: на оси ординат отложены значения коэффициента корреляции в отн. ед.; приведены только статистически значимые ($p < 0{,}05$) различия
[**Fig. 1.** Dependence of the found cortical interactions at the frequency of the mu rhythm on the type and stage of the performed activity in men (I) and women (II) in the series “Observation of rhythm reproduction” (A), “Rhythm reproduction with the left hand” (B) and “Rhythm reproduction with the right hand” (C).
Note: the values of the correlation coefficient in relative units are plotted on the ordinate axis; only statistically significant ($p < 0.05$) differences are shown]

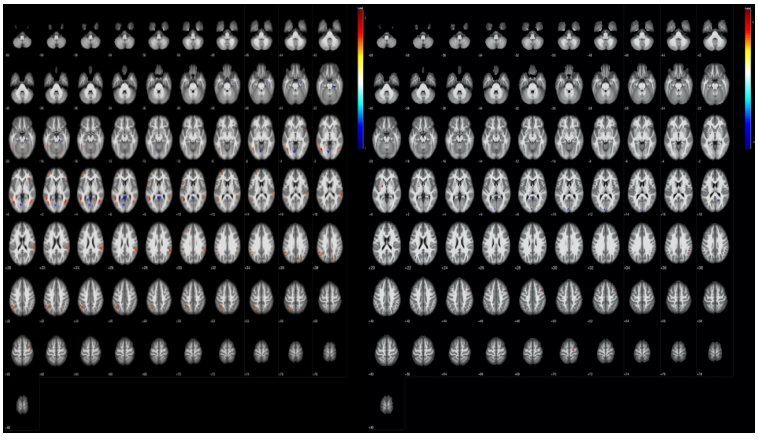
Результаты фМРТ-исследования активности мозга при наблюдении и репродукции пятисекундного ритма. Изучение латеральной организации мозга испытуемых показало, что среди 20 мужчин преобладают правши (18 человек), имеются левши (2 человека) и отсутствуют амбидекстры. Среди 20 женщин также преобладают правши (17 человек), имеется левша и 2 амбидекстра.

Сравнение условий наблюдения за рукой оператора, который воспроизводит пятисекундный ритм, с состоянием, связанным с наблюдением за не-

подвижной рукой оператора, позволило обнаружить у мужчин активацию сенсорных, двигательных и ассоциативных зон коры и в частности верхней лобной извилины слева, средней лобной извилины справа и слева, прецентральной извилины слева, прекунеуса, затылочной веретеновидной извлины справа, парагиппокамповой извилины слева, язычной извилины справа и некоторых других зон коры, а также хвостатого ядра.

У женщин в тех же условиях обнаружена активация верхней, средней и нижней лобных извилин справа, прецентральной извилины справа и слева, надкраевой извилины справа, средней и нижней височных извилин, справа и слева, угловой извилины справа и других зон коры, а также бледного шара и скорлупы.

Групповые статистические карты, полученные у мужчин и женщин при сравнении между собой условий наблюдения за рукой оператора, который воспроизводит пятисекундный ритм, и состоянием, связанным с просмотром видеоролика с изображением неподвижной руки оператора, нанесенные на шаблонное Т-1 изображение высокого разрешения, представлены на рис. 2.



A B

Рис. 2. Групповые статистические карты, нанесенные на шаблонное Т-1 изображение высокого разрешения, полученные у мужчин (*A*) и женщин (*B*) при сравнении условий наблюдения за рукой оператора, который воспроизводит заданный ритм, нажимая на клавишу, и состоянием покоя, когда испытуемому демонстрируется видеоролик с изображением неподвижной руки оператора. Здесь и далее цветовые шкалы характеризуют разные уровни активации/деактивации мозговых структур: красный цвет – максимальная активация, синий – максимальная деактивация

[**Fig. 2.** Group statistical maps plotted on a high-resolution template T-1 image obtained in men (A) and women (B) when comparing the conditions for observing the operator's hand, which reproduces a given rhythm by pressing a key, and the state of rest when a video with the image of the stationary hand of the operator is shown to the subject. Hereinafter, color map scales characterize ed different levels of activation/deactivation of the brain structures: red - Maximum activation and, blue - Maximum deactivation]

Гендерные различия проявились и в разной численности активированных мозговых структур, и в разном уровне их активации. Так, если у мужчин при наблюдении за оператором, которой воспроизводит заданный ритм, активируются в верхней лобной извилине справа – 0, слева – 43 воксела, то у женщин в той же извилине активируются слева – 0, справа – 17 вокселов. Вероятно, обнаруженные различия связаны с особенностями латеральной организации мозга у мужчин и женщин.

Сравнение результатов фМРТ-сканирования мозга при репродукции пятисекундного ритма с состоянием покоя позволило обнаружить у мужчин и женщин частично активацию тех же областей мозга, что и при наблюдении за репродукцией ритма, а именно верхней лобной извилины справа и слева, средней лобной извилины справа, нижней лобной извилины справа, прецентральной извилины справа и слева, средней височной извилины справа, базальных ганглиев, а также сингулярной извилины справа, гиппокампа, инсулярной коры справа, миндалины справа и других областей мозга. Однако и общая численность активированных структур, и уровень их активации отличаются при наблюдении и репродукции ритма.

Групповые статистические карты, полученные у мужчин и женщин при сравнении условий воспроизведения пятисекундного ритма левой рукой по отношению к состоянию покоя с фиксацией взора на белый крест в центре экрана, нанесенные на шаблонное Т-1 изображение высокого разрешения, представлены на рис. 3. Оказалось, что при репродукции ритма левой рукой гендерные различия проявляются наиболее ярко. Так, если у мужчин число активированных вокселов в области прецентральной извилины справа и слева составляет соответственно 36 и 15 вокселов, то у женщин – соответственно 387 и 589 вокселов.

Результаты исследования электрической активности мозга при наблюдении и произнесении неэмоционального слова. Проведенные исследования позволили обнаружить у мужчин и женщин в центральных областях коры статистически значимые изменения спектральной мощности ЭЭГ на частотах мю-ритма при наблюдении и произнесении неэмоционального слова. Оказалось, что характер этих изменений зависит от частоты данного ритма, вида и этапа выполняемой деятельности. В частности, у мужчин в серии «Наблюдение за произнесением неэмоционального слова» на этапе «Выполнение действия» обнаружено статистически значимое ($p < 0,05$) по сравнению с фоном снижение спектральной мощности ЭЭГ на 1,8% в отведении С3 только на частоте 8 Гц. Наряду с этим обнаружены статистически значимые межполушарные различия изменений спектральной мощности мю-ритма на разных этапах выполняемой деятельности. Так, если у мужчин в серии «Наблюдение за произнесением неэмоционального слова» на этапе «Выполнение действия» в отведении С3 на частоте 8 Гц спектральная мощность мю-ритма по сравнению с фоном снижается ($p < 0,05$) на 1,8%, то в отведении С4 на той же частоте наблюдается повышение мощности этого

ритма на 6,3% ($p < 0,02$). По-видимому, обнаруженное на некоторых частотах снижение спектральной мощности мю-ритма отражает активацию «коммуникативных» зеркальных нейронов [1], а найденные межполушарные различия в изменении спектральной мощности мю-ритма свидетельствуют о преимущественной активации левополушарных «коммуникативных» нейронов.

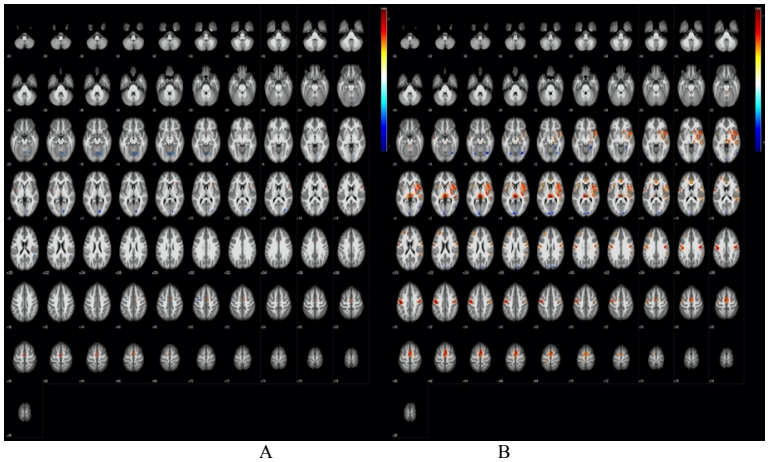


Рис. 3. Групповые статистические карты, нанесенные на шаблонное Т-1 изображение высокого разрешения, полученные у мужчин (*A*) и женщин (*B*) при сравнении условий воспроизведения пятисекундного ритма левой рукой и состояния покоя с фиксацией взора на белом кресте в центре затемненного экрана [**Fig. 3.** Group statistical maps plotted on a high-resolution template T-1 image obtained in men (A) and women (B) when comparing the conditions for reproducing a five-second rhythm with the left hand and at rest with fixation of the gaze on a white cross in the center of a darkened screen]

Зависимость изменений спектральных характеристик мю-ритма от его частоты, вида и этапа выполняемой деятельности обнаружена и у женщин. Так, если при наблюдении за произнесением неэмоционального слова на этапе «Подготовка» в отведении С3 на частоте 10 Гц наблюдается статистически значимое ($p < 0,05$) по сравнению с фоном снижение спектральной мощности ЭЭГ на 59,4%, то на этапе «Выполнение действия» в том же отведении обнаружено статистически значимое по сравнению с фоном снижение спектральной мощности ЭЭГ на частотах мю-ритма 10 Гц (на 26,6%, $p < 0,01$), 12 Гц (на 33,2%, $p < 0,01$) и 13 Гц (на 56,5%, $p < 0,01$).

Анализ корковых взаимодействий на частоте мю-ритма между центральными и другими зонами коры позволил обнаружить у мужчин и женщин при наблюдении и произнесении слов зависимость этих взаимодействий от вида и этапа выполняемой деятельности. Это проявилось, в частности, у мужчин и женщин в статистически значимом ($p < 0,05$), по сравнению с фоном, повышении уровней корковых связей на частоте мю-ритма на этапах

«Подготовка» и «Выполнение действия» при наблюдении за произнесением неэмоционального слова. Зависимость корковых взаимодействий от этапа выполняемой деятельности у мужчин и женщин при наблюдении за произнесением неэмоционального слова иллюстрирует рис. 4.

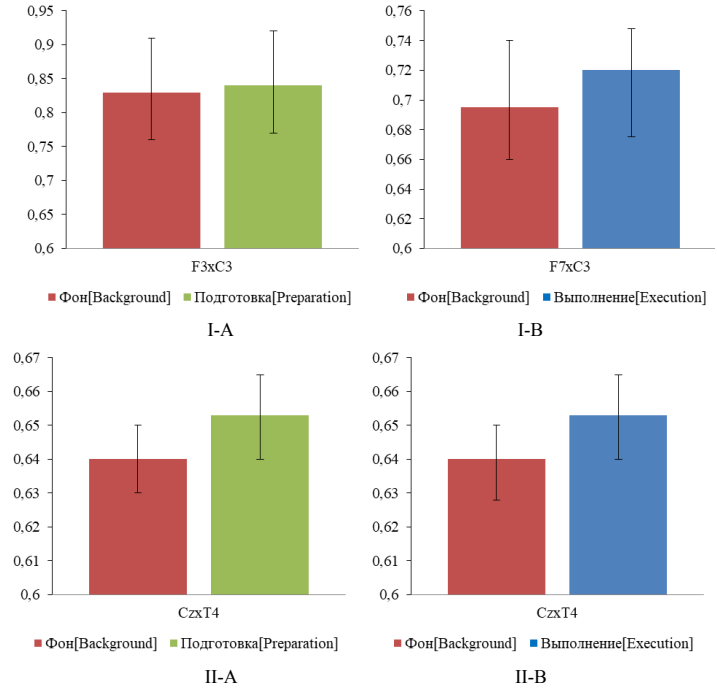


Рис. 4. Различия уровней корковых связей на частоте мю-ритма между этапами выполняемой деятельности «Фон» − «Подготовка» (*A*), «Фон» − «Выполнение» (*B*) у мужчин (I) и женщин (II) в серии «Наблюдение за произнесением неэмоционального слова». *Примечание:* на оси ординат отложены значения коэффициента корреляции в отн. ед.; на рисунке приведены только статистически значимые различия ($p < 0,05$)

[**Fig. 4.** Differences in the levels of cortical connections at the frequency of the mu rhythm between the stages of the performed activity “Background” - “Preparation” (A) and “Background” - “Execution” (B) in men (I) and women (II) in the series “ Observation of pronouncing non-emotional words”. *Note*: the y-axis shows the values of the correlation coefficient in relative units; the figure shows only statistically significant differences ($p < 0.05$)]

Гендерные различия проявились, в частности, в том, что если у мужчин на этапах подготовки и выполнении речевого действия наблюдается усиление связей между лобной и центральной зонами коры левого полушария (рис. 4, I), то у женщин − между центральной и височной зонами коры правого полушария (рис. 4, II)

Результаты фМРТ-исследования активности мозга при наблюдении и произнесении неэмоционального слова. Сравнение условий наблюде-

ния за оператором, который произносит слово «раз» в моменты перехода стрелки секундомера через деления 0, 5, 10 и т.д. секунд с состоянием покоя (просмотр видеоролика с изображением неподвижного лица оператора), позволило обнаружить у мужчин активацию средней лобной извилины слева, лобной орбитальной коры справа, фронтального полюса справа и слева, верхней височной извилины справа и слева, средней височной извилины справа и слева, височной площадки слева, надкраевой извилины справа, а также таламуса справа и слева, хвостатого ядра, бледного шара и скорлупы. Гендерные различия проявились, в частности, в том, что у мужчин при наблюдении за произнесением слова «раз» активируется и большее количество мозговых структур, и они активируются сильнее. Так, если у мужчин при наблюдении за оператором, который произносит неэмоциональное слово, активируются в области верхней височной извилины справа − 28, слева − 33 воксела, то у женщин активируются в той же извилине справа − 7, слева − 0 вокселов.

Групповые статистические карты, нанесенные на шаблонное Т-1 изображение высокого разрешения, полученные у мужчин и женщин при сравнении между собой условий наблюдения за оператором, который произносит слово «раз» в моменты перехода стрелки секундомера через деления 0, 5, 10 и т.д. секунд, и состоянием покоя (просмотр видеоролика с изображением неподвижного лица оператора), представлены на рис. 5.

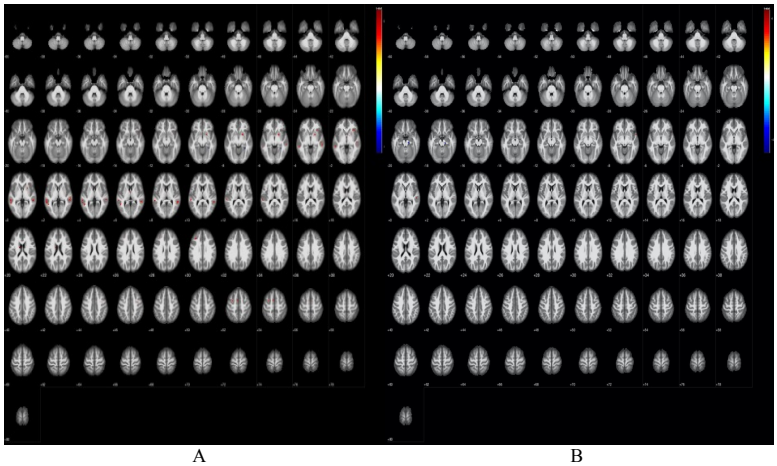


Рис. 5. Групповые статистические карты, нанесенные на шаблонное Т-1 изображение высокого разрешения, полученные у мужчин (*A*) и женщин (*B*) при сравнении условий наблюдения за оператором, который произносит слово «раз» в моменты перехода стрелки секундомера через деления 0, 5, 10 и т.д. секунд, и состоянием покоя (просмотр видеоролика с изображением неподвижного лица оператора)
[**Fig. 5.** Group statistical maps plotted on a high-resolution template T-1 image obtained in men (A) and women (B) when comparing observation conditions for an operator who pronounces the word “RAZ” at the moments of transition of the stopwatch hand through divisions 0, 5, 10, etc. seconds, and a state of rest (viewing a video with an image of the stationary operator’s face)]

Сравнение условий произнесения слова «раз» с состоянием покоя позволило обнаружить у мужчин и женщин частично активацию тех же областей мозга, что и при наблюдении за произнесением этого слова, а также активацию верхней, средней и нижней лобной извилин, дополнительной моторной коры, прецентральной и постцентральной извилин, средней и верхней височной извилин, предклинья, язычной и клиновидной коры, таламуса, гиппокампа, базальных ганглиев и мозжечка. Гендерные различия проявились, в частности, в том, что у мужчин «заинтересованные» области мозга активируются сильнее. Так, если у мужчин число активированных вокселов в области прецентральной извилины справа и слева, составляет соответственно 545 и 1 152 воксела, то у женщин – соответственно 446 и 388 вокселов.

Групповые статистические карты, нанесенные на шаблонное Т-1 изображение высокого разрешения, полученные у мужчин (*A*) и женщин (*B*) при сравнении между собой условий произнесения слова «раз» вслух в моменты перехода стрелки секундомера через деления 0, 5, 10 и т.д. секунд и состоянием покоя (просмотр видеоролика с изображением движущейся стрелки секундомера), представлены на рис. 6.

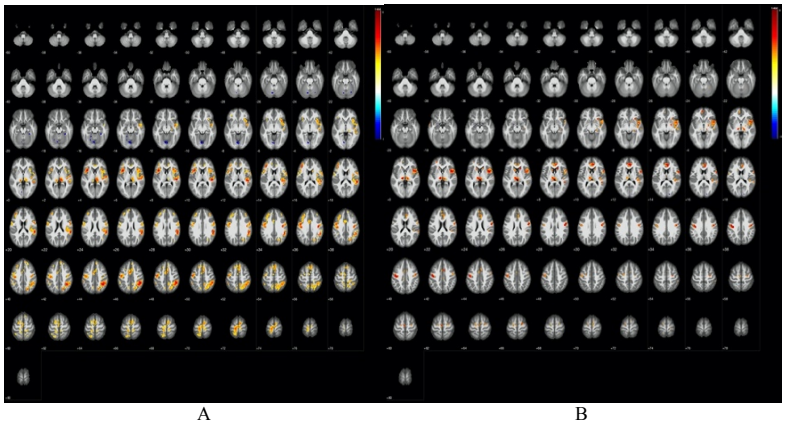


Рис. 6. Групповые статистические карты, нанесенные на шаблонное Т-1 изображение высокого разрешения, полученные у мужчин (*A*) и женщин (*B*) при сравнении между собой условий произнесения слова «раз» вслух в моменты перехода стрелки секундомера через деления 0, 5, 10 и т.д. секунд, и состоянием покоя (просмотр видеоролика с изображением движущейся стрелки секундомера)
[**Fig. 6.** Group statistical maps plotted on a high-resolution template T-1 image obtained in men (A) and women (B) when comparing the conditions for pronouncing the word “RAZ” aloud at the moments of transition of the stopwatch hand through divisions 0, 5, 10, etc. seconds, and a state of rest (watching a video with a moving stopwatch hand)]

Проведенные исследования показали, что предлагаемая деятельность, связанная с наблюдением и репродукцией ритма, с наблюдением и произнесением слов, сопровождается активацией зеркальных нейронов, что проявилось в депрессии мю-ритма на отдельных частотах на этапах подготовки

и выполнения транзитивных и речевых действий. Оказалось, что активация этих нейронов чаще всего сопровождается усилением корковых связей на частоте мю-ритма между центральными и другими зонами коры. Вероятно, это усиление корковых связей обусловлено передачей сигналов из сенсорных, двигательных и ассоциативных зон коры в те области коры, где расположены «двигательные» и «коммуникативные» зеркальные нейроны [1].

Установлено, что характер обнаруженных изменений зависит от частоты мю-ритма, вида и этапа выполняемой деятельности и гендерных различий. Эти результаты согласуются с литературными данными, которые свидетельствуют о том, что мю-ритм неоднороден, включает ряд частот, которые, вероятно, имеют разное функциональное значение [7, 8], а также о том, что реактивность мю-ритма, а следовательно, и активность зеркальных нейронов существенно зависит от индивидуальных особенностей человека [9,10].

Какую же роль играют зеркальные нейроны в интерпретации действий и намерений?

Согласно популярной в настоящее время гипотезе [13], зеркальные нейроны могут служить нейрональной основой для интерпретации действий, подражательного обучения и имитации поведения других людей. Предполагается, что понимание действий и намерений другого человека достигается путем копирования его действий мозгом наблюдателя посредством актуализации соответствующих двигательных программ [18]. Однако с этой точки зрения неясно, почему зеркальные нейроны активируются не только при наблюдении, но также при выполнении и мысленном воспроизведении одного и того же действия [1]. Можно ожидать, что во всех этих случаях указанные нейроны выполняют одну и ту же функцию.

Как показали результаты наших томографических исследований, выполнение деятельности, связанной с наблюдением за репродукцией ритма, сопровождается у мужчин активацией верхней лобной извилины слева, средней лобной извилины справа и слева, прецентральной извилины слева, прекунеуса, затылочной веретеновидной извлины справа, парагиппокамповой извилины слева, язычной извилины справа и некоторых других зон коры, а также хвостатого ядра. У женщин в тех же условиях активируются области верхней, средней и нижней лобных извилин справа, прецентральной извилины справа и слева, надкраевой извилины справа, средней и нижней височных извилин справа и слева, угловой извилины справа и других зон коры, а также бледного шара и скорлупы. Вероятно, эти структуры образуют функциональную систему, которая обеспечивает понимание транзитивных действий и намерений. Важно отметить, что в состав этой системы помимо областей коры (передняя часть нижнетеменной коры, нижняя часть прецентральной извилины, задняя часть нижнелобной извилины), где находятся «двигательные» зеркальные нейроны [1], входят и другие зоны коры, а также базальные ганглии, которые считаются местом хранения двигательных программ. Это позволяет думать, что сами по себе «двигательные» зер-

кальные нейроны не обеспечивают понимание действий и намерений, хотя и участвуют в этих процессах. В этом плане мы солидарны с мнением некоторых исследователей, которые также считают, что сами по себе зеркальные нейроны не обеспечивают понимание действий и намерений других людей [14–16]. Важно отметить, что активацию зон коры при наблюдении, выполнении и мысленном представлении действий, которые не входят в ядро зеркальной системы, отмечали и другие исследователи [19, 20].

Проведенные томографические исследования также показали, что репродукция ритма сопровождается у мужчин и женщин частично активацией тех же областей мозга, что и при наблюдении за репродукцией ритма, а именно верхней лобной извилины справа и слева, средней лобной извилины справа, нижней лобной извилины справа, прецентральной извилины справа и слева, средней височной извилины справа, базальных ганглиев, а также сингулярной извилины справа, гиппокампа, инсулярной коры справа, миндалины, справа и других областей мозга. Вероятно, перечисленные структуры образуют функциональную систему, которая обеспечивает репродукцию ритма. Участие указанных структур в процессах восприятия и репродукции ритма подтверждают и некоторые литературные данные, свидетельствующие о том, что важную роль в этих процессах играют обширные области слуховой и моторной коры, дополнительная моторная кора, префронтальные области, нижняя теменная долька, базальные ганглии и мозжечок [21].

Поскольку речь, как и репродукция ритма, являются частными случаями сложной сенсомоторной деятельности, следовало ожидать, что закономерности, обнаруженные при восприятии времени, будут справедливы и в отношении речи.

Проведенные нами исследования показали, что наблюдение за оператором, который произносит слово «раз» в моменты перехода стрелки секундомера через деления 0, 5, 10 и т.д. секунд, сопровождается у мужчин активацией различных областей мозга и среди них средней лобной извилины слева, лобной орбитальной коры справа, фронтального полюса справа и слева, верхней височной извилины справа и слева, средней височной извилины справа и слева, височной площадки слева, надкраевой извилины справа, а также таламуса справа и слева, хвостатого ядра, бледного шара и скорлупы. Гендерные различия проявились, в частности, в том, что у мужчин при наблюдении за произнесением слова «раз» активируется и большее количество мозговых структур, и они активируются сильнее. Вероятно, указанные структуры относятся к системе, которая обеспечивает интерпретацию речевых действий.

Согласно имеющимся данным «коммуникативные» зеркальные нейроны, отвечающие за формирование речи у человека, находятся в вентральной области премоторной коры и близко расположенной к ней зоне Брока [22]. Однако полученные нами результаты свидетельствуют о том, что в интерпретации речевых действий помимо указанных структур участвуют лобные,

височные и теменные зоны коры, а также базальные ганглии. Эти данные показывают, что сами по себе «коммуникативные» зеркальные нейроны не обеспечивают понимание речевых действий другого человека, хотя и участвуют в этом процессе.

Установлено, что произнесение слова «раз» вслух сопровождается у мужчин частично активацией тех же областей мозга, что и при наблюдении за произнесением этого слова, а также активацией верхней, средней и нижней лобной извилин, дополнительной моторной коры, прецентральной и постцентральной извилин, средней и верхней височной извилин, предклинья, язычной и клиновидной коры, таламуса, гиппокампа, базальных ганглиев и мозжечка. Гендерные различия проявились, в частности, в том, что у мужчин заинтересованные области мозга активируются сильнее. Вероятно, перечисленные мозговые структуры образуют систему, которая обеспечивает продукцию речи. Это подтверждают и результаты томографических исследований [23], свидетельствующие о том, что в обеспечении речевой функции, помимо речевых центров Брока и Вернике, участвуют значительные области мозга и в частности лимбическая кора и подкорковые структуры.

Обнаруженные в наших исследованиях усиление корковых связей на частоте мю-ритма между центральными и другими зонами коры и активация базальных ганглиев при наблюдении и репродукции ритма, при наблюдении и произнесении слов позволяют предположить, что «двигательные» и «коммуникативные» зеркальные нейроны выполняют функцию посредника и обеспечивают взаимодействие между префронтальной корой, которая участвует в планировании, постановке целей и инициации действия, двигательными и сенсорными зонами коры, а также местами хранения в мозге двигательных программ. Результатом взаимодействия этих структур, вероятно, и является понимание действий и намерений другого человека. Эта «посредническая» функция зеркальных нейронов объясняет, почему они активируются не только при наблюдении, но также при выполнении или мысленном воспроизведении действий.

Проведенные нами исследования позволили обнаружить отчетливые гендерные различия активности зеркальных нейронов при наблюдении и выполнении транзитивных и речевых действий, что соответствует литературным данным [11]. Вероятно, эти различия связаны главным образом с особенностями латеральной организации мозга у мужчин и женщин, которые оказывают существенное влияние на речь [24] и другие когнитивные функции человека [10, 25, 26].

Заключение

Таким образом, проведенные исследования показали, что когнитивная деятельность, связанная с наблюдением и репродукцией ритма, с наблюдением и произнесением слов, сопровождается депрессией мю-ритма на

отдельных частотах и, чаще всего, усилением уровней корковых связей на частоте этого ритма между центральными и другими зонами коры. Характер этих изменений существенно зависит от гендерных различий, частоты мю-ритма, вида и этапа выполняемой деятельности.

Результаты фМРТ-сканирования мозга показали, что наблюдение за выполнением транзитивных и речевых действий сопровождается активацией не только тех зон коры, где расположены соответствующие «двигательные» или «коммуникативные» зеркальные нейроны, но также других зон коры и базальных ганглиев. Полученные результаты свидетельствуют о том, что сами по себе «двигательные» и «коммуникативные» зеркальные нейроны не обеспечивают понимание действий и намерений, хотя и участвуют в этих процессах. Предполагается, что они обеспечивают взаимодействие между префронтальной корой, сенсорными и двигательными зонами коры, а также местами хранения в мозге двигательных программ. Результатом взаимодействия указанных структур, по-видимому, и является понимание действий и намерений других людей. Эта «посредническая» функция зеркальных нейронов позволяет понять их участие и активность при наблюдении, выполнении и мысленном воспроизведении действий.

Литература

1. Риццолатти Дж., Синигалья К. Зеркала в мозге: О механизмах совместного действия и сопереживания. М. : Языки славянских культур, 2012. 208 с.
2. Аликина М.А., Махин С.А., Павленко В.Б. Амплитудно-частотные, топографические, возрастные особенности и функциональное значение сенсомоторного ритма ЭЭГ // Ученые записки Крымского федерального университета имени В.И. Вернадского. Биология и химия. 2016. Т. 2 (68), № 2. С. 3–24.
3. Yin S., Liu Y., Ding M. Amplitude of sensorimotor mu rhythm is correlated with BOLD from multiple brain regions: A simultaneous EEG-fMRI study // Front Hum Neurosci. 2016. № 10. PP. 364.
4. Hobson H.M., Bishop D.V.M. Mu suppression a good measure of the human mirror neuron system? // Cortex. 2016. № 82. PP. 290–310.
5. Gundlach C., Muller M.M., Nierhaus T., Villringer A., Sehm B. Modulation of somatosensory alpha rhythm by transcranial alternating current stimulation at mu-frequency // Front Hum Neurosci. 2017. № 11. PP. 432.
6. Hobson H.M., Bishop D.V.M. Reply to Bowman et al: building the foundations for moving mu suppression research forward // Cortex. 2017. № 96. PP. 126-–128.
7. Pfurtscheller G., Neuper C., and Krausz G. Functional dissociation of lower and upper frequency mu rhythms in relation to voluntary limb movement // Clin. Neurophysiol. 2000. № 111. PP. 1873–1876.
8. Лебедева Н.Н., Буркитбаев С.Е., Каримова Е.Д. Активация зеркальной системы мозга зависит от способа предъявления стимулов: непосредственно экспериментатором или как видеоролик // Журнал высшей нервной деятельности им. И.П. Павлова. 2020. № 70 (4). С. 460–472.
9. Brunsdon V.E.A., Bradford E.E.F., Ferguson H.J. Sensorimotor mu rhythm during action observation changes across the lifespan independently from social cognitive processes // Dev Cogn Neurosci. 2019. № 38. PP. 100659.

10. Anwar M.N., Navid M.S., Khan M., Kitajo K. A possible correlation between performance IQ, visuomotor adaptation ability and mu suppression // Brainresearch. 2015. № 1603. PP. 84–93.
11. Базян А.С. Зеркальные нейроны, физиологическая роль, особенности функционирования и эмоционально насыщенная карта мозга // Успехи физиологических наук. 2019. Т. 50, № 2. С. 42–62.
12. Saltuklaroglua T., Bowersb A., Harkridera A.W., Casenhisera D., Reillya K, Jensonc D.E., Thorntond D. EEG mu rhythms: Rich sources of sensorimotor information in speech processing // Brain and language. 2018. Vol. 187. PP. 41–61. doi: 10.1016/j.bandl.2018.09.005
13. Skoyles J. R. Gesture Language Origins and Right Handedness // Psychology. 2000. № 11. PP. 24–29.
14. Hickok G. Eight problems for the mirror neuron theory of action understanding in monkeys and humans // Journal of cognitive neuroscience. 2009. Т. 21, № 7. PP. 1229–1243.
15. Kosonogov V. Why the mirror neurons cannot support action understanding // Neurophysiology. 2012. Т. 44, № 6. PP. 499–502.
16. Churchland P.S. Braintrust: What neuroscience tells us about morality. Princeton : Princeton University Press, 2011. 288 p.
17. Леутин В.П., Николаева Е.И. Психофизиологические механизмы адаптации и функциональная асимметрия мозга. Новосибирск : Наука, 1988. 193 с.
18 Schippers M.B., Roebroeck A., Renken R., Nanetti L., Keysers C. Mapping the information flow from one brain to another during gestural communication // Proceedings of the National Academy of Sciences. 2010. Vol. 107, № 20. PP. 9388–9393.
19. Лебедева Н.Н., Каримова Е.Д., Карпычев В.В., Мальцев В.Ю. Зеркальная система мозга при наблюдении, выполнении и представлении моторных задач – нейрофизиологическое отражение восприятия чужого сознания // Журнал высшей нервной деятельности им. И.П. Павлова. 2018. Т. 68, № 2. С. 204–215.
20. Mukamel R., Ekstrom A.D., Kaplan J., Iacoboni M., Fried I. Single-neuron responses in humans during execution and observation of actions // Curr Biol. 2010. № 20. PP. 750–756.
21. Ковалева А.В. Физиологические основы восприятия и воспроизведения ритма в неврологии // Русский медицинский журнал. 2018. № 12 (1). С. 61–65.
22. Buccino G., Lui F., Canessa N., Patteri I., Lagravinese G., Benuzzi F., Porro C.A., Rizzolatti G. Neural circuits involved in recognition of actions performed by non conspecifies: an fMRI study // Journal of Cognitive Neuroscience. 2004. № 16. PP. 114–126.
23. Кремнева Е.И., Коновалов Р.Н., Кротенкова М.В., Кадыков А.С., Боголепова И.Н., Белонасова А.В. Функциональная асимметрия речевых структур у здоровых людей, выявляемая при помощи функциональной магнитно-резонансной томографии // Современные направления исследований функциональной межполушарной асимметрии и пластичности мозга. Экспериментальные и теоретические аспекты нейропластичности : материалы Всерос. конф. с междунар. участием / под общ. ред. С.Н. Иллариошкина, В.Ф. Фокина. М. : Научный мир, 2010. С. 361–368.
24. Вольф Н.В. Половые различия функциональной организации процессов полушарной обработки речевой информации. Ростов н/Д : Изд-во ООО «ЦВВР», 2000. 240 с.
25. Игнатова Ю.П., Макарова И.И., Зенина О.Ю., Аксенова А.В. Современные аспекты изучения функциональной межполушарной асимметрии мозга (обзор литературы) // Экология человека. 2016. № 9. С. 30–39.
26. Хорольская Е.Н., Погребняк Т.А. Гендерные особенности функциональной асимметрии полушарий мозга и каналов восприятия учебной информации у 14–15-летних подростков // Научный результат. Физиология. 2017. № 3 (1). С. 19–24.

Поступила в редакцию 30.06.2021 г.; повторно 02.12.2021 г.;
принята 17.12.2021 г.; опубликована 29.12.2021 г.

Авторский коллектив:
Бушов Юрий Валентинович, д-р биол. наук, профессор кафедры физиологии человека и животных, Биологический институт, Национальный исследовательский Томский государственный университет (Россия, 634050, г. Томск, пр. Ленина, 36).
ORCID iD: https://orcid.org/0000-0002-0596-383X
E-mail: bushov1945@mail.ru
Ушаков Вадим Леонидович, канд. биол. наук, в.н.с. Института перспективных исследований мозга, Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова (Россия, 119991, г. Москва, Ленинские горы, д. 1); с.н.с. НИЯУ МИФИ (Россия, 115409, г. Москва, Каширское шоссе 31); руководитель отдела ГБУЗ «Психиатрическая клиническая больница № 1 им. Н.А. Алексеева Департамента здравоохранения города Москвы» (Россия, 117152, г. Москва, Загородное шоссе д. 2).
E-mail: tiuq@yandex.ru
Светлик Михаил Васильевич, канд. биол. наук, доцент кафедры физиологии человека и животных, Биологический институт, Национальный исследовательский Томский государственный университет (Россия, 634050, г. Томск, пр. Ленина, 36).
E-mail: mihasv@mail.tsu.ru
ORCID iD: https://orcid.org/0000-0003-0990-2580
Карташов Сергей Иванович, н.с. НИЦ «Курчатовский институт» (Россия, 123182, г. Москва, пл. Академика Курчатова, д. 1).
E-mail: sikartashov@gmail.com
Орлов Вячеслав Андреевич, н.с. НИЦ «Курчатовский институт» (Россия, 123182, г. Москва, пл. Академика Курчатова, д. 1).
E-mail: ptica89@bk.r

For citation: Bushov Yuri V, Ushakov Vadim L, Svetlik Mikhail V, Kartashov Sergey I, Orlov Vyacheslav A. The role of mirror neurons in the interpretation of actions and intentions. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2021;56:86-107. doi: 10.17223/19988591/56/4

Yuri V. Bushov[1], Vadim L. Ushakov[2, 3, 4], Mikhail V. Svetlik[1], Sergey I. Kartashov[5], Vyacheslav A. Orlov[5]

[1]Tomsk State University, Tomsk, Russian Federation
[2]Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russian Federation
[3]MEPhI Research Institute, Moscow, Russian Federation
[4]State Medical Institution "N.A. Alekseev Psychiatric Clinical Hospital No. 1 of the Moscow City Health Department", Moscow, Russian Federation
[5]SIC "Kurchatov Institute", Moscow, Russian Federation

The role of mirror neurons in the interpretation of actions and intentions

The study of mirror neuron functions is an important problem of modern neurophysiology. According to the currently popular hypothesis, mirror neurons can serve as the neural basis for interpreting actions, mimicking the learning process, and imitating other people's behavior. However, not all researchers share this view point. The aim of this study was to investigate the role of mirror neurons in interpreting the actions and intentions. The aim of the research was to study the activity of "motor" and "communicative" mirror neurons, as well as cortical interactions at the frequency of the mu rhythm in men and women when observing and reproducing the rhythm, as well as when observing and pronouncing words. Depression of mu rhythm EEG cortical interactions at the frequency on the mu-rhythm band and the results fMRT brain scanning were used as mirror neuron activity markers.

The electroencephalographic study involved volunteers, practically healthy men (31) and women (34), students aged 18 to 23 years. During the preliminary examination, we used the Annett questionnaires to identify the leading hand. In the first series, the subject observed the operator's hand and at the start memorized a five-second rhythm,

then with the middle and forefinger of the dominant hand reproduced this rhythm, periodically pressing the space bar. The period of the rhythm was set by a visual stimulus (a white square with a side of 2 cm, periodically appearing for 200 ms in the center of the black screen). In the second and third series, the subject at the start memorized a five-second rhythm, after which he reproduced this rhythm with the fingers of his left hand, and then with the right hand. In the fourth series, the subject watched the operator who silently uttered the word "RAZ" with his lips only when the stopwatch hand on the monitor screen crossed divisions 0, 5, 10, etc. seconds. In total, the stopwatch hand made 5 revolutions. In the fifth series, the subject himself silently pronounced the word "RAZ" at the indicated times. Before performing the proposed activity and during its implementation, EEG was recorded monopolar in the frontal (F3, F4, Fz, F7, F8), central (C3, C4, Cz), temporal (T3, T4, T5, T6), parietal (P3, P4, Pz) and occipital (O1, O2) leads according to the "10-20%" system. When processing the obtained data, the maximum values of the cross-correlation functions were calculated and the spectral power was estimated for short (1.5 s), free of artifacts EEG recording segments before 3 s ("Background") and 1.5 s ("Preparation") until the moment of transitive action (pressing a key) or speech action and immediately after the specified event 1.5 s ("Performing an action").

In a part of the experiments in the series, observation and reproduction of the rhythm and observation and pronunciation of words allowed us to study the activity of the brain using the fMRI method. These studies involved volunteers: 20 men and 20 women, aged 19 to 27 years, university students. During the preliminary examination, using the Annett questionnaire, the leading hand was identified. The fMRI results were obtained on a SIEMENS Magnetom Verio 3 Tesla tomography. All fMRI data were pre-processed using the SPM8 package. Within each of the paradigms, pairwise comparisons were performed based on Student's t-test and individual and group maps were obtained with a significance level of $P < 0.001$. All obtained statistical maps were plotted on a template T-1 image and anatomical binding of the "active" voxels to the CONN atlas was made.

Our studies have shown that cognitive activity associated with the observation and reproduction of the rhythm, with the observation and pronunciation of words (*See Fig. 2, 3, 5 and 6*), is accompanied by depression of the mu rhythm at certain frequencies and, most often, an increase in the levels of cortical connections at the frequency of this rhythm between the central and other zones of the cortex. The nature of these changes significantly depends on gender differences, the frequency of the mu rhythm, as well as the type and stage of the performed activity (*See Fig. 1* and *Fig. 4*). The results of fMRI scanning of the brain showed that the observation of transitive actions associated with the reproduction of a five-second rhythm and speech actions associated with the pronunciation of words is accompanied by the activation not only of those areas of the cortex where the corresponding "motor" or "communicative" mirror neurons are located, but also other zones of the associative, sensory and motor cortex, as well as the basal ganglia (*See Fig. 2* and *Fig. 5*). The obtained data indicate that mirror neurons by themselves do not provide an understanding of actions and intentions, although they take part in these processes. It is assumed that mirror neurons are involved in mediating interactions between the prefrontal cortex, sensory and motor cortical regions, as well as storage sites of motor programs in the brain. The interaction of these structures appears to result in an understanding of actions and intentions of other people. This «mediating" function of mirror neurons allows us to understand their involvement and activity in observing, performing and mental reproducing of actions.

The paper contains 6 Figures and 26 References.

Key words: mirror neurons; cortical interactions; interpretation of actions and intentions.

The Authors declare no conflict of interest.

References

1. Rizzolatti J, Sinigaglia K. Mirrors in the brain: On the mechanisms of joint action and empathy. Moscow: Languages of Slavic Cultures Publ.; 2012. 208 p. In Russian
2. Alikina MA, Makhin SA, Pavlenko VB. EEG sensorimotor rhythm: amplitude, frequency, topography, age-dependency and functional meaning. *Scientific Notes of V.I. Vernadsky Crimean Federal University. Biology. Chemistry*. 2016;2(68):3-24. In Russian, English Summary
3. Yin S, Liu Y, Ding M. Amplitude of sensorimotor mu rhythm is correlated with BOLD from multiple brain regions: A simultaneous EEG-fMRI study. *Front Hum Neurosci*. 2016;10:364. doi: 10.3389/fnhum.2016.00364
4. Hobson HM, Bishop DVM. Mu suppression – A good measure of the human mirror neuron system? *Cortex*. 2016;82:290-310. doi: 10.1016/j.cortex.2016.03.019
5. Gundlach C, Muller MM, Nierhaus T, Villringer A, Sehm B. Modulation of somatosensory alpha rhythm by transcranial alternating current stimulation at mu-frequency. *Front Hum Neurosci*. 2017;11:432. doi: 10.3389/fnhum.2017.00432
6. Hobson HM, Bishop DVM. Reply to Bowman et al: building the foundations for moving mu suppression research forward. *Cortex*. 2017;96:126-128. doi: 10.1016/j.cortex.2017.06.012
7. Pfurtscheller G., Neuper C. and Krausz G. Functional dissociation of lower and upper frequency mu rhythms in relation to voluntary limb movement. *Clin. Neurophysiol*. 2000;111:1873-1876.
8. Lebedeva NN, Burkitbaev SE, Karimova ED. The mirror neuron system activation depends on how the stimuli are demonstrated: directly by the experimenter or via video. *Zh Vyssh Nerv Deiat IP Pavlova = I.P. Pavlov Journal of Higher Nervous Activity*. 2020;70(4):460-472. In Russian, English Summary
9. Brunsdon VEA, Bradford EEF, Ferguson HJ. Sensorimotor mu rhythm during action observation changes across the lifespan independently from social cognitive processes. *Dev Cogn Neurosci*. 2019;38:100659. doi: 10.1016/j.dcn.2019.100659
10. Olonenko ES, Kodochigova AI, Kirichug VF, Deeva MA. Psychophysiological aspects of gender differentiation. *Psychosomatic and Integrative Studies*. 2016;2(1):1-4.
11. Bazyan AS. Mirror neurons, physiological role, functioning features and emotionally saturated brain map. *Advances in Physiological Sciences*. 2019;50(2):42-62.
12. Saltuklaroglua T, Bowersb A, Harkridera AW, Casenhisera D, Reillya KJ, Jensonc DE, Thorntond D. EEG mu rhythms: Rich sources of sensorimotor information in speech processing. *Brain and Language*. 2018;187:41-61. doi: 10.1016/j.bandl.2018.09.005
13. Skoyles JR. Gesture, language, origins, and right handedness. *Psycoloquy*. 2000;11:24-29.
14. Hickok G. Eight problems for the mirror neuron theory of action understanding in monkeys and humans. *Journal of Cognitive Neuroscience*. 2009;21(7):1229-1243. doi: 10.1162%2Fjocn.2009.21189
15. Kosonogov V. Why the mirror neurons cannot support action understanding. *Neurophysiology*. 2012;44(6):499-502. doi: 10.1007/s11062-012-9327-4
16. Churchland-Braintrust PS. What neuroscience tells us about morality. Princeton: Princeton University Press; 2011. 288 p. doi: 10.1515/9781400838080
17. Leutin VP, Nikolaeva EI. Psikhofiziologicheskie mekhanizmy adaptatsii i funktsional'naya asimmetriya mozga [Psychophysiological mechanisms of adaptation and the functional asymmetry of the brain]. Novosibirsk: Nauka, Siberian branch Publishing House; 1988. 193 p. In Russian
18. Schippers MB, Roebroeck A, Renken R, Nanetti L, Keysers C. Mapping the information flow from one brain to another during gestural communication. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2010;107(20):9388-9393. doi: 10.1073/pnas.1001791107

19. Lebedeva NN, Karimova ED, Karpychev VV, Maltsev VYu. The human brain mirror system in the observation, implementation and representation motor tasks - neurophysiological reflection of another conscious perception. *Zh Vyssh Nerv Deiat IP Pavlova = I.P. Pavlov Journal of Higher Nervous Activity*. 2018;68(2):204-215. In Russian, English Summary
20. Mukamel R, Ekstrom AD, Kaplan J, Iacoboni M, Fried I. Single-neuron responses in humans during execution and observation of actions. *Curr Biol*. 2010;20(8):750-756. doi: 10.1016/j.cub.2010.02.045
21. Kovaleva AV. Physiological basis of rhythm perception and reproduction in neurology. *Russian Medical Journal*. 2018;12(1):61-65.
22. Buccino G, Lui F, Canessa N, Patteri I, Lagravinese G, Benuzzi F, Porro CA, Rizzolatti G. Neural circuits involved in recognition of actions performed by non conspecifies: an fMRI study. *Journal of Cognitive Neuroscience*. 2004;16:114-126. doi: 10.1162/089892904322755601
23. Kremneva EI, Konovalov RN, Krotenkova MV, Kadykov AS, Bogolepova IN, Belonasova AV. Functional asymmetry of speech structures in healthy people, detected using functional magnetic resonance imaging. In: *Modern directions of research of functional interhemispheric asymmetry and brain plasticity. Experimental and theoretical aspects of neuroplasticity. Materials of the All-Russian conference with international participation*. Illarioshkina S and Fokine VF, editors. Moscow: Scientific World; 2010. pp. 361-368.
24. Wolf NV. Sex differences in the functional organization of the processes of hemispheric processing of speech information. Rostov-on-Don: Publishing House of LLC TsVVR; 2000. 240 p. In Russian
25. Ignatova YuP, Makarova II, Zenina OYu, Aksenova AV. Current aspects of functional hemispheric asymmetry studying (literature review). *Human Ecology*. 2016;9:30-39. In Russian
26. Khorolskaya EN, Pogrebnyak TA. Gender features of functional asymmetry of the brain hemispheres and channels of perception of educational information in 14-15-year-old adolescents. *Nauchnyy rezul'tat. Seriya Fiziologiya*. 2017;3(1):19-24. doi: 10.18413/2409-0298-2017-3-1-19-24

Received 30 June, 2021; Revised 02 December, 2021;
Accepted 17 December, 2021; Published 29 December, 2021.

Author info:
Bushov Yuri V, Dr. Sci. (Biol.), Professor of the Department of Human and Animal Physiology, Biological Institute, Tomsk State University, 36 Lenin Ave., Tomsk 634050, Russian Federation.
E-mail: bushov1945@mail.ru
Ushakov Vadim L, Cand. Sci. (Biol.), Leading Researcher of the Institute for Advanced Brain Research, Lomonosov Moscow State University, 1 Leninskie Gory, 119991 Moscow, Russian Federation; Senior Researcher of the MEPhI Research Institute, 31v Kashirskoe shosse, 115409 Moscow, Russian Federation; Head of the Department of the State Medical Institution "N.A. Alekseev Psychiatric Clinical Hospital No. 1 of the Moscow City Health Department", 2 Zagorodnoye Shosse, 117152 Moscow, Russian Federation.
E-mail: tiuq@yandex.ru
Svetlik Mikhail V, Cand. Sci. (Biol.), Assoc. Professor of the Department of Human and Animal Physiology, Biological Institute, Tomsk State University, 36 Lenin Ave., Tomsk 634050, Russian Federation.
E-mail: mihasv@mail.tsu.ru
ORCID iD: https://orcid.org/0000-0003-0990-2580
Kartashov Sergey I, Researcher of the SIC "Kurchatov Institute", 1 Akademika Kurchatov Square, 1123182 Moscow, Russian Federation.
E-mail: sikartashov@gmail.com
Orlov Vyacheslav A, Researcher of the SIC "Kurchatov Institute", 1 Akademika Kurchatov Square, 1123182 Moscow, Russian Federation.
E-mail: ptica89@bk.ru

Вестник Томского государственного университета. Биология. 2021. № 56. С. 108–124

УДК 612.821
doi: 10.17223/19988591/56/5

С.А. Махин, А.И. Кайда, Е.В. Эйсмонт, А.А. Михайлова, В.Б. Павленко

Крымский федеральный университет им. В.И. Вернадского, г. Симферополь, Россия

Динамика частоты альфа-ритма ЭЭГ при слуховом восприятии действий и ее связь с уровнем интеллекта у детей 7–10 лет

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ и Министерства образования, науки и молодежи Республики Крым в рамках научного проекта № 20-413-910001 р_а.

Исследована динамика индивидуальной частоты теменно-затылочного альфа-ритма (ИЧА) электроэнцефалограммы (ЭЭГ) у детей в возрасте 7–10 лет (n = 62) при восприятии с закрытыми глазами звуков знакомых инструментальных действий (перемещение компьютерной мыши экспериментатором), а также ее связь с показателями развития вербального и невербального интеллекта. В исходной ситуации расслабленного бодрствования выявлены значимо более высокие значения ИЧА в группе девочек 9–10 лет по сравнению с группой 7–8 лет; различия между группами мальчиков не достигали статистической значимости. Установлено, что уровень развития невербального интеллекта положительно коррелировал (r = 0,28) с ИЧА в совокупной выборке детей. Условие слухового восприятия знакомых инструментальных действий приводило к снижению ИЧА у большинства испытуемых, что в наибольшей степени выражено в группе девочек 9–10 лет. Дети, показавшие рост ИЧА в процессе звукового восприятия знакомых инструментальных действий, характеризовались более низким, по сравнению со сверстниками, уровнем развития невербального интеллекта. Результаты исследования указывают на наличие связи между особенностями реактивности индивидуальной частоты альфа-ритма и уровнем развития невербального интеллекта у детей младшего школьного возраста.

Ключевые слова: индивидуальная частота альфа-ритма; слуховое восприятие действий; вербальный интеллект; невербальный интеллект

Для цитирования: Махин С.А., Кайда А.И., Эйсмонт Е.В., Михайлова А.А., Павленко В.Б. Динамика частоты альфа-ритма ЭЭГ при слуховом восприятии действий и ее связь с уровнем интеллекта у детей 7–10 лет // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2021. № 56. С. 81–97. doi: 10.17223/19988591/56/5

Введение

Среди различных ритмов электроэнцефалограммы (ЭЭГ) альфа-ритм обладает наиболее устойчивыми индивидуальными характеристиками, прежде всего – показателями спектральной мощности и доминирующей частоты [1, 2]. Попытки выявить связь между интериндивидуальными различиями в доминирующей частоте альфа-ритма ЭЭГ человека (так называемая ин-

дивидуальная частота альфа-ритма, ИЧА) и эффективностью когнитивной переработки информации неоднократно предпринимались исследователями еще во второй половине прошлого века [3, 4]. К настоящему времени продемонстрирована возможность использования показателя ИЧА как предиктора меры успешности при выполнении человеком различных перцептивных [5, 6] и когнитивных [7] задач. Показано, что индивиды с относительно низкими значениями ИЧА обрабатывают информацию медленнее [8], а также менее успешны при выполнении задач на оценку памяти [4] и общего интеллекта [9] по сравнению с индивидами, имеющими относительно высокие показатели ИЧА.

ИЧА принято рассматривать как довольно устойчивый индивидуальный признак [10], обладающий высокой степенью наследуемости [11, 12] и тест-ретестовой надежности [13, 14]. Интериндивидуальные различия в ИЧА в состоянии покоя могут рассматриваться как эндофенотипические черты, которые связаны с различиями в механизмах активации мозга и генерации альфа-волн [15] и характеризуют предрасположенность к эффективной когнитивной деятельности [16]. Обращает на себя внимание также тот факт, что снижение ИЧА сопровождает процессы выраженного ослабления ряда когнитивных способностей в пожилом возрасте [17, 18].

Ряд исследователей указывает на возможность использования показателя ИЧА в качестве одного из информативных нейрофизиологических маркеров общей когнитивной эффективности мозга человека [9, 10]. Например, в исследованиях со взрослыми испытуемыми показано, что наибольшая успешность в обучении достигается у лиц, ЭЭГ которых отличается сочетанием высокой частоты и широкого диапазона альфа-активности [19]. При этом значимая связь между ИЧА и уровнем общего интеллекта обнаруживается лишь в группе людей позднего зрелого возраста [20].

Мы полагаем, что исследования особенностей взаимосвязи между индивидуальной эффективностью когнитивных процессов и параметрами осцилляций ЭЭГ в частотном диапазоне альфа-ритма более продуктивно осуществлять в контексте анализа характеристик реактивности ИЧА в процессе выполнения когнитивных задач различной степени сложности и модальной специфичности. Включение в анализ показателей общего интеллектуального развития подразумевает учет уже известных закономерностей между эффективностью когнитивной обработки и степенью вовлечения в нее релевантных мозговых процессов (так называемая теория нервной эффективности [21]), которые, в свою очередь, могут отражаться в динамике отдельных параметров ЭЭГ, в частности модуляциях ИЧА.

Цель данного исследования – изучение особенностей реактивности доминирующей частоты альфа-ритма у детей младшего школьного возраста в процессе слухового восприятия звуков, сопровождающих знакомые инструментальные движения, а также оценка ее возможной связи с показателями развития вербального и невербального интеллекта. Дополнительно оценено

возможное влияние на данные показатели и связь с ними таких факторов, как пол и возраст ребенка.

Материалы и методики исследования

Испытуемые и критерии их отбора. В настоящем исследовании приняли участие дети младшего школьного возраста в диапазоне от 7 до 10 лет (62 человека), которые соответствовали специальным критериям отбора. Данный возрастной период выбран с целью ограничения возможного влияния на зависимые переменные (уровни вербального и невербального интеллекта) факторов, связанных с социальной ситуацией развития и психофизиологическими особенностями взросления. С целью изучения возможного влияния фактора возраста выборку участников дополнительно делили на две группы: 7–8 лет (24 мальчика, 10 девочек) и 9–10 лет (14 мальчиков, 14 девочек). Родителям участвующих в исследовании детей предоставлена актуальная информация, касающаяся целей и процедуры исследования. От родителей получено письменное согласие на участие их детей в эксперименте. Настоящее исследование соответствовало этическим принципам Хельсинкской декларации 1964 г. и одобрено этическим комитетом Крымского федерального университета им. В.И. Вернадского. Основной критерий отбора испытуемых для дальнейшего анализа в рамках настоящего исследования – наличие нормального (или скорректированного до нормального) уровня зрения и слуха, предпочтение правой руки в работе с компьютерной мышью, а также достаточный уровень когнитивного развития (уровень общего интеллекта не менее 80 баллов). Дополнительные требования – наличие как минимум 20 секунд безартефактной записи ЭЭГ в рамках анализируемых этапов эксперимента, а также отсутствие статистических выбросов в анализируемых показателях.

Процедура эксперимента. В ходе эксперимента испытуемого и экспериментатора размещали в положении сидя за расположенными рядом рабочими местами (экспериментатор справа на расстоянии около 1,5 м). Перед каждым из них на столе находились монитор и компьютерная мышь (КМ). На экран монитора перед испытуемым выводили видеоизображение участка стола экспериментатора с КМ. Совокупность экспериментальных заданий включала в себя этапы (длительностью 30 с каждый) пассивной зрительной фиксации на видеоизображении неподвижной КМ, выполнения самостоятельных круговых движений с КМ, наблюдения за аналогичными движениями экспериментатора, имитации движений экспериментатора в режиме реального времени, периода отдыха при условии закрытых глаз, а также слухового восприятия характерных звуков, сопровождавших движения КМ экспериментатора (при условии закрытых глаз). С более детальным содержанием методики эксперимента можно ознакомиться в ранее опубликованных публикациях [22, 23].

В данной работе анализировали динамику ЭЭГ участников на этапах эксперимента, соответствующих двум заключительным ситуациям при условии закрытых глаз: расслабленного бодрствования (РБ) и слухового восприятия (СВ) знакомых движений с КМ, осуществляемых экспериментатором. Выбор именно этих двух этапов обусловлен следующими соображениями: во-первых, ожиданием того, что к моменту их достижения у участников уже должны сформироваться прочные слуховые ассоциации между выполнением экспериментатором инструментальных движений и сопровождающими их периодическими звуками трения КМ о рабочую поверхность стола и, во-вторых, относительной простотой выделения доминирующей частоты альфа-ритма в затылочно-теменных отведениях даже при условии открытых глаз. С целью сохранения устойчивого внимания к звуковым стимулам участникам предварительно давали задание подсчитать количество циклов вращения экспериментатором КМ, которые они воспринимали на слух.

Регистрация ЭЭГ. Запись, обработку и анализ ЭЭГ осуществляли по общепринятой методике с помощью автоматизированного комплекса, состоящего из электроэнцефалографа «Нейрон-Спектр-3» (фирма «Нейрософт», Россия) и персонального компьютера. ЭЭГ-потенциалы отводили монополярно от 19 электродов, стандартно расположенных по системе 10–20. В качестве референтного электрода использовали объединенные контакты, закрепленные на мочках ушей. Частоты среза фильтров высоких и низких частот составляли соответственно 1,5 и 35 Гц, частота оцифровки ЭЭГ-сигналов – 250 Гц, эпохи анализа – 4 с (с перекрытием 50%). Сигналы обрабатывали с помощью быстрого преобразования Фурье. Для обработки данных использовали компьютерную программу WinEEG (фирма «Мицар», Россия). Артефакты удаляли с помощью встроенного в приложение метода независимых компонент с дополнительным визуальным контролем качества записи.

Определение частоты альфа-ритма и ее реактивности. Областью интереса в рамках настоящего исследования выступала активность латерально расположенных теменных (P3, P4) и затылочных (O1, O2) электродов, для которых рассчитывались показатели ИЧА в диапазоне частот 7–13 Гц (с помощью компьютерной программы «EEG-Mapping 3», программист Е.Н. Зинченко), усредненные по четырем указанным отведениям в совокупности для соответствующих этапов эксперимента. Реактивность частоты альфа-ритма определялась отдельно для каждого испытуемого как разница между значениями доминирующей частоты альфа-ритма в двух ситуациях: слухового восприятия инструментальных движений и расслабленного бодрствования (с закрытыми глазами). Положительные значения реактивности частоты указывали на ее рост в условиях слухового восприятия движений, а отрицательные – на ее падение.

Уровень интеллекта. Уровень общего интеллектуального развития участников оценен с помощью детского варианта теста Векслера (WISC)

[24] непосредственно в день проведения эксперимента. Методика состоит из 12 субтестов, по результатам выполнения которых рассчитывают уровни развития вербального и невербального интеллекта, а также интегральный балл общего интеллекта. Суммы первичных оценок переведены в стандартные баллы в соответствии с возрастными нормами для каждого участника исследования. В контексте настоящей работы проанализированы показатели вербального и невербального интеллекта отдельно.

Статистическая обработка. Собранные материалы обрабатывали в программном пакете StatSoft Statistica 12.0 с помощью стандартных методов описательной и индукционной статистики. Рассчитаны средние значения анализируемых показателей, а также соответствующие им среднеквадратические (стандартные) отклонения. Для оценки нормальности распределения использован W-критерий Шапиро–Уилка. Статистические выбросы определены с помощью критерия Граббса. Различия между уровнями анализируемых переменных оценены с помощью *t*-критерия Стьюдента для независимых выборок. Связь между показателями интеллекта и доминирующей частотой альфа-ритма оценена с помощью расчета коэффициентов корреляции Пирсона. Оценка значимости изменений в частоте альфа-ритма проведена с помощью многофакторного дисперсионного анализа с повторными измерениями. Оценка связи между показателями реактивности частоты альфа-ритма и уровнями вербального и невербального интеллекта выполнена с помощью однофакторного дисперсионного анализа. Данные в работе представлены в виде средней арифметической величины и стандартного отклонения ($M \pm SD$).

Результаты исследования

Усредненные по возрастной группе и полу показатели вербального и невербального интеллекта, а также индивидуальной частоты затылочно-теменного альфа-ритма в исследуемой выборке детей представлены в табл. 1.

Различия в ИЧА между участниками разного пола в младшей группе незначимы, при этом в группе детей в возрасте 9–10 лет у девочек данный показатель статистически значимо выше ($t = –3{,}66$; $p = 0{,}001$).

При сравнении детей одного пола в старшей группе мальчиков увеличение частоты альфа-ритма несущественное, а в группе девочек – статистически значимое ($t = 2{,}32$; $p = 0{,}03$).

Статистически значимых различий в уровне развития вербального и невербального интеллекта детей разного пола и возраста не выявлено.

Корреляционный анализ взаимосвязи между ИЧА и степенью развития интеллекта позволил выявить статистически значимую положительную корреляцию с уровнем невербального интеллекта младших школьников ($r = 0{,}28$; $p = 0{,}028$). Корреляционное поле, отражающее данную взаимосвязь, представлено на рис. 1.

Таблица 1 [Table 1]

Усредненные показатели индивидуальной частоты альфа-ритма и уровней развития вербального и невербального интеллекта в группах детей разного пола и возраста
[Mean individual alpha peak frequency values and verbal and nonverbal intelligence scores in children grouped by gender and age] (*M* ± *SD*)

Показатель [Indicator]	Возраст, год [Age, years]			
	7–8		9–10	
	Мальчики [Boys]	Девочки [Girls]	Мальчики [Boys]	Девочки [Girls]
Частота альфа-ритма, Гц [Alpha peak frequency, Hz]	9,18 ± 0,54	9,45 ± 0,76	9,25 ± 0,61	10,11 ± 0,63
Вербальный интеллект, балл [Verbal intelligence score]	111,6 ± 14,6	109,9 ± 5,7	112,1 ± 14,0	114,4 ± 15,4
Невербальный интеллект, балл [Nonverbal intelligence score]	112,3 ± 13,2	110,3 ± 11,9	110,4 ± 12,5	118,4 ± 12,2

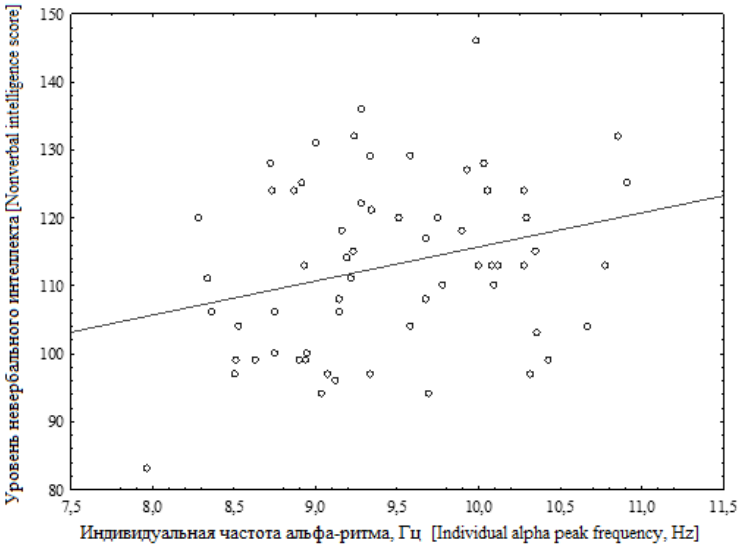


Рис. 1. Взаимосвязь между индивидуальной частотой альфа-ритма и уровнем невербального интеллекта у детей 7–10 лет.

Примечание. По оси абсцисс отложены значения индивидуальной частоты альфа-ритма, Гц. По оси ординат – уровень развития невербального интеллекта, в баллах

[**Fig. 1.** Correlation between individual alpha peak frequency and nonverbal intelligence score in children aged 7-10 years. On the X-axis - Individual alpha peak frequency, Hz. On the Y-axis - Nonverbal intelligence score]

В ситуации слухового восприятия инструментальных движений относительно условия расслабленного бодрствования (с закрытыми глазами)

значение доминирующей частоты альфа-ритма в совокупной выборке испытуемых снижалось в среднем на 0,13 ± 0,28 Гц. Значимость модуляций ИЧА в связи с анализируемыми экспериментальными условиями оценивали с помощью дисперсионного анализа с повторными измерениями. Условие СВ инструментальных движений статистически значимо влияло на частоту альфа-ритма ($F_{1, 58} = 16{,}79$; $p < 0{,}001$) как в качестве основного фактора, так и при его взаимодействии с фактором пола ($F_{1, 58} = 7{,}61$; $p = 0{,}008$), а также при взаимодействии с факторами пола и возраста ($F_{1, 58} = 6{,}6$; $p = 0{,}013$).

По результатам индивидуальной оценки реактивности частоты альфа-ритма совокупную выборку детей дополнительно разделили на подгруппы в соответствии с характером модуляций частоты альфа-ритма: тех, у кого частота альфа-ритма росла более чем на 0,1 Гц (подгруппа роста частоты альфа-ритма), тех, у кого частота альфа-ритма падала более чем на 0,1 Гц (подгруппа падения частоты альфа-ритма), а также тех, у кого частота альфа-ритма изменялась несущественно, в пределах ±0,1 Гц (подгруппа стабильной частоты альфа-ритма).

Усредненные значения сдвига доминирующей частоты альфа-ритма в ситуации СВ во всех подгруппах, а также количество детей в каждой из них с определенным типом реактивности частоты альфа-ритма представлены в табл. 2.

Таблица 2 [Table 2]

Показатели сдвига индивидуальной частоты альфа-ритма в ситуации слухового восприятия инструментальных движений относительно условия спокойного бодрствования в группах детей разного пола и возраста
[Individual alpha peak frequency shifts under condition of the auditory perception of instrumental movements relative to the condition of wakeful rest in children grouped by gender and age] (*M* ± *SD*, n)

Показатель [Indicator]	Возраст, год [Age, years]			
	7–8		9–10	
	Мальчики [Boys]	Девочки [Girls]	Мальчики [Boys]	Девочки [Girls]
Средний сдвиг частоты альфа-ритма, Гц [Mean shift value for alpha rhythm frequency, Hz]	–0,11 ± 0,23	–0,12 ± 0,25	0,02 ± 0,33	–0,34 ± 0,2
Рост частоты альфа-ритма, количество человек [Increased alpha rhythm frequency, number of subjects]	2	5	4	0
Стабильная частота альфа-ритма, количество человек [Stable alpha rhythm frequency, number of subjects]	6	2	5	1
Снижение частоты альфа-ритма, количество человек [Decreased alpha rhythm frequency, number of subjects]	13	6	5	13

Сравнительная гистограмма показателей вербального и невербального интеллекта в подгруппах с разным типом реактивности частоты альфа-ритма в ситуации СВ представлена на рис. 2.

По причине относительно низкого числа испытуемых с определенным типом реактивности частоты альфа-ритма в отдельных подгруппах, выделенных на основе возраста и пола участников, дальнейший анализ взаимосвязей между модуляциями частоты альфа-ритма и интеллектуальным развитием детей проводили без учета факторов пола и возраста.

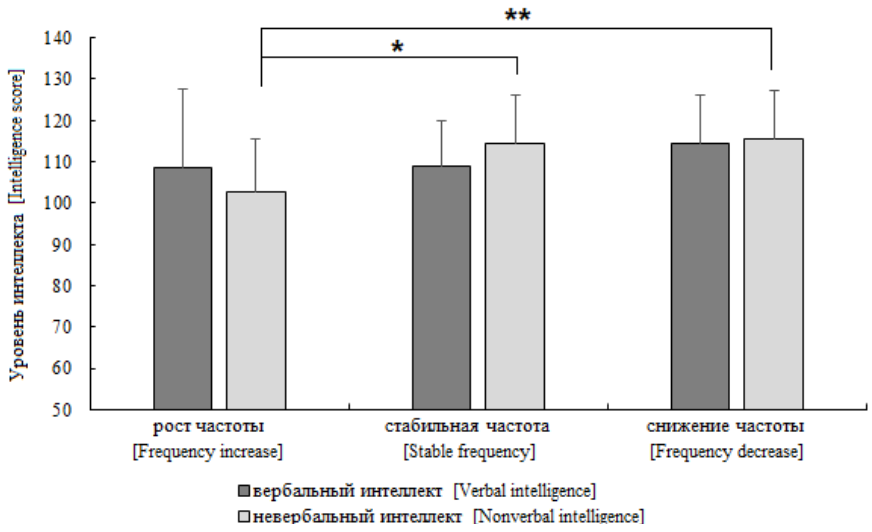


Рис. 2. Средние показатели уровня развития вербального и невербального интеллекта в подгруппах детей, демонстрирующих разный тип реактивности частоты альфа-ритма в ситуации слухового восприятия инструментальных движений. *Примечание*. На оси абсцисс указан тип модуляций частоты альфа-ритма в ответ на слуховое восприятие инструментальных движений; на оси ординат обозначен уровень развития интеллекта, в баллах; * – статистически значимые различия при $p < 0{,}05$; ** – статистически значимые различия при $p < 0{,}01$

[**Fig. 2.** Mean values of verbal and nonverbal intelligence levels in children grouped by different types of individual alpha peak frequency reactivity under condition of the auditory perception of instrumental movements. On the X-axis - Alpha frequency modulation type in response to the auditory perception of instrumental movements. On the Y-axis - Intelligence score. * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$]

Однофакторный дисперсионный анализ, выполненный для показателей вербального и невербального интеллекта (отдельно для каждого типа интеллекта) у детей, относящихся к подгруппам с разным характером реактивности частоты альфа-ритма, позволил выделить значимые различия только в уровне невербального интеллекта ($F_{2,59} = 4{,}95$; $p = 0{,}01$).

Расчет контрастов (F-статистика) выявил статистически значимо более низкие показатели невербального интеллекта в подгруппе детей, продемонстрировавших в ситуации СВ рост частоты альфа-ритма, относительно

подгруппы со стабильными показателями частоты альфа-ритма (t = –2,4; p = 0,019), а также относительно подгруппы, в которой у детей частота альфа-ритма снижалась (t = –3,11; p = 0,003) (см. рис. 2).

Обсуждение результатов исследования

При сопоставлении показателей доминирующей частоты теменно-затылочного альфа-ритма в ситуации РБ выявлены статистически значимо более высокие значения в группе девочек 9–10 лет по сравнению как со сверстниками мальчиками, так и с девочками из младшей группы в возрасте 7–8 лет. Данный факт может указывать на более высокую скорость роста индивидуальной частоты альфа-ритма в анализируемом возрастном диапазоне именно у девочек и, по сути, соответствует результатам, полученным некоторыми другими исследователями [25]. Таким образом, уже в возрасте 9–10 лет имеется возможность зарегистрировать статистически более высокие показатели пиковой частоты альфа-ритма у девочек при сопоставлении с мальчиками, предшествующие аналогично наблюдаемому соотношению во взрослой популяции [26, 27].

Важно подчеркнуть, что различия в степени развития вербального и невербального интеллекта в изучаемых подгруппах не достигали уровня статистической значимости, что указывает на достаточную однородность исследуемой выборки по этим показателям. А выявленная для совокупной выборки положительная корреляция между уровнем невербального интеллекта и доминирующей частотой альфа-ритма в ситуации РБ действительно может свидетельствовать о несколько более высокой эффективности невербальной когнитивной обработки информации у детей младшего школьного возраста с более высокими значениями индивидуальной частоты альфа-ритма. Отсутствие значимой связи между доминирующей частотой альфа-ритма и уровнем развития вербального интеллекта может говорить о том, что успешность овладения языковыми навыками в большей степени зависит от благоприятных условий развития и воспитания, чем от базовых психофизиологических характеристик индивида.

Особый интерес вызывает тот факт, что условие СВ звуков, сопровождающих знакомые инструментальные движения, приводило к статистически значимому снижению ИЧА в совокупной выборке испытуемых. Можно предположить, что активность в теменно-затылочных участках коры тормозилась в процессе аудиального восприятия, что, в свою очередь, приводило к снижению доминирующей частоты альфа-ритма в соответствующих отведениях ЭЭГ. С учетом уже полученных результатов можно говорить о наличии тренда на снижение активности в теменно-затылочных областях коры в процессе слухового узнавания и дальнейшего восприятия звуковых сигналов, свидетельствующих о действиях другого человека.

Анализируемая в настоящей работе экспериментальная ситуация относится к группе задач, гипотетически вызывающих активацию так называемой зеркальной системы мозга в ходе восприятия действий, осуществляемых другими [28], маркером активации которой могут выступать модуляции мю-ритма (разновидность альфа-ритма) в центральных и прилегающих к ним областях коры [29]. В частности, исследователи указывают на функциональную специфичность отдельных поддиапазонов мю-ритма, которые могут отражать активность разных нейросетевых осцилляторов [30]. Поэтому мы решили дополнительно учесть в анализе разнотипные модуляции частоты альфа-ритма, которые могут отражать особенности когнитивной обработки детьми экспериментальных стимулов. Условно определив варианты модуляций ИЧА в ситуации СВ как стабильные (в пределах ±0,1 Гц относительно ситуации РБ), увеличивающиеся (рост более чем на 0,1 Гц) и снижающиеся (снижение более чем на 0,1 Гц), мы получили результаты, которые сложно трактовать однозначно по причине редкой встречаемости модуляций отдельного типа при определенных сочетаниях факторов. Однако более всего бросается в глаза факт практически однородного снижения значений ИЧА в подгруппе девочек в возрасте 9–10 лет, которая характеризовалась также и более высокими значениями исходной частоты теменно-затылочного альфа-ритма. Данный факт дополнительно свидетельствует о необходимости принимать во внимание возможность ускоренного роста частоты ЭЭГ у девочек уже к 9–10 годам, в частности, при исследовании закономерностей, показывающих связь между особенностями ЭЭГ-активности и показателями когнитивного развития детей младшего школьного возраста.

Предварительно обозначив тип модуляций ИЧА как независимую переменную для проведения однофакторного дисперсионного анализа различий в степени развития вербального и невербального интеллекта, мы обнаружили, что испытуемые, частота альфа-ритма которых в процессе аудиального восприятия инструментальных движений росла, характеризовались значительно более низким уровнем развития невербального интеллекта. Указанный показатель составил 102,7 ± 12,7 балла против 114,3 ± 11,9 в группе со стабильной ИЧА и 115,5 ± 11,7 – в группе с падением ИЧА. Следует указать, что данная группа детей была относительно малочисленной (~18%), поэтому полученные результаты требуют дополнительного подтверждения. Реакция роста частоты теменно-затылочного альфа-ритма в ситуации СВ испытуемыми знакомых инструментальных движений могла быть признаком, например, актуализации зрительно-пространственных представлений, ассоциированных с выполнявшимися раньше действиями. Возможно, особенности экспериментальной ситуации (испытуемых не информировали заранее о том, что в ситуации расслабления с закрытыми глазами им будут предъявлены звуковые стимулы) требовали от некоторых испытуемых необходимости лучше понять происходящее, обращаясь к более ярким зрительным образам. При этом могли активироваться дополнительные, более высокочастотные

нейронные осцилляторы диапазона альфа-ритма. Судя по полученным результатам, такие реакции свойственны детям с более низкой степенью развития невербального интеллекта, которая тем не менее находилась все еще в пределах среднего уровня данного показателя (90–109 баллов). В качестве альтернативного объяснения можно предположить, что выявленная закономерность может быть следствием разной скорости привыкания к слуховым стимулам у детей, имеющих разный уровень невербального интеллекта. Возможно, у детей с низкой скоростью привыкания, которая может быть следствием меньшей степени развития невербального интеллекта, слуховые стимулы, связанные с движением КМ, вызывали дополнительную активацию ЦНС. Как результат, частота альфа-ритма у таких детей нарастала. В то же время в выборке детей с более высоким интеллектом привыкание наступало раньше, следствием чего наблюдалось угасательное торможение ЦНС. В результате частота альфа-ритма у них либо в целом существенно не изменялась, либо даже снижалась.

Таким образом, можно заключить, что в период младшего школьного возраста у детей с относительно низкими показателями невербального интеллекта условие аудиального восприятия знакомых инструментальных движений приводит к значимой активации теменно-затылочных областей коры, маркером чего является рост доминирующей частоты альфа-ритма в соответствующих отведениях ЭЭГ. В целом же уровень невербального интеллекта может быть связан с индивидуальными особенностями развития совокупности нейросетевых осцилляторов неокортекса, что и проявляется в разнонаправленных реакциях изменения ИЧА.

Выводы

1. В границах младшего школьного возраста индивидуальная частота теменно-затылочного альфа-ритма в ситуации расслабленного бодрствования у мальчиков различается незначительно между группами в возрасте 7–8 и 9–10 лет. У девочек данный показатель в старшей группе статистически значимо выше ($p < 0{,}001$).

2. Для детей в возрасте 7–10 лет обнаружена статистически значимая положительная связь между индивидуальной частотой альфа-ритма в ситуации расслабленного бодрствования и уровнем развития невербального интеллекта. Связь с вербальным интеллектом не выявлена.

3. Условие слухового восприятия звуков, сопровождающих знакомые инструментальные действия, приводит к снижению частоты теменно-затылочного альфа-ритма у большей части детей младшего школьного возраста. В наибольшей степени это характерно для группы девочек 9–10 лет. Относительно небольшая доля детей (~18%), демонстрирующих в этих условиях рост частоты теменно-затылочного альфа-ритма, характеризуется более низкими по сравнению со сверстниками показателями невербального интел-

лекта. Таким образом, уровень невербального интеллекта может быть связан с индивидуальными особенностями развития нейросетевых осцилляторов, которые и проявляются у разных детей в разнонаправленных реакциях изменения частоты альфа-ритма.

Литература

1. Базанова О.М. Вариабельность и воспроизводимость индивидуальной частоты альфа-ритма ЭЭГ в зависимости от экспериментальных условий // Журнал высшей нервной деятельности. 2011. № 61 (1). С. 102–111.
2. Лебедева Н.Н., Каримова Е.Д. Устойчивость паттернов ЭЭГ человека в различных задачах: проблема аутентификации личности // Журнал высшей нервной деятельности им. И.П. Павлова. 2020. Т. 70, № 1. С. 40–49.
3. Vogel W., Broverman D.M. Relationship between EEG and test intelligence: A critical review // Psychological Bulletin. 1964. Vol. 62, № 2. PP. 132–144.
4. Klimesch W. EEG alpha and theta oscillations reflect cognitive and memory performance: A review and analysis // Brain Research Reviews. 1999. Vol. 29, № 2–3. PP. 169–195.
5. Cecere R., Rees G., Romei V. Individual differences in alpha frequency drive cross modal illusory perception // Current Biology. 2015. Vol. 25, № 2. PP. 231–235.
6. Samaha J., Postle B.R. The speed of alpha-band oscillations predicts the temporal resolution of visual perception // Current Biology. 2015. Vol. 25, № 22. PP. 2985–2990.
7. Klimesch W., Doppelmayr M., Hanslmayr S. Upper alpha ERD and absolute power: Their meaning for memory performance // Prog Brain Res. 2006. № 159. PP. 151–165.
8. Klimesch W., Doppelmayr M., Schimke H., Pachinger T. Alpha frequency, reaction time, and the speed of processing information // Journal of Clinical Neurophysiology. 1996. Vol. 13, № 6. PP. 511–518.
9. Grandy T.H., Werkle-Bergner M., Chicherio C., Lovden M., Schmiedek F., Lindenberger U. Individual alpha peak frequency is related to latent factors of general cognitive abilities // NeuroImage. 2013. № 79. PP. 10–18.
10. Grandy T.H., Werkle-Bergner M., Chicherio C., Schmiedek F., Lovden M., Lindenberger U. Peak individual alpha frequency qualifies as a stable neurophysiological trait marker in healthy younger and older adults // Psychophysiology. 2013. Vol. 50, № 6. PP. 570–582.
11. Malone S.M., Burwell S.J., Vaidyanathan U., Miller M.B., McGue M., Iacono W.G. Heritability and moleculargenetic basis of resting EEG activity: A genome-wide association study // Psychophysiology. 2014. Vol. 51, № 12. PP. 1225–1245.
12. Smit C.M., Wright M.J., Hansell N.K., Geffen G.M., Martin N.G. Genetic variation of individual alpha frequency (IAF) and alpha power in a large adolescent twin sample // International Journal of Psychophysiology. 2006. Vol. 61, № 2. PP. 235–243.
13. Kondacs A., Szabo M. Long-term intra-individual variability of the background EEG in normal // Clinical Neurophysiology. 1999. Vol. 110, № 10. PP. 1708–1716.
14. Näpflin M., Wildi M., Sarnthein J. Test-retest reliability of resting EEG spectra validates a statistical signature of persons // Clinical Neurophysiology. 2007. Vol. 118, № 11. PP. 2519–2524.
15. Bazanova O.M., Vernon D. Interpreting EEG alpha activity // Neurosci Biobehav Rev. 2014. № 44. PP. 94–110.
16. Афтанас Л.И., Тумялис А.В. Индивидуальная частота α осцилляций электроэнцефалограммы как нейрофизиологический эндофенотип эмоциональных предиспозиций // Вестник Российской академии медицинских наук. 2013. Т. 68, № 12. С. 69–79.
17. Hedden T., Gabrieli J.D.E. Insights into the ageing mind: A view from cognitive neuroscience // Nature Reviews Neuroscience. 2004. Vol. 5, № 2. PP. 87–96.

18. Salthouse T.A. Neuroanatomical substrates of age-related cognitive decline // Psychological Bulletin. 2011. Vol. 137, № 5. PP. 753–784.
19. Базанова О.М., Афтанас Л.И. Успешность обучения и индивидуальные частотно-динамические характеристики альфа-активности электроэнцефалограммы // Вестник Российской академии медицинских наук. 2006. № 6. С. 30–33.
20. Белоусова Л.В., Разумникова О.М., Вольф Н.В. Возрастные особенности связи интеллекта и характеристик ЭЭГ // Журнал высшей нервной деятельности им. И.П. Павлова. 2015. Т. 65, № 6. С. 699.
21. Neubauer A.C., Grabner R.H., Fink A., Neuper C. Intelligence and neural efficiency: further evidence of the influence of task content and sex on the brain-IQ relationship // Brain Res Cogn Brain Res. 2005. Vol. 25, № 1. PP. 217–225.
22. Eismont E.V., Makhin S.A., Bakunova A.V., Kaida A.I., Pavlenko V.B. Properties of the EEG μ rhythm and its reactivity during the performance, observation, imitation, and auditory recognition of movements in children aged 4–14 years // Human Physiology. 2017. Vol. 43, № 3. PP. 274–279.
23. Кайда А.И., Махин С.А., Эйсмонт Е.В., Павленко В.Б. Возрастная динамика и топография реактивности индивидуального мю-ритма ЭЭГ у детей 4–14 лет // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2019. № 45. С. 106–127.
24. Филимоненко Ю.И. Тест Д. Векслера. Диагностика структуры интеллекта (детский вариант): методическое руководство. СПб. : ИМАТОН, 2016. 106 с.
25. Soroko S.I., Shemyakina N.V., Nagornova Z.V., Bekshaev S.S. Longitudinal study of EEG frequency maturation and power changes in children on the Russian North // International Journal of Developmental Neuroscience. 2014. № 38. PP. 127–137.
26. Langrova J., Kremlacek J., Kuba M., Kubova Z., Szanyi J. Gender impact on electrophysiological activity of the brain // Physiol. Res. 2012. № 61. PP. 119–127.
27. Garces P., Vicente R., Wibral M., Pineda-Pardo J.A., Lopez M.E., Aurtenetxe S. Brain-wide slowing of spontaneous alpha rhythms in mild cognitive impairment // Front. Aging Neurosci. 2013. № 5. PP. 100.
28. Лебедева Н.Н., Каримова Е.Д., Карпычев В.В., Мальцев В.Ю. Зеркальная система мозга при наблюдении, выполнении и представлении моторных задач – нейрофизиологическое отражение восприятия чужого сознания // Журн. высш. нерв. деят. им. И.П. Павлова. 2018. Т. 68, № 2. С. 204–215.
29. Fox N.A., Bakermans-Kranenburg M.J., Yoo K.H., Bowman L.C., Cannon E.N., Vanderwert R.E., Ferrari P.F. Assessing human mirror activity with EEG mu rhythm: A meta-analysis // Psychol Bull. 2016. Vol. 142, № 3. PP. 291–313.
30. Бушов Ю.В., Светлик М.В., Есипенко Е.А., Джафарова С.Р. Корковые взаимодействия и спектральные характеристики мю-ритма у человека при наблюдении, произнесении и мысленном воспроизведении неэмоционального слова // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2019. № 45. С. 91–105.

Поступила в редакцию 30.04.2021 г.; повторно 20.11.2021 г.;
принята 17.12.2021 г.; опубликована 29.12.2021 г.

Авторский коллектив:
Махин Сергей Анатольевич, канд. биол. наук, доцент кафедры общей психологии и психофизиологии, факультет психологии, Крымский федеральный университет им. В.И. Вернадского (Россия, 295007, г. Симферополь, пр. Академика Вернадского, 4).
ORCID iD: https://orcid.org/0000-0002-3288-0343
E-mail: smakhin@inbox.ru
Кайда Анна Ивановна, канд. биол. наук, м.н.с. кафедры общей психологии и психофизиологии, факультет психологии, Крымский федеральный университет им. В.И. Вернадского (Россия, 295007, г. Симферополь, пр. Академика Вернадского, 4).
ORCID iD: https://orcid.org/0000-0002-0208-8638
E-mail: kaydaanna@gmail.com

Эйсмонт Евгения Владимировна, канд. биол. наук., доцент кафедры физиологии человека и животных и биофизики, факультет биологии и химии, Крымский федеральный университет им. В.И. Вернадского (Россия, 295007, г. Симферополь, пр. Академика Вернадского, 4).
ORCID iD: https://orcid.org/0000-0002-1668-5345
E-mail: evgenija.eismont@mail.ru
Михайлова Анна Андреевна, канд. биол. наук, ст. преподаватель кафедры физиологии человека и животных и биофизики, факультет биологии и химии, Крымский федеральный университет им. В.И. Вернадского (Россия, 295007, г. Симферополь, пр. Академика Вернадского, 4).
ORCID iD: https://orcid.org/0000-0002-6386-9147
E-mail: anna.kulenkova@gmail.com
Павленко Владимир Борисович, д-р биол. наук, профессор, зав. кафедрой общей психологии и психофизиологии, факультет психологии, Крымский федеральный университет им. В.И. Вернадского (Россия, 295007, г. Симферополь, пр. Академика Вернадского, 4).
ORCID iD: https://orcid.org/0000-0003-3311-3688
E-mail: vpav55@gmail.com

For citation: Makhin SA, Kaida AI, Eismont YV, Mikhailova AA, Pavleko VB. The EEG alpha rhythm frequency dynamics during the auditory perception of actions and its relation to intelligence level in children aged 7-10 years. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology.* 2021;56:108-124. doi: 10.17223/19988591/56/5

Sergey A. Makhin, Anna I. Kaida, Yevgeniya V. Eismont, Anna A. Mikhailova, Vladimir B. Pavlenko

V.I. Vernadsky Crimean Federal University, Simferopol, Russian Federation

The EEG alpha rhythm frequency dynamics during the auditory perception of actions and its relation to intelligence level in children aged 7-10 years

A number of studies have shown the possibility of taking the EEG individual alpha peak frequency (IAPF) as an informative neurophysiological indicator of the overall cognitive efficiency of the human brain. The main goal of the present work was to study the IAPF reactivity in primary school age children in the process of auditory perception of sounds accompanying familiar instrumental movements, and to measure its hypothesized correlation to the verbal and non-verbal intelligence development. The effects of gender and age of children on these interrelations have also been estimated.

We analyzed the data pertaining to the sample of primary school children aged 7-10 years (62 subjects). To assess possible age-related effects, the sample of children was additionally divided into two groups aged 7-8 years (24 boys and10 girls) and 9-10 years (14 boys and 14 girls). During the experiment, the subject and the experimenter sat at the adjacent places, with a monitor and a computer mouse (CM) placed on the table in front of each of them. A video showing the CM section of the experimenter's table was displayed on the monitor screen in front of the subject. Experimental tasks comprised a series of stages (30 s each) including the conditions of a passive visual fixation on the video image of a motionless CM, execution of self-paced circular right-hand movements with CM, observation of similar movements produced by the experimenter, real-time imitation of the experimenter's movements, wakeful rest with eyes closed, and auditory perception of familiar sounds accompanying the CM movements produced by the experimenter (subject's eyes still closed). In the context of the present study, we analyzed the EEG dynamics in subjects during the two final stages with eyes closed: wakeful rest (WR) and auditory perception (AP) of familiar CM movements produced by the experimenter. The area of interest in the present study was the electrical activity of the laterally located parietal (P3, P4) and occipital (O1, O2)

EEG electrodes. IAPF values were calculated for each of them within 7-13 Hz frequency range and averaged for the sum of them for the two corresponding experimental stages. The reactivity of the alpha rhythm frequency was calculated for each subject separately as the difference between the values of the dominant alpha rhythm frequency in two situations: the auditory perception of instrumental movements and the wakeful rest. Positive values of the frequency reactivity indicated its increase under condition of auditory perception of movements, and negative values - its decrease. The intelligence development levels of the participants were assessed with the help of the Wechsler test for children (WISC). In the context of the present study, the verbal and non-verbal intelligence scores were analyzed separately.

We can conclude that in the primary school age children, the individual frequency of the parieto-occipital alpha rhythm in boys does not differ significantly between the groups aged 7-8 and 9-10 years. In girls, in the older group this indicator has a significantly higher value (*See Table 1*). For children aged 7-10 years, a significant positive correlation was identified between IAPF and non-verbal intelligence score. No connection with verbal intelligence has been found *(See Fig. 1*). The condition of auditory perception of sounds accompanying familiar instrumental actions evokes the decrease in the parieto-occipital alpha rhythm frequency in the majority of primary school age children, which is most characteristic for the groups of girls aged 9-10 years (*See Table 2*). A relatively small percentage of children (~ 18%) who demonstrated an increase in the frequency of the parieto-occipital alpha rhythm under condition of auditory perception of familiar instrumental actions, are characterized by lower scores of nonverbal intelligence, relative to their peers (*See Fig. 2*). Thus, nonverbal intelligence development can be related to the individual developmental characteristics of neural network oscillators, which can be reflected in children as multidirectional reactions in alpha rhythm frequency.

Key words: individual alpha peak frequency; auditory perception of instrumental actions; verbal intelligence; nonverbal intelligence; children.

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

Funding: The work was financially supported by the Russian Foundation for Basic Research and the Ministry of Education, Science and Youth of the Republic of Crimea in the framework of the scientific project No. 20-413-910001 p_a.

The Authors declare no conflict of interest.

References

1. Bazanova OM. Variabel'nost' i vosproizvodimost' individual'noy chastoty al'fa-ritma EEG v zavisimosti ot eksperimental'nykh usloviy [Individual alpha peak frequency variability and reproducibility in various experimental conditions]. *Zhurnal vysshey nervnoy deyatel'nosti = Neuroscience and Behavioral Physiology*. 2011;61(1):102-111. In Russian
2. Lebedeva NN, Karimova ED. Stability of human EEG patterns in different tasks: the person authentication problem. *Neuroscience and Behavioral Physiology*. 2020;50(7):874-880. doi: 10.1007/s11055-020-00980-5
3. Vogel W, Broverman DM. Relationship between EEG and test intelligence: A critical review. *Psychological Bulletin*. 1964;62(2):132-144. doi: 10.1037/h0049067
4. Klimesch W. EEG alpha and theta oscillations reflect cognitive and memory performance: A review and analysis. *Brain Research Reviews*. 1999;29(2-3):169-195. doi: 10.1016/s0165-0173(98)00056-3
5. Cecere R, Rees G, Romei V. Individual differences in alpha frequency drive cross modal illusory perception. *Current Biology*. 2015;25(2):231-235. doi: 10.1016/j.cub.2014.11.034
6. Samaha J, Postle BR. The speed of alpha-band oscillations predicts the temporal resolution of

visual perception. *Current Biology*. 2015;25(22):2985-2990. doi: 10.1016/j.cub.2015.10.007
7. Klimesch W, Doppelmayr M, Hanslmayr S. Upper alpha ERD and absolute power: Their meaning for memory performance. *Prog Brain Res*. 2006;159:151-165. doi: 10.1016/S0079-6123(06)59010-7
8. Klimesch W, Doppelmayr M, Schimke H, Pachinger T. Alpha frequency, reaction time, and the speed of processing information. *Journal of Clinical Neurophysiology*. 1996;13(6):511-518. doi: 10.1097/00004691-199611000-00006
9. Grandy TH, Werkle-Bergner M, Chicherio C, Lovden M, Schmiedek F, Lindenberger U. Individual alpha peak frequency is related to latent factors of general cognitive abilities. *NeuroImage*. 2013;79:10-18. doi: 10.1016/j.neuroimage.2013.04.059
10. Grandy TH, Werkle-Bergner M, Chicherio C, Schmiedek F, Lovden M, Lindenberger U. Peak individual alpha frequency qualifies as a stable neurophysiological trait marker in healthy younger and older adults. *Psychophysiology*. 2013;50(6):570-582. doi: 10.1111/psyp.12043
11. Malone SM, Burwell SJ, Vaidyanathan U, Miller MB, McGue M, Iacono WG. Heritability and moleculargenetic basis of resting EEG activity: A genome-wide association study. *Psychophysiology*. 2014;51(12):1225-1245. doi: 10.1111/psyp.12344
12. Smit CM, Wright MJ, Hansell NK, Geffen GM, Martin NG. Genetic variation of individual alpha frequency (IAF) and alpha power in a large adolescent twin sample. *International Journal of Psychophysiology*. 2006;61(2):235-243. doi: 10.1016/j.ijpsycho.2005.10.004
13. Kondacs A, Szabo M. Long-term intra-individual variability of the background EEG in normal. *Clinical Neurophysiology*. 1999;110(10):1708-1716. doi: 10.1016/s1388-2457(99)00122-4
14. Näpflin M, Wildi M, Sarnthein J. Test-retest reliability of resting EEG spectra validates a statistical signature of persons. *Clinical Neurophysiology*. 2007;118(11):2519-2524. doi: 10.1016/j.clinph.2007.07.022
15. Bazanova OM, Vernon D. Interpreting EEG alpha activity. *Neurosci Biobehav Rev*. 2014;44:94-110. doi: 10.1016/j.neubiorev.2013.05.007
16. Aftanas LI, Tumyalis AV. Individual alpha frequency EEG as neurophysiological endophenotype of affective predispositions. *Vestnik Rossiyskoy akademii meditsinskikh nauk = Annals of the Russian Academy of Medical Sciences*. 2013;68(12):69-79. doi: 10.15690/vramn.v68i12.863 In Russian
17. Hedden T, Gabrieli JDE. Insights into the ageing mind: A view from cognitive neuroscience. *Nature Reviews Neuroscience*. 2004;5(2):87-96. doi: 10.1038/nrn1323
18. Salthouse TA. Neuroanatomical substrates of age-related cognitive decline. *Psychological Bulletin*. 2011;137(5):753-784. doi: 10.1037/a0023262
19. Bazanova OM, Aftanas LI. Learnability and individual frequency characteristics of EEG alfa activity. *Vestnik Rossiyskoy akademii meditsinskikh nauk*. 2006;6:30-33. In Russian
20. Belousova LV, Razumnikova OM, Volf NV. Age effect on relationship between intelligence and EEG characteristics. *Zhurnal vysshey nervnoy deyatel'nosti im. I.P. Pavlova = Neuroscience and Behavioral Physiology*. 2015;65(6):699. doi: 10.7868/S0044467715060040 In Russian
21. Neubauer AC, Grabner RH, Fink A, Neuper C. Intelligence and neural efficiency: further evidence of the influence of task content and sex on the brain-IQ relationship. *Brain Res Cogn Brain Res*. 2005;25(1):217-225. doi: 10.1016/j.cogbrainres.2005.05.011
22. Eismont EV, Makhin SA, Bakunova AV, Kaida AI, Pavlenko VB. Properties of the EEG μ rhythm and its reactivity during the performance, observation, imitation, and auditory recognition of movements in children aged 4–14 years. *Human Physiology*. 2017;43(3):274-279. doi: 10.1134/S0362119717030057
23. Kaida AI, Makhin SA, Eismont EV, Pavlenko VB. Age dynamics and topography of an individual EEG mu rhythm reactivity in children aged 4-14 years. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2019;45:106-127. doi: 10.17223/19988591/45/6 In Russian, English Summary

24. Filimonenko YuI. Test D. Vekslera. Diagnostika struktury intellekta (detskiy variant): metodicheskoe rukovodstvo [D. Wechsler test. Diagnostics of the intelligence structure (children version). Manual]. St. Petersburg: IMATON Publ.; 2016. 106 p. In Russian
25. Soroko SI, Shemyakina NV, Nagornova ZV, Bekshaev SS. Longitudinal study of EEG frequency maturation and power changes in children on the Russian North. *International Journal of Developmental Neuroscience*. 2014;38:127-137. doi: 10.1016/j.ijdevneu.2014.08.012
26. Langrova J, Kremlacek J, Kuba M, Kubova Z, Szanyi J. Gender impact on electrophysiological activity of the brain. *Physiol Res*. 2012;61:119-127. doi: 10.33549/physiolres.932421
27. Garces P, Vicente R, Wibral M, Pineda-Pardo JA, Lopez ME, Aurtenetxe S. Brain-wide slowing of spontaneous alpha rhythms in mild cognitive impairment. *Front Aging Neurosci*. 2013;5:100. doi: 10.3389/fnagi.2013.00100
28. Lebedeva NN, Karimova ED, Karpichev VV, Maltsev VYu. The mirror system of the brain on observation, performance, and imagination of motor tasks – neurophysiological reflection of the perception of another person's consciousness. *Neuroscience and Behavioral Physiology*. 2019;49(6):714-722. doi: 10.1007/s11055-019-00791-3
29. Fox NA, Bakermans-Kranenburg MJ, Yoo KH, Bowman LC, Cannon EN, Vanderwert RE, Ferrari PF. Assessing human mirror activity with EEG mu rhythm: A meta-analysis. *Psychol Bull*. 2016;142(3):291-313. doi: 10.1037/bul0000031
30. Bushov YuV, Svetlik MV, Esipenko EA, Dzhafarova SR. Cortical interactions and spectral characteristics of the mu rhythm in humans during observation, pronunciation and mental pronunciation of non-emotional words. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2019;45:91-105. doi: 10.17223/19988591/45/5 In Russian, English Summary

Received 30 April, 2021; Revised 20 November, 2021;
Accepted 17 December, 2021; Published 29 December, 2021.

Author info:
Makhin Sergey A, Cand. Sci. (Biol.), Assoc. Professor, General Psychology and Psychophysiology Department, V.I. Vernadsky Crimean Federal University, 4 Vernadskogo Pr., Simferopol 295007, Russian Federation.
ORCID iD: https://orcid.org/0000-0002-3288-0343
E-mail: smakhin@inbox.ru
Kayda Anna I, Cand. Sci. (Biol.), Junior Researcher, General Psychology and Psychophysiology Department, V.I. Vernadsky Crimean Federal University, 4 Vernadskogo Pr., Simferopol 295007, Russian Federation.
ORCID iD: https://orcid.org/0000-0002-0208-8638
E-mail: kaydaanna@gmail.com
Eismont Evgeniya V, Cand. Sci. (Biol.), Assoc. Professor, Department of Human and Animal Physiology and Biophysics, V.I. Vernadsky Crimean Federal University, 4 Vernadskogo Pr., Simferopol 295007, Russian Federation.
ORCID iD: https://orcid.org/0000-0002-1668-5345
E-mail: evgenija.eismont@mail.ru
Mikhailova Anna A, Cand. Sci. (Biol.), Senior Lecturer, Department of Human and Animal Physiology and Biophysics, V.I. Vernadsky Crimean Federal University, 4 Vernadskogo Pr., Simferopol 295007, Russian Federation.
ORCID iD: https://orcid.org/0000-0002-6386-9147
E-mail: anna.kulenkova@gmail.com
Pavlenko Vladimir B, Dr. Sci. (Biol.), Professor, Head of General Psychology and Psychophysiology Department, V.I. Vernadsky Crimean Federal University, 4 Vernadskogo Pr., Simferopol 295007, Russian Federation.
ORCID iD: https://orcid.org/0000-0003-3311-3688
E-mail: vpav55@gmail.com

Вестник Томского государственного университета. Биология. 2021. № 56. С. 125–151

ЭКОЛОГИЯ

УДК 630.5
doi: 10.17223/19988591/56/6

И.К. Гайсин[1], П.А. Моисеев[2], Д.С. Балакин[2], З.Я. Нагимов[3]

[1]Башкирский государственный природный заповедник, с. Старосубхангулово, Республика Башкортостан, Россия
[2]Институт экологии растений и животных, г. Екатеринбург, Россия
[3]Уральский государственный лесотехнический университет, г. Екатеринбург, Россия

Структура древостоев и особенности накопления ими фитомассы на остепненных склонах массива гор Крака (Южный Урал)

Работа выполнена в рамках государственного задания ФГБУ «Башкирский государственный заповедник», ФГБУН Института экологии растений и животных УрО РАН и ФГБОУВО Уральского государственного лесотехнического университета.

Проведен сравнительный анализ морфометрической характеристики древостоев и их местопроизрастаний в различных частях экотона лес–горная степь на массиве гор Северный и Южный Крака (Южный Урал). Изучены особенности накопления и распределения надземной фитомассы древостоев по различным фракциям. Установлено, что на фоне повышения в последние десятилетия на Южном Урале температуры и количества осадков, которое в наибольшей степени наблюдалось в зимний период, произошло продвижение границы леса и увеличение сомкнутости древостоев в экотоне лес – горная степь. Эти изменения на современной границе сомкнутых лесов привели к увеличению надземной фитомассы на 32,8–56,6 т/га. В целом в последние десятилетия запас надземной фитомассы древостоев в экотоне лес – горная степь, в связи с увеличением площади лесов, вырос на массиве гор Южный Крака на 31,4 тыс. т, Средний Крака на 10,4 тыс. т и Северный Крака на 50,5 тыс. т.

Ключевые слова: *Pinus sylvestris*; *Larix sibirica*; фитомасса древостоев; массив гор Крака; Южный Урал

Для цитирования: Гайсин И.К., Моисеев П.А., Балакин Д.С., Нагимов З.Я. Структура древостоев и особенности накопления ими фитомассы на остепненных склонах массива гор Крака (Южный Урал) // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2021. № 56. С. 125–151. doi: 10.17223/19988591/56/6

Введение

В настоящее время происходит и продолжится в обозримой перспективе повышение температуры воздуха и изменение режима выпадения осадков. Это приводит к перестройке всей биосферы Земли, трансформации структу-

ры экосистем, смещению границ распространения многих видов [1, 2]. И в первую очередь изменения климата отражаются на растительных сообществах, произрастающих на пределе их распространения, что связано с их высокой чувствительностью к изменениям окружающей среды [3–5]. В горах оценка реакции древостоев, их пространственной структуры и динамики, накопления биомассы становится всё более актуальной, а роль лесов как одной из составных частей биосферы непрерывно увеличивается на фоне современных изменений климата [6, 7].

В этой связи за последние десятилетия в различных горных регионах в переходной зоне между лесом и безлесными территориями (тундра, степь), проведены обширные исследования, направленные на выявление изменений состава и структуры, оценки накопления фитомассы древостоев. Повышение температуры и увеличение осадков приводят к повышению производительности, смещению верхней границы лесов в высокогорьях [8, 9], зарастанию древесной растительностью некоторых степных и лесостепных регионов [10, 11]. В высокогорьях и на северной границе распространения древесных растений основным фактором, ограничивающим их продвижение выше в горы и высокоширотные области, является недостаточность тепла. На Южном Урале в пределах распространения экстразональных горных степей наблюдается иная картина. Здесь степи, окруженные лесами, приурочены к южным сильно инсолируемым склонам хребтов, на которых формируются специфические жесткие условия, сдерживающие рост древесных растений. Здесь наблюдаются крайне высокие летние и низкие зимние температуры, их перепад в течение суток в межсезонье, сильные ветры и постоянный смыв с крутых склонов мелкозема [12]. Все это приводит к дефициту влаги в почве в вегетационный период, сильному промерзанию корнеобитаемого слоя в зимнее время, солнечным ожогам и повреждению низкими температурами деревьев. В то же время с северной стороны хребты покрыты лесом почти до их гребневой части. На массиве гор Крака нами ранее были выявлены интенсивная экспансия леса на горные степи и увеличение лесопокрытой площади, связанные с улучшением лесорастительных условий за последние 80 лет [13, 14].

Цель наших исследований на данном этапе – изучить особенности структуры и накопления фитомассы древостоев в переходной полосе между лесом и горными степями на склонах одного из крупнейших горных комплексов Южного Урала – массиве Крака.

Материалы и методики исследования

Исследования проведены в пределах горных массивов Северный, Средний и Южный Крака (53°15′–53°50′N, 57°36′–58°12′E), представляющих собой в целом частично обособленный горный узел к западу от основных центральных горных поднятий Южного Урала (рис. 1).

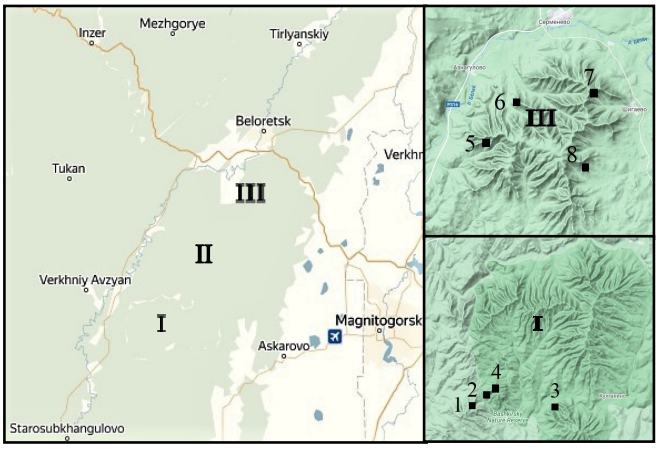


Рис. 1. Районы исследований: I – Южный Крака; II – Средний Крака; III – Северный Крака. Арабскими цифрами обозначены места размещения высотных профилей: 1 – Большой Башарт; 2 – Башарт; 3 – Авдэктэ; 4 – профиль-полигон Башарт; 5 – Суртанды; 6 – Малый Саргая; 7 – Шигай; 8 – Центральный Акбиик
[**Fig. 1.** The study areas: I - Southern Kraka; II - Central Kraka; III - Northern Kraka. Arabic numerals indicate the location of the altitudinal transects: 1 - Bolshoi Bashart; 2 - Bashart; 3 - Avdekte; 4 - Bashart–polygon; 5 - Surtandy; 6 - Malay Sargaya; 7 - Shigai; 8 - Central Akbiik]

Массивы Крака представляют собой уникальные природные комплексы, сформировавшиеся в экстремальных почвенно-климатических условиях. По характеру ландшафтов они очень сильно отличаются от остальных горных систем Южного Урала. Каждый из них состоит из сложной узловой системы хребтов, основу которых составляют ультраосновные изверженные горные породы (габбро-гипербазиты). Хребты эрозионно-расчленены, с острыми гребнями, крутыми гривноложбинными склонами (от 700–900 м над ур. м., наивысшая точка на хребте Суртанды имеет высоту 1 045 м). Растительность состоит из светлохвойных лесов, образованных сосной обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), лиственницей сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.) и небольшой примесью березы бородавчатой (*Betula pendula* Roth). Верхние части склонов южных экспозиций занимают горные степи, общая площадь которых составляет около 20%. Климат района континентальный, холодный. Температурный режим характеризуется следующими цифрами: средняя годовая температура +1,2 °С, средняя многолетняя температура января –16,7, а июля +17,4 °С. Годовое количество осадков от 373,8 до 762,2 мм (532,3 мм в среднем). Вегетационный период 149 дней, за который выпадает в среднем 400 мм осадков. Средний многолетний индекс засушливости – 53,8 мм. Наиболее засушливые месяцы – май и июнь. В мае индекс засушливости в среднем составляет 21,1 мм, а в июне – 27,3. В отдельные годы этот показатель может снизиться до 8–12 мм [15, 16].

В массиве гор Южный и Северный Крака на склонах южной и юго-восточной экспозиций в переходной зоне (экотоне) лес – степь летом 2015–2017 гг.

заложены восемь высотных профилей (см. рис. 1). В пределах каждого профиля зафиксированы три высотных уровня (ВУ): верхний (первый) – у верхней границы редин (группы деревьев с сомкнутостью крон 0,05–0,1), средний (второй) – у верхней границы редколесий (сомкнутость крон 0,2–0,3), нижний (третий) – у верхней границы сомкнутых лесов (сомкнутость крон 0,4–0,5). На нижнем и среднем ВУ заложены по 3 пробных площадки размером 20 × 20 м, а на верхнем уровне – полигоны в виде прямоугольника размером 1–3 га. На Среднем Крака профили не закладывали и оценивали только изменение площади горных степей. На горе Башарт заложен профиль-полигон в виде прямоугольника 360 × 200 м без разделения на уровни из-за мозаичного распределения деревьев по всему профилю. На пробных площадках и полигонах для каждого дерева определены следующие параметры: высота, диаметр ствола у основания и на высоте 1,3 м, диаметр проекции кроны по двум направлениям, жизненное состояние. Для определения возраста из деревьев диаметром более 3 см извлечены буровые образцы древесины (керны). Каждый образец древесины приклеивали на деревянную основу, зачищали острым лезвием. Для контрастирования годичных колец применяли нанесение зубного порошка. У всех образцов древесины на установке LINTAB-III (Frank Rinn-Rinntech, Германия) измерена ширина годичных колец, а при помощи программного обеспечения TSAP–3.0 датировался год формирования самого ближнего к центру годичного кольца. Поскольку возрастным буром керн берется выше корневой шейки, для выявления соотношения между возрастом и высотой у каждого третьего молодого древесного растения высотой более 0,1 м, но диаметром у основания ствола менее 3 см, на уровне корневой шейки брали поперечные диски. Используя возраст таких деревьев и высоту их стволов, мы рассчитали уравнение регрессии [13], по которому вычисляли поправки для определения возраста каждого изученного нами дерева диаметром более 3 см.

Леса района исследования отличаются высокой горимостью, поэтому при закладке высотных профилей выбраны участки, не подверженные воздействию лесных пожаров в последние десятилетия, что определялось визуально по наличию зарослей можжевельника и пожарным повреждениям на стволе деревьев [17]. Следует отметить, что на массиве гор Крака леса, не подверженные ранее воздействию пожаров, практически отсутствуют.

Материал для изучения структуры и запасов надземной фитомассы собран в 2019–2020 гг. в переходной полосе в непосредственной близости от высотных профилей Суртанды и Большой Башарт. В связи с чрезвычайной трудоемкостью выполняемых работ выборка модельных деревьев проведена только на втором ВУ, выше границы сомкнутых насаждений. Данные этих модельных деревьев использованы при оценке фитомассы древостоев и на других ВУ. Такой подход для первичной оценки и выявления особенностей формирования фитомассы древостоев на исследуемых профилях, на наш взгляд, вполне приемлем.

Отбор модельных деревьев проведен по всему диапазону варьирования диаметров на пробных площадках без предварительного определения размеров. Такой принцип отбора наиболее подходит для исследования зависимостей массы различных частей деревьев от их размерных показателей (диаметра, высоты и др.).

У модельных деревьев кроме традиционных таксационных показателей (диаметра у основания и на высоте груди, высоты, сбега и объема) определена надземная фитомасса с подразделением на следующие фракции: ствол в коре, ветви, хвоя и генеративные органы. Фитомасса стволов в коре измерена непосредственным взвешиванием на электронных весах с точностью ±50 г. Определение содержания абсолютно сухого вещества в древесине и коре по дискам выпиленных, с торцов распиленных секций. Древесину и кору с дисков в лесу взвешивали (±0,1 г), затем в лабораторных условиях высушивали в термостатах при температуре 100–105 °С до постоянного веса. По результатам взвешивания древесины и коры дисков до и после сушки рассчитывали содержание абсолютно сухой массы этих фракций в сырой навеске и в целом для ствола.

Общую фитомассу крон (ветви + хвоя + генеративные органы) измеряли после обрубки всех веток на электронных весах (±50 г, при мелких кронах ± 5 г). После этого проводили деление кроны на следующие фракции: отмершие ветви (в кроне), неохвоенные части и охвоенные части живых ветвей. После определения веса каждой фракции из охвоенной части живых ветвей формировали модельную часть, т.е. отбирали навеску (до 20–30% по весу от общей массы фракции) для установления соотношения хвои и древесных частей. Для этого хвою в навеске отделяли от ветвей и определяли массу каждой фракции (±1 г). По установленным соотношениям в навеске рассчитывали массу хвои и древесных частей для всей кроны. Для установления влажности и абсолютно сухого веса хвои и ветвей отбирали их образцы (30–60 г по весу), которые сразу же взвешивали (±0,1 г). В лабораторных условиях образцы древесины и коры ветвей, а также хвои высушивали в сушильном шкафу (ШСП-0.25-100, Россия) при температуре 106 °С до постоянного веса [18]. По изложенной методике нами отобраны и обработаны 16 модельных деревьев сосны и 12 – лиственницы. В табл. 1 в разрезе древесных видов представлены пределы изменения их основных размерных и весовых показателей деревьев.

Фитомассу деревьев целесообразно оценивать на основе уравнений, описывающих закономерные связи их между весовыми и размерными показателями. Приведенные в табл. 1 пределы изменения таксационных показателей, которые, как правило, используются в качестве независимых переменных, являются ориентиром при определении области применения разрабатываемых уравнений.

Таблица 1 [Table 1]

Пределы изменений таксационных показателей и фракций надземной фитомассы модельных деревьев
[Limits of changes in taxation parameters and aboveground phytomass fractions of model trees]

Вид [Species]	Возраст, лет [Age, years]	Диаметр у основания, см [Basal diameter, cm]	Высота, м [Height, m]	Фитомасса, кг [Phytomass, kg]			
				Общая [Total]	В том числе [including]		Хвои в кроне [Needles in the crown]
					стволов [trunk]	крон [crown]	
Pinus sylvestris	28–98	9,3–32,0	5,3–17,1	3,41–261,9	2,23–205,6	1,18–56,3	0,64–18,6
Larix sibirica	21–191	4,2–38,7	3,0–18,5	1,31–366,0	0,82–293,7	0,49–72,3	0,05–10,8

Результаты исследования и обсуждение

Характеристика древостоев в экотоне лес – горная степь. На заложенных профилях граница сомкнутых древостоев (третий ВУ) на высоте 580–650 м над ур. м. Выше, на высоте от 700 до 750 м, расположены редколесья (второй ВУ), далее начинаются редины и безлесные пространства с единичными деревьями (первый ВУ). Крутизна склонов на нижнем ВУ колеблется от 15 до 20°. Она постепенно увеличивается по направлению к верхнему уровню, где достигает величины 25–35°. Такая картина, с не большими отклонениями, характерна для склонов южных экспозиций всего массива Крака. Наши высотные профили заложены на склонах юго-восточной и южной экспозиций. Из-за сложной орографии в горном массиве Крака строго ориентированных по экспозициям участков практически нет. Влияние экспозиции на структуру и надземную фитомассу древостоев в данной работе не учитывалось.

В табл. 2 представлена таксационная характеристика древостоев на исследуемых профилях в разрезе ВУ.

В составе исследованных насаждений преобладает сосна. Она представлена разновозрастными, неоднородными по таксационной структуре древостоями. Участие лиственницы в составе древостоев существенно ниже. Средний возраст данной породы на всех ВУ (за исключением второго и третьего уровня на втором профиле) выше, чем сосны (см. табл. 1). Возрастные отличия особо заметны на верхних уровнях, где лиственница представлена единичными старовозрастными деревьями, средний возраст которых выше соснового в среднем в 1,5–2,5 раза.

На верхнем уровне жесткие условия роста наложили отпечаток на облик древесных растений. Здесь произрастают единичные низкорослые, сильно сбежистые деревья, их количество варьирует от 20 до 43 шт./га на Южном и до 64 шт./га на Северном Крака.

Таблица 2 [Table 2]

Характеристика древостоев на исследуемых профилях
[Stand characteristics on the studied transects]

ВУ [Altitudinal level]	Количество деревьев, шт./га [Number of trees, scp./ha]		Сомкнутость крон [Crown closure], %			Средние значения таксационных показателей деревьев [Mean values of trees' morphometric parameters]					
	Ps	Ls	Общая [Total]	В том числе [Including]		Возраст, лет [Age, years]		Высота, м [Height, m]		Диаметр у основания, см [Basal diameter, cm]	
				Ps	Ls	Ps	Ls	Ps	Ls	Ps	Ls
Южный Крака [Southern Kraka]											
Профиль 1 – Большой Башарт [Transect 1 - Bolshoi Bashart]											
1–2	16	14	6,9	3,5	3,4	130	178	8,6	10,5	29,1	35,6
3	725	200	69,2	57,0	19,2	74	73	9,0	7,6	16,3	15,7
Профиль 2 – Башарт [Transect 2 – Bashart]											
1	17	3	3,8	81,2	18,8	123	161	8,4	11,1	26,9	31,6
2	513	25	70,1	97,1	2,9	96	94	7,7	8,5	20,6	20,8
3	1100	25	112,9	98,9	1,1	78	58	7,5	5,7	14,7	11,9
Профиль 3 – Авдэктэ [Transect 3 – Avdekte]											
1	43	0	11,3	100	0	131	–	10,4	–	29,3	–
2	850	0	73,3	100	0	46	–	5,1	–	11,2	–
3	500	108	114,6	85,5	14,5	90	106	14,5	11,4	25,0	24,8
Профиль-полигон 4 Башарт [Transect–polygon 4 – Bashart]											
1–2	10,4	11,3	4,4	41,9	58,1	92,0	181,0	8,1	11,4	23,4	34,3
Северный Крака [Northern Kraka]											
Профиль 5 – Суртанды [Transect 5 – Surtandy]											
1	26	0	0,5	100	0	35	–	3,7	–	9,7	–
2	875	8	31,1	99,2	0,8	60	66	8,6	8,5	17,1	9,5
3	1192	33	37,2	96,7	3,3	65	75	9,3	10,5	16,5	19,9
4	892	0	42,5	100	0	74	–	13,4	–	19,0	–
Профиль 6 – Малый Саргая [Transect 6 – Malay Sargaya]											
1	42	0	7,3	100	0	56	–	7,9	–	20,6	–
2	467	108	96,5	80,2	19,8	55	78	10,6	14,6	19,0	24,5
3	683	342	137,2	65,5	34,5	62	75	11,8	11,2	18,6	19,8
Профиль 7 – Шигай [Transect 7 – Shigai]											
1	61	3	3,5	86,3	13,7	34	67	4,0	7,4	11,0	24,2
2	508	67	42,9	76,8	23,2	39	61	5,4	8,5	12,2	19,1
3	858	117	144,1	84,9	15,1	82	92	12,9	13,0	21,0	27,4
Профиль 8 – Центральный Акбиик [Transect 8 – Central Akbiik]											
1	30	4	2,3	83,6	16,4	33	73	4,0	8,5	13,0	25,1
2	375	83	34,7	73,9	26,1	41	72	6,1	11,4	13,0	22,0
3	283	475	116,2	34,5	65,5	60	63	12,5	12,0	19,3	21,7

Примечание [*Note*]. Ps – *Pinus sylvestris*, Ls – *Larix sibirica*.

По мере продвижения вниз по склону и при существенном улучшении микроклиматических условий в структуре древостоев увеличивается количество молодых деревьев, и число древесных растений увеличивается в среднем в 15 раз на втором ВУ, а на третьем – в 40 раз. Это отражается на морфометрических показателях древостоев. Больше всего молодых деревьев на среднем уровне, где разреженный древостой создает благоприятные

микроклиматические и конкурентные условия для возобновления и роста молодняка. Надо отметить, что на профилях в массиве Северный Крака на верхнем ВУ практически отсутствуют старовозрастные деревья, зарастание здесь начало происходить только в последние 50 лет, о чем свидетельствует средний возраст деревьев, который составляет около 35 лет. На наш взгляд, это связано с тем, что в массиве Северный Крака горы в среднем на 50 м выше и здесь наблюдаются более жесткие условия для роста древесных растений, чем на Южном Крака.

О снижении морфометрических характеристик деревьев, произрастающих в экстремальных гидротермических условиях роста на верхней границе в горах или северных широтах, а также на границе лесов со степями, указывают многие исследователи [19–21]. Отмечается, что низкорослые, многоствольные и низкопродуктивные древостои при повышении количества тепла и обеспеченности влаги в полной мере используют свой заложенный биологический потенциал как на индивидуальном (рост и накопление фитомассы), так и на популяционном (возобновление и расселение) уровне [14, 22, 23].

На активную экспансию древесных растений на безлесные территории в горах, связанную с улучшением условий роста в результате климатических перемен после 70-х гг. XX в. (последние 30–50 лет), указывает ряд исследователей [24–26]. Интенсивность облесения отдельных участков зависит, прежде всего, от локальных условий мест произрастания [8, 14]. При исследовании данного процесса особое место уделяется оценке подроста – самому уязвимому компоненту лесного насаждения. В наших исследованиях к подросту отнесены молодые растения высотой до 1,5 м. Характеристика этого компонента насаждений приведена в табл. 3.

Интенсивное возобновление с преобладанием соснового подроста в последние 30–40 лет идет по всему экотону (см. табл. 3). Лиственничный подрост составляет незначительную часть, а на первом ВУ отсутствует совсем или представлен единичными экземплярами. На втором ВУ, где борьба за ресурсы со стороны материнского полога минимальная и создаются оптимальные условия, наблюдается наибольшее число молодых деревьев. Распределение подроста по группам высот на разных профилях заметно отличается, поэтому общей закономерности нами не выявлено.

Фитомасса модельных деревьев и древостоев. Фитомасса и объем деревьев и их структурных частей зависит от множества факторов. Поэтому при исследованиях надземной фитомассы деревьев и древостоев важное значение имеет обоснованный выбор факторов (таксационных показателей), объясняющих максимальную долю изменчивости массы стволов и крон [27–30]. С учетом простоты и точности определения, а также тесноты корреляции с фитомассой структурных частей дерева большинство исследователей выбор делают в пользу диаметра и высоты стволов или на их комбинации в форме D^2H. Причем отмечается, что в уравнениях парной связи целесообразно использовать показатель D^2H, а в многофакторных уравнениях – диаметр и высоту в качестве отдельных определяющих факторов [28, 32].

Таблица 3 [Table 3]

Характеристика подроста на высотных уровнях (ВУ) исследуемых профилей
[Young trees characteristics on altitudinal levels of the studied transects]

Профиль [Transects]	ВУ [Altitudinal level]	Характеристика подроста [Characteristics of young trees]					
		Состав [Species structure]	Количество, шт./га [Number of trees, scp./ha]	Сумма проекций крон, м²/ га [Sum of crown projection, m²/ha]	Распределение подроста по группам высоты [Distribution of trees by height group]		
					< 0.5 m	0.51–1.0 m	1.1–1.5 m
1	1–2	10Ps	8,7	0,84	4,3	2,9	1,5
	3	9Ps1Ls	891,7	98,5	525	258,3	108,3
2	1	5Ps1Ls	2	0,45	–	2	–
	2	9Ps1Ls	162,5	98,67	37,5	100	25
	3	10Ps	875	275,9	250	325	300
3	1	10Ps	11,8	3,7	3,9	4	3,9
	2	10Ps	1491,7	260,8	491,7	733,3	266,7
	3	10Ps, ед. Ls, Bp	291,7	70,1	41,7	158,3	91,7
4	1–2	10Ps, ед. Ls	2	–	0,1	0,6	1,3
5	1	10Ps	17,4	14,9	–	–	17,4
	2	10Ps	816,7	400,5	200	325	291,7
	3	10Ps	483,4	210,7	91,7	200	191,7
	4	10Ps ед. Bp	100	48,4	0	37,5	62,5
6	1	10Ps	13,9	11,4	–	–	13,9
	2	7Ps3Ls	200	42,9	25	108,3	66,7
	3	8Ps2Ls ед. Bp	183,3	163,4	16,7	75	91,7
7	1	10Ps	15,7	7,8	0	7,5	8,2
	2	10 Ps ед. Ls	341,7	84,9	175	66,7	100
	3	10Ls	25	1,6	–	–	25
8	1	10Ps	14,5	8,2	1,3	4	9,2
	2	10Ps	491,6	133,9	133,3	125	233,3
	3	9Bp1Ps	66,8	27,4	0	33,1	33,7

Примечание [*Note*]. Ps – *Pinus sylvestris*, Ls – *Larix sibirica*, Bp – *Betula pendula*; ед. – единичные [single].

На данном этапе работ ограниченный экспериментальный материал не позволил нам оценить множественные связи фитомассы деревьев с их таксационными показателями. В данной работе акцент сделан на исследование зависимостей массы стволов, крон и хвои от показателя D^2H с расчетом, что полученные при этом уравнения позволят рассчитать надземную фитомассу древостоев.

Предварительная графическая обработка экспериментального материала показала, что зависимость массы стволов и сосны, и лиственницы от показателя D^2H носит прямолинейный характер. Причем, несмотря на значительную неоднородность модельных деревьев по возрасту, влияние этого показателя на характер зависимости не обнаруживается. Данное обстоятель-

ство позволило нам в разрезе древесных пород получить общие уравнения с использованием всей совокупности модельных деревьев:

– по сосне

$$PS = 1{,}21945+97{,}76528\times D^2H,\ R^2 = 0{,}954; \quad (1)$$

– по лиственнице

$$PS = -3{,}3793+107{,}6882\times D^2H,\ R^2 = 0{,}992. \quad (2)$$

Значения коэффициента детерминации (R^2) уравнений (1) и (2) свидетельствуют, что изменчивость фитомассы стволов в значительной степени определяется показателем D^2H. Полученные уравнения корректны и адекватны экспериментальным материалам.

Наглядно зависимость фитомассы стволов модельных деревьев от их показателя D^2H показана на рис. 2.

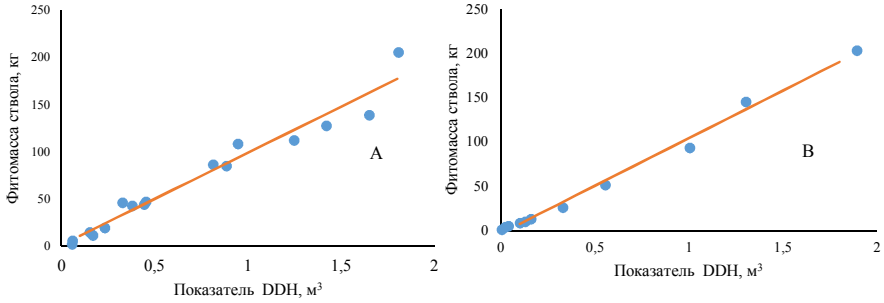


Рис. 2. Зависимость фитомассы стволов модельных деревьев сосны (*A*) и лиственницы (*B*) от их показателя D^2H
[**Fig. 2.** Dependence of trunk phytomass of model pine (a) and larch (b) trees on their D^2H index: on the X-axis - Trunk phytomass, on the Y-axis - Index D^2H, m^3]

Линии регрессии на рис. 2 построены по уравнениям (1) и (2). Точками на рис. 2 показаны данные модельных деревьев, использованных при разработке уравнений. В целом прямолинейный характер исследуемых зависимостей сомнений не вызывает. Полученные уравнения могут быть использованы для определения массы стволов на единице площади на основе данных измерения диаметра и высоты деревьев на пробных площадях.

При исследовании зависимостей массы крон (хвои) от показателя D^2H были получены совершенно иные результаты. Во-первых, на графиках поле рассеивания эмпирических значений массы крон (хвои) намного шире, чем массы стволов. Установлено, что такое обстоятельство в значительной степени обусловлено влиянием возраста деревьев на характер зависимостей. Анализ графических данных показал на необходимость и возможность разделения совокупности модельных деревьев и сосны, и лиственницы на две группы по возрасту. По сосне в первую группу (более молодых деревьев) объединены модельные деревья возрастом от 28 до 54 лет, а во вторую (старших по возрасту) – деревья возрастом от 63 до 98 лет. По лиственнице в

первую группу включены модельные деревья, возраст которых составляет от 21 до 50 лет, а во вторую – от 66 до 106 лет.

Во-вторых, исследуемые зависимости носят криволинейный характер. Нелинейность зависимостей между коррелирующими показателями свидетельствуют о необходимости оценки различных функций для их аналитического выражения. Большинство исследователей фитомассы деревьев признают, что для выражения таких зависимостей наиболее обоснованным является применение степенной (аллометрической) функции, статистические параметры которой корректно объясняются с биологических позиций [31, 32]:

$$y = ax^b. \quad (3)$$

При оценке различных функций для аналитического выражения изучаемых нами зависимостей функция (3) оказалась наиболее корректной. Корректность использованных функций оценивалась по значениям коэффициента детерминации и *t*-критериев Стьюдента для их параметров. Статистические характеристики функции $y = ax^b$, полученные при описании зависимости фитомассы крон (хвои) от показателя D^2H по четырем группам (совокупностям) модельных деревьев, приведены в табл. 4.

Таблица 4 [Table 4]

Уравнения зависимости фитомассы крон (хвои) от показателя D^2H
[Equations of the dependence of the phytomass of crowns (needles) on the D^2H indicator]

Фитомасса [Phytomass]	Параметры уравнения [Equation parameters]		Коэффициент детерминации [Determination coefficient]	Номер уравнения [Equation number]
	a	b		
Pinus sylvestris (по группе молодых модельных деревьев) [(by group of young model trees)]				
Кроны в целом [Total by crown]	46,8576	1,2106	0,976	(4)
Хвои [Needles]	13,4597	0,8609	0,913	(5)
Pinus sylvestris (по группе старшевозрастных модельных деревьев) [(by group of old-aged model trees)]				
Кроны в целом [Total by crown]	24,0237	1,1028	0,560	(6)
Хвои [Needles]	9,1882	1,0311	0,604	(7)
Larix sibirica (по группе молодых модельных деревьев) [(by group of young model trees)]				
Кроны в целом [Total by crown]	24,1470	0,8001	0,962	(8)
Хвои [Needles]	6,9449	0,9291	0,974	(9)
Larix sibirica (по группе старшевозрастных модельных деревьев) [(by group of old-aged model trees)]				
Кроны в целом [Total by crown]	18,2823	1,4416	0,890	(10)
Хвои [Needles]	3,2889	1,8081	0,930	(11)

На основе анализа значений коэффициентов детерминации, приведенных в табл. 4, можно отметить следующее. При оценке массы крон в целом и массы хвои полученные уравнения обеспечивают примерно одинаковую

точность. Причем уравнения, разработанные по данным молодых деревьев, характеризуются более высокими значениями коэффициента детерминации. На наш взгляд, это объясняется меньшими погрешностями при определении массы крон (хвои) у более мелких по размерам деревьев при их полевой обработке. Сравнение значений коэффициентов детерминации уравнений (1) и (2) со значениями этого показателя у уравнений (4)–(11) позволяет сделать заключение, что на основе регрессионных уравнений с определяющим фактором D^2H фитомасса стволов оценивается значительно точнее, чем кроны и хвои.

Наглядное представление о характере зависимости фитомассы крон от показателя D^2H можно получить по графическим данным, построенным в качестве примера по двум совокупностям модельных деревьев (рис. 3).

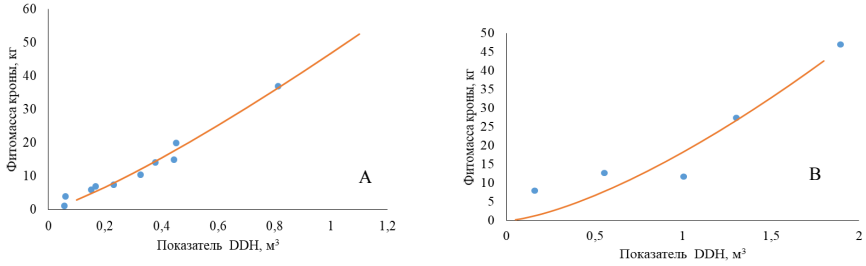


Рис. 3. Зависимость фитомассы крон модельных деревьев от их показателя D^2H:
А – по группе молодых деревьев сосны; *В* – по группе
старшевозрастных деревьев лиственницы
[**Fig. 3.** Dependence of crown phytomass of model trees on their D^2H index:
A - for the group of young pine trees; B - for the group of older larch trees:
on the X-axis - Trunk phytomass, on the Y-axis - Index D^2H, m^3]

Теоретические линии регрессии на рис. 3 для группы молодых деревьев сосны получены по уравнению (4), а для группы старшевозрастных деревьев лиственницы – по уравнению (10) (см. табл. 4). Графические данные подтверждают нелинейность исследуемых зависимостей и правильность подбора аппроксимирующей функции. По фитомассе хвои получены практически такие же результаты, что и по фитомассе крон, поэтому по этой фракции графики не приведены.

В целом приведенные выше материалы показывают, что разработанные уравнения вполне корректны и адекватны эмпирическим данным и приемлемы для оценки надземной фитомассы на уровне древостоев. Область их использования ограничивается диапазонами изменения значений D^2H в древостоях опытных участков.

С использованием разработанных уравнений по материалам фактического распределения деревьев на пробных площадках и полигонах по показателю D^2H определены запасы фитомассы на единице площади. При этом вначале вычислялась фитомасса для каждого учтенного на опытных объектах дерева. Затем суммированием фитомассы деревьев получены данные для

древостоя в целом. Причем при оценке фитомассы крон (хвои) на объектах предварительно формировались две выборки деревьев с учетом их возраста. Результаты соответствующих расчетов приведены в табл. 5.

Материалы, приведенные в табл. 5, позволяют отметить следующее. Надземная фитомасса древостоев на всех профилях существенно уменьшается по мере продвижения от нижнего ВУ к верхнему. На Южном Крака средняя по всем профилям фитомасса древостоев на третьем уровне (72,85 т/га) более чем в 15 раз выше, чем на первом (4,73 т/га). На Северном Крака разница по этому показателю между древостоями нижнего и верхнего уровней еще более внушительна: фитомасса древостоев на нижнем уровне (98,68 т/га) в 58,4 раза превышает фитомассу на верхнем (1,69 т/га). На среднем и нижнем уровнях этот показатель выше на Северном Крака (в 1,05 и 1,35 раза соответственно), а на верхнем – на Южном Крака (в 4,6 раза). В обоих горных массивах уменьшение фитомассы при переходе от среднего уровня к верхнему выражено в значительно большей степени, чем при переходе от нижнего к среднему. Так, фитомасса древостоев на среднем уровне выше, чем на верхнем на Южном Крака в 8,5 раза, а на Северном – в 24,9 раза. При переходе от нижнего уровня к среднему фитомасса древостоев уменьшается не столь значительно: на Южном Крака – в 1,7 раза, а на Северном – в 2,3 раза.

В формировании надземной фитомассы древостоев на исследуемых горных массивах определяющая роль принадлежит сосне. Ее доля колеблется на Южном Крака от 76,5 (на первом уровне) до 97,7% (на втором), а на Северном Крака – от 66,9 (на третьем уровне) до 91,1% (на первом).

Результаты исследований фракционного состава надземной фитомассы древостоев свидетельствуют, что в ней преобладают стволы и ветви – органы, длительно депонирующие органическое вещество. Причем чем выше возраст органа дерева, тем больше его удельный вес в общей фитомассе. Так, на разных ВУ исследуемых профилей доля стволовой массы сосны колеблется в среднем от 73,6 до 81,0%, а хвои – только от 7,7 до 8,1%. Древостои лиственницы по сравнению с сосновыми характеризуются более высоким участием стволовой массы (от 79,5 до 84,8%) и низкой долей хвои (от 3,3 до 6,7%) в общей надземной массе. Различия между сосновыми и лиственничными древостоями по структуре надземной фитомассы обусловлены как их таксационными показателями, так и биологическими особенностями данных древесных пород. В целом результаты данных исследований свидетельствуют о принципиальном сходстве полученных нами данных с известными в специальной литературе материалами исследований фитомассы деревьев и древостоев при небольшом количественном расхождении некоторых показателей [28, 31, 32].

Рядом исследований выявлено, что при продвижении вглубь континента и в горы снижается фитомасса всех фракций деревьев [33]. При этом в холодных климатических поясах увеличение осадков приводит к снижению накопления фитомассы, а в теплых – к увеличению. Ухудшение условий ро-

Таблица 5 [Table 5]

Запасы надземной фитомассы по видам на различных высотных уровнях (ВУ) исследуемых высотных профилей, т/га
[Stocks of aboveground phytomass by species at different altitude levels of the studied altitude transects, ton/ha]

Профиль [Transect]	ВУ [Altitudinal level]	Наземная фитомасса [Aboveground phytomass]									Фитомасса хвои в кроне [Phytomass of needles in the crown]		
		Всего [Total]			В том числе [Including]								
					стволов [trunk]			крон [crown]					
		Ps	Ls	итого [total]	Ps	Ls	итого [total]	Ps	Ls	итого [total]	Ps	Ls	итого [total]
Южный Крака [Southern Kraka]													
1 – Большой Башарт [Bolshoi Bashart]	1–2	1,62	2,75	4,37	1,30	2,22	3,52	0,32	0,53	0,85	0,12	0,13	0,25
	3	35,28	10,14	45,42	28,52	8,21	36,73	6,76	1,93	8,69	2,69	0,46	3,15
2 – Башарт [Bashart]	1	1,85	0,58	2,43	1,46	0,47	1,93	0,39	0,11	0,50	0,14	0,03	0,17
	2	40,59	1,85	42,44	32,43	1,57	34,00	8,16	0,28	8,44	3,13	0,05	3,18
	3	66,67	0,46	67,13	53,19	0,42	53,61	13,48	0,04	13,52	5,13	0,01	5,14
3 – Авдэктэ [Avdekte]	1	7,38	–	7,38	5,84	–	5,84	1,54	–	1,54	0,56	–	0,56
	2	37,74	–	37,74	29,56	–	29,56	8,18	–	8,18	3,03	–	3,03
	3	86,02	19,98	106,00	56,70	15,68	72,38	29,32	4,30	33,62	7,34	1,19	8,53
4 – Профиль-полигон [Bashart-polygon]	1–2	0,98	3,17	4,15	0,76	2,43	3,19	0,22	0,74	0,96	0,22	0,22	0,44
В среднем на Южном Крака [Average on Southern Kraka]	1	3,62	1,11	4,73	2,87	0,90	3,77	0,75	0,21	0,96	0,28	0,05	0,33
	2	39,17	0,92	40,09	31,00	0,78	31,78	8,17	0,14	8,31	3,08	0,03	3,11
	3	62,66	10,19	72,85	46,14	8,10	54,24	16,52	2,09	18,61	5,05	0,56	5,61
Северный Крака [Northern Kraka]													
5 – Суртанды [Surtandy]	1	0,51	–	0,51	0,41	–	0,41	0,10	–	0,10	0,004	–	0,004
	2	54,33	0,074	54,404	43,61	0,07	43,68	10,72	0,004	10,724	4,20	0,0003	4,2003
	3	77,76	3,03	80,79	62,72	2,53	65,25	15,04	0,50	15,54	5,95	0,12	6,07
	4	95,12	–	95,12	75,8	–	75,8	19,32	–	19,32	7,00	–	7,00

Окончание табл. 5 [Table 5 (end)]

Профиль [Transect]	ВУ [Altitudinal level]	Наземная фитомасса [Aboveground phytomass]									Фитомасса хвои в кроне [Phytomass of needles in the crown]		
		Всего [Total]			В том числе [Including]								
					стволов [trunk]			крон [crown]					
		Ps	Ls	итого [total]	Ps	Ls	итого [total]	Ps	Ls	итого [total]	Ps	Ls	итого [total]
6 – Малый Саргая [Malay Sargaya]	1	3,48	–	3,48	2,82	–	2,82	0,66	–	0,66	0,27	–	0,27
	2	49,75	21,54	71,29	40,48	16,83	57,31	9,27	4,71	13,98	3,93	1,30	5,23
	3	80,82	48,68	129,5	66,25	38,13	104,38	14,57	10,55	25,12	6,35	2,96	9,31
7 – Шигай [Shigai]	1	1,39	0,21	1,6	1,11	0,18	1,29	0,28	0,03	0,31	0,11	0,01	0,12
	2	19,9	3,28	23,18	16,04	2,8	18,84	3,86	0,48	4,34	1,6	0,1	1,7
	3	80,5	23,9	104,4	64,89	18,61	83,50	15,61	5,29	20,9	6,06	1,47	7,53
8 – Центральный Акбиик [Central Akbiik]	1	0,76	0,40	1,16	0,61	0,32	0,93	0,15	0,08	0,23	0,06	0,02	0,08
	2	10,83	8,55	19,38	8,58	6,94	15,52	2,25	1,61	3,86	0,79	0,39	1,18
	3	25,17	54,86	80,03	20,28	44,67	64,95	4,89	10,19	15,08	1,89	2,56	4,45
В среднем на Северном Крака [Average on Northern Kraka]	1	1,54	0,15	1,69	1,24	0,12	1,36	0,30	0,03	0,33	0,11	0,01	0,12
	2	33,70	8,36	42,06	27,18	6,66	33,84	6,53	1,70	8,23	2,63	0,35	3,08
	3	66,06	32,62	98,68	53,54	25,98	79,52	12,53	6,63	19,16	5,06	1,78	6,84

Примечание [*Note*]. Ps – *Pinus sylvestris*, Ls – *Larix sibirica*.

ста приводит к уменьшению, в первую очередь, фитомассы хвои и ветвей, стволовая масса меняется в меньшей степени. Чем жёстче условия роста древесных растений, тем меньше доля надземной фитомассы в общем составе [2, 7]. Накопление общей надземной фитомассы и структурных частей зависит от биологических особенностей каждого вида и возраста [34].

В работах, выполненных на верхней границе лесов с горными тундрами на Урале и в других субарктических регионах, показано климатогенное увеличение продуктивности древостоев [8, 19, 35–37]. При этом работ по структуре и накоплению фитомассы, выполненных на стыке лесов с горными степями, в специальной литературе нами не найдено. Хотя по фитомассе сомкнутых насаждений лесов Уральского региона России, и в целом по всему миру опубликованных данных различными исследователями достаточно много [38].

Формирование фитомассы древостоев в экотоне лес – горная степь в связи с изменениями границы леса за последние 30 лет. Сравнение площади горных степей в 1986 и 2016 гг., произведенное нами ранее, показало [13, 14], что в этом районе произошло существенное (на 17,6%) уменьшение их площади в связи с интенсивной экспансией лесов. Выявленные безлесные участки площадью 6 559,8 га на Южном Крака; 1 923,6 га – на Среднем Крака и 3 176,6 га – на Северном Крака на основе карт ГосГисЦентра в 1986 г. за последние 30 лет заросли сомкнутым лесом на 958,6; 232,3 и 892,7 га соответственно. Для расчета увеличения запасов надземной фитомассы древостоев в исследуемом районе мы умножили полученные значения разности площади на разницу между средним запасом фитомассы в сомкнутых лесах (3 ВУ) и редколесьях (2 ВУ). Так, на безлесных пространствах сомкнутые насаждения (с покрытием крон более 35–40%) формируются постепенно, сначала появляются единичные деревья, далее со временем количество их увеличивается, превращаясь в редколесья, затем – в сомкнутые насаждения. Редколесья и ранее обладали определенным запасом фитомассы, который в последние десятилетия увеличивается по мере увеличения густоты и размеров произрастающих в них деревьев.

Наши расчеты показали, что в связи с увеличением площади лесов за последние 30 лет запас фитомассы древостоев в экотоне увеличился на 32,8 т/га на Южном Крака, на 56,6 т/га на Северном Крака (см. табл. 5). Так как на Среднем Крака профили не заложены, было принято решение условно увеличение фитомассы принять как среднюю между двумя первыми, т.е на 44,7 т/га (массив гор находится между Южным и Северным Крака). Зарастание горных степей и продвижение границы леса привели к приросту общей надземной фитомассы древостоев в целом в массиве гор Южный Крака на 31,4 тыс. т, на 10,4 и 50,5 тыс. т – в массивах Средний Крака и Северный Крака соответственно.

Смещение границы лесов как следствие увеличения их площади в различных горных регионах мира в связи с изменениями климата приводится

в работах других исследователей. Это, в свою очередь, приводит к увеличению запасов фитомассы лесов на экотоне верхней границы леса [8, 14, 19, 30].

Ранее Д.А. Волков [39] на основе анализа космоснимков Landsat изучил динамику за 1984 и 2016 гг. границы леса и экстразональных горных степей в массиве гор Южный Крака. Методом дешифрирования выявил границы леса и степи. Автор заключает, что в пределах горного массива Южный Крака, находящегося на территории Башкирского заповедника, за последние 30 лет имело место зарастание горных степей древесной растительностью на 20,6%. Аналогичные данные получены П.А. Моисеевым с соавт. [13] в массиве гор Южный Крака. В специальной литературе имеются седения об интенсификации возобновления в последние десятилетия в Забайкалье, на Алтае, в Монголии и в некоторых других горностепных областях [2, 10, 26].

Значительный сдвиг границы и увеличение площади лесов за последние десятилетия П.А. Моисеев с соавт. объясняют тем, что деревьям «труднее» заселять безлесные пространства, чем участки, где уже имеются, хотя и редкие, деревья, за счет освоения пространства между ними. Зарастание редколесий привело к резкому увеличению сомкнутости древостоев и продвижению границы сомкнутых лесов [19].

Результаты наших исследований свидетельствуют о том, что в массиве гор Крака в конце XX и начале XXI в. произошло увеличение площади лесов и увеличение запаса фитомассы. На наш взгляд, интенсивное зарастание горных степей древесной растительностью, увеличение сомкнутости и продвижение границы лесов на остепненных склонах обусловлены влиянием на эти процессы общих для всей территории факторов, которыми могут быть только климатические.

Анализ данных двух метеостанций («Башгосзаповедник», расположенной в 5 км от исследуемых профилей на Южном Крака, и «Белорецк», находящейся в 15 км от профилей на Северном Крака) показал, что в период с 1930–2015 гг. было выявлено повышение на 0,2–0,6 °С средних месячных температур воздуха в мае, июне и июле и их снижение на 0,1–0,2 °С в августе. В результате за вегетационный период (май–август) увеличение температур воздуха составило 0,3 °С. В октябре–марте средние температуры воздуха отдельных месяцев увеличились на 0,4–1,2 °С, что привело в целом к росту средней температуры холодного периода года на 1,0 °С. Таким образом, за последние 90 лет тренд повышения средней температуры воздуха очевиден. При этом сравнение средних годовых сумм осадков показало, что в мае и августе произошло их увеличение на 4–7 мм, а в июне, июле и сентябре, наоборот, снижение на 1–6 мм. В целом для теплого периода года увеличение суммы осадков составило 3 мм (около 1%). В холодный период года (с октября по апрель) повышение суммы осадков на 3–11 мм отмечено во все месяцы, что составляет 41 мм (16,5%) для всего периода. Увеличение температуры воздуха и повышение осадков в зимний период обусловливают

меньшее промерзание почв, что, в свою очередь, приводит к уменьшению расхода талых вод на поверхностный сток и накоплению влаги. Это способствует активному росту деревьев в начале вегетационного сезона. Закономерность по массовой экспансии светлохвойных деревьев в горные степи при увеличении количества осадков подтверждена исследованиями в Ильменских горах на Южном Урале [25], а также и на Среднем Урале [40, 41].

Заключение

Структура и морфометрическая характеристика деревьев сосны и лиственницы меняются в зависимости от расположения на различных ВУ экотона лес – степь на склонах гор массива Крака. На верхних частях склона произрастают единичные деревья, которые под действием жестких условий среды имеют низкорослую, сильно сбежистую форму. В средних и нижних частях количество деревьев возрастает многократно, меняется также таксационная характеристика древостоев. Значительно отличаются показатели древостоев на массиве гор Южный Крака, где на верхних уровнях возраст деревьев выше, чем на Северном Крака.

Фитомасса деревьев меняется в зависимости от породы, их диаметра, высоты ствола и возраста, а в горах меняется от расположения на различных высотных уровнях склона, от которого зависит габитус деревьев. В экстремальных условиях в формировании фитомассы наблюдаются закономерные изменения не только абсолютных значений фракций надземной фитомассы деревьев, но и соотношение их между собой.

В связи с увеличением температуры и количества осадков в последние десятки лет, которое особенно выражено в районе исследований в холодный период года, происходит экспансия леса на горные степи и увеличение их площади на более чем 2 тыс. га. Наибольшее возобновление древостоев наблюдается в редколесьях, где на свободных от деревьев пространствах создаются наиболее благоприятные условия для появления и роста молодых деревьев, которые, разрастаясь, приводят к увеличению сомкнутости, а это в свою очередь, – к смещению вверх по склонам верхней границы сомкнутых лесов.

Наблюдаемое интенсивное зарастание горных степей в массиве гор Крака и смещение границы сомкнутых лесов привели к увеличению запаса фитомассы на десятки тысяч тонн, что эквивалентно долгосрочному связыванию около 46,2 тыс. т свободного углерода атмосферы Земли (из расчета, что содержание углерода в фитомассе около 50%).

Коллектив авторов благодарит за помощь в сборе полевого материала м.н.с. М.О. Бубнова (ИЭРиЖ УрО РАН, г. Екатеринбург), студентов Илью Махмутова и Анастасию Петрову (УрФУ, г. Екатеринбург) и Кирилла Волкова и Александра Константинова (УГЛТУ, г. Екатеринбург).

Литература

1. Изменение климата, 2013 г. Физическая научная основа: вклад Рабочей группы I в Пятый доклад об оценке Межправительственной группы экспертов по изменению климата: Резюме для политиков / под ред. Т.Ф. Стокера и др. Швейцария: МГЭИК, 2013. 34 с. URL: http://climate2013.org/images/report/WG1AR5_SPM_brochure_ru.pdf
2. Dulamsuren C., Wommelsdorf T., Zhao F., Xue Y., Zhumadilov B.Z., Leuschner C., Hauck M. Increased summer temperatures reduce the growth and regeneration of Larix sibirica in Southern boreal forests of Eastern Kazakhstan // Ecosystems. 2013. Vol. 16. PP. 1536–1549. doi: 10.1007/s10021-013-9700-1
3. Ваганов Е.А., Круглов В.Б., Васильев В.Г. Дендрохронология : учеб. пособие. Красноярск : СФУ, 2008. 120 с.
4. Кобак К.И., Кондрашова Н.Ю. Изменения локализации природных зон при глобальном потеплении // Экология. 1992. № 3. С. 9–18.
5. Lindroth A., Grelle A., More'n A.-S. Long-term measurements of boreal forest carbon balance reveal large temperature sensitivity // Global Change Biol. 1998. № 4. PP. 443–450. doi: 10.1046/j.1365-2486.1998.00165.x
6. Усольцев В.А., Цепордей И.С., Часовских В.П. Фитомасса деревьев двухвойных сосен Евразии: аддитивные модели в климатических градиентах // Сибирский лесной журнал. 2019. № 1. С. 44–56. doi: 10.15372/SJFS20190104
7. Грабовский В.И., Замолодчиков Д.Г. Зависимость запасов древесины в лесах России от климатических параметров // Лесоведение. 2019. № 2. С. 83–92. doi: 10.1134/S0024114819020025
8. Григорьев А.А., Дэви Н.М., Кукарских В.В., Вьюхина С.О., Галимова А.А., Моисеева П.А., Фомин В.В. Структура и динамика древостоев верхней границы леса в западной части плато путорана // Экология. 2019. № 4. С. 243–254. doi: 10.1134/S0367059719040073
9. Bunn A.G., Goetz S.J. Trends in Satellite-Observed Circumpolar Photosynthetic Activity from 1982 to 2003: The Influence of Seasonality, Cover Type, and Vegetation Density // Earth Interactions. 2006. Vol. 10 (12). PP. 1–19. doi: 10.1175/EI190.1
10. Сизых А.П. Картографическое изучение растительных сообществ контакта сред // Успехи современного естествознания. 2015. № 1–4. С. 621–634.
11. Ren P., Ziaco E., Rossi S., Biondi F., Prislan P., Liang E. Growth rate rather than growing season length determines wood biomass in dry environments // Agricultural and Forest Meteorology. 2019. № 271. PP. 4653. doi: 10.1016/j.agrformet.2019.02.031
12. Жирнова Т.В., Ямалов С.М., Миркин Б.М. Степи Башкирского государственного природного заповедника: анализ вклада ведущих факторов и синтаксономия // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2007. Т. 112, вып. 5. С. 36–45.
13. Моисеев П.А., Гайсин И.К., Бубнов М.О., Моисеева О.О. Динамика древесной растительности на участках остепненных склонов Южного Крака в последние 80 лет // Экология. 2018. № 2. С. 157–162. doi: 10.7868/S0367059718020105
14. Гайсин И.К., Моисеев П.А., Махмутова И.И., Низаметдинов Н.Ф., Моисеева О.О. Экспансия древесной растительности в экотоне лес – горная степь на Южном Урале в связи с изменениями климата и влажности местообитаний // Экология. 2020. № 4. С. 251–264. doi: 10.31857/S0367059720040071
15. Агроклиматические ресурсы Башкирской АССР: справочник / подгот. Г.С. Халевицкая, М.И. Бабкина, В.В. Кузнецова и др. Л. : Гидрометеоиздат, 1976. 235 с.
16. Атлас Республики Башкортостан / авт. коллектив: Р.Ф. Абдрахманов и др. ; гл. ред. И.М. Япаров ; отв. ред. Н.И. Островская и др. Уфа : Омская картогр. ф-ка : Роскартография, 2005. 419 с.

17. Miller R.F., Rose J.A. Fire history and western juniper encroachment in sagebrush steppe // Journal of Range Management. 1999. Vol. 52, № 6. PP. 550–559.
18. Усольцев В.А., Нагимов З.Я. Методы таксации фитомассы древостоев. Методические указания для студентов-дипломников специальности 1512. Свердловск : УЛТИ, 1988. 46 с.
19. Моисеев П.А., Галимова А.А., Бубнов М.О., Дэви Н.М., Фомин В.В. Динамика древостоев и их продуктивности на верхнем пределе произрастания в Хибинах на фоне современных изменений климата // Экология. 2019. № 5. С. 341–355.
20. Allen C.D., Macalady A.K., Chenchouni H., Bachelet D., Mcdowell N. et al. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests // Forest Ecology and Management. 2009. Vol. 259, № 4. PP. 660–684. doi: 10.1016/j.foreco.2009.09.001
21. Гайсин И.К., Риянова И.И., Петрова А.А. Экспанция леса на экстразональные горные степи массива Крака // Экология и природопользование: прикладные аспекты : IX Международная научно-практическая конференция (Уфа, Россия, 1–4 апреля 2019 г.) / под ред. А.Ю. Кулагина. Уфа : Аэтерна, 2019. Т. 1. С. 73–82.
22. Woodward A., Schreiner E.G., Silsbee D.G. Climate, geography, and tree establishment in subalpine meadows of the Olympic Mountains, Washington, U.S.A. // Arct. Alp. Res. 1995. Vol. 27, № 3. PP. 217–225. doi: 10.2307/1551952
23. Devi N., Hagedorn F., Moiseev P.A. et al. Expanding forests and changing growth forms of Siberian larch at the Polar Urals treeline during the 20th century // Global Change Biology. 2008. № 14. PP. 1581–1591. doi: 10.1111/j.1365-2486.2008.01583.x
24. Сизых А.П., Воронин В.И. Структурно-динамическая организация растительных сообществ, формирующихся в зоне контакта леса и азональных (экстразональных) степей, а также внутри зональных лесостепей в бассейне оз. Байкал // Изв. Иркутского гос. ун-та. Серия: Биология. Экология. 2011. Т. 4, № 3. С. 36–40.
25. Золотарева Н.В., Золотарев М.П. Феномен облесения степных участков на Среднем Урале и его вероятные причины // Экология. 2016. № 6. С. 414–425. doi: 10.7868/S0367059716060159
26. Xu C., Liu H., Anenkhonov O.A., Sandanov D.V., Balsanova L.D., Naidanov B.B., Korolyuk A.Y., Wu X. Long-term forest resilience to climate change indicated by mortality, regeneration, and growth in semiarid southern Siberia // Global Change Biology. 2017. № 23. PP. 2370–2382. doi: 10.1016/j.ecolind.2015.04.012
27. Семечкина М.Г. Структура фитомассы сосняков. Новосибирск : Наука, 1978. 165 с.
28. Усольцев В.А. Моделирование структуры и динамики фитомассы древостоев. Красноярск : Изд-во Краснояр. ун-та, 1985. 192 с.
29. Бубнов М.О., Дэви Н.М., Нагимов З.Я. Особенности формирования надземной фитомассы деревьев у различных жизненных форм ели сибирской на массиве Иремель (Южный Урал) // Вестник Башкирского государственного аграрного университета. 2015. № 4 (36). С. 91–94.
30. Здорнов И.А., Нагимов З.Я. Фитомасса деревьев березы в придорожных защитных лесных полосах Северного Казахстана // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 2019. Вып. 226. С. 20–32.
31. Усольцев В.А. Фитомасса лесов Северной Евразии. Нормативы и элементы географии. Екатеринбург : УрО РАН, 2002. 763 с.
32. Нагимов З.Я. Закономерности роста и формирования надземной фитомассы сосновых древостоев : дис. … д-ра с.-х. наук. Екатеринбург : Уральская государственная лесотехническая академия, 2000. 577 с.
33. Усольцев В.А., Цепордей И.С., Осмирко А.А., Ковязин В.Ф., Часовских В.П., Азаренок В.А., Азаренок М.В., Кузьмин Н.И. Моделирование аддитивной структуры биомассы древостоев *Pinus* L. в климатических градиентах Евразии // Известия Санкт-

Петербургской лесотехнической академии. 2018. № 225. С. 28–46. doi: 10.21266/2079-4304.2018.225.28-46
34. Нагимов З.Я., Коростелев И.В., Шевелина И.Ф. Таксация леса : учеб. пособие. Екатеринбург : Урал. гос. лесотехн. ун-т, 2006. 300 с.
35. Нагимов З.Я., Моисеев П.А., Бартыш И.В., Рахманов А.А., Григорьев А.А. Структура и фитомасса березовых древостоев на верхней границе леса в условиях Северного Урала // Вестник Московского государственного университета леса. Лесной вестник. 2008. № 3 (60). С. 61–67.
36. Моисеев П.А., Бубнов М.О., Дэви Н.М., Нагимов З.Я. Изменение структуры и фитомассы древостоев на верхнем пределе их произрастания на Южном Урале // Экология. 2016. № 3. С. 163–172. doi: 10.7868/S0367059716030082
37. Kullman L., Öberg L. Post-Little Ice Age tree line rise and climate arming in the Swedish Scandes: A landscape ecological perspective // J. Ecol. 2009. Vol. 7. PP. 415–429. doi: 10.1111/j.1365-2745.2009.01488.x
38. Усольцев В.А. Фитомасса и первичная продукция лесов Евразии. Eurasian forest biomass and primary production data / отв. ред. С.Г. Шиятов. Екатеринбург : УрО РАН, 2010. 570 с.
39. Волков Д.А. Дистанционный мониторинг многолетней динамики границы леса и горной степи в Башкирском заповеднике: методика и результаты // Уральский экологический вестник. 2017. № 1. С. 24–28.
40. Баландин С.В. Динамика степной растительности Уктусских гор (Средний Урал) // Ботанический журнал. 2001. Т. 86, № 5. С. 103–110.
41. Князев М.С., Золотарёва Н.В., Подгаевская Е.Н. Реликтовые фрагменты лесостепи в Зауралье // Ботанический журнал. 2012. Т. 97, №10. С. 28–44.
42. Замолодчиков Д.Г. Системы оценки и прогноза запасов углерода в лесных экосистемах // Устойчивое лесопользование. 2011. № 4 (29). С. 15–22.

Поступила в редакцию 27.045.2021 г.; повторно 16.09.2021 г.;
принята 17.12.2021 г.; опубликована 29.12.2021 г.

Авторский коллектив:
Гайсин Ильдар Кадирович, м.н.с. Башкирского государственного природного заповедника (Россия, 453580, Республика Башкортостан, Бурзянский р-н, с. Старосубхангулово, ул. Карат, 2).
E-mail: i.gaisin2012@yandex.ru
Моисеев Павел Александрович, д-р биол. наук, зав. лаборатории геоинформационных технологий, Институт экологии растений и животных УрО РАН (Россия, 620144, г. Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202).
ORCID iD: http://orcid.org/0000-0003-4808-295X
E-mail: moiseev@ipae.uran.ru
Балакин Дмитрий Сергеевич, м.н.с. лаборатории геоинформационных технологий, Институт экологии растений и животных УрО РАН (Россия, 620144, г. Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202).
E-mail: dmitrijbalakin047@gmail.com
ORCID iD: http://orcid.org/0000-0001-7339-1266
Нагимов Зуфар Ягфарович, д-р с.-х. наук, чл.-корр. РАЕН, профессор, директор Института леса и природопользования Уральского государственного лесотехнического университета (Россия, 620100, г. Екатеринбург, Сибирский тракт, 36, УЛК-2).
E-mail: nagimovzy@m.usfeu.ru

For citation: Gaisin IK, Moiseev PA, Balakin DS, Nagimov ZYa. The structure of tree stands and features of their phytomass accumulation on the steppified slopes of the Kraka Mountain massif (Southern Urals). *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology.* 2021;56:125-151. doi: 10.17223/19988591/56/6

Ildar K. Gaisin[1], Pavel A. Moiseev[2], Dmitry S. Balakin[2], Zufar Ya. Nagimov[3]

[1]Bashkir State Nature Reserve, Starosubkhangulovo village, Republic of Bashkortostan, Russian Federation
[2]Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Yekaterinburg, Russian Federation
[3]Ural State Forest Engineering University, Yekaterinburg, Russian Federation

The structure of tree stands and features of their phytomass accumulation on the steppified slopes of the Kraka Mountain massif (Southern Urals)

Against the general background of an increase in global temperature and spatio-temporal rearrangements in the distribution of precipitations in the 20th century, there are significant changes in the structure and properties of terrestrial ecosystems at all levels of biosphere organization, while their carbon-depositing role is widely discussed in connection with an increase in the concentration of carbon dioxide (CO_2) in the last century. In the massif of the Kraka mountains (South Urals), extrazonal mountain (petrophytic) steppes are located on the southern, highly insolated slopes of the ridges, where peculiar harsh conditions are formed that restrict the growth of woody plants. Due to climate change, forests are expanding to mountain steppes and their area is increasing. The aim of our research is to study the contemporary structure of tree stands and the features of their phytomass accumulation in the transition zone between the forest and mountain steppes on the slopes of the Kraka mountains (53°15′ – 53°50′N, 57° 36′ – 58°12′E), as well as to assess their changes in the last decades (*See Fig. 1*).

In the massifs of the North and South Kraka mountains on the forest-mountain steppe ecotone, 8 altitudinal transects were installed, with division into levels depending on the crown density: the upper (first) – at the upper border of the sparse tree stands (groups of trees with crown density 0.05–0.1), middle (second) – at the upper border of open forests (crown density 0.2–0.3), lower (third) – at the upper border of closed forests (crown density 0.4–0.5). At the lower and middle altitudinal levels, 3 plots with a size of 20 × 20 m were installed. At the upper level, polygons were set up in the form of a rectangle with a size of 1-3 hectares. On Bashart Mount, a polygon profile was installed, without division into levels due to the mosaic distribution of trees along the entire profile. For each tree, the following parameters were determined: height, trunk diameter at the base and at a height of 1.3 m, crown projection diameter in two directions, and vital state. To determine the age of trees with a diameter of more than 3 cm, a bored wood sample (core) was taken. The age was determined using standard dendrochronological methods. The data on the phytomass of 16 model pine trees and 12 larch trees were obtained with subdivision into the following fractions: phytomass of the trunk, branches, needles and generative organs. The trunk phytomass in the bark was determined by direct weighing in the field with an accuracy of 50 g, for which the trunk was cut into meter sections. The percentage of dry matter, both in the wood and in the bark, is determined by the discs cut from the ends of the sawn sections. Wood and bark from the discs were weighed with an accuracy of 0.1 g at the site, and then they were sent to the laboratory for further drying and determination of their weight in an absolutely dry state. When determining the phytomass of the crown and its structural parts, all branches from the trunk were chopped off. The total weight of the crown was determined by direct weighing at the site in the field, after which the crown was divided into parts covered with needles and without them, and they were weighed separately. A sample of up to 20–30% of the total weight was taken. The needles in the sample were separated from the branches and weighed. To determine the absolutely dry matter, a sample weighing 30-60 g was taken from each crown fraction for subsequent drying to an absolutely dry state in laboratory conditions.

The assessment of the scale of changes in the area of treeless territories on the slopes of the Kraka mountain ranges was carried out using the functionality of the SAS.Planet 160707 program. Using the "tools" from the "Tags" tab, on the basis of the images in the layers of modern (2015) satellite images of sub-meter resolution and maps (~ 1986) of the GosGisCentre (M 1: 25000), all non-forested areas were identified where the forest stands below 35-40%. For each treeless territory, its area was estimated in 1986 and 2016.

Comparative characteristics of the habitat within the ecotone between closed forests and the mountain steppe and the patterns of changes in the morphometric parameters of tree stands at different altitude levels on the slopes of the South Kraka massif showed that the trunk diameter, height and age of trees increase from the lower to the upper level. At the upper level, single, old-growth, strongly intermittent trees are most often found. Down the slope, the number of trees at the middle level increases 15 times, and 40 times at the lower level. At the same time, the average age and diameter of trees decrease, while the height increases. In the North Kraka, the average values of the diameter, height and age, on the contrary, decrease from the lower to the upper level. Here the number and the average age of trees are significantly lower than in the South Kraka, especially at the upper levels (*See Table 2*).

On the basis of the set of model trees of Scots pine and Sukachev larch, we studied the dependences of the aboveground phytomass and fractional structure (trunk, crown, needles) between different parameters of trees. We developed regression equations for the total aboveground phytomass of trees, as well as of the trunk, crown and needles from the diameter at the base and the height of the trunk (*See Fig. 2 and 3; Table 4*). On the basis of the equations, the reserves of aboveground phytomass were calculated for all altitudinal levels of the studied transects, and separately for the South and North Kraka mountains. The revealed features of the accumulation of phytomass of various fractions of trees and their ratio depend on the altitudinal position in the ecotone, the age and tree species.

We found out that the total aboveground phytomass of stands at the upper border of closed forests on average for all profiles in the South Kraka is 72.9 ton /ha and ranges from 45.4 to 106 ton /ha. When moving to the upper border of open forests, it decreases 1.8 times and averages 40.1 ton / ha (37.7–42.4 ton / ha). Towards the border of sparse tree stands, the aboveground phytomass of stands is reduced by almost 16 times - to 4.4 ton/ ha (2.4–7.4 ton / ha). In the North Kraka mountain massif, the aboveground phytomass of stands at the border of closed forest and open woodlands is significantly higher than in the Southern Kraka, averaging 98.7 and 42.1 ton / ha, respectively, with a 2.3-time decrease in phytomass. In the sparse tree stands, on the contrary, the phytomass of stands is lower than in the South Kraka, averaging 1.69 ton / ha across all transects, which is almost 60 times less than at the third altitudinal level (*Table 5*).

Analysis of climate change over the past 80 years showed that in the study area there was a 1.3°C increase in air temperature and an increase in precipitations by 41 mm, which are most pronounced during the cold season. Climate change had a favorable effect on the growth of woody plants, which led to an active overgrowth of mountain steppes with forests, as well as an increase in the density of woodlands. Over the past 30 years, there has been a decrease in the total area of treeless territories on the slopes of the mountains in the Kraka massif by more than 2 thousand hectares (17.6%).

The overgrowth of mountain steppes with woody vegetation in the Kraka mountains led to an increase in the area of forests and the stock of phytomass concentrated in them equals to 92.3 thousand tons. This is equivalent to the long-term binding of appoximately 42.6 thousand tons of free carbon of the Earth's atmosphere.

The paper contains 3 Figures, 5 Tables, and 42 References.

Key words: *Pinus sylvestris*; *Larix sibirica*; forest expansion; phytomass of tree stands; Kraka mountains, South Urals.

Funding: This work was carried out within the framework of the state assignment of the Federal State Budgetary Institution "Bashkir State Reserve", the Federal State Budgetary Scientific Institution of the Institute of Plant and Animal Ecology of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences and the Federal State Budgetary Educational Institution of Higher Education of Ural State Forestry University.

Acknowledgments: The authors thank junior researcher Maxim O. Bubnov (Laboratory of Dendrochronology, IPAE, UB RAS, Yekaterinburg), and students Iliya Makhmutova and Anastasiya Petrova (Ural Federal University, Yekaterinburg), as well as Kirill Volkov and Alexandr Konstantinov (Ural State Forest Engineering University, Yekaterinburg) for their help in collecting field material.

The Authors declare no conflict of interest.

References

1. *Izmenenie klimata, 2013 g*. Fizicheskaya nauchnaya osnova: vklad Rabochey gruppy I v Pyatyy doklad ob otsenke Mezhpra-vitel'stvennoy gruppy ekspertov po izmeneniyu klimata: Rezyume dlya politikov [Climate change, 2013. The Physical Science Basis: Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change: A Summary for Policymakers]. Stoker TF, editor. Switzerland: MGEIK; 2013. 34 p. In Russian. Available at: http://climate2013.org/images/report/WG1AR5_SPM_brochure_ru.pdf (accessed: 15.04.2021)
2. Dulamsuren C, Wommelsdorf T, Zhao F, Xue Y, Zhumadilov BZ, Leuschner C, Hauck M. Increased summer temperatures reduce the growth and regeneration of *Larix sibirica* in Southern boreal forests of Eastern Kazakhstan. *Ecosystems*. 2013;16:1536-1549. doi: 10.1007/s10021-013-9700-1
3. Vaganov EA, Kruglov VB, Vasil'ev VG. Dendrokhronologiya: Uchebnoe posobie [Dendrochronology: Tutorial]. Krasnoyarsk: SFU Publ.; 2008. 120 p. In Russian
4. Kobak K.I. Kondrashova N.Yu. Izmeneniya lokalizatsii prirodnykh zon pri global'nom poteplenii [Changes of natural zone localization during global warming]. *Ekologiya*. 1992;3:9-18. In Russian
5. Lindroth A, Grelle A, More'n A-S. Long-term measurements of boreal forest carbon balance reveal large temperature sensitivity. *Global Change Biol*. 1998;4:443-450. doi: 10.1046/j.1365-2486.1998.00165.x
6. Usoltsev VA, Tsepordey IS, Chasovskikh VP. Tree biomass of two-needled pines in Eurasia: additive models in climatic gradients. *Sibirskij Lesnoj Zurnal = Sib. J. For. Sci.* 2019;1:44-56. doi: 10.15372/SJFS20190104 In Russian
7. Grabovskiy VI, Zamolodchikov DG. Mean timber storages depends on climate variables in russian forests. *Lesovedenie = Russian Journal of Forest Science*. 2019;2:83-92. doi: 10.1134/S0024114819020025 In Russian
8. Grigor'ev AA, Devi NM, Kukarskikh VV, V'yukhina SO, Galimova AA, Moiseeva PA, Fomin VV. Structure and dy-namics of stands of the upper forest boundary in the western part of the Putorana plateau. *Russian Journal of Ecology*. 2019:4:311-322. doi: 10.1134/S1067413619040076
9. Bunn AG, Goetz SJ. Trends in satellite-observed circumpolar photosynthetic activity from 1982 to 2003: the influence of seasonality, cover type, and vegetation density. *Earth Interactions*. 2006;10:1-19. doi: 10.1175/EI190.1
10. Sizykh AP. The mapping study of the plant communities of the environmental contact sites. *Uspekhi Sovremennogo Estestvoznaniya = Advances in Current Natural Sciences*. 2015;1(Pt. 4):621-634. In Russian

11. Ren P, Ziaco E, Rossi S, Biondi F, Prislan P, Liang E. Growth rate rather than growing season length determines wood biomass in dry environments. Agricultural and Forest Meteorology. 2019;271:46-53. doi: 10.1016/j.agrformet.2019.02.031
12. Zhymova TV, Yamalov SM, Mirkin BM. Stepi Bashkirskogo gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika: analiz vklada vedushchikh faktorov i sintaksonomiya [Steppes of Bashkir State Nature Reserve: an analisys of the role principal environmental factor and syntaxonomy. *Byulleten' Moskovskogo Obshchestva Ispytatelei Prirody Otdel Biologicheskii.* 2007:112(5):36-45. In Russian
13. Moiseev PA, Gaysin IK, Bubnov MO, Moiseeva OO. Dynamics of tree vegetation in steppificated areas on the slopes of the Southern Kraka Massif during the Past 80 Years. *Russian Journal of Ecology.* 2018;49;2:190-195. doi: 10.7868/S0367059718020105
14. Gaysin IK, Moiseev PA, Makhmutova II, Nizametdinov NF, Moiseeva OO. Expansion of Tree Vegetation in the Forest – Mountain Steppe Ecotone in Relation to changes of climate and habitat moisture. *Russian Journal of Ecology*. 2020;51:306-318. doi: 10.1134/S1067413620040074
15. *Agroklimaticheskie resursy Bashkirskoy ASSR* [Agroclimatic resources of the Republic of Bashkortostan]. Khvalevitzkaya GS, Babkina MN and Kuznetzova VV, editors. Leningrad: Gidrometeoizdat; 1976. 235 p. In Russian
16. *Atlas Respubliki Bashkortostan* [Atlas of the Republic of Bashkortostan]. Yaparov IM, editor. Ufa: Ruscartography Publ.; 2005. 419 p. In Russian
17. Miller RF, Rose JA. Fire history and western juniper encroachment in sagebrush steppe. *Journal of Range Management*. 1999;52:550-559.
18. Usol'tsev VA, Nagimov ZYa. Metody taksatsii fitomassy drevostoev. Metodicheskie ukazaniya dlya studentov-diplomnikov spetsial'nosti 1512 [Methods for taxation of forest stand phytomass. Methodical instructions for graduate students of the specialty 1512]. Sverdlovsk: ULTI Publ.; 1988. 46 p. In Russian
19. Moiseev PA, Galimova AA, Bubnov MO, Devi NM, Fomin VV. Tree stands and their productivity dynamics at the upper growing limit in Khibiny on the background of modern climate changes. *Russian Journal of Ecology*. 2019;50:431-444. doi: 10.1134/S1067413619050084
20. Allen CD, Macalady AK, Chenchouni H, Bachelet D, Mcdowell N, et al. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management*. 2009;259:660-684. doi: 10.1016/j.foreco.2009.09.001
21. Gaysin IK, Riyanova II, Petrova AA. Ekspantsiya lesa na ekstrazonal'nye gornye stepi massiva Kraka In: *Ekologiya i prirodopol'zovanie: prikladnye aspekty. Materialy IX Mezhdunarodnoy nauchno-prakticheskoy konferentsii* [Forest expansion to the extrazonal mountain steppes of the Kraka massif. Ecology and nature management: applied aspects. Proceedings of the IX Int. Sci.-Pr. Con. (Ufa, Russia, 1-4 April, 2019]. Kulagin AYu, editor Ufa: Aeterna; 2019. Vol. 1. pp. 73-82. In Russian
22. Woodward A, Schreiner EG, Silsbee DG. Climate, geography, and tree establishment in subalpine meadows of the Olympic Mountains, Washington, U.S.A. *Arct. Alp. Res.* 1995;27:217-225. doi: 10.2307/1551952
23. Devi N, Hagedorn F, Moiseev PA. et al. Expanding forests and changing growth forms of Siberian larch at the Polar Urals treeline during the 20th century. *Global Change Biology*. 2008;14:1581-1591. doi: 10.1111/j.1365-2486.2008.01583.x
24. Sizykh AP, Voronin VI. Structural dynamics organization of the plant communities on the contact of the forest and azonal (extrazonal) steppe and zonal forest – steppe as well (basin of the Lake Baikal). *Izvestia Irkutskogo State University*. Seriya «Biologiya. Ekologiya». 2011;3:36-40. In Russian
25. Zolotareva NV, Zolotarev MP. The phenomenon of forest invasion to steppe areas in the Middle Urals and its probable causes. *Russian Journal of Ecology*. 2017;48:21-31. doi: 10.1134/S106741361606014X

26. Xu C, Liu H, Anenkhonov OA, Sandanov DV, Balsanova LD, Naidanov BB, Korolyuk AY, Wu X. Long-term forest resilience to climate change indicated by mortality, regeneration, and growth in semiarid southern Siberia. *Global Change Biology*. 2017;23:2370-2382. doi: 10.1111/gcb.13582
27. Semechkina MG. Struktura fitomassy sosnyakov [Phytomass structure of pine forests]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Baranch Publ.; 1978. 165 p. In Russian
28. Usol'tsev VA. Modelirovanie struktury i dinamiki fitomassy drevostoev [Modeling the structure and dynamics of the phytomass of forest stands]. Krasnoyarsk: Krasnoyarsk university Publ.; 1985. 192 p. In Russian
29. Bubnov MO, Devi NM, Nagimov ZYa. Phytomass formation features of different life forms of siberian spruce trees on the Iremel massif (South Urals). *Vestnik Bashkirskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta*. 2015;4(36):91-94. In Russian
30. Zdornov IA, Nagimov ZYa. Phytomass of birch trees in sustainable roadside protective forest strips of Northern Kazakhstan. *Izvestia Sankt-Peterburgskoj Lesotehniceskoj Akademii*. 2019;226:20-32. In Russian
31. Usol'tsev VA. Fitomassa lesov Severnoy Evrazii. Normativy i elementy geografii [Phytomass of forests in Northern Eurasia. Normatives and elements of geography]. Yekaterinburg: UrO RAN Publ.; 2002. 763 p. In Russian
32. Nagimov ZYa. *Zakonomernosti rosta i formirovaniya nadzemnoy fitomassy sosnovykh drevostoev* [Patterns of growth and formation of aboveground phytomass of pine stands. Dr. Sci. Dissertation, Agriculture]. Yekaterinburg: Ural State Forest Engineering University; 2000. 577 p. In Russian
33. Usol'tsev VA, Tsepordey IS, Osmirko AA, Kovyazin VF, Chasovskikh VP, Azarenok VA, Azarenok MV, Kuz'min NI. Modeling of the additive biomass structure of Pinus L. stands in climatic gradients of Eurasia. *Izvestia Sankt-Peterburgskoj Lesotehniceskoj Akademii.* 2018;225:28-46. doi: 10.21266/2079-4304.2018.225.28-46 In Russian
34. Nagimov ZYa, Korostelev IV, Shevelina IF. Taksatsiya lesa: uchebnoe posobie [Forest inventory: a tutorial]. Yekaterinburg: Ural State Forest Engineering Unirvesity Publ.; 2006. 300 p. In Russian
35. Nagimov ZYa, Moiseev PA, Bartysh IV, Rakhmanov AA, Grigor'ev AA. Structure and phyto-mass of top tree-line birch stands in the conditions of the North Urals. *Lesnoy vestnik = Forestry Bulletin.* 2008;3(60):61-67. In Russian
36. Moiseev PA. Bubnov MO, Devi NM, Nagimov ZYa. Changes in the structure and phytomass of tree stands at the upper limit of their growth in the Southern Urals. *Russian Journal of Ecology.* 2016;47(30):219-227. doi: 10.1134/S1067413616030085
37. Kullman L, Öberg L. Post-Little Ice Age tree line rise and climate arming in the Swedish Scandes: A landscape ecological perspective. *J. Ecol.* 2009;7:415-429. doi: 10.1111/j.1365-2745.2009.01488.x
38. Usol'tsev VA. Fitomassa i pervichnaya produktsiya lesov Evrazii [Eurasian forest phytomass and primary production]. Yekaterinburg: UrO RAN Publ.; 2010. 570 p. In Russian
39. Volkov DA. Kemote monitoring of the long-term dynamics of the forest boundary and the mountain steppe in the Bashkir Reserve: methods and results. *Ural'skiy ekologicheskiy vestnik*. 2017;1:24-28. In Russian
40. Balandin SV. Dinamika stepnoy rastitel'nosti Uktusskikh gor (Sredniy Ural) [Dynamics of steppe vegetation in the Uktus mountains (Middle Urals)]. *Botanical zhurnal*. 2001;86(5):103-110. In Russian
41. Knyazev MS, Zolotareva NV, Podgaevskaya EN. Relict forest-steppe plots in the East Urals. *Botanical zhurnal = Botanical Journal*. 2012;97(10):28-44. In Russian
42. Zamalodchikov D.G. Sistemy otsenki i prognoza zapasov ugleroda v lesnykh ekosistemakh [Systems for assessing and forecasting carbon stocks in forest ecosystems]. *Ustoychivoe lesopol'zovanie*. 2011;4(29):15-22. In Russian

Received 27 April, 2021; Revised 16 September, 2021;
Accepted 17 December, 2021; Published 29 December, 2021.

Author info:
Gaysin Ildar K, Junior Researcher, Federal State Budgetary Institution "Bashkir State Nature Reserve", 2 Karat Str., Starosubkhangulovo village 453580, Burzyansky district, Republic of Bashkortostan, Russian Federation.
E-mail: i.gaisin2012@yandex.ru
Moiseev Pavel A, Dr. Sci. (Biol.), Head of the Laboratory of Geoinformation Technologies, Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 202 8 March Str., Yekaterinburg 620144, Russian Federation.
ORCID iD: http://orcid.org/0000-0003-4808-295X
E-mail: moiseev@ipae.uran.ru
Balakin Dmitry S, Junior Researcher, Laboratory of Geoinformation Technologies, Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 202 8 March Str., Yekaterinburg 620144, Russian Federation.
ORCID iD: http://orcid.org/0000-0001-7339-1266
E-mail: dmitrijbalakin047@gmail.com
Nagimov Zufar Ya, Dr. Sci. (Agric.), Corresponding Member of the Russian Academy of Natural Sciences, Professor, Director of the Institute of Forest and Nature Management, Ural State Forest Engineering University, 36 ULK-2 Siberian Tr., Yekaterinburg 620100, Russian Federation .
E-mail: nagimovzy@m.usfeu.ru

Вестник Томского государственного университета. Биология. 2021. № 56. С. 152–169

УДК 597.2.5
doi: 10.17223/19988591/56/7

И.В. Зуев[1], П.Ю. Андрущенко[1, 2], Н.О. Яблоков[1, 3], Д.В. Дементьев[2], Т.А. Зотина[1, 2]

[1]Институт фундаментальной биологии и биотехнологии, Сибирский федеральный университет, г. Красноярск, Россия
[2]Институт биофизики, Федеральный исследовательский центр «Красноярский научный центр СО РАН», г. Красноярск, Россия
[3]Красноярский филиал Федерального государственного бюджетного научного учреждения «Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии», г. Красноярск, Россия

Идентификация оседлых и мигрирующих хариусов в р. Енисей с использованием чешуи

Работа выполнена при поддержке гранта Российского фонда фундаментальных исследований, Правительства Красноярского края и Красноярского краевого фонда поддержки научной и научно-технической деятельности № 20-44-240009.

Изучена возможность использования чешуи байкальского хариуса Thymallus baicalensis Dybowski, 1874 в качестве маркера мигрирующих и оседлых рыб на участке реки Енисей с измененным термическим режимом в нижнем бьефе Красноярской ГЭС. Для тестирования метода использована выборка из 161 особи хариуса, отловленных в июле – ноябре 2019 г. в основном русле Енисея, вблизи устья одного из крупных притоков – реки Кан. На основании ранее полученных данных о повышенном количестве склеритов во втором годовом кольце чешуи хариусов из основного русла Енисея выборка дифференцирована на две группы. Особи, имеющие 15 и более склеритов во втором годовом кольце, отнесены к потенциально оседлым; особи, имеющие менее 15 склеритов, – к потенциально мигрирующим. Доля мигрантов в общей выборке составила 18,6%. Наибольший их процент отмечен в июле (24%), в августе – сентябре он составлял 20–22%, в октябре – 15%, в ноябре мигранты не встречались. Статистически значимые ($p < 0,05$) различия по линейным размерам между оседлыми и мигрирующими рыбами 2–3-летнего возраста выявлены в июле – августе; различия по содержанию радиоцезия (^{137}Cs) зафиксированы в августе. На основании полученных результатов предложена модель распределения хариуса, согласно которой особи в летнее время массово перемещаются из крупных прогретых притоков в основное русло Енисея, где температура воды не превышает 12 °С. Предложенный подход позволяет выявлять особей, расселяющихся из притоков, но не пригоден для идентификации половозрелых рыб, осуществляющих кратковременные внутриречные миграции.

Ключевые слова: *Thymallus baicalensis;* сезонная миграция; термический режим; склериты; радиоцезий; среднее течение р. Енисей

Для цитирования: Зуев И.В., Андрущенко П.Ю., Яблоков Н.О., Дементьев Д.В., Зотина Т.А. Идентификация оседлых и мигрирующих хариусов в р. Енисей с использованием чешуи // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2021. № 56. С. 152–169. doi: 10.17223/19988591/56/7

Введение

Зарегулирование стока рек плотинами гидроэлектростанций (ГЭС) оказывает существенное воздействие на популяции мигрирующих видов рыб, препятствуя их перемещению между участками верхнего и нижнего бьефа [1, 2]. Нарушение уровенного и термического режима реки в нижнем бьефе ГЭС также может приводить к модификации миграционного процесса как в пределах основного русла, так и между основным руслом и его придаточной системой. Ранее такой эффект был описан для некоторых популяций европейского хариуса *Thymallus thymallus* (Linnaeus, 1758), перешедших к оседлому образу жизни на участках ниже плотин [3]. Мы предполагаем, что сходные изменения миграционного поведения рыб произошли в р. Енисей на участке нижнего бьефа Красноярской ГЭС. Вследствие установления комфортных летних температур воды в основном русле Енисея обитающий здесь байкальский хариус *Thymallus baicalensis* Dybowski, 1874 частично перестал мигрировать в притоки [4], а также нарастил свою численность и темпы роста [5, 6]. При этом притоки Енисея на данном участке также населены хариусом [7, 8], происхождение которого остается неизвестным. Вероятно, что субпопуляции вида как в основном русле, так и в притоках представляют собой смесь оседлых особей и мигрантов из разных частей бассейна. Количественные оценки объема мигрирующих рыб отсутствуют, что не дает возможность решить вопрос о современной роли притоков в поддержании численности байкальского хариуса р. Енисей в нижнем бьефе Красноярской ГЭС.

Стандартом в изучении миграций пресноводных рыб в последние 20–30 лет стало применение высокотехнологичных электронных меток, прежде всего радио и PIT-меток [9, 10]. Тем не менее в силу финансовых и технических причин каждый из данных типов мечения имеет определенные недостатки, что ограничивает их массовое использование. В исследованиях миграций хариусов с использованием дорогостоящих радиометок объем меченых рыб не превышал 100 особей [11, 12]. PIT-метками в рамках одного исследования может имплантироваться значительно больше рыб, до тысячи экземпляров [13, 14], однако детекция меченых рыб, как и в случае классических меток, требует проведения повторных контрольных отловов.

Расширением арсенала методов мечения является применение естественных (морфологических, биохимических и др.) маркеров, характеризующих определенную группу особей из конкретного биотопа [15, 16]. Преимуществами таких маркеров считают относительную дешевизну, простоту применения, отсутствие необходимости повторного отлова, отсутствие воздействия на рост и выживаемость рыб, а также возможность использования

массовой выборки [16]. Естественным маркером хариусов, населяющих основное русло термически измененного участка р. Енисей в нижнем бьефе Красноярской ГЭС, является структура чешуи [4]. Наличие такого показателя потенциально позволяет выявлять рыб, мигрировавших из русла реки в притоки, и решать обратную задачу по выявлению рыб, скатившихся из притока в Енисей. Дополнительным маркером гидробионтов, населяющих р. Енисей в нижнем бьефе Красноярской ГЭС, являются повышенные по сравнению с фоновыми содержания техногенных радионуклидов, в частности радиоцезия, ^{137}Cs, за счет радиоактивных сбросов Горно-химического комбината ГК РОСАТОМ (ГХК), расположенного в районе г. Железногорска [17–20].

Несмотря на указанные перспективы использования чешуи и химического состава тканей хариуса для идентификации особей с разным происхождением, ранее для этой цели их не применяли. В рамках настоящей работы нами впервые предпринята попытка оценить соотношение оседлых и мигрировавших из притоков особей байкальского хариуса на термически измененном участке р. Енисей на основании структуры чешуи. В качестве верификации предложенного маркера использованы линейные размеры рыб и содержание радиоактивного цезия в их тканях.

Материалы и методики исследования

В работе использована выборка байкальского хариуса, *Thymallus baicalensis* Dybowski,1874, собранная на участке основного русла Енисея в районе устья р. Кан, вблизи с. Хлоптуново (56º28′05″с.ш., 93º38′53″в.д.) в июле–ноябре 2019 г. (рис. 1). Отлов рыб проведен жаберными сетями с размером ячеи 25–40 мм. Выловленная рыба хранилась при температуре –30 °С до начала анализа. За весь период исследований собран 161 экз. При работе с животными авторы соблюдали рекомендации Директивы 2010/63/EU Европейского парламента и Совета Европейского союза.

В ходе сбора материала у всех экземпляров рыб измерена длина тела по Смитту, *FL* (мм), и масса тела, *W* (г). Для определения возраста и дифференциации рыб, имеющих разное происхождение, использованы чешуи хариуса, отобранные под основанием спинного плавника в первом–третьем рядах над боковой линией [4]. Не менее 3 чешуй с каждой особи, предварительно очищенные в 2%-м растворе KOH и помещенные между двух предметных стекол, сфотографированы на стереомикроскопе ЛОМО МСП-2 (Россия) (×48). На полученных снимках одним оператором подсчитано среднее для одной рыбы количество склеритов во втором годовом кольце в секторе между краниальным и дорсальным полем чешуи.

Принцип дифференциации особей хариуса по их происхождению основан на ранее полученных результатах о повышенном количестве склеритов на чешуе рыб (прежде всего, во втором годовом кольце), обитающих на тер-

мически измененном участке среднего течения р. Енисей. Среднее число склеритов второго годового кольца у хариусов из основного русла Енисея составляло 17,6 с 95% доверительным интервалом от 15,6 до 19,8 [4]. У рыб из притоков Енисея среднее число склеритов во втором кольце варьировало от 8,7 до 10,7. В рамках данного исследования нами предположено, что особи хариуса, имеющие более 15 склеритов во втором годовом кольце чешуи, постоянно населяют основное русло термически измененного участка р. Енисей. Далее данные особи обозначены термином «оседлые». Особи с меньшим числом склеритов, обозначаемые как «мигранты», как минимум второй год жизни провели в притоках.

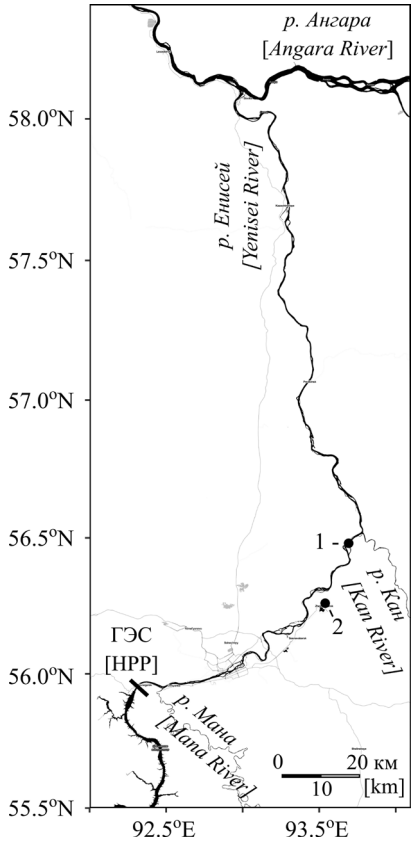


Рис. 1. Карта среднего участка р. Енисей. ГЭС – плотина Красноярской ГЭС: 1 – участок отлова хариуса; 2 – г. Железногорск
[**Fig. 1.** Map of the middle reaches of the Yenisei River. HPP is the dam of Krasnoyarsk Hydroelectric Power Plant. 1 - Sampling site; 2 - the town of Zheleznogorsk]

Для измерения содержания техногенных радионуклидов из общей выборки выделены рыбы двух указанных типов. В объединенных пробах оседлых хариусов для каждого месяца число особей варьировало от 12 до 31 (всего 125), в пробах мигрирующих – от 3 до 8 особей (всего 18).

Приготовление проб: пробы готовили из мышц, снятых с осевого скелета рыб, высушенных и озолённых в муфельной печи при 450 °С. Содержание γ-излучающих радионуклидов в пробах золы измерено с помощью гамма-спектрометра с полупроводниковым германиевым детектором GX2320 (Canberra), как описано ранее [18, 19]. Спектры проанализированы с помощью программы Genie-2000 (Canberra). Результаты приведены в беккерелях/кг (Бк/кг) сухой массы в пересчёте на дату отбора рыб. Погрешность измерения, 1 sd, рассчитана программой при анализе спектров.

Соответствие использованных данных нормальному закону распределения оценено с помощью критерия Шапиро – Уилка. Поскольку большинство выборок с длинами рыб имели иной тип распределения, для их сравнения использован непараметрический тест Манна – Уитни. Все статистические расчеты выполнены в среде R (R Development Core Team, 2011). Данные по содержанию ^{137}Cs (Бк/кг сух. массы) в мышцах хариусов представлены в виде средней арифметической со стандартным отклонением ($M \pm SD$). Длина тел (см) хариусов представлена как медиана с квартилями.

Результаты исследования

Количество склеритов во втором годовом кольце исследованных хариусов варьировало от 9 до 24 (рис. 2). Распределение отличалось от нормального по тесту Шапиро – Уилка ($p < 0{,}01$), обладая выраженным левым «хвостом» (коэффициент асимметрии равен –0,61). Доля особей, имеющих от 9 до 14 склеритов, и обозначаемых в рамках нашей работы как мигранты, составляла 18,6% от всей выборки.

Наибольший процент мигрирующих особей отмечен в июле (24%), в августе–сентябре он составлял около 20–22%, в октябре – 15%, а в ноябре такие хариусы не встречались. Для оценки потенциальных различий в темпах роста оседлых и мигрирующих рыб выборки были разделены на группы по возрастам и месяцам отлова. На рис. 3 показаны линейные размеры рыб в трех возрастных группах. Линейные размеры оседлого хариуса в возрасте 2–3+ на 3–5 см превышали ($p < 0{,}05$) линейные размеры у мигрирующих рыб в июле–августе (рис. 3). У рыб 4+ летнего возраста в июле, а также у трехлетних рыб в сентябре-октябре различия по *FL* отсутствовали. Из числа техногенных гамма-излучающих радионуклидов в мышцах хариуса зарегистрирован только радиоцезий (^{137}Cs, период полураспада – 30,1 года). Содержание ^{137}Cs в мышцах хариуса варьировало в диапазоне 0,9–7,2 Бк/кг. Максимальное содержание ^{137}Cs отмечено у оседлых рыб в августе, что превышало содержание этого радионуклида в выборке мигрантов в шесть раз (рис. 4). В остальные месяцы выборки оседлых и мигрирующих особей содержали близкую удельную активность ^{137}Cs. В июле содержание радиоцезия в выборке мигрирующих особей не измеряли. Содержание радиоцезия в мышцах хариусов, отловленных на фоновом участке Енисея, не превышало пределов обнаружения.

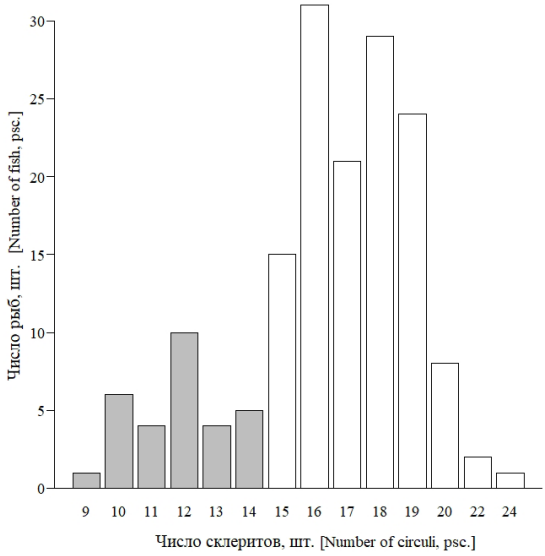


Рис. 2. Распределение числа склеритов во втором законченном годовом кольце чешуи хариуса из р. Енисей в выборке 2019 г. Серым цветом выделены варианты количества склеритов, принадлежащие потенциально мигрирующим особям
[**Fig. 2.** Distribution of the circuli number in the second completed annual ring of grayling scales from the Yenisei River in the sample of 2019. Numbers of circuli typical of migrating specimens are highlighted in grey]

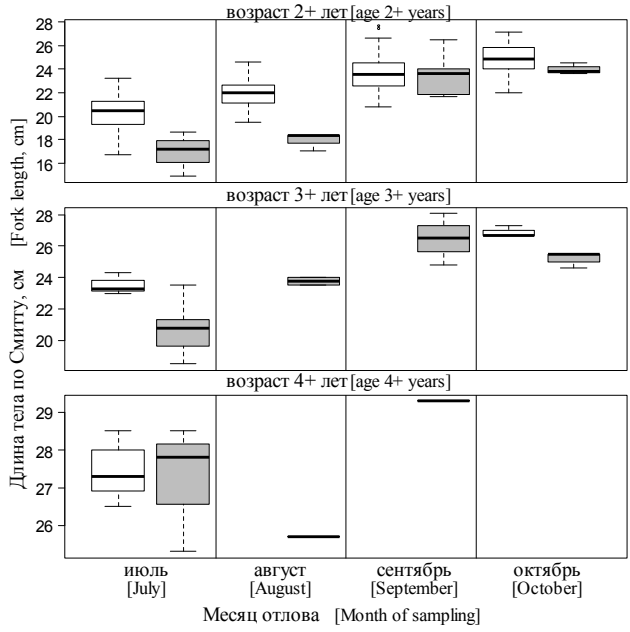


Рис. 3. Длина тела (см) оседлых (белые боксы) и мигрирующих (серые боксы) хариусов из р. Енисей в 2019 г.
[**Fig. 3.** Fork length (cm) of resident (white boxes) and migrating (gray boxes) graylings from the Yenisei River in 2019] (| - median, □ - Q1 & Q3, 1,5*IQR)

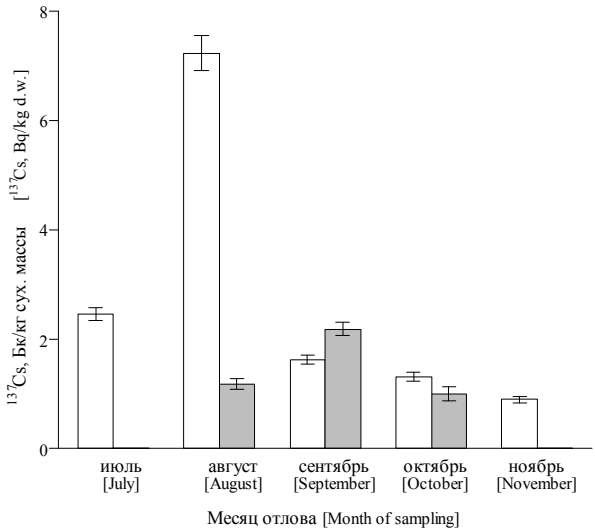


Рис. 4. Содержание ^{137}Cs (Бк/кг сух. массы) в мышцах оседлых и мигрирующих хариусов из р. Енисей в 2019 г. *В июле содержание радиоцезия в выборке мигрирующих особей не измеряли. ССерым цветом выделены выборки потенциально мигрирующих особей
[**Fig. 4.** Content of ^{137}Cs (Bq/kg d.w.) in the muscles of resident and migrating graylings from the Yenisei River in 2019. *In July, radiocesium was not measured in the sample of migrating graylings. Samples of migrating specimens are highlighted in grey] ($M \pm SD$)

Обсуждение результатов исследования

К настоящему времени накоплен большой объем информации об особенностях миграционного поведения хариусов. Как и многим представителям отряда лососеобразных, хариусам свойственны нерестовые, кормовые, зимовальные и покатные (для молоди) миграции [3, 11, 21]. Протяженность миграций отдельных видов рода *Thymallus* может достигать 100 км [11], хотя в целом хариусов считают менее мобильной группой, чем прочие виды лососеобразных [22]. Исследователи также отмечают гетерогенность исследованных популяций хариусов в отношении миграционного поведения, что является проявлением феномена частичных миграций [23]. В каждый из видов миграции, как правило, вовлекаются не все особи возрастной или размерной группы [3]. Следствием такой неоднородности является возможность одновременного присутствия в пределах участка реки особей одного происхождения, но с разной миграционной активностью, а также особей, имеющих разное происхождение.

Хариус, отловленный нами в основном русле Енисея, может быть представлен рыбами трех основных стратегий: 1) особи, рожденные и постоянно обитающие в основном русле Енисея; 2) особи, рожденные и обитающие

в Енисее, но осуществляющие временные миграции в притоки; 3) особи, рожденные в притоке, но мигрировавшие в Енисей на одном из этапов жизненного цикла. Поскольку в нашем исследовании маркером оседлых и мигрирующих рыб было второе годовое кольцо, дифференциация рыб 1-й и 2-й стратегии невозможна, если возраст рыб в период миграции превышал два года. Возможность идентификации рыб 2-й стратегии, совершивших миграцию в притоки в более раннем возрасте, зависит от времени их нахождения в притоке. Из-за отсутствия таких сведений используемый нами подход позволяет разграничивать рыб только 1-й и 3-й стратегии.

Известно, что популяция хариуса, населяющая среднее течение Енисея, обладает одним из наибольших темпов роста во всём бассейне реки [5, 6]. Поэтому мы предположили, что особи, мигрировавшие из притоков в основное русло Енисея, должны обладать меньшими размерами, чем рыбы аналогичного возраста, обитавшие здесь в течение всей жизни. Также мы предположили, что содержание техногенных радионуклидов в тканях оседлых хариусов, обитающих в Енисее ниже места радиоактивных сбросов, может отличаться от содержания радионуклидов в тканях мигрантов из притоков. Наши предположения подтвердились для данных, полученных в июле–августе: размеры 2–3+-летних оседлых хариусов в июле–августе были больше, чем у мигрантов; повышенное содержание радиоцезия в оседлых рыбах зарегистрировано в выборке, собранной в августе.

Однако рыбы, относимые нами по структуре чешуи к мигрантам, в сентябре–октябре статистически не отличались ($p > 0{,}05$) от местных хариусов по темпам роста и содержанию радионуклидов. Объяснением данного факта может являться разница во времени, проведенном мигрантами в основном русле Енисея. Очевидно, что наиболее контрастные различия между особями 1-й и 3-й стратегий будут выражены в первые месяцы проникновения мигрантов в Енисей. В дальнейшем мигранты могут догонять в росте местных особей хариуса за счет явления компенсаторного роста [24]. Значительная биомасса зообентоса в среднем течении Енисея (10–30 г/м^2) [25, 26] допускает такую возможность. Аналогичная причина объясняет отсутствие различий в длине тела между рыбами старших возрастов. Как показали предыдущие исследования [4], корреляция между количеством склеритов во втором и последующих годовых кольцах чешуи хариуса из среднего Енисея отсутствует. Рыбы, имеющие малое количество склеритов во втором годовом кольце, обладали типичным числом склеритов в последующих кольцах и, очевидно, прожили в основном русле Енисея не менее одного года.

Причина повышенного содержания ^{137}Cs в оседлых хариусах в августе нам не ясна, но, возможно, обусловлена динамикой разрешенных радиоактивных сбросов в р. Енисей, периодичность которых в течение года авторам не известна, поскольку не публикуется в ежегодных радиоэкологических отчетах [27]. Цезий, являясь химическим аналогом калия, ведет себя в организме рыб аналогично этому биогенному элементу. Основные депозиты

цезия находятся в мышцах рыб [28]. При уравновешивании интенсивности потребления и выведения радиоцезия его содержание в тканях оседлых особей выходит на стационарный уровень, что мы наблюдали в сентябре–ноябре (см. рис. 3).

Таким образом, корректная интерпретация результатов использования чешуи, размеров рыб и содержания в них радионуклидов для дифференциации рыб разного происхождения требует привлечения информации о времени проникновения мигрантов из притоков в основное русло р. Енисей. Согласно современным данным, у хариуса выделяют два пика (исключая скат молоди) миграций вниз по течению [3, 11, 29]. Весенне-летний пик связан с кормовой миграцией половозрелых хариусов сразу после нереста (стратегия 2). Причиной осенней миграции является переход рыб на глубокие участки с меньшими скоростями течения, где в дальнейшем происходит зимовка.

Анализ распределения рыб с разным количеством склеритов во втором годовом кольце по месяцам их отлова показывает, что значительная доля мигрантов появилась в Енисее уже в июле–августе (рис. 5). Их доля оставалась высокой в сентябре, снижаясь к октябрю. В ноябре такие рыбы в пробах отсутствовали. Как отмечалось ранее, используемый нами маркер не способен выявлять енисейских рыб, осуществляющих кратковременную миграцию в притоки (стратегия 2). Следовательно, массовое появление в Енисее мигрантов в июле–августе должно иметь другое объяснение.

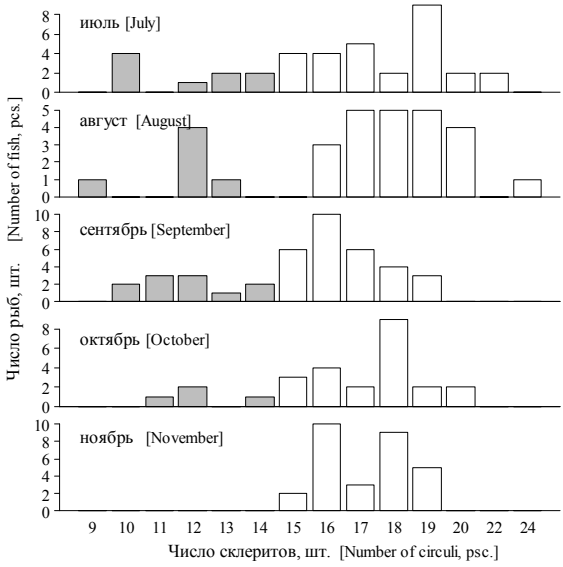


Рис. 5. Распределение количества склеритов во втором годовом кольце у хариусов из р. Енисей в 2019 г. Серым цветом выделены варианты количества склеритов, принадлежащих потенциально мигрирующим особям

[**Fig. 5.** Distribution of the circuli number in the second completed annual ring of grayling scales from the Yenisei River in 2019. Numbers of circuli typical of migrating specimens are highlighted in grey]

Мы предполагаем, что причиной летнего перемещения хариуса в основное русло Енисея является прогрев притоков выше комфортных для вида температур. Температура воды в среднем и нижнем течении крупных притоков Енисея в нижнем бьефе Красноярской ГЭС (рр. Кан, Мана, Базаиха) в июле–августе достигает 18–25 °С [30, 31], что превышает верхнюю границу физиологического оптимума для взрослых особей сибирского и европейского хариуса, составляющую 17–18 °С [32, 33]. До строительства плотины Красноярской ГЭС вода в Енисее в июле–августе также прогревалась до 18–19 °С, однако в настоящее время максимальные летние температуры составляют не более 12 °С [34].

Согласно нашему предположению, при повышении температуры воды в нижнем и среднем течении притоков в июле–августе часть местных рыб поднимается вверх по течению, а часть скатывается в более холодный Енисей. Именно в этот период могут быть диагностированы наиболее резкие различия между енисейскими рыбами и мигрантами. К середине – концу осени такие различия нивелируются, а сами мигранты рассеиваются среди енисейских рыб. Феномен массовой миграции хариуса на границе верхнего диапазона комфортных температур ранее в литературе не обсуждался. Вместе с тем современные исследования показывают, что верхняя граница температурной устойчивости определяет миграционную стратегию некоторых видов лососевых [35].

Выводы

1. Полученные в ходе работы различия в размерах рыб, сезонная динамика распределения оседлых и мигрирующих особей, а также содержание радиоцезия в тканях рыб хорошо согласуются с моделью пространственно-временного распределения популяции хариуса на участке среднего течения р. Енисей, основанной на данных о температурном режиме в основном русле и притоках.

2. Рыб, выделенных из общей выборки на основании меньшего числа склеритов во втором годовом кольце, действительно можно считать мигрантами из притоков. Использованный нами подход выявляет преимущественно неполовозрелых и впервые созревающих особей, расселяющихся из притоков, но не пригоден для идентификации половозрелых рыб, осуществляющих кратковременные внутриречные миграции.

3. Результаты исследования показывают, что притоки по-прежнему обеспечивают заметный вклад в численность хариуса на термически измененном участке среднего Енисея. В районе устья р. Кан, одного из крупных притоков среднего Енисея, доля мигрантов в летне-осенний период 2019 г. составляла около 20% от общей численности хариуса.

4. Необходимость разделения оседлых и мигрирующих особей важна для получения однородных выборок хариуса, традиционно используемого как модельный объект при анализе распределения техногенных загрязнителей в реке, а также для изучения пищевой ценности хариуса и экологических рисков для населения, связанных с его потреблением.

Литература

1. Liermann C.R., Nilsson C., Robertson J., Ng R.Y. Implications of dam obstruction for global freshwater fish diversity // BioScience. 2012. Vol. 62. PP. 539–548. doi: 10.1525/bio.2012.62.6.5
2. Pavlov D.S., Mikheev V.N., Kostin V.V. Migrations Of Fish Juveniles In Dammed Rivers: The Role Of Ecological Barriers // Journal of Ichthyology. 2019. Vol. 59. PP. 234–245. doi: 10.1134/S0032945219020140
3. Northcote T.G. Comparative biology and management of Arctic and European grayling (Salmonidae, *Thymallus*) // Reviews in Fish Biology and Fisheries. 1995. № 5. PP. 141–194. doi: 10.1007/BF00179755
4. Zuev I.V., Andrushchenko P.Y., Chuprov S.M., Zotina T.A. Structural features of scales of Baikal grayling *Thymallus baicalensis* under conditions of an altered hydrological regime // Inland Water Biology. 2021. Vol. 14. PP. 60–66. doi: 10.1134/S1995082920060176
5. Гадинов А.Н., Долгих П.М. Пространственно-видовая структура ихтиоценоза, относительная численность и факторы, влияющие на распределение рыб р. Енисей // Вестник КрасГАУ. 2008. № 3. С. 169–174.
6. Иванова Е.В., Оськина Н.А., Зуев И.В. Показатели роста и плодовитости сибирского хариуса *Thymallus arcticus* (Pallas, 1776) в среднем течении реки Енисей // Вопросы рыболовства. 2015. № 1. С. 87–95.
7. Chugunova Y.K., Pronin N.M. Component communities of parasites and interaction of the parasitic faunas of noncommercial fishes in the Kacha River (Yenisei Basin) // Contemporary Problems of Ecology. 2011. № 4. PP. 56–63. doi: 10.1134/S1995425511010097
8. Яблоков Н.О. Аномалии развития скелета у молоди сибирского хариуса *Thymallus arcticus* (Pallas, 1776) из р. Мана (система Среднего Енисея) при искусственном и естественном воспроизводстве // Журнал Сибирского федерального университета. Биология. 2017. № 3. С. 343–357. doi: 10.17516/1997-1389-0030
9. Metcalfe J.D., Arnold G.P. Tracking fish with electronic tags // Nature. 1997. Vol. 387. PP. 665–666. doi: 10.1038/42622
10. Thorstad E.B., Rikardsen A.H., Alp A., Økland F. The use of electronic tags in fish research – an overview of fish telemetry methods // Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 2013. Vol. 13. PP. 881–896. doi: 10.4194/1303-2712-v13_5_13
11. West R.L., Smith M.W., Barber W.E., Reynolds J.B., Hop H. Autumn migration and overwintering of Arctic grayling in coastal streams of the Arctic National Wildlife Refuge, Alaska // Transactions of the American Fisheries Society. 1992. Vol. 121. PP. 709–715. doi: 10.1577/1548-8659(1992)121<0709:AMAOOA>2.3.CO;2
12. Nykänen M., Huusko A., Mäki-Petäys A. Seasonal changes in the habitat use and movements of adult European grayling in a large subarctic river // Journal of Fish Biology. 2001. Vol. 58. PP. 506–519. doi: 10.1111/j.1095-8649.2001.tb02269.x
13. Bentley K.T., Schindler D.E., Armstrong J.B., Cline T.J., Brooks G.T. Inter-tributary movements by resident salmonids across a boreal riverscape // PLoS One. 2015. Vol. 10. P. e0136985. doi: 10.1371/journal.pone.0136985
14. Heim K.C., Arp C.D., Whitman M.S., Wipfli M.S. The complementary role of lentic and lotic habitats for Arctic grayling in a complex stream-lake network in Arctic Alaska // Ecology of Freshwater Fish. 2019. Vol. 28. PP. 209–221. doi: 10.1111/eff.12444
15. Begg G.A., Waldman J.R. An holistic approach to fish stock identification // Fisheries Research. 1999. Vol. 43. PP. 35–44. doi: 10.1016/S0165-7836(99)00065-X
16. Thorsteinsson V. Tagging methods for stock assessment and research in fisheries. Report of concerted action FAIR CT.96.1394 (CATAG). Reykjavik: Marine Research Institute Technical Report (79), 2002. 179 p. URL: http://hdl.handle.net/10802/5930

17. Сухоруков Ф.В., Дегерменджи А.Г., Белолипецкий В.М., Болсуновский А.Я., Косолапова Л.Г. Закономерности распределения и миграции радионуклидов в долине реки Енисей. Новосибирск : Изд-во СО РАН, 2004. 290 с.
18. Zotina T.A., Trofimova E.A., Dementyev D.V. Time-dependent trends of artificial radionuclides in biota of the Yenisei River (Siberia, Russia) // Journal of Environmental Radioactivity. 2019. Vol. 208–209. P. 106028. doi: 10.1016/j.jenvrad.2019.106028
19. Zotina T.A., Dementyev D.V., Alexandrova Yu.V. Long-term trends and speciation of artificial radionuclides in two submerged macrophytes of the Yenisei River: a comparative study of *Potamogeton lucens* and *Fontinalis antipyretica* // Journal of Environmental Radioactivity. 2021. Vol. 227. P. 106461. doi: 10.1016/j.jenvrad.2020.106461
20. Zotina T.A., Trofimova E.A., Alexandrova Yu.V., Anishchenko O.V. Assessment of the quality of bottom sediments in the middle reaches of the Yenisei River by *Allium* test // Contemporary Problems of Ecology. 2019. Vol. 12. PP. 265–274. doi: 10.1134/S1995425519030120
21. Bardonnet A., Gaudin P., Persat H. Microhabitats and diel downstream migration of young grayling (*Thymallus thymallus* L.) // Freshwater Biology. 1991. Vol. 26. PP. 365-376. doi: 10.1111/j.1365-2427.1991.tb01404.x
22. Parkinson D., Philippart J.C., Baras E. A preliminary investigation of spawning migrations of grayling in a small stream as determined by radio-tracking // Journal of Fish Biology. 1999. Vol. 55. PP. 172–182. doi: 10.1111/j.1095-8649.1999.tb00666.x
23. Chapman B.B., Brönmark C., Nilsson J.-Å., Hansson L.-A. The ecology and evolution of partial migration // Oikos. 2011. Vol. 120. PP. 1764-1775. doi: 10.1111/j.1600-0706.2011.20131.x
24. Ali M., Nicieza A., Wootton R.J. Compensatory growth in fishes: a response to growth depression // Fish and Fisheries. 2003. Vol. 4. PP. 147–190. doi: 10.1046/j.1467-2979.2003.00120.x
25. Sushchik N.N., Gladyshev M.I., Kravchuk E.S., Ivanova E.A., Ageev A.V., Kalachova G.S. Seasonal dynamics of long-chain polyunsaturated fatty acids in littoral benthos in the upper Yenisei River // Aquatic Ecology. 2007. Vol. 41. PP. 349–365. doi: 10.1007/s10452-006-9065-z
26. Андрианова А.В., Дербинева Е.В., Гадинов А.Н., Криволуцкий Д.А., Мельников И.И. Кормовая база и потенциал рыбопродуктивности бассейна Енисея (верхнее и среднее течение) // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2019. № 45. С. 142–163. 88. doi: 10.17223/19988591/45/8
27. Шершаков В.М., Булгаков В.Г., Крышев И.И., Вакуловский С.М., Каткова М.Н., Крышев А.И. Радиационная обстановка на территории России и сопредельных государств в 2019 году. Ежегодник. Обнинск : Тайфун, 2020. 340 с.
28. Зотина Т.А., Трофимова Е.А., Болсуновский А.Я. Радионуклиды в хариусе сибирском на радиационно-загрязненном участке среднего течения р. Енисей // Радиационная биология. Радиоэкология. 2012. № 3. С. 305–311.
29. Заделенов В.А., Шадрин Е.Н. Весенне-нерестующие лососевидные рыбы Центральной Сибири // Проблемы использования и охраны природных ресурсов Центральной Сибири. 2003. № 4. С. 244–254.
30. Дулькейт Г.Д., Запекина-Дулькейт Ю.И. Распределение рыб по типам водоемов заповедника // Труды государственного заповедника «Столбы». 1971. Вып. 8. С. 70–79.
31. Шмидт Т.С. Многолетние данные о режиме и ресурсах поверхностных вод суши. Т. 1: РСФСР, вып. 12: Бассейны Енисея (без бассейна Ангары) и Пясины. Л. : Гидрометеоиздат, 1985. 464 с.
32. Crisp D.T. Environmental requirements of common riverine European salmonid fish species in fresh water with particular reference to physical and chemical aspects // Hydrobiologia. 1996. Vol. 323. PP. 201–221. doi: 10.1007/BF00007847
33. Liknes G.A., Gould W.R. The distribution, habitat and population characteristics of fluvial Arctic grayling (*Thymallus arcticus*) in Montana // Northwest Science. 1987. Vol. 61. PP. 122–129. URL: http://hdl.handle.net/2376/1748

34. Zuev I.V., Andrushchenko P.Y., Zotina T.A. Seasonal formation of annual rings on the scales of Baikal grayling inhabiting the middle reaches of the Yenisei River under altered temperature regime // Environmental Biology of Fishes. 2021. doi: 10.1007/s10641-021-01155-y
35. Desforges J.E., Birnie-Gauvin K., Aarestrup K., Cooke S.J. Upper thermal tolerance indicated by CTmax fails to predict migration strategy and timing, growth, and predation vulnerability in juvenile brown trout (*Salmo trutta*) // Physiological and Biochemical Zoology. 2021. Vol. 94. PP. 215–227. doi: 10.1086/714636

Поступила в редакцию 3.04.2021 г.; повторно 15.10.2021 г.;
принята 17.12.2021 г.; опубликована 29.12.2021 г.

Авторский коллектив:
Зуев Иван Владимирович, канд. биол. наук, доцент кафедры водных и наземных экосистем, Институт фундаментальной биологии и биотехнологии, Сибирский федеральный университет (660041, г. Красноярск, Россия, пр. Свободный, 79).
ORCID iD: https://orcid.org/0000-0002-0695-8936
E-mail: zuev.sfu@gmail.com
Андрущенко Павел Юрьевич, м.н.с. лаборатории биолюминесцентных и экологических технологий, Институт биофизики Федерального исследовательского центра «Красноярский научный центр СО РАН» (660036, Красноярск, Россия, Академгородок, 50/50).
ORCID iD: https://orcid.org/0000-0001-6029-0095
E-mail: pandrushchenko1995@mail.ru
Яблоков Никита Олегович, ведущий специалист лаборатории ихтиологии, Красноярский филиал Федерального государственного бюджетного научного учреждения «Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии» (660049, Красноярск, Россия, ул. Парижской Коммуны, 33)
ORCID iD: https://orcid.org/0000-0002-5420-8259
E-mail: noyablokov@mail.ru
Дементьев Дмитрий Владимирович, канд. биол. наук, с.н.с. лаборатории радиоэкологии, Институт биофизики Федерального исследовательского центра «Красноярский научный центр СО РАН» (660036, Красноярск, Россия, Академгородок, 50/50).
ORCID iD: https://orcid.org/0000-0002-7016-8592
E-mail: dementyev@gmail.com
Зотина Татьяна Анатольевна, канд. биол. наук, с.н.с. лаборатории биолюминесцентных и экологических технологий, Институт биофизики Федерального исследовательского центра «Красноярский научный центр СО РАН» (660036, Красноярск, Россия, Академгородок, 50/50).
ORCID iD: https://orcid.org/0000-0002-4792-1582
E-mail: t_zotina@ibp.ru

For citation: Zuev IV, Andrushchenko PYu, Yablokov NO, Dementiev DV, Zotina TA. Identification of sedentary and migrating graylings in the Yenisei River using scales. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2021;56:152-169. doi: 10.17223/19988591/56/7

Ivan V. Zuev[1], Pavel Yu. Andrushchenko[1, 2], Nikita O. Yablokov[1, 3], Dmitriy V. Dementiev[2], Tatiana A. Zotina[1, 2]

[1]*Institute of Fundamental Biology and Biotechnology, Siberian Federal University, Krasnoyarsk, Russian Federation*
[2]*Institute of Biophysics, Federal Research Center "Krasnoyarsk Science Center SB RAS", Krasnoyarsk, Russian Federation*
[3]*Krasnoyarsk Branch of Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Krasnoyarsk, Russian Federation*

Identification of sedentary and migrating graylings in the Yenisei River using scales

The regulation of river flow by dams of hydroelectric power plants (HPPs) has a significant impact on the populations of migratory fish species, preventing their

movement between the upstream and downstream sections. Violation of the level and thermal regime of the river in the downstream of the HPP can also lead to a modification of the migration process, both within the main channel and between the main channel and its adjoining system. It is assumed that after the construction of the dam of Krasnoyarsk hydroelectric power station, a significant part of the population of the Baikal grayling *Thymallus baicalensis* in the downstream section switched to a sedentary lifestyle. However, quantitative assessments of this phenomenon have not yet been carried out. The middle course of the Yenisei River in the downstream of the HPP is a specific watercourse with a smoothed seasonal amplitude of water temperatures and a high biomass of benthic invertebrates, up to 10-30 g/m^2. Such conditions provide an increase in the growth rate of grayling in the main channel of the Yenisei, and lead to the formation of the structure of its scales, which differs from fish from the tributaries of the Yenisei. An additional feature of the Yenisei in the downstream of the HPP is that the content of technogenic radionuclides, in particular, radiocesium, ^{137}Cs, increased compared to the background levels, below the point of radioactive discharges of the Mining-and-Chemical Combine ROSATOM (MCC) located near the town of Zheleznogorsk (*See Fig. 1*). Thus, high growth rates, a unique structure of scales, and an increased concentration of radiocesium can be considered as markers of graylings that constantly inhabit the main channel of the Yenisei in the downstream of Krasnoyarsk HPP. Within the framework of this work, we, for the first time, attempted to assess the ratio of settled and migrated individuals of the Baikal grayling from the tributaries in the thermally altered section of the Yenisei on the basis of the structure of the scales. As a verification of the proposed marker, we used the linear dimensions of fish and the content of radioactive cesium in their tissues.

A sample of 161 individuals of the Baikal grayling was used in this work. Fish were collected in the section of the main channel of the Yenisei near the mouth of the Kan River, near the village of Khloptunovo (56º28′05″ N, 93º38′53″ E) in July–November 2019. When working with animals, the authors followed the recommendations of Directive 2010/63 / EU of the European Parliament and the Council of the European Union. Fork Length and total weight of fish were measured. Grayling scales taken in the lateral line region were photographed and then used to count the number of sclerites in the completed annual rings. The principle of differentiation of grayling individuals by their origin is based on previously obtained results on an increased number of sclerites on the scales of fish (primarily in the second annual ring) inhabiting a thermally altered section of the middle reaches of the Yenisei. Within the framework of this study, we assumed that individuals of grayling with more than 15 sclerites in the second annual ring of scales constantly inhabit the main channel of the thermally altered section of the Yenisei. Further, these individuals are designated by the term “sedentary”. Individuals with a smaller number of sclerites, designated as “migrants,” spent at least the second year of their life in tributaries. To measure the content of technogenic radionuclides, fish of the two indicated types were isolated from the total sample. In the pooled samples of sedentary grayling for each month, the number of individuals varied from 12 to 31 (total 125), in the samples of migratory ones - from 3 to 8 individuals (total 18). Samples were prepared from muscles taken from the axial skeleton of fish, dried and ashed in a muffle furnace at 450°C. The content of γ-emitting radionuclides in the ash samples was measured using a gamma spectrometer with a hyper-pure germanium detector GX2320 (Canberra). The spectra were analyzed using the Genie-2000 software (Canberra).

The number of sclerites in the second annual ring of the studied grayling varied from 9 to 24. The share of individuals with 9 to 14 sclerites, and designated in our work as migrants, was 18.6% of the entire sample (*See Fig. 2*). The highest percentage of

migrating individuals was recorded in July (24%); in August-September it was about 20-22%, in October - 15%, and in November such grayling was not found. To assess potential differences in the growth rates of sedentary and migratory fish, the samples were divided into groups by age and month of capture. The linear dimensions of the sedentary grayling aged 2–3 + were 3-5 cm higher ($p < 0.05$) than the linear dimensions of migrating fish in July–August (*See Fig. 3*). There were no differences in FL in 4+ year old fish in July, as well as in 3-year-old fish in September–October. Of the technogenic gamma-emitting radionuclides, only radiocesium was registered in the muscles of grayling (^{137}Cs, half-life - 30.1 years). The content of ^{137}Cs in grayling muscles varied in the range of 0.9–7.2 Bq/kg. The maximum content of ^{137}Cs was noted in sedentary fish in August, which exceeded the content of this radionuclide in the sample of migrants six times (*See Fig. 4*). In the rest of the months, the samples of sedentary and migrating individuals contained a similar specific activity of ^{137}Cs. In July, the content of radiocesium in the sample of migrating individuals was not measured. The content of radiocesium in the muscles of graylings caught in the background site of the Yenisei did not exceed the detection limits.

Thus, for 2-3-year-old fish, caught in the summer period, the assumption about the differences in the growth rates and the content of radionuclides in the tissues of residential and migratory individuals was confirmed. To explain the absence of differences between individuals of the two strategies in other months, a temperature model of the distribution of grayling in the tributaries of the Yenisei was proposed. According to our assumption, when the water temperature rises to the physiological optimum (17-18 °C) in the lower and middle reaches of the tributaries in July-August, part of the local fish rises upstream, and part rolls down into the colder Yenisei (summer temperatures no more than 12 °C). It is during this period that the most dramatic differences between the Yenisei fishes and migrants can be diagnosed. By mid-late autumn, such differences are leveled, and the migrants themselves are scattered among the Yenisei fish (*See Fig. 5*).

The reason for the increased content of ^{137}Cs in sedentary graylings in August is not clear to us, but, possibly, it is due to the dynamics of permitted radioactive discharges into the Yenisei, the frequency of which during the year is not known to the authors, since it is not published in the annual radioecological reports. Cesium, being a chemical analogue of potassium, behaves in the body of fish similarly to this biogenic element. The main deposits of cesium are found in fish muscles. When balancing the intensity of consumption and excretion of radiocesium, its content in the tissues of sedentary individuals reaches a stationary level, which we observed in September-November.

The results of the work show that fish isolated from the general sample on the basis of a smaller number of sclerites in the second annual ring can indeed be considered migrants from tributaries. The approach we used reveals predominantly immature and first maturing individuals settling from tributaries, but is unsuitable for identifying sexually mature fish that carry out short-term intra-river migrations. In the thermally altered section of the Yenisei in the downstream of the HPP, tributaries can still make a significant contribution to the grayling population. In the area of the mouth of the Kan River, one of the largest tributaries of the middle Yenisei, the percent of migrants in the summer-autumn period of 2019 was about 20% of the total grayling population. The need to separate sedentary and migratory individuals is important for obtaining homogeneous samples of grayling, which is traditionally used as a model object in analyzing the distribution of technogenic pollutants in the river, as well as for studying the nutritional value of grayling and environmental risks for the population associated with its consumption.

The paper contains 5 Figures and 35 References.

Key words: *Thymallus baicalensis;* seasonal migration; thermal regime; circuli, radiocesium; middle reaches of the Yenisei River.

Funding: The research was supported by the grant of the Russian Foundation for Basic Research, Government of Krasnoyarsk Krai, and Krasnoyarsk Regional Scientific Foundation No. 20-44-240009.

Acknowledgments: The authors are grateful to the anonymous reviewer for comments and suggestions, which allowed us to improve our manuscript.

The Authors declare no conflict of interest.

References

1. Liermann CR, Nilsson C, Robertson J, Ng RY. Implications of dam obstruction for global freshwater fish diversity. *BioScience*. 2012;62:539-548. doi: 10.1525/bio.2012.62.6.5
2. Pavlov DS, Mikheev VN, Kostin VV. Migrations of fish juveniles in dammed rivers: the role of ecological barriers. *Journal of Ichthyology*. 2019;59:234-245. doi: 10.1134/S0032945219020140
3. Northcote TG. Comparative biology and management of Arctic and European grayling (Salmonidae, *Thymallus*). *Reviews in Fish Biology and Fisheries*. 1995;5:141-194. doi: 10.1007/BF00179755
4. Zuev IV, Andrushchenko PY, Chuprov SM, Zotina TA. Structural features of scales of Baikal grayling *Thymallus baicalensis* under conditions of an altered hydrological regime. *Inland Water Biology*. 2021;14:60-66. doi: 10.1134/S1995082920060176
5. Gadinov AN, Dolgikh PM. Spatio-species structure of ichthyocene, relative quantity, and influencing factors on distribution of fishes in the Yenisei River. *Vestnik Krasnoyarskogo Gosudarstvennogo Agrarnogo Universiteta*. 2008;3:169-174. In Russian
6. Ivanova EV, Oskina NA, Zuev IV. The indices of growth and fertility of the Arctic grayling *Thymallus arcticus* (Pallas, 1776) in the central stream of the Yenisei River. *Voprosy Rybolovstva*. 2015;16:1-9. In Russian
7. Chugunova YK, Pronin NM. Component communities of parasites and interaction of the parasitic faunas of noncommercial fishes in the Kacha River (Yenisei Basin). *Contemporary Problems of Ecology*. 2011;4:56-63. doi: 10.1134/S1995425511010097
8. Yablokov NO. Skeletal anomalies in juveniles of Siberian grayling *Thymallus arcticus* (Pallas, 1776) from the Mana River (Middle Yenisei River system) under artificial and natural reproduction. *Journal of Siberian Federal University*. Biology. 2017;3:343-357. doi: 10.17516/1997-1389-0030 In Russian
9. Metcalfe JD, Arnold GP. Tracking fish with electronic tags. *Nature*. 1997;387:665-666. doi: 10.1038/42622
10. Thorstad EB, Rikardsen AH, Alp A, Økland F. The use of electronic tags in fish research - an overview of fish telemetry methods. *Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences.* 2013;13:881-896. doi: 10.4194/1303-2712-v13_5_13
11. West RL, Smith MW, Barber WE, Reynolds JB, Hop H. Autumn migration and overwintering of Arctic grayling in coastal streams of the Arctic National Wildlife Refuge, Alaska. *Transactions of the American Fisheries Society*. 1992;121:709-715. doi: 10.1577/1548-8659(1992)121<0709:AMAOOA>2.3.CO;2
12. Nykänen M, Huusko A, Mäki-Petäys A. Seasonal changes in the habitat use and movements of adult European grayling in a large subarctic river. *Journal of Fish Biology*. 2001;58:506-519. doi: 10.1111/j.1095-8649.2001.tb02269.x
13. Bentley KT, Schindler DE, Armstrong JB, Cline TJ, Brooks GT. Inter-tributary movements by resident salmonids across a boreal riverscape. *PLoS One.* 2015;10:e0136985. doi: 10.1371/journal.pone.0136985

14. Heim KC, Arp CD, Whitman MS, Wipfli MS. The complementary role of lentic and lotic habitats for Arctic grayling in a complex stream-lake network in Arctic Alaska. *Ecology of Freshwater Fish*. 2019;28:209-221. doi: 10.1111/eff.12444
15. Begg GA, Waldman JR. An holistic approach to fish stock identification. *Fisheries Research*. 1999;43:35-44. doi: 10.1016/S0165-7836(99)00065-X
16. Thorsteinsson V. Tagging methods for stock assessment and research in fisheries. Report of concerted action FAIR CT.96.1394 (CATAG). Reykjavik: Marine Research Institute Technical Report, 2002. Vol. 79. pp. 179. http://hdl.handle.net/10802/5930
17. Sukhorukov FV, Degermendzhi AG, Belolipetskiy VM, Bolsunovskiya AYa, Kosolapova LG. Zakonomernosti raspredeleniya i migratsii radionuklidov v doline reki Enisey [Distribution and migration of radionuclides in the Yenisei Plain]. Novosibirsk: House of SB RAS Publ.; 2004. 290 p. In Russian
18. Zotina TA, Trofimova EA, Dementyev DV. Time-dependent trends of artificial radionuclides in biota of the Yenisei River (Siberia, Russia). *Journal of Environmental Radioactivity*. 2019;208-209:106028. doi: 10.1016/j.jenvrad.2019.106028
19. Zotina TA, Dementyev DV, Alexandrova YuV. Long-term trends and speciation of artificial radionuclides in two submerged macrophytes of the Yenisei River: a comparative study of *Potamogeton lucens* and *Fontinalis antipyretica. Journal of Environmental Radioactivity*. 2021;227:106461. doi: 10.1016/j.jenvrad.2020.106461
20. Zotina TA, Trofimova EA, Alexandrova YuV, Anishchenko OV. Assessment of the quality of bottom sediments in the middle reaches of the Yenisei River by *Allium* test. *Contemporary Problems of Ecology.* 2019;12:265-274. doi: 10.1134/S1995425519030120
21. Bardonnet A, Gaudin P, Persat H. Microhabitats and diel downstream migration of young grayling (*Thymallus thymallus* L.). *Freshwater Biology*. 1991;26:365-376. doi: 10.1111/j.1365-2427.1991.tb01404.x
22. Parkinson D, Philippart JC, Baras E. A preliminary investigation of spawning migrations of grayling in a small stream as determined by radio-tracking. *Journal of Fish Biology*. 1999;55:172-182. doi: 10.1111/j.1095-8649.1999.tb00666.x
23. Chapman BB, Brönmark C, Nilsson JÅ, Hansson LA. The ecology and evolution of partial migration. *Oikos*. 2011:120:1764-1775. doi: 10.1111/j.1600-0706.2011.20131.x
24. Ali M, Nicieza A, Wootton RJ. Compensatory growth in fishes: a response to growth depression. *Fish and Fisheries.* 2003;4:147-190. doi: 10.1046/j.1467-2979.2003.00120.x
25. Sushchik NN., Gladyshev MI., Kravchuk ES., Ivanova EA., Ageev AV., Kalachova GS. Seasonal dynamics of long-chain polyunsaturated fatty acids in littoral benthos in the upper Yenisei River. *Aquatic Ecology.* 2007;41:349-365. doi: 10.1007/s10452-006-9065-z
26. Andrianova AV, Derbineva EV, Gadinov AN, Krivolutskiy DA, Melnikov II. Feed base and potential fish productivity of the Yenisey basin (upstream and midstream). *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2019;45:142-163. doi: 10.17223/19988591/45/8 In Russian, English Summary
27. Shershakov VM, Bulgakov VG, Kryshev II, Vakulovskiy SM, Katkova MN, Kryshev AI. Radiatsionnaya obstanovka na territorii Rossii i sopredel'nykh gosudarstv v 2019 godu. Ezhegodnik [The radiation situation on the territory of Russia and neighboring states in 2019. Yearbook]. Obninsk: NPO "Tayfun" Publ.; 2020. 340 p. In Russian
28. Zotina TA, Trofimova EA, Bolsunovsky AYa. Radionuclides in arctic grayling from radioactively contaminated stretch in the middle reach of the Yenisei River. *Radiatzionnaya Biologia. Radioecologia*. 2012;3:305-311. In Russian
29. Zadelenov VA, Shadrin EN. Vesenne-nerestuyushchie lososevidnye ryby Tsentral'noy Sibiri. In: *Problemy ispol'zovaniya i okhrany prirodnykh resursov Tsentral'noy Sibiri* [Spring spawning salmonid fish of central Siberia. Problems of natural resource use and protection in central Siberia]. 2003;4:244-254. In Russian

30. Dul'keyt GD, Zapekina-Dul'keyt YuI. Raspredelenie ryb po tipam vodoemov zapovednika [Distribution of fish by water body type in the Reserve]. *Trudy gosudarstvennogo zapovednika "Stolby"* [Proceedings of the State Nature Reserve "Stolby"]. 1971;8:70-79. In Russian
31. Shmidt TS. Mnogoletnie dannye o rezhime i resursakh poverkhnostnykh vod sushi. T. 1. RSFSR. Vyp. 12. Basseyny Eniseya (bez basseyna Angahry) i Pyasiny [Multi-year data on terrestrial surface water regimes and resources. Vol. 1. RSFSR. Iss. 12. Basins of the Enisey (without the Angara river) and the Pyasina rivers]. Leningrad: Gidrometeoizdat Rubl.; 1985. 464 p. In Russian
32. Crisp DT. Environmental requirements of common riverine European salmonid fish species in fresh water with particular reference to physical and chemical aspects. *Hydrobiologia.* 1996;323:201-221. doi: 10.1007/BF00007847
33. Liknes GA, Gould WR. The distribution, habitat and population characteristics of fluvial Arctic grayling (*Thymallus arcticus*) in Montana. *Northwest Science*. 1987;61:122-129. http://hdl.handle.net/2376/1748
34. Zuev IV, Andrushchenko PY, Zotina TA. Seasonal formation of annual rings on the scales of Baikal grayling inhabiting the middle reaches of the Yenisei River under altered temperature regime. *Environmental Biology of Fishes*. 2021. doi: 10.1007/s10641-021-01155-y
35. Desforges JE, Birnie-Gauvin K, Aarestrup K, Cooke SJ. Upper thermal tolerance indicated by CTmax fails to predict migration strategy and timing, growth, and predation vulnerability in juvenile brown trout (*Salmo trutta*). *Physiological and Biochemical Zoology*. 2021;94:215-227. doi: 10.1086/714636

Received 03 April, 2021; Revised 15 October, 2021;
Accepted 17 December, 2021; Published 29 December, 2021.

Author info:
Zuev Ivan V, Cand. Sci. (Biol.), Assoc. Professor, Department of Aquatic and Terrestrial Ecosystems, Institute of Fundamental Biology and Biotechnology, Siberian Federal University, 79 Svobodny Ave., Krasnoyarsk 660041, Russian Federation.
ORCID iD: https://orcid.org/0000-0002-0695-8936
E-mail: zuev.sfu@gmail.com
Andrushchenko Pavel Yu, Junior Researcher, Laboratory of Bioluminescent and Environmental Technologies, Institute of Biophysics, Federal Research Center "Krasnoyarsk Science Center SB RAS", Akademgorodok 50/50, Krasnoyarsk 660036, Russian Federation.
ORCID iD: https://orcid.org/0000-0001-6029-0095
E-mail: pandrushchenko1995@mail.ru
Yablokov Nikita O, Leading Specialist, Laboratory of Ichthyology, Krasnoyarsk Branch of Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Krasnoyarsk 660049, 33 Parizhskoy kommuny Str., Russian Federation.
ORCID iD: https://orcid.org/0000-0002-5420-8259
E-mail: noyablokov@mail.ru
Dementiev Dmitriy V, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Laboratory of Radioecology, Institute of Biophysics, Federal Research Center "Krasnoyarsk Science Center SB RAS", Akademgorodok 50/50, Krasnoyarsk 660036, Russian Federation.
ORCID iD: https://orcid.org/0000-0002-7016-8592
E-mail: dementyev@gmail.com
Zotina Tatiana A, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Laboratory of Bioluminescent and Environmental Technologies, Institute of Biophysics, Federal Research Center "Krasnoyarsk Science Center SB RAS", Akademgorodok 50/50, Krasnoyarsk 660036, Russian Federation.
ORCID iD: https://orcid.org/0000-0002-4792-1582
E-mail: t_zotina@ibp.ru

УДК [630*18:631*527]:582.475.2
doi: 10.17223/19988591/56/8

С.Р. Кузьмин[1, 2], А.В. Рубцов[2], А.П. Барченков[1, 2], Т.В. Карпюк[3]

[1]Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН – обособленное подразделение ФИЦ КНЦ СО РАН, г. Красноярск, Россия
[2]Сибирский федеральный университет, г. Красноярск, Россия
[3]Красноярский государственный аграрный университет, г. Красноярск, Россия

Дифференциация климатипов лиственниц (*Larix* spp.) в географических культурах в лесостепи Средней Сибири

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке: гранта РНФ (№ 18-7410048), гранта РФФИ (№ 20-05-00540) и базового проекта ИЛ СО РАН (№ 0356-2019-0024).

В географических культурах в Красноярской лесостепи Средней Сибири проведен сравнительный дисперсионный анализ климатических экотипов лиственниц разных видов по высоте деревьев, площади и протяженности (длине) кроны на выборке деревьев с одинаковыми характеристиками по диаметру ствола. Установлено, что различия между климатическими экотипами разных видов лиственницы в географических культурах в условиях Красноярской лесостепи отмечаются как по высоте деревьев, так и по протяженности кроны по стволу и связаны с местом их происхождения. Климатипы лиственницы сибирской из горных территорий имеют низкие показатели высоты дерева и длины кроны. Самую короткую крону имеет высокогорный климатип с наименьшим гидротермическим коэффициентом места происхождения, высокие показатели длины кроны выявлены у климатипов лиственницы сибирской из котловин юга Сибири, а также представителя лиственницы Гмелина (даурской) из Амурской области. Самый северный климатип из южной тайги (мотыгинский, бассейн реки Ангары) уступает представителям лиственницы даурской по длине кроны.

Ключевые слова: *Larix*; климат; адаптация; диаметр ствола; высота дерева; крона дерева

Для цитирования: Кузьмин С.Р., Рубцов А.В., Барченков А.П., Карпюк Т.В. Дифференциация климатипов лиственниц (*Larix* spp.) в географических культурах в лесостепи Средней Сибири // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2021. № 56. С. 170–188. doi: 10.17223/19988591/56/8

Введение

Интерес к лиственнице в научной литературе связан со значительными различиями в таксономической дифференциации рода *Larix*, представители которого обладают широкими возможностями отдаленных скрещиваний, высокой экологической пластичностью, открывающей большие возможности интродукции за пределы ареала многих видов. В результате этого представители данного рода популярны при создании культур. Такой опыт имеет

многолетнюю историю, что отразилось в создании и исследовании географических культур лиственницы в разных регионах России: в Забайкалье [1, 2], в Красноярском крае [3, 4], в Удмуртской Республике [5], в Воронежской [6], Московской областях [7, 8], в Республике Коми [9] и других регионах. Кроме того, существуют исследования разных видов лиственницы в рамках международных проектов [10, 11] и продолжаются работы по созданию испытаний происхождений лиственницы во втором десятилетии XXI в. [9]. Географические и испытательные культуры разных видов лиственницы созданы и изучаются в Швеции [12], Финляндии [13, 14], Германии, Чехии и Словакии [15], Японии [16], Канаде [17], США [18] и других странах. В целом из-за занимаемых лиственницей огромных территорий, особенно в Сибири и Забайкалье, многие климатические расы не изучены. Генетические исследования, проведенные методами аллозимного анализа популяций лиственницы сибирской [19], представляющих широкую географию – от Эвенкии до Тывы, не выявили тесной взаимосвязи между географическим положением насаждений и степенью их генетической дифференциации. Кариологические исследования лиственницы сибирской [20] показали, что этот вид довольно устойчив к антропогенным нагрузкам, что подчеркивает перспективность исследования разных происхождений лиственницы с позиций не только лесовосстановления, но и озеленения в городских условиях.

Исследования, проведенные А.И. Ирошниковым [3] в созданных под его руководством географических культурах разных видов лиственниц в Красноярской лесостепи, которые стали объектом исследования в данной статье, показали, что потомство деревьев из высокогорных лиственничников (1 600–2 200 м) из Саура, Южного и Центрального Алтая и Танну-Ола в 10-летнем возрасте обладают очень низкими показателями роста и устойчивости. В географических культурах лиственницы в Воронежской лесостепи отмечаются низкие показатели по сохранности потомства с Алтая [6], к 10-летнему возрасту у них отмечается полная элиминация деревьев. С улучшением условий произрастания материнских насаждений (при снижении высоты над уровнем моря) происходит постепенное повышение показателей роста и сохранности потомства. Исследования П.И. Молоткова с соавт. [21] выявили, что наиболее ценный генофонд лиственницы сибирской сосредоточен в равнинных, предгорных и низкогорных популяциях верхнеенисейско-обской и саяно-ангарской рас, так как культуры, созданные из семян из этих регионов, характеризуются наиболее высокими показателями роста и устойчивости и часто не уступают при ее интродукции в европейскую часть России лиственнице Сукачева.

В настоящее время использование современного оборудования позволяет продолжать мониторинг за географическими культурами, проводить подробные инвентаризации, получать актуальные научные материалы по комплексу признаков.

Цель работы – оценка межвидовых и внутривидовых различий по росту в высоту, площади и длине кроны на примере потомств разных видов ли-

ственниц, представленных разными происхождениями, произрастающих в географических культурах в одинаковых условиях среды.

Материалы и методики исследования

Объект исследования – географические культуры лиственницы, созданные в Красноярской лесостепи на экспериментальной базе Института леса – «Погорельский бор» (56°22'06"N, 92°57'23"E) Устюгского участкового лесничества КГБУ «Емельяновское лесничество». В настоящий момент это экспериментальное хозяйство (научный стационар) «Погорельский бор» Института леса – обособленного подразделения ФИЦ КНЦ СО РАН. Посадка 3–4-летних сеянцев лиственниц на экспериментальный участок (далее – географические культуры) проводилась весной 1969–1970 гг. [3]. Биологический возраст исследуемых деревьев на момент инвентаризации в 2016 г. составлял около 50 лет. Площадь участка исследуемых географических культур лиственницы – 1,5 га. В географических культурах представлены следующие виды лиственницы: л. сибирская (*Larix sibirica* Ledeb.), л. Гмелина (даурская) (*L. gmelinii* Rupr.), л. Чекановского (*L. czekanowskii* Szaf.), л. Каяндера (*L. cajanderi* Mayr), л. японская (*L. leptolepis* Gord.) и л. Сукачева (*L. sukaczewii* Dylis). Из них только представители сибирской, даурской, Чекановского и японской сохранились в достаточном количестве для использования их в данной работе (таблица).

Характеристики выборки климатипов лиственницы
[Selection characteristics of larch climatypes]

Название климатипа (вид) [Climatype name (species)]	№	n	Long.	Lat.	Alt.	St5	VP	St10	P	H
Усть-Канский (*sibirica*) [Ust-Kansk (*sibirica*)]	1	19/13	84,73	50,92	1145	1540	137	1210	286	2,4
Чемальский (*sibirica*) [Chemal (*sibirica*)]	2	43/12	86,00	51,38	437	2330	173	2010	405	2,0
Онгудайский (*sibirica*) [Ongudai (*sibirica*)]	3	17/13	86,12	50,73	1050	1920	156	1580	286	1,8
Сонский (*sibirica*) [Son (*sibirica*)]	4	148/103	90,38	54,37	502	2169	158	1862	245	1,3
Шагонарский (*sibirica*) [Shagonar (*sibirica*)]	5	3/3	92,88	51,52	590	2251	161	1930	211	1,1
Манский (*sibirica*) [Mana (*sibirica*)]	6	13/9	93,63	55,68	361	1643	135	1305	443	3,4
Туранский (*sibirica*) [Turukhansk (*sibirica*)]	7	15/14	93,92	52,13	853	1841	147	1487	232	1,6
Каа-Хемский (*sibirica*) [Kaa-Khem (*sibirica*)]	8	19/9	94,58	51,70	633	2334	158	2036	179	0,9
Мотыгинский (*sibirica*) [Motygino (*sibirica*)]	9	28/24	94,70	58,18	129	1812	138	1587	286	1,8
Тандинский (*sibirica*) [Tanda (*sibirica*)]	10	11/4	94,77	51,00	1005	2079	152	1803	292	1,6
Тес-Хемский (*sibirica*) [Tes-Khem (*sibirica*)]	11	6/4	95,15	50,25	1093	2138	155	1864	159	0,9

Название климатипа (вид) [Climatype name (species)]	№	n	Long.	Lat.	Alt.	St5	VP	St10	P	H
Шиткинско-чунский (*sibirica*) [Shitkino-Chuna (*sibirica*)]	12	9/8	98,37	56,37	219	1967	143	1692	256	1,5
Вихоревско-жигаловский (*sibirica*) [Vikhorevka-Zhigalovo (*sibirica*)]	13	9/3	101,13	56,10	354	1749	137	1420	243	1,7
Усть-Ордынский (*sibirica*) [Ust-Orda (*sibirica*)]	14	11/14	104,65	52,77	522	1859	139	1588	337	2,1
Петровск-Забайкальский (*czekanowskii*) [Petrovsk-Zabaikalie (*czekanowskii*)]	15	6/4	108,82	51,27	872	1654	131	1371	306	2,2
Тунгокоченский (*gmelinii*) [Tungokochen (*gmelinii*)]	16	11/7	115,58	53,52	848	1554	127	1266	340	2,7
Чернышевский (*gmelinii*) [Chernyshevsk (*gmelinii*)]	17	9/9	117,05	52,50	658	2121	151	1828	290	1,6
Зейский (*gmelinii*) [Zeya (*gmelinii*)]	18	18/14	127,22	53,72	221	2160	151	1963	451	2,3
Томаринский (*leptolepis*) [Tomari (*leptolepis*)]	19	17/14	142,07	47,75	123	1889	157	1481	341	2,3
Пункт испытания (Погорельский бор) [Place of trial (Pogorelsky bor)]			92,95	56,37	265	1968	149	1627	255	1,6

Примечание. № – номер климатипа; n – количество деревьев в выборке с разными диаметрами (121–160/181–220 мм), шт.; Long. – долгота в десятичном формате; Lat. – широта в десятичном формате; Alt. – высота над уровнем моря, м; St5 – сумма температур > 5 °C; VP – продолжительность вегетационного периода, дни; St10 – сумма температур > 10 °C; P – сумма осадков с мая по сентябрь, мм; H – гидротермический коэффициент.
[*Note*. № - Climatype number; n - Selection of trees with different diameters (121-160/181-220 mm), pcs.; Long. - Decimal longitude; Lat. - Decimal latitude; Alt. - Altitude, asl; St5 - Sum of temperatures > 5 °C; VP - Duration of vegetation period, days; St10 - Sum of temperatures > 10 °C; P - Precipitations May-September, mm; H - Hydrothermal coefficient].

Климатическая характеристика мест происхождения лиственниц, представленная в таблице, составлена по данным справочников по климату СССР, гидротермический коэффициент (H) рассчитан по формуле: $H = R/(0{,}1САТ)$, где R – осадки с мая по сентябрь, мм; САТ – сумма активных температур (сумма средних суточных температур за период, когда они превышали 10 °C), °C. Инвентаризация живых деревьев географических культур произведена в 2016 г. с помощью программно-инструментального ГИС комплекса «Field-Map» [22] в результате сотрудничества с отделом ГИЛ филиала «ВОСТСИБЛЕСПРОЕКТ» ФГБУ «Рослесинфорг». Комплекс состоит из набора приборов: лазерного дальномера, электронного компаса, инклинометра, GPS-приемника, планшетного компьютера, централизованно управляемых ПО ГИС «Field-Map», и позволяет решать широкий круг задач в лесной отрасли. Инвентаризация включала четыре вида измерений – положение стволов деревьев относительно центра пробной площади с известными координатами, диаметр ствола (на высоте 1,3 м) в мм, высоту деревьев и высоту нижней живой ветки кроны в метрах, из которых рассчитывался показатель протяженности (длины) кроны каждого дерева. Перед проведе-

нием инвентаризации на пробной площади выполнена работа по расчистке территории от сухостойных и упавших деревьев; в сборе и анализе данных учтены только живые деревья. Общее количество деревьев лиственницы на пробной площади в итоге инвентаризации составило 1 674 шт.

Величины площадей крон опытных деревьев получены в результате обработки набора данных аэрофотосъемки пробной площади с высоким пространственным разрешением, которая выполнена на малых высотах в 2016 г. с помощью квадрокоптера «DJI Phantom 3 Pro» со стандартной (RGB) камерой. Этап создания единых скомпонованных изображений (ортофотомозаик) пробной площади выполнен в фотограмметрической программе «Agisoft Photoscan» (версия 1.4.0). Из серии ортофотомозаик контуры крон деревьев оцифрованы в ГИС-программе «QGIS 2.8» методом ручного добавления полигонов в новый векторный слой, из которого рассчитаны площади крон деревьев и добавлены в базу данных инвентаризации климатипов лиственницы.

Так как целью данной работы являлось установление различий между происхождениями по особенностям роста, произрастающих в одинаковых условиях среды, то в анализ не вошли потомства происхождений лиственниц, которые сохранились единично или у них не набралось необходимого количества деревьев с определенными значениями диаметров (на высоте 1,3 м) для анализа. Отбор деревьев с определенными значениями диаметров позволяет формировать выборки с максимально схожими условиями произрастания, так как мозаичный характер сохранности и образование «окон» (пустошей) на участке географических культур в результате гибели деревьев за несколько десятков лет может приводить к неравномерности в освещенности и площади питания для оставшихся живых деревьев.

Из всего набора данных выбраны 19 происхождений (климатических экотипов) различных видов лиственницы для сравнительного анализа на основе непараметрического метода – дисперсионного анализа с оценкой по критерию Краскела – Уоллиса и медианного теста [23]. Использовался подход с двумя выборками деревьев с разными диаметрами – 121–160 мм (первая группа – основная, из-за большего количества деревьев, представленных в выборках, представляющих отдельные происхождения) и 181–220 мм (вторая группа) для проверки наличия зависимости от этого показателя. Число деревьев внутри каждой выборки у климатипов варьирует от 3 (шагонарский – единственный, у которого выборка составляет менее 4 деревьев по отдельным признакам) до 148 (сонский). Общее количество деревьев в первой группе 412 и 291 во второй. В двух случаях деревья разных происхождений объединялись в один климатип из-за близкого географического положения источников семян и небольшой выборки доступных деревьев (см. таблицу): вихоревский, шестаковский и жигаловский (вихоревско-жигаловский) и шиткинский, тайшетский и она-чунский (шиткинско-чунский).

В данной работе потомства лиственницы из различных мест происхождения при сравнительном анализе изначально не разделяются на представите-

лей разных видов, а сравниваются между собой и названы условно климатическими экотипами. В отдельных случаях объединены только географически близкие потомства по происхождению для получения статистически значимых данных. В выводах представлен анализ полученных результатов с учетом видовой принадлежности исследуемых потомств лиственницы. Вычислены коэффициенты корреляции Пирсона между средними значениями по выборкам климатипов и характеристиками их мест происхождения, так как сравниваемые выборки соответствуют нормальному распределению согласно критерию Колмогорова – Смирнова и тесту Шапиро – Уилка. Коэффициент выбросов, применяемый для характеристики всех выборок, – 1,5. Статистическая обработка полученных данных и построение диаграмм выполнены в программе «StatSoft STATISTICA 8.0».

Результаты исследования и обсуждение

В результате исследований выявлено, что согласно гистограмме распределения диаметров 77% всех деревьев в географических культурах оказались в диапазоне 110–230 мм, а наиболее часто встречающееся значение диаметра – 150 мм. В первом варианте нашего анализа выбраны деревья с диаметрами 121–160 мм. В результате непараметрического дисперсионного анализа с использованием критерия Краскела – Уоллиса обнаружено, что по высоте деревьев выявлены значимые различия между климатипами как по тесту Краскела – Уоллиса ($p < 0{,}001$), так и по медианному тесту ($p < 0{,}001$). Индивидуальная изменчивость по климатипам варьирует от 5 до 17%.

Далее выбранные климатипы разделялись на три группы по медианам каждой выборки. Общая совокупность значений высот деревьев соответствовала нормальному распределению. Все три группы представлены на рис. 1, за первый вариант выборки отвечает левая половина кругов. У климатипов в группе с наименьшими значениями высоты по медиане варьирование идет от 16,8 до 17,8 м, в средней группе – от 18,0 до 18,8 м, в группе с наибольшими значениями высоты – от 19,0 до 21,4 м.

Климатипы внутри каждой группы не отличались статистически значимо друг от друга, но отмечены различия между климатипами из разных групп. Значимых корреляционных связей с характеристиками мест происхождения климатипов (см. таблицу) не выявлено. Высота над уровнем моря в местах происхождения всех климатипов в группе с наименьшими значениями высоты деревьев имеет самые высокие показатели (1 005–1 045 м) среди всех анализируемых климатипов лиственниц. Места происхождения этих климатипов (помечены на рис. 1 полностью черным цветом) расположены в юго-западной части Средней Сибири в горных и предгорных территориях Республики Алтай и Тывы. Усть-Канский климатип (№ 1) имеет наибольшее значение медианы в группе с низкой высотой деревьев (17,8 м) (рис. 2) при этом он по критерию Краскела–Уоллиса значимо ($p < 0{,}01$) меньше сонского

(19,6 м), туранского (20,1 м), шиткинско-чунского (20,5 м), тунгокоченского (20,3 м) и при $p<0,05$ – томаринского (19,3 м).

Рис. 1. Расположение мест происхождения климатипов разных видов лиственниц (обозначены кружками, цвет которых отражает две выборки деревьев: деревья с диаметрами 121–160 мм (левая половина кругов) и с диаметрами 181–220 мм (правая половина), черный цвет – группа с низкими значениями высоты деревьев, серый – средними, белый – наибольшими; треугольник – географические культуры лиственницы; названия климатипов представлены в таблице по номерам)
[**Fig. 1.** Origins of the larch climatypes (shown in circles where the fill-in color represents two selections of trees: trees with diameters 121-160 mm (left part of circles) and with diameters 181-220 mm (right part of circles), black color - the group of trees with low, gray color - average and white color - highest values of tree height, correspondingly; triangle - larch provenance trial plot; climatype names by numbers are listed in the Table by numbers)]

Очевидно, что материнские деревья климатипов, места происхождения которых приурочены к горным территориям на юге ареала лиственницы сибирской, испытывали стресс из-за неблагоприятных лесорастительных условий с точки зрения доступности питательных веществ и влаги в почве. Это отразилось на показателях роста в высоту у их потомства в более благоприятных условиях Красноярской лесостепи. Деревья климатипов, у которых отсутствуют ограничения, вызываемые стрессовыми факторами мест происхождения, способны расти значительно выше.

Согласно Л.П. Рысину [24], лиственничники баданово-черничные из высокогорий Западного и Центрального Алтая имеют низкую продуктивность (бонитет V класса). Автором приводится описание лиственничников ерниково-лишайниковых, имеющих бонитеты Va и встречающихся как на Алтае, так и в Саянах на склонах с маломощными каменистыми почвами. В Восточном Саяне в долинах рек на пониженных участках террас встречаются лиственничники ернико-вейниково-моховые с бонитетом IV. Таким образом, если обобщать полученные результаты с литературными, то становится понятным, что с улучшением почвенных условий, совпадающих в ряде случаев с понижением высот над уровнем моря, происходит и увеличение продуктивности деревьев.

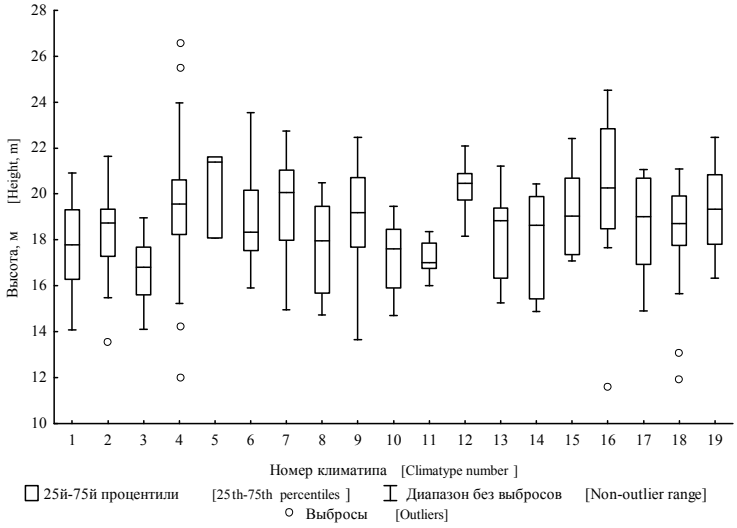


Рис. 2. Диаграммы размаха с медианами (горизонтальные линии) по высоте деревьев (с диаметрами 121–160 см)
[Fig. 2. Box-and-whisker diagrams of tree height with medians (horizontal lines) for trees with diameters 121-160 cm. On the X-axis - Climatype number; on the Y-axis - Height, m]

Во втором варианте анализа участвовали деревья с диаметрами 181–220 см. В результате климатипы также разделялись на три группы (см. рис. 1), выделены цветом в правой части кругов. У климатипов с меньшими значениями высоты их медианы варьируют от 19,8 до 20,8 м, у средней группы – от 21,7 до 22,4 м, у группы с наибольшими значениями высоты – от 22,5 до 25,1 м. Индивидуальная изменчивость по климатипам варьирует от 3 до 12%.

Сравнение природных географических условий при разделении групп по высоте на рис. 1 показывает, что в целом группа с низкими значениями высоты сохранила свою приуроченность к горной юго-западной части ареала среди представленных происхождений. В эту группу вошел каа-хемский климатип из средней группы. Вместе с тес-хемским, представителем группы климатипов с низкой высотой, они единственные, у кого гидротермический коэффициент менее 1,0 (засушливые условия). Таким образом, именно сложный комплекс стрессовых факторов, таких как бедные почвенные условия, засушливый климат мест происхождения отдельных климатипов, является одной из причин того, что в условиях Красноярской лесостепи они не способны продуцировать высокие показатели высоты деревьев по сравнению с другими климатипами. В то же время соседние по месту происхождения климатипы – туранский и шагонарский – попадают в обоих случаях в группу с наибольшими значениями высот. Причиной этого могли стать особые географические условия их мест происхождения – Турано-Уюкская

котловина и Тувинская котловина в районе дельты рек Шагонар и Торгалыг, где они сливаются и впадают в Енисей перед Саяно-Шушенским водохранилищем. Потомства климатипов из мест без естественных стрессовых факторов в виде бедных почвенных условий или засушливых условий способны реализовывать свой потенциал роста более успешно в условиях Красноярской лесостепи (Погорельский бор). К таким климатипам помимо шагонарского и туранского относятся: шиткинско-чунский, петровск-забайкальский и тунгокоченский, в обоих вариантах выборок они попадают в группы с наибольшими значениями высот.

Проблемы с адаптацией к условиям Красноярской лесостепи у климатипов, выделенных в группу с низким ростом, можно отметить и в работе А.И. Ирошникова [3], в которой отмечается, что потомство высокогорных лиственничников (1 600–2 200 м) обладает очень низкими показателями роста и устойчивости. Выделяется тандинский климатип, который, согласно А.И. Ирошникову, в 10 лет имеет среднюю высоту на 20% ниже, чем лиственница из Хакасии с высоты 600–800 м. Высокие показатели роста согласно этой работе характерны для Манского, Саянского, Ирбейского, Бейского, Иркутского и других лесхозов, хороший рост отмечается у потомства лиственницы из бассейна рек Бирюсы и Чуны, а также из Среднего Приангарья, слабее рост у Жигаловского и Усть-Ордынского лесхозов.

Эти данные хорошо согласуются с выделяемыми нами группами, так как вихоревско-жигаловский и усть-ордынский климатипы стабильно относятся к средней группе по высоте, шиткинско-чунский стабильно относится к группе с наибольшей высотой, мотыгинский и манский в зависимости от выборки по диаметру попадают в группы со средней и наибольшей высотой.

Анализируя рост петровск-забайкальского климатипа, представителя лиственницы Чекановского, А.И. Ирошников фиксирует у него низкие показатели по сравнению с лиственницами сибирской и даурской. Согласно нашим данным, этот климатип попадает в обоих случаях в группу с наибольшими высотами, поэтому можно отметить, что с возрастом его показатели не ухудшились и его можно рассматривать как не уступающий по росту в высоту большинству представителей как лиственниц сибирской, так и даурской в условиях лесостепной зоны.

В отличие от показателей высоты деревьев, площадь кроны не оказывает значимого влияния на различия между климатипами по деревьям с диаметрами 121–160 мм в связи с сильной изменчивостью этого показателя в выборках отдельных климатипов. Так, при исследовании биометрических признаков у лиственницы европейской [25] выявлено, что для третьего класса возраста изменчивость высоты деревьев (среднее значение – 28,6 м) составляет всего 4,3%, а площади проекции кроны (среднее значение – 20,83 м^2) – 58,8%.

В наших исследованиях индивидуальная изменчивость площади кроны по выборкам отдельных климатипов варьирует от 26 до 130%, что делает данный признак необъективным в оценке различий между отдельными

климатипами. Статистически значимой корреляции медианных значений площади кроны с высотой деревьев не выявлено, но отмечается значимая корреляция с географической широтой их места происхождения ($r = -0{,}48$; $p < 0{,}05$). Меньшим медианным значением значимо ($p < 0{,}05$) отличается шиткинско-чунский климатип от усть-ордынского, сонского, чемальского, онгудайского, шагонарского, вихоревско-жигаловского, петровск-забайкальского и зейского (рис. 3). Встречаются и другие отдельные отличия между климатипами, которые не позволяют говорить о значимом влиянии такого фактора, как площадь кроны, на различие для всей группы по тесту Краскела–Уоллиса ($p = 0{,}10$).

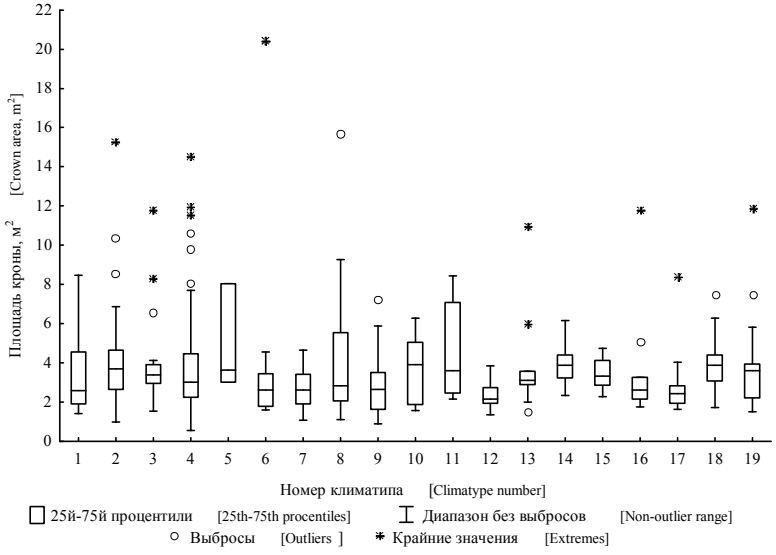


Рис. 3. Диаграммы размаха с медианами (горизонтальные линии) по площади кроны деревьев (с диаметрами 121–160 см)
[Fig. 3. Box-and-whisker diagrams of tree crown area with medians (horizontal lines) for trees with diameters 121-160 cm. On the X-axis - Climatype number; on the Y-axis - Crown area, m^2]

Согласно тесту Краскела – Уоллиса ($p < 0{,}001$) и медианному тесту ($p < 0{,}01$), по длине кроны выявлены значимые различия между исследуемыми климатипами. Между медианами длины кроны и высоты деревьев климатипов отмечается значимая положительная корреляционная связь ($r = 0{,}70$; $p < 0{,}001$). Таким образом, основной закономерностью среди исследуемых климатипов является увеличение длины кроны при увеличении высоты деревьев. Из этой общей тенденции есть ряд исключений, показывающих, что некоторые климатипы отличаются от других. Эти особенности координации их ростовых процессов напрямую связаны с особенностями их мест происхождения и реакцией на экологические условия в географических культурах в Красноярской лесостепи.

Индивидуальная изменчивость длины кроны варьирует от 16 до 44%. По длине кроны в группу с лидирующими показателями этого признака (медианные значения от 6,86 до 7,95 м) вошли три климатипа: шагонарский, туранский и зейский (рис. 4). Шагонарский и туранский климатипы по высоте деревьев включены в группу с наилучшими показателями роста, а зейский климатип относится к средней группе с высотой, равной 18,71 м, уступающей значимо ($p < 0,05$) сонскому климатипу с высотой 19,56 м. По длине кроны зейский значимо превосходит сонский климатип ($p < 0,001$) и вихоревско-жигаловский климатип ($p < 0,01$), который не отличается значимо от него по высоте. Это говорит, о том, что у зейского климатипа существенно ниже по стволу отмечается рост живой части кроны, что может являться особенностью этого удаленного от пункта испытания климатипа и отличающегося, в первую очередь, более влажными и теплыми климатическими условиями в пункте происхождения.

В средней группе по длине кроны (4,68–6,11 м) находится большая группа климатипов, доля кроны которых относительно высоты варьирует от 25 до 32%: сонский (25%), манский (26%), томаринский (26%), тандинский (27%), усть-канский (27%), вихоревка-жигаловский (27%), чемальский (27%), тунгокоченский (29%), петровск-забайкальский (28%), шиткино-оначунский (28%), онгудайский (31%) и чернышевский (32%). В группе с низкими (4,15–4,51 м) значениями длины кроны находятся три климатипа: каа-хемский, усть-ордынский и мотыгинский, отдельно выделяется тес-хемский климатип, имеющий наименьшее значение длины кроны (3,11 м), с медианной долей кроны относительно высоты – 18%. Это самый низкий показатель доли кроны среди всех сравниваемых климатипов, доля кроны у каа-хемского климатипа – 23%, усть-ордынского и мотыгинского климатипов – 24%. По высоте деревьев тес-хемский климатип входит в группу с низкими показателями, поэтому реализация его генетической программы проходит согласно общей тенденции. По-другому себя ведет онгудайский климатип, имеющий самый низкий показатель по высоте, но не отличающийся по длине кроны от остальных представителей средней группы. Медианная доля кроны относительно высоты у него составляет 31%. Обратную связь между высотой и длиной кроны можно наблюдать на примере мотыгинского климатипа. По высоте он относится к группе с наибольшими показателями, а по длине кроны – с низкими, значимо ($p < 0,05$) уступая представителям л. Гмелина – зейскому и чернышевскому, у которых медианная доля кроны составляет 38 (самое большое значение) и 32% соответственно. Из представителей л. сибирской самые высокие показатели доли кроны отмечены для туранского (35%) и шагонарского (37%) климатипов. Таким образом, самый северный климатип (мотыгинский) из южной тайги, представляющий л. сибирскую в пункте испытания, имеет меньшую долю кроны, по сравнению с климатипами, представляющими л. Гмелина, при схожих показателях высоты деревьев. В.П. Макаровым [1] при сравнении протяженности кроны

относительно ствола у л. сибирской и л. Гмелина в географических культуах получены другие результаты. Так, доля кроны у представителей л. сибирской (77–98%) в нескольких случаях может быть выше по сравнению с л. Гмелина (67–77%). Поэтому однозначные различия между разными видами лиственницы по доле кроны относительно высоты ствола нельзя четко обозначить, но можно фиксировать отдельные различия, которые зависят от возраста деревьев (если сравнивать разные объекты в разном возрасте), условий их произрастания и конкретного набора тестируемых климатипов.

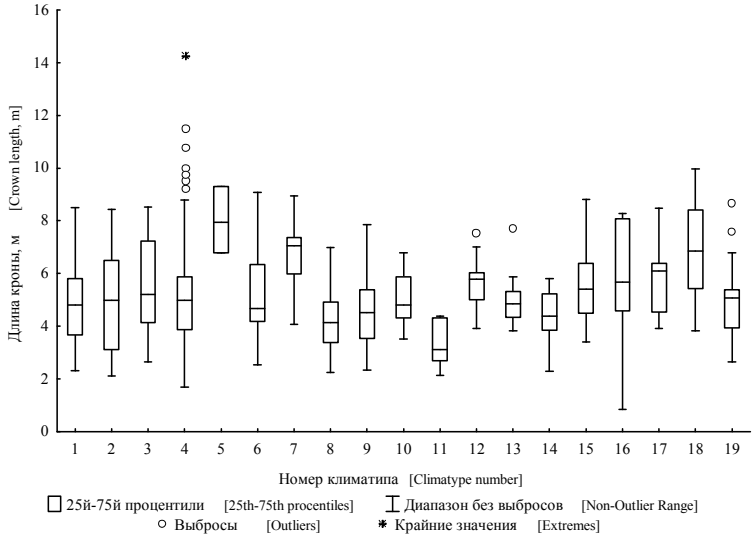


Рис. 4. Диаграммы размаха с медианами (горизонтальные линии) по длине кроны деревьев (с диаметрами 121–160 см)
[Fig. 4. Box-and-whisker diagrams of tree crown length with medians (horizontal lines) for trees with diameters 121-160 cm. On the X-axis - Climatype number; on the Y-axis – Crown length, m]

Только по длине кроны выявлены значимые различия между выборками, представляющими разные виды лиственницы, сравниваемые в работе. Лиственница Гмелина отличается значимо большим размером длины кроны от л. сибирской ($p < 0{,}001$) и л. японской ($p < 0{,}05$). Влияние видовых различий на размеры кроны подтвержается в исследованиях, посвященных аллометрии архитектурных признаков деревьев разных видов в связи с конкуренцией между деревьями и устойчивостью к ветровой нагрузке [26].

Выводы

1. В условиях одинакового экологического фона географических культур выявлены различия между климатическими экотипами разных видов лиственниц по высоте деревьев и протяженности кроны по стволу. Дифференциация лиственниц обусловлена генетическими особенностями климатических экотипов, сформированными под действием экологических факторов

в местах происхождения, и разной реакцией на внешнюю среду в пункте эксперимента.

2. Климатипы лиственницы сибирской, представляющие по происхождению самые горные территории, характеризующиеся различными стрессовыми факторами, в том числе дефицитом увлажнения и бедными почвенными условиями, имеют низкие показатели высоты дерева и длины кроны.

3. Потомство лиственницы сибирской из благоприятных мест происхождения, приуроченных к котловинам юга Сибири, а также из бассейнов рек Бирюсы и Чуны в пределах Предсаянской провинции, а также представители лиственниц даурской и Чекановского из Читинской области обладают стабильно высокими показателями высоты деревьев и длины кроны в условиях географических культур.

4. Значимые различия между климатипами по высоте не всегда определяют наличие различий по длине кроны между ними, так как этот признак имеет свою отдельную стратегию развития, генетически связанную с условиями места происхождения. Самую короткую крону имеет высокогорный климатип с наименьшим гидротермическим коэффициентом в пункте происхождения. Высокие показатели длины кроны выявлены у климатипов лиственницы сибирской из котловин юга Сибири, а также представителя лиственницы даурской из Амурской области. Самый северный климатип (мотыгинский) из южной тайги, несмотря на высокие показатели по высоте, уступает представителям лиственницы даурской по длине кроны.

Авторы благодарны за помощь в организации и проведении полевых работ Владимиру Калашникову (начальнику отдела ГИЛ филиала «ВОСТСИБЛЕСПРОЕКТ» ФГБУ «Рослесинфорг») и Яне Семенюк за помощь в обработке ГИС данных инвентаризации в рамках ее выпускной квалификационной работы в Сибирском федеральном университете.

Литература

1. Макаров В.П. Изменчивость морфологических видов и климатипов лиственницы в географических культурах (Восточное Забайкалье) // Лесоведение. 2005. № 4. С. 67–75.
2. Бобринев В.П., Пак Л.Н. Рост 30-летних географических культур в Читинской области // Вестник Московского государственного университета леса – Лесной вестник. 2007. № 6. С. 38–42.
3. Ирошников А.И. Географические культуры хвойных в Южной Сибири // Географические культуры и плантации хвойных в Сибири / отв. ред. Е.Г. Минина, А.И. Ирошников. Новосибирск : Наука, 1977. С. 4–110.
4. Барченков А.П. Изменчивость лиственницы в географических культурах в Красноярской лесостепи // Лесное хозяйство. 2011. № 1. С. 25–27.
5. Ермолаева М.В. Особенности роста и сохранности географических культур лиственницы в Удмуртской Республике // Вестник Ижевской государственной сельскохозяйственной академии. 2010. № 4. С. 11–14.
6. Галдина Т.Е., Токорева М.О. Современное состояние географических культур лиственницы в центральной лесостепи // Лесотехнический журнал. 2012. № 1 (5). С. 95–99.

7. Мельник П.Г., Мерзленко М.Д., Лобова С.Л. Результат выращивания климатипов лиственницы в географических культурах северо-восточного Подмосковья // Вестник Алтайского государственного аграрного университета. 2016. № 2 (136). С. 62–67.
8. Глазунов Ю.Б., Мерзленко М.Д., Лобова С.Л. Результат 60-летнего опыта уникальных географических посадок лиственницы // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. 2017. № 8 (169). С. 44–48.
9. Fedorkov A. Variation in the leader shoot elongation patterns in *Larix* species and provenances in the north-west of Russia // Baltic Forestry. 2012. Vol. 18, № 1. PP. 119–124.
10. Abaimov A.P., Barzut V.M., Berkutenko A.N., Buitink J., Martinsson O., Milyutin L.I., Polezhaev A., Putenikhin V.P., Takata K. Seed collection and seed quality of *Larix* ssp. from Russia: initial phase on the Russian-Scandinavian larch project // Eurasian Journal of Forest Research. 2002. № 4. PP. 39–49.
11. Karlman L., Fries A., Martinsson O., Westin J. Juvenile growth of provenances and open pollinated families of four Russian larch species (*Larix* Mill.) in Swedish field tests // Silvae Genetica. 2011. Vol. 60, № 5. PP. 165–177. doi: 10.1515/sg-2011-0023
12. Eysteinsson T., Karlman L., Fries A., Martinsson O., Skúlason B. Variation in spring and autumn frost tolerance among provenances of Russian larches (*Larix* Mill.) // Scandinavian Journal of Forest Research. 2009. Vol. 24, № 2. PP. 100–110. doi: 10.1080/02827580902773470
13. Lukkarinen A.J., Ruotsalainen S., Peltola H., Nikkanen T. Annual growth rhythm of *Larix sibirica* and *Larix gmelinii* provenances in a field trial in southern Finland // Scandinavian Journal of Forest Research. 2013. Vol. 28, № 6. PP. 518–532. doi: 10.1080/02827581.2013.786125
14. Lukkarinen A.J., Ruotsalainen S., Peltola H., Nikkanen T. Bud set and autumn coloration of *Larix sibirica* and *Larix gmelinii* provenances in a field trial in southern Finland // Scandinavian Journal of Forest Research. 2014. Vol. 29, № 1. PP. 27–40. doi: 10.1080/02827581.2013.853827
15. Foff V., Weiser F., Foffová E., Gömöry D. Growth response of European larch (*Larix decidua* Mill.) populations to climate transfer // Silvae Genetica. 2014. Vol. 63, № 1–2. PP. 67–75. doi: 10.1515/sg-2014-0010
16. Nagamitsu T., Matsuzaki T., Nagasaka K. Provenance variations in stem productivity of 30-year-old Japanese larch trees planted in northern and central Japan are associated with climatic conditions in the provenances // Journal of Forest Research. 2018. Vol. 23, Iss. 5. PP. 270–278. doi: 10.1080/13416979.2018.1490520
17. Fowler D.P., Simpson J.D., Park Y.S., Schneider M.H. Yield and wood properties of 25-year-old Japanese larch of different provenance in eastern Canada // The Forestry Chronicle. 1988. Vol. 64, № 6. PP. 475–479. doi: 10.5558/tfc64475-6
18. Maass D.I., Irland L.C., Anderson III J.L., Laustsen K.M., Greenwood M.S., Roth B.E. Reassessing potential for exotic larch in northern United States // Journal of Forestry. 2020. Vol. 118, Iss. 2. PP. 124–138. doi: 10.1093/jofore/fvz066
19. Орешкова Н.В. Генетическая дифференциация лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.) в Средней Сибири // Хвойные бореальной зоны. 2010. Т. XXVII, № 1–2. С. 147–153.
20. Муратова Е.Н., Карпюк Т.В., Владимирова О.С., Сизых О.А., Квитко О.В. Цитологическое изучение лиственницы сибирской в антропогенно нарушенных районах г. Красноярска и его окрестностей // Вестник экологии, лесоведения и ландшафтоведения. 2009. № 9. С. 99–108.
21. Молотков П.И., Патлай И.Н., Давыдова Н.И., Щепотьев Ф.Л., Ирошников А.И., Мосин В.И., Пирагс Д.М., Милютин Л.И. Селекция лесных пород. М. : Лесная промышленность, 1982. 224 с.

22. Букша И.Ф., Букша М.И. Применение мобильной ГИС-технологии Field-Map в лесном и садово-парковом хозяйстве // Науковий вісник НЛТУ України. 2013. Т. 23, № 5. С. 8–9.
23. Унгуряну Т.Н., Гржибовский А.М. Сравнение трех и более независимых групп с использованием непараметрического критерия Краскела – Уоллиса в программе STATA // Экология человека. 2014. № 6. С. 55–58.
24. Рысин Л.П. Лиственничные леса России. М. : Товарищество научных изданий КМК, 2010. 343 с.
25. Pazdrowski W., Jelonek T., Tomczak A., Stypula I., Splawa-Neyman S. Proportion of sapwood and heartwood and selected biometric features in larch trees (*Larix decidua* Mill.) // Wood research. 2007. Vol. 52, № 4. PP. 1–16.
26. MacFarlane D.W., Kane B. Neighbour effects on tree architecture: functional trade-offs balancing crown competitiveness with wind resistance // Functional ecology. 2017. Vol. 31, Iss. 8. PP. 1624–1636. doi: 10.1111/1365-2435.12865

Поступила в редакцию 20.10.2020 г.; повторно 02.09.2021 г.;
принята 25.11.2021 г.; опубликована 29.12.2021 г.

Авторский коллектив:
Кузьмин Сергей Рудольфович, канд. с.-х. наук, с.н.с. лаборатории лесной генетики и селекции, Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН – обособленное подразделение ФГБНУ ФИЦ КНЦ СО РАН (Россия, 660036, г. Красноярск, Академгородок, 50, стр. 28); с.н.с. лаборатории биогеохимии экосистем, Институт экологии и географии, ФГАОУ ВО «Сибирский федеральный университет» (Россия, 660041, г. Красноярск, пр. Свободный, 79).
ORCID iD: https://orcid.org/0000-0002-5391-6536
E-mail: skr_7@mail.ru; srkuzmin@sfu-kras.ru
Рубцов Алексей Васильевич, канд. техн. наук, с.н.с. лаборатории биогеохимии экосистем и лаборатории комплексных исследований динамики лесов Евразии, Институт экологии и географии, ФГАОУ ВО «Сибирский федеральный университет» (Россия, 660041, г. Красноярск, пр. Свободный, 79).
ORCID iD: https://orcid.org/0000-0002-9663-4344
E-mail: arubtsov@sfu-kras.ru
Барченков Алексей Павлович, канд. биол. наук, с.н.с. лаборатории лесной генетики и селекции, Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН – обособленное подразделение ФГБНУ ФИЦ КНЦ СО РАН (Россия, 660036, г. Красноярск, Академгородок, 50, стр. 28); с.н.с. лаборатории биогеохимии экосистем, Институт экологии и географии, ФГАОУ ВО «Сибирский федеральный университет» (Россия, 660041, г. Красноярск, пр. Свободный, 79).
ORCID iD: https://orcid.org/0000-0003-3964-480X
E-mail: alexbarchenkov@mail.ru
Карпюк Татьяна Викторовна, канд. биол. наук, доцент кафедры ландшафтной архитектуры и ботаники, Институт агроэкологических технологий, ФГБОУ ВО «Красноярский государственный аграрный университет» (Россия, 660049, г. Красноярск, пр. Мира, 90).
ORCID iD: https://orcid.org/0000-0002-3831-7842
E-mail: tkarpyuk@yandex.ru

For citation: Kuzmin SR, Rubtsov AV, Barchenkov AP, Karpyuk TV. Differentiation of larch (*Larix* spp.) climatypes in the Central Siberian forest-steppe provenance trial. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology.* 2021;56:170-188. doi: 10.17223/19988591/56/8

Sergey R. Kuzmin[1, 2], Alexey V. Rubtsov[2], Alexey P. Barchenkov[1, 2], Tatyana V. Karpyuk[3]

[1]Sukachev Institute of Forest, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Krasnoyarsk, Russian Federation
[2]Siberian Federal University, Krasnoyarsk, Russian Federation
[3]Krasnoyarsk State Agrarian University, Krasnoyarsk, Russian Federation

Differentiation of larch (*Larix* spp.) climatypes in the Central Siberian forest-steppe provenance trial

Forest conservation is one of the main problems in world forestry. Numerous forest fires and widespread fungal pathogens and pests have led to a significant decline in forest areas and biodiversity and the disappearance of valuable populations. The problem of forest conservation and regeneration became especially relevant at the beginning of this century because of increasing wood harvesting. In this case, genetic collections of woody species, including provenance trials, established at different times play an important role in gene pool conservation of the main coniferous species – the forest-forming species in Russia – and in basic and applied problems in the context of climate change and the growing conditions in biogeocoenoses. The special interest in larch research is associated with a wide range of factors, such as inter- and intraspecific differentiation, capability to adapt to stressful growth conditions and the ability to successfully transfer seeds over large distances for creation of plantations with special purposes. The aim of this study was to assess inter- and intraspecific differences in height growth, crown area and length using the example of future generations of different larch species representing different provenances in the provenance trial.

We obtained material for this study, located in the provenance trial research plot 'Pogorelsky bor' (56°22'06"N, 92°57'23"E) in the forest-steppe of Krasnoyarsk krai, in 2016. Live larch trees in the provenance trial were inventoried using the GIS complex 'Field-Map'. The total number of inventoried trees was 1674. Nineteen provenances (climatic ecotypes) of various larch species (*See Table and Fig. 1*) were chosen for comparative analysis of height, crown area and crown length using a nonparametric method - the Kruskal-Wallis ANOVA test and Median test. The crown proportion of tree stems was assessed using median values. Trees with a diameter similar to that of the main sample (121-160 mm; 412 trees) and an alternative sample of trees with a wider diameter (181-220 mm; 291 trees) were chosen for comparative analysis. Such an approach enabled the assessment of different biometric traits of trees while accounting for diameter and similar growth conditions at the trial site. The number of trees in the main sample was 3 and 148 in the two provenances, whereas it ranged from 6 to 48 in the rest of the provenances.

In this study, tree height (*See Fig. 2*) and tree crown length (*See Fig. 4*) differed between climatic ecotypes of different larch species in the forest-steppe provenance trial of the south Krasnoyarsk region. These differences were related to the origin of the climatypes. We found that larch climatypes from mountain regions showed lower tree height and crown length. We also found that descendants of larch that originated in climatically favourable areas or those connected to the hollows of southern Siberia and the Biryusa and Chuna river basins within the Pre-Sayan province, as well as representatives of the Dahurian larch (*Larix gmelinii* Rupr.) and Chekanowskii larch (*L. czekanowskii* Szafer) from Chita Oblast, had greater tree height and tree crown length in the provenance trial (*See Fig. 2 and 4*). Therefore, the exploitation of these provenances for reforestation of the Krasnoyarsk forest-steppe may be reasonable and rational. Although the results obtained for 10-year-old trees (Iroshnikov, 1977)

indicated that the height growth of the Petrovsk-Zabaikalski climatype (Chekanowskii larch) was lower than that of the Siberian and Dahurian larches, by the age of 50 years, it achieved a similar diameter and may be regarded as equal in height growth to the majority of representatives of the latter two larches in the forest-steppe zone. Comparative analysis of samples with different diameters showed that, in general, climatypes were in the same tree height groups (*See Fig. 1*). Our results show that significant differences in tree height between climatypes are not an obligatory condition for differences in crown length. Tree crown length has its own separate developmental strategy, which is genetically associated with the environmental conditions of the place of origin. The climatype from the highlands with the lowest hydrothermal coefficient of place of origin (the Tes-Khem climatype from Tyva) had the shortest crown length. The ratio of crown to full stem length of the Tes-Khem climatype was 18%. High crown lengths were found for larch climatypes from the hollows of southern Siberia and for representatives of the Dahurian larch from Amur Oblast (the Zeya climatype). The northernmost climatype from the southern taiga (the Motygino climatype, Angara river basin) had a crown length lower than that of the representatives of the Dahurian larch. The crown length proportion of the Zeya climatype (38%, the highest median value of the samples compared) was 14% higher than that of the Motygino climatype (24%). Differences in crown proportion of more than 5%–10% were observed between a few larch climatypes. In general, natural differences between species could not be defined. In this study, significant differences between samples representing different larch species were only found for crown length. The Gmelin larch had a significantly higher crown length than the Siberian ($p < 0.001$) and Japanese ($p < 0.05$) larches. In contrast to the other traits studied, crown area did not significantly influence the difference between climatypes. The reasons for the absence of significant differences were the high variability of this trait in the majority of climatypes and the presence of extremes in some samples (*See Fig. 3*).

The paper contains 4 Figures, 1 Table, and 26 References.

Key words: *Larix*; climate; adaptation; tree stem diameter; tree height; tree crown.

Funding: This research was carried out under partial financial support of RSF (Grant No 18-7410048), RFBR (Grant No 20-05-00540) and Sukachev IF SB RAS base Project (No 0356-2019-0024).

Acknowledgements: The authors are grateful to Vladimir Kalashnikov (Head of the State Forest Inventory Department of "VOSTSIBLESPROJECT" branch of FSBD "ROSLESINFORG") for his assistance in management and performance of the field work, and to Yana Semenuk for her contribution in the inventory data processing during the preparation of her bachelor thesis at Siberian Federal University.

The Authors declare no conflict of interest.

References

1. Makarov VP. Variability of larch morphological species and climatypes in provenances (Eastern Transbaikal region). *Lesovedenie.* 2005;4:67-75. In Russian, English Summary
2. Bobrinev VP, Pak LN. The growing 30-year old geographical cultures of the larch in Chita area. *Lesnoy vestnik*. 2007; 6:38-42. In Russian, English Summary
3. Iroshnikov AI. Geograficheskie kul'tury khvoynykh v Yuzhnoy Sibiri [Provenance trials of conifers in southern Siberia]. In: *Geograficheskie kul'tury i plantatsii khvoynykh v Sibiri* [Provenance trials and plantations of conifers in Siberia]. Minina EG and Iroshnikov AI, editors. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1977. pp. 4-110. In Russian
4. Barchenkov AP. Izmenchivost' listvennitsy v geograficheskikh kul'turakh v Krasnoyarskoy lesostepi [Variability of larch in the provenance trial in Krasnoyarsk forest-steppe]. *Lesnoe*

khozyaystvo. 2011;1:25-27. In Russian
5. Ermolaeva MV. Osobennosti rosta i sokhrannosti geograficheskikh kul'tur listvennitsy v Udmurtskoy Respublike [Features of growth and survival of the provenance trial of larch in central forest-steppe. *Vestnik Izhevskoy gosudarstvennoy sel'skokhozyaystvennoy akademii*. 2010;4:11-14. In Russian
6. Galdina TE, Tokoreva MO. The present state of geographical cultures of larch in central forest-steppe. *Lesotekhnicheskiy zhurnal*. 2012;1(5):95-99. In Russian, English Summary
7. Melnik PG, Merzlenko MD, Lobova SL. The results of growing larch climatic types in the provenance trial plantations in the north-east of the Moscow region. *Vestnik Altayskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta*. 2016;2(136):62-67. In Russian, English Summary
8. Glazunov YuB, Merzlenko MD, Lobova SL. Results of the 60-years experience of unique geographical larch plantings. *Uchenye zapiski Petrozavodskogo gosudarstvennogo universiteta*. 2017;8(169):44-48. In Russian, English Summary
9. Fedorkov A. Variation in the leader shoot elongation patterns in *Larix* species and provenances in the north-west of Russia. *Baltic Forestry*. 2012;18(1):119-124.
10. Abaimov AP, Barzut VM, Berkutenko AN, Buitink J, Martinsson O, Milyutin LI, Polezhaev A, Putenikhin VP, Takata K. Seed collection and seed quality of *Larix* ssp. from Russia: initial phase on the Russian-Scandinavian larch project. *Eurasian Journal of Forest Research.* 2002;4:39-49.
11. Karlman L, Fries A, Martinsson O, Westin J. Juvenile growth of provenances and open pollinated families of four Russian larch species (*Larix* Mill.) in Swedish field tests. *Silvae Genetica*. 2011;60(5):165-177. doi: 10.1515/sg-2011-0023
12. Eysteinsson T, Karlman L, Fries A, Martinsson O, Skúlason B. Variation in spring and autumn frost tolerance among provenances of Russian larches (*Larix* Mill.). *Scandinavian Journal of Forest Research*. 2009;24(2):100-110. doi: 10.1080/02827580902773470
13. Lukkarinen AJ, Ruotsalainen S, Peltola H, Nikkanen T. Annual growth rhythm of *Larix sibirica* and *Larix gmelinii* provenances in a field trial in southern Finland. *Scandinavian Journal of Forest Research*. 2013;28(6):518-532. doi: 10.1080/02827581.2013.786125
14. Lukkarinen AJ, Ruotsalainen S, Peltola H, Nikkanen T. Bud set and autumn coloration of *Larix sibirica* and *Larix gmelinii* provenances in a field trial in southern Finland. *Scandinavian Journal of Forest Research*. 2014;29(1):27-40. doi: 10.1080/02827581.2013.853827
15. Foff V, Weiser F, Foffová E, Gömöry D. Growth response of European larch (*Larix decidua* Mill.) populations to climate transfer. *Silvae Genetica*. 2014;63(1-2):67-75. doi: 10.1515/sg-2014-0010
16. Nagamitsu T, Matsuzaki T, Nagasaka K. Provenance variations in stem productivity of 30-year-old Japanese larch trees planted in northern and central Japan are associated with climatic conditions in the provenances. *Journal of Forest Research*. 2018;23(5):270-278. doi: 10.1080/13416979.2018.1490520
17. Fowler DP, Simpson JD, Park YS, Schneider MH. Yield and wood properties of 25-year-old Japanese larch of different provenance in eastern Canada. *The Forestry Chronicle*. 1988;64(6):475-479. doi: 10.5558/tfc64475-6
18. Maass DI, Irland LC, Anderson III JL, Laustsen KM, Greenwood MS, Roth BE. Reassessing potential for exotic larch in northern United States. *Journal of Forestry*. 2020;118(2):124-138. doi: 10.1093/jofore/fvz066
19. Oreshkova NV. Genetic differentiation of Siberian larch (*Larix sibirica* Ledeb.) in Middle Siberia. *Khvoynye boreal'noy zony*. 2010;27(1-2):147-153. In Russian, English Summary
20. Muratova YeN, Karpyuk TV, Vladimirova OS, Sizykh OA, Kvitko OV. A cytological study of Siberian larch in anthropogenically disturbed areas of the city of Krasnoyarsk and its vicinity. *Vestnik ekologii, lesovedeniya i landshaftovedeniya*. 2009;9:99-108. In Russian, English Summary

21. Molotkov PI, Patlay IN, Davydova NI, Shchepot'ev FL, Iroshnikov AI, Mosin VI, Pirags DM, Milyutin LI. Selektsiya lesnykh porod [Breeding of forest species]. Moscow: "Lesnaya promyshlennost" Publ.; 1982. 224 p. In Russian
22. Buksha IF, Buksha MI. Usage of mobile GIS-technology Field-Map in forestry and landscape gardening. *Naukoviy visnik NLTU Ukraïni*. 2013;23(5):28-34. In Russian, English Summary
23. Unguryanu TN, Grjibovski AM. Analysis of three independent groups using non-parametric Kruskal-Wallis test in STATA software. *Ekologiya cheloveka* = (*Human Ecology*). 2014;6:55-58. In Russian, English Summary
24. Rysin LP. Listvennichnye lesa Rossii [Larch forests of Russia]. Moscow: Tovarishchestvo nauchnykh izdaniy KMK Publ.; 2010. 343 p. In Russian
25. Pazdrowski W, Jelonek T, Tomczak A, Stypula I, Splawa-Neyman S. Proportion of sapwood and heartwood and selected biometric features in larch trees (*Larix decidua* Mill.). *Wood Research*. 2007;52(4):1-16.
26. MacFarlane DW, Kane B. Neighbour effects on tree architecture: functional trade-offs balancing crown competitiveness with wind resistance. *Functional Ecology.* 2017;31(8):1624-1636. doi: 10.1111/1365-2435.12865

Received 20 October, 2020; Revised 02 September, 2021; Accepted 25 November, 2021; Published 29 December, 2021.

Author info:
Kuzmin Sergey R, Cand. Sci. (Agric.), Senior Researcher, Laboratory of Forest Genetics and Breeding, Sukachev Institute of Forest SB RAS**,** Federal Research Center, Krasnoyarsk Science Center of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 50/28 Akademgorodok, Krasnoyarsk 660036, Russian Federation; Senior Researcher, Ecosystem Biogeochemistry Laboratory, Ecology and Geography Institute, Siberian Federal University, 79 Svobodny Pr., Krasnoyarsk 660041, Russian Federation.
ORCID iD: https://orcid.org/0000-0002-5391-6536
E-mail: skr_7@mail.ru; srkuzmin@sfu-kras.ru
Rubtsov Alexey V, Cand. Sci. (Eng.), Senior Researcher, Ecosystem Biogeochemistry Laboratory and Laboratory for Complex Studies of Forest Dynamics in Eurasia, Ecology and Geography Institute, Siberian Federal University, 79 Svobodny Pr., Krasnoyarsk 660041, Russian Federation.
ORCID iD: https://orcid.org/0000-0002-9663-4344
E-mail: arubtsov@sfu-kras.ru
Barchenkov Alexey P, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Laboratory of Forest Genetics and Breeding, Sukachev Institute of Forest SB RAS**,** Federal Research Center, Krasnoyarsk Science Center of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 50/28 Akademgorodok, Krasnoyarsk 660036, Russian Federation; Senior Researcher, Ecosystem Biogeochemistry Laboratory, Ecology and Geography Institute, Siberian Federal University, 79 Svobodny Pr., Krasnoyarsk 660041, Russian Federation.
ORCID iD: https://orcid.org/0000-0003-3964-480X
E-mail: alexbarchenkov@mail.ru
Karpyuk Tatyana V, Cand. Sci. (Biol.), Assoc. Prof., Landscape Architecture and Botany Department, Institute of Agro-Ecological Technologies, Krasnoyarsk State Agrarian University, 90 Mira Pr., Krasnoyarsk 660049, Russian Federation.
ORCID iD: https://orcid.org/0000-0002-3831-7842
E-mail: tkarpyuk@yandex.ru