

2017

Т. 9, № 3

МЕЖДИСЦИПЛИНАРНЫЙ НАУЧНЫЙ  
И ПРИКЛАДНОЙ

ЖУРНАЛ



# БИОСФЕРА



ISSN 2077-1371 / www.21bs.ru

**ИСТОРИЧЕСКИЕ ПРОБЛЕМЫ  
НООСФЕРОГЕНЕЗА**

Ю.Г. Тютюнник

THE HISTORICAL PROBLEMS  
OF NOOSPHEROGENESIS

Yu.G. Tyutyunnik

**ОБЗОР ПОДХОДОВ  
К ОЦЕНКЕ ЭКОЛОГИЧЕСКОГО  
СОСТОЯНИЯ И НОРМИРОВАНИЮ  
КАЧЕСТВА ПОЧВ**

А.Г. Коновалов, Д.В. Рисник,  
А.П. Левич, П.В. Фурсова

A REVIEW OF APPROACHES  
TO ASSESSING THE ECOLOGICAL  
CONDITIONS OF SOILS

AND TO SETTING STANDARDS  
OF SOIL QUALITY. A.G. Kononov,  
D.V. Risnik, A.P. Levich, P.V. Fursova

**РЕАЛИЗАЦИЯ МЕТОДА  
ПОЛЕВОГО ПРОФИЛИРОВАНИЯ  
ДЛЯ КОНТРОЛЯ  
ПРОТИВОЭРОЗИОННЫХ  
ТЕХНОЛОГИЙ**

НА АГРОЛАНДШАФТАХ  
СКЛОНОВЫХ ЗЕМЕЛЬ

С.А. Васильев

IMPLEMENTATION OF A FIELD  
PROFILING TECHNIQUE  
FOR THE CONTROL OF EROSION  
PREVENTION IN SLOPED LANDS  
OF AGRICULTURAL LANDSCAPES

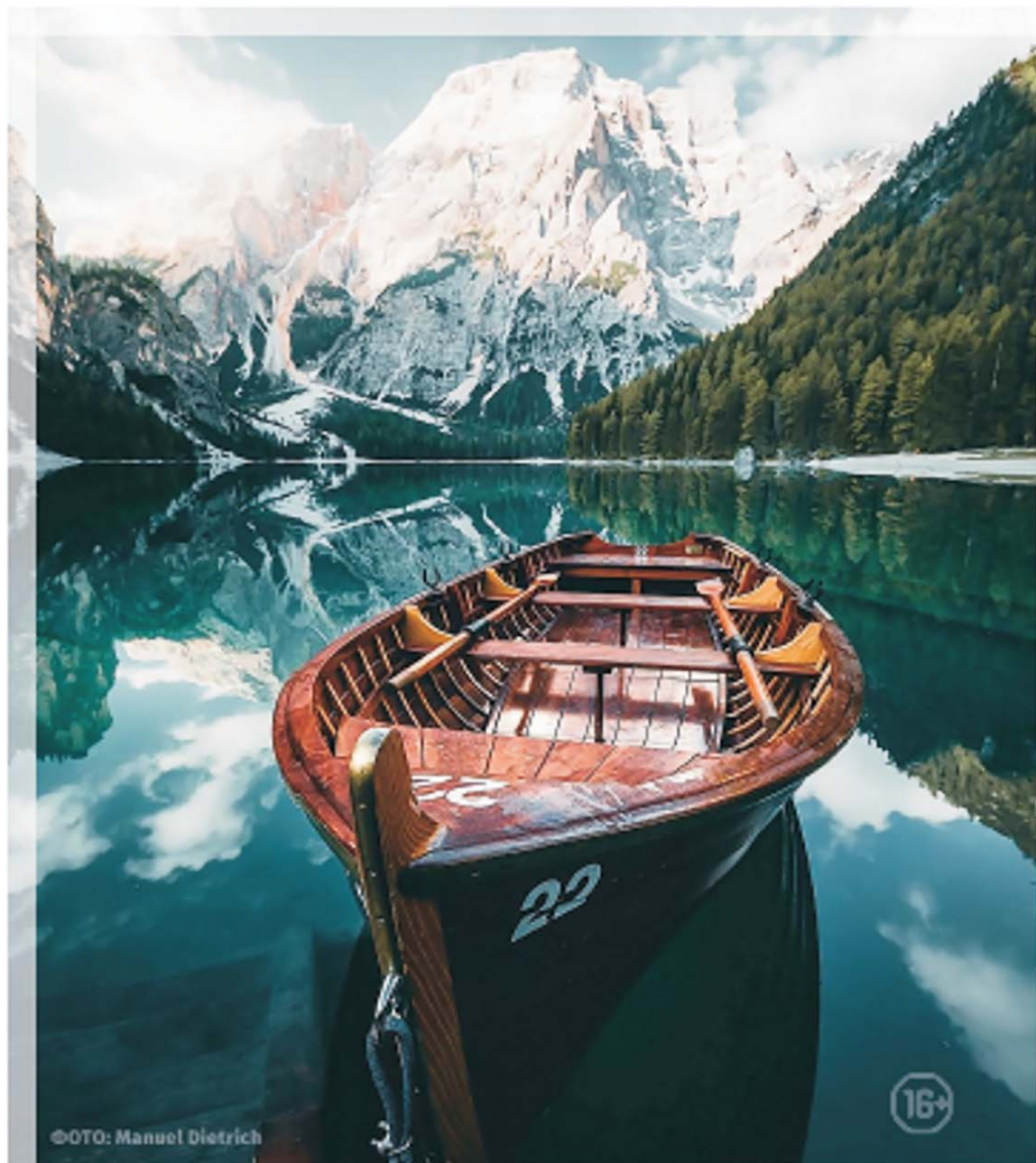
S.A. Vasilyev

**ОБОЛОЧНИКИ – НАШИ  
БЛИЖАЙШИЕ БЕСПОЗВОНОЧНЫЕ  
РОДСТВЕННИКИ**

В.В. Исаева, А.Г. Голубев

TUMICATES: OUR CLOSEST  
INVERTEBRATE RELATIVES

V.V. Isaeva, A.G. Golubev



16+





© ФОНД НАУЧНЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ «XXI ВЕК»  
РОССИЙСКАЯ ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ АКАДЕМИЯ

# БИОСФЕРА

МЕЖДИСЦИПЛИНАРНЫЙ НАУЧНЫЙ И ПРИКЛАДНОЙ ЖУРНАЛ  
ПО ПРОБЛЕМАМ ПОЗНАНИЯ И СОХРАНЕНИЯ БИОСФЕРЫ И ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ЕЕ РЕСУРСОВ

**Том 9, № 3**

Санкт-Петербург

2017



# BIOSPHERE

INTERDISCIPLINARY JOURNAL OF BASIC AND APPLIED SCIENCES DEDICATED  
TO COMPREHENSION AND PROTECTION OF THE BIOSPHERE AND TO USAGE OF RESOURCES THEREOF

**Vol. 9, No. 3**

Saint Petersburg

2017

© «XXI CENTURY» RESEARCH FOUNDATION  
RUSSIAN ECOLOGICAL ACADEMY

**РЕДАКЦИОННАЯ  
КОЛЛЕГИЯ**

EDITORIAL BOARD

**РОССИЙСКОЕ ПРЕДСТАВИТЕЛЬСТВО  
В РЕДАКЦИОННОЙ КОЛЛЕГИИ**

DOMESTIC EDITORIAL BOARD

**МЕЖДУНАРОДНЫЙ  
РЕДАКЦИОННЫЙ СОВЕТ**INTERNATIONAL  
ADVISORY BOARD**ГЛАВНЫЙ РЕДАКТОР:****Э.И. Слепян (С.-Петербург)**

EDITOR-IN-CHIEF

E.I. Slepyan (Saint Petersburg)

**ЗАМЕСТИТЕЛЬ****ГЛАВНОГО РЕДАКТОРА:****А.Г. Голубев (С.-Петербург)**

DEPUTY EDITOR-IN-CHIEF

A.G. Golubev (Saint Petersburg)

**СЕКРЕТАРЬ РЕДАКЦИИ:****И.М. Татарникова**

EDITORIAL SECRETARY:

I.M. Tatarnikova

**ДИЗАЙН: Ю.С. Братишко**

DESIGN: Y.S. Bratishko

**ВЕРСТКА: Т.А. Слащева**

LAYOUT: T.A. Slasheva

**КОРРЕКТОР: Н.А. Натарева**

PROOFREADING: N.A. Natarova

**АДМИН САЙТА:****И.В. Перескоков**

SITE ADMIN: I.V. Pereskokov

**В.Н. Большаков (Екатеринбург)** V.N. Bolshakov (Ekaterinburg)**Л.Я. Боркин (С.-Петербург)** L.Ja. Borkin (Saint Petersburg)**А.К. Бродский (С.-Петербург)** A.K. Brodsky (Saint Petersburg)**Ю.С. Васильев (С.-Петербург)** Yu.S. Vasilyev (Saint Petersburg)**Р.М. Вильфанд (Москва)** R.M. Vilfand (Moscow)**Б.В. Гайдар (С.-Петербург)** B.V. Gaidar (Saint Petersburg)**Э.М. Галимов (Москва)** E.M. Galimov (Moscow)**В.А. Грачев (Москва)** V.A. Grachev (Moscow)**В.А. Драгавцев (С.-Петербург)** V.A. Dragavtsev (Saint Petersburg)**Г.В. Жижин (С.-Петербург)** G.V. Zhizhin (Saint Petersburg)**Г.А. Исаченко (С.-Петербург)** G.A. Isachenko (Saint Petersburg)**Н.Н. Марфенин (Москва)** N.N. Marfenin (Moscow)**Ю.К. Новожилов (С.-Петербург)** Yu.K. Novozhilov (Saint Petersburg)**Г.В. Осипов (Москва)** G.V. Osipov (Moscow)**В.А. Павлюшин (С.-Петербург)** V.A. Pavliushin (Saint Petersburg)**К.М. Петров (С.-Петербург)** K.M. Petrov (Saint Petersburg)**О.Н. Пугачев (С.-Петербург)** O.N. Pugachev (Saint Petersburg)**Ю.А. Рахманин (Москва)** Yu.A. Rakhmanin (Moscow)**А.А. Редько (С.-Петербург)** A.A. Redko (Saint Petersburg)**Г.С. Розенберг (Тольятти)** G.S. Rozenberg (Togliatti Russia)**А.В. Селиховкин (С.-Петербург)** A.V. Selikhovkin (Saint Petersburg)**Г.А. Софронов (С.-Петербург)** G.A. Sofronov (Saint Petersburg)**В.М. Тарбаева (С.-Петербург)** V.M. Tarbayeva (Saint Petersburg)**И.А. Тихонович (С.-Петербург)** I.A. Tikhonovich (Saint Petersburg)**М.Д. Уфимцева (С.-Петербург)** M.D. Ufimtseva (Saint Petersburg)**Г.Н. Фельдштейн (С.-Петербург)** G.N. Feldstein (Saint Petersburg)**Л.П. Чурилов (С.-Петербург)** L.P. Churilov (Saint Petersburg)**М.Д. Голубовский (Окленд, США)**

M.D. Golubovsky (Oakland, CA, USA)

**М. Клявинш (Рига, Латвия)**

M. Klavins (Riga, Latvia)

**К. Оболевский****(Быгдоць, Польша)**

K. Obolevsky (Bydgoszcz, Poland)

**Я. Олексин (Курник, Польша)**

J. Oleksyn (Kornik, Poland)

**А.А. Протасов (Киев, Украина)**

A.A. Protasov (Kiev, Ukraine)

**В. Реген (Берлин, Германия)**

W. Regen (Berlin, Germany)

**Ю.Г. Тютюнник (Киев, Украина)**

Yu.G. Tyutyunnik (Kiev, Ukraine)

**О. Чертов****(Бинген-на-Рейне,****Германия)**

O. Chertov

(Bingen am Rhein,

Germany)

Журнал зарегистрирован  
Федеральной службой  
по надзору в сфере связи  
и массовых коммуникаций:  
ПИ № ФС77-32791

от 08 августа 2008 г.

Registered by RF Federal Service  
for Communication and Mass  
Media Surveillance on 08 August  
2008 as PI No FS77-32791

**АДРЕС РЕДАКЦИИ:**

197110, Санкт-Петербург,  
Большая Разночинная ул., д. 28;  
Тел./факс: (812) 415-41-61  
Эл. почта: biosphaera@21mm.ru  
Электронная версия:  
<http://21bs.ru> (ISSN 2077-1460)

**POSTAL ADDRESS:**

28 Bolshaya Raznochinnaya, 197110,  
Saint Petersburg, Russia;  
Phone/fax: +7 (812) 415-41-61;  
E-mail: biosphaera@21mm.ru  
Online version:  
<http://21bs.ru> (ISSN 2077-1460)

# СОДЕРЖАНИЕ

A3

**СОДЕРЖАНИЕ**  
CONTENTS

A4

**О СОВМЕСТНОМ ИЗДАНИИ ЖУРНАЛА  
«БИОСФЕРА» ФОНДОМ НАУЧНЫХ  
ИССЛЕДОВАНИЙ «XXI ВЕК» И РОССИЙСКОЙ  
ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ АКАДЕМИЕЙ**  
ON JOINT PUBLISHING OF THE JOURNAL  
"BIOSFERA" BY THE XXI CENTURY RESEARCH  
FOUNDATION AND THE RUSSIAN ECOLOGICAL  
ACADEMY

A5

**V ВСЕРОССИЙСКАЯ КОНФЕРЕНЦИЯ  
ПО ЭКОЛОГИЧЕСКОМУ ОБРАЗОВАНИЮ**  
THE 5<sup>TH</sup> ALL-RUSSIA  
ECOLOGICAL EDUCATION CONFERENCE

**ТЕОРИЯ / THEORY**

205

**ИСТОРИЧЕСКИЕ ПРОБЛЕМЫ  
НООСФЕРОГЕНЕЗА**  
**Ю.Г. Тютюнник**  
THE HISTORICAL PROBLEMS  
OF NOOSPHEROGENESIS  
Yu.G. Tyutyunnik

**ПРАКТИКА / PRACTICE**

214

**ОБЗОР ПОДХОДОВ К ОЦЕНКЕ  
ЭКОЛОГИЧЕСКОГО СОСТОЯНИЯ  
И НОРМИРОВАНИЮ КАЧЕСТВА ПОЧВ**  
**А.Г. Коновалов, Д.В. Рисник, А.П. Левич,**  
**П.В. Фурсова**  
A REVIEW OF APPROACHES TO ASSESSING  
THE ECOLOGICAL CONDITIONS OF SOILS AND  
TO SETTING STANDARDS OF SOIL QUALITY  
A.G. Konovalov, D.V. Risnik, A.P. Levich, P.V. Fursova

230

**РЕАЛИЗАЦИЯ МЕТОДА ПОЛЕВОГО  
ПРОФИЛИРОВАНИЯ ДЛЯ КОНТРОЛЯ  
ПРОТИВОЭРОЗИОННЫХ ТЕХНОЛОГИЙ  
НА АГРОЛАНДШАФТАХ СКЛОНОВЫХ ЗЕМЕЛЬ**  
**С.А. Васильев**  
IMPLEMENTATING OF A FIELD PROFILING TECHNIQUE  
FOR THE CONTROL OF EROSION PREVENTION IN  
SLOPED LANDS OF AGRICULTURAL LANDSCAPES  
S.A. Vasilyev

242

**ПРИРОДА / NATURE**

**ОБОЛОЧНИКИ – НАШИ БЛИЖАЙШИЕ  
БЕСПОЗВОНОЧНЫЕ РОДСТВЕННИКИ**  
**В.В. Исаева, А.Г. Голубев**  
TUNICATES: OUR CLOSEST INVERTEBRATE  
RELATIVES  
V.V. Isaeva, A.G. Golubev

261

**ПОНЯТИЕ ВИДА ПРИМЕНИТЕЛЬНО  
К СИСТЕМАТИКЕ КАРТОФЕЛЯ**  
**Э.В. Трускинов**  
THE CONCEPT OF SPECIES AS RELATED TO POTATO  
SYSTEMATICS  
E.V. Truskinov

**НАСЛЕДИЕ / HERITAGE**

269

**АКАДЕМИК АРМЕН ТАХТАДЖЯН  
И РАЗВИТИЕ ЭВОЛЮЦИОННОЙ ТЕОРИИ**  
**Я.М. Галл**  
ACADEMICIAN ARMEN TAKHTADJAN  
AND THE DEVELOPMENT OF EVOLUTIONARY THEORY  
Ya.M. Gall

**ПРИЛОЖЕНИЯ / APPENDICES**

A7

**Новые книги:**  
**Г.В. ЖИЖИН. СТРУКТУРА ХИМИЧЕСКИХ  
СОЕДИНЕНИЙ И ВЫСШАЯ РАЗМЕРНОСТЬ  
МОЛЕКУЛ: НОВЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ И НОВЫЕ  
ВОЗМОЖНОСТИ**  
**США: IGI GLOBAL, 2017**  
**New Books:**  
G.V. ZHIZHIN. CHEMICAL COMPOUND STRUCTURES  
AND THE HIGHER DIMENSIONS OF MOLECULES:  
EMERGING RESEARCH AND OPPOTUNITIESUSA: IGI  
GLOBAL, 2017

A8

**СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ**  
AUTHOR REFERENCES

**ФОНД НАУЧНЫХ  
ИССЛЕДОВАНИЙ  
«XXI ВЕК»**



**Междисциплинарный  
научный и прикладной журнал  
«БИОСФЕРА»**



**РОССИЙСКАЯ  
ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ  
АКАДЕМИЯ**



## **СОГЛАШЕНИЕ** **МЕЖДУ ФОНДОМ НАУЧНЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ «XXI ВЕК»** **И РОССИЙСКОЙ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ АКАДЕМИЕЙ** **О СОТРУДНИЧЕСТВЕ ПО ИЗДАНИЮ ЖУРНАЛА «БИОСФЕРА»**

**Фонд научных исследований (ФНИ) «XXI век»**, издающий междисциплинарный научный и прикладной журнал «Биосфера», в лице Президента, Новикова Александра Ивановича, и **Российская экологическая академия (РЭА)** в лице Президента, Грачева Владимира Александровича, в целях распространения современного передового опыта по вопросам решения научных проблем и формирования социальной ответственности в области экологии и принимая во внимание взаимную заинтересованность в обмене информационно-аналитической информацией, заключили соглашение о сотрудничестве по изданию журнала «Биосфера».

В целях реализации соглашения:

**ФНИ «XXI век»** размещает на официальном сайте журнала «Биосфера» информацию о том, что ФНИ «XXI век» является Информационным партнером РЭА, оказывает информационное содействие мероприятиям, организованным или проводимым РЭА, предоставляет право РЭА квалифицировать журнал «Биосфера» как свое официальное издание, публикует в журнале «Биосфера» результаты научных исследований членов РЭА, делая все необходимое для их соответствия критериям научных статей, включая прохождение рецензирования, в том числе с привлечением членов РЭА к числу рецензентов, участвует в планировании и реализации совместных информационно-рекламных проектов на взаимовыгодной основе.

**Российская экологическая академия:** присваивает Фонду научных исследований «XXI век» статус Информационного партнера РЭА и журналу «Биосфера» статус официального издания РЭА; использует журнал «Биосфера» в приоритетном порядке в качестве платформы для научных публикаций, в том числе предназначенных для поддержки диссертационных работ, за авторством членов РЭА, оказывает редакции журнала «Биосфера» содействие в рецензировании рукописей, направляемых в журнал, для чего привлекает членов РЭА к рецензированию; представляет Фонду научных исследований «XXI век» информацию для подготовки статей и другого рода информационных материалов.



## 20–21 НОЯБРЯ 2017 Г., МОСКВА

### V ВСЕРОССИЙСКАЯ КОНФЕРЕНЦИЯ ПО ЭКОЛОГИЧЕСКОМУ ОБРАЗОВАНИЮ

Теме экологического образования в Российской Федерации традиционно уделяется повышенное внимание. По итогам заседания Государственного совета по вопросу «Об экологическом развитии Российской Федерации в интересах будущих поколений» (2016) Правительству Российской Федерации при разработке документов стратегического планирования и комплексного плана действий на 2017–2025 годы поручено предусмотреть «переход России к модели экологически устойчивого развития, позволяющей обеспечить в долгосрочной перспективе эффективное использование природного капитала страны при одновременном устранении влияния экологических угроз на здоровье человека», а также «представить предложения о включении в федеральные государственные образовательные стандарты требований к освоению обучающимися базовых знаний в области охраны окружающей среды и устойчивого развития».

Президентом Российской Федерации предложено всем участвующим в реализации этих поручений учитывать в своей деятельности современные приоритеты мирового сообщества, прежде всего, изложенные в Повестке дня в области устойчивого развития на период до 2030 года, принятой на 70<sup>й</sup> сессии Генеральной Ассамблеи ООН (2015).

В 2017 году Неправительственный экологический фонд имени В.И. Вернадского совместно с Научным советом по проблемам экологического образования Российской академии образования координирует и организует в России проведение Международного марафона по экологическому образованию в интересах устойчивого развития России. Цель Международного марафона состоит в консолидации усилий ученых и практиков в области решения общекультурных задач образования в интересах экологически устойчивого развития России.

В рамках Марафона в разных регионах, а также в странах ближнего и дальнего зарубежья запланировано более 30 научно-практических мероприятий (конференций, секций, форумов, «круглых столов», переговорных площадок), посвященных различным аспектам формирования экологической культуры, развития экологического образования, обсуждению концептуальных основ современного экологического образования в интересах устойчивого развития. Пятая Всероссийская конференция по экологическому образованию является завершающим этапом годового Международного марафона.

**Программа Пятой Всероссийской конференции по экологическому образованию предусматривает** проведение пленарного заседания, тематических секций и дискуссионных круглых столов.

#### Организаторы:

- Неправительственный экологический фонд имени В.И. Вернадского;
- Межрегиональная экологическая общественная организация «ГРИНЛАЙФ»;
- Научно-исследовательский институт проблем экологии;
- Российская экологическая академия;
- Межрегиональная экологическая общественная организация «Гринлайт».

#### При поддержке:

- Министерства природных ресурсов и экологии Российской Федерации;
- Министерства образования и науки Российской Федерации;
- факультета глобальных процессов Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова;
- Научного совета по проблемам экологического образования Российской академии образования;
- Российского университета дружбы народов;
- Российской государственной библиотеки для молодежи;
- Государственной публичной научно-технической библиотеки России.

#### Цели мероприятия:

В рамках Пятой Всероссийской конференции по экологическому образованию планируется:

- обсудить предложения по реализации поручений Президента Российской Федерации, данных по итогам заседания Государственного совета по вопросу «Об экологическом развитии Российской Федерации в интересах будущих поколений»;
- обсудить предложения по внесению изменений в федеральные государственные образовательные стандарты (ФГОС) общего образования по вопросам их экологической составляющей;
- обсудить вопросы обеспечения непрерывности экологического образования, воспитания и просвещения в соответствии с перспективами социально-экономического развития России и интересами устойчивого развития;

- подвести итоги проведения Международного марафона по экологическому образованию в интересах устойчивого развития России, проходящего в рамках Года экологии;
- выработать модели взаимодействия между предприятиями, высшими и среднеспециальными учебными заведениями по подготовке специалистов-экологов для решения практических задач предприятий-природопользователей;
- обсудить изменение законодательства в области охраны окружающей среды и способы адаптации деятельности предприятий к новым требованиям;
- распространить инновационный опыт повышения качества экологического образования.

В рамках Конференции состоится пленарное заседание «Экологическое образование сегодня. Взгляд в будущее» и тематические секции.

#### **Секция № 1. «Преемственность общекультурного экологического компонента для устойчивого развития в общем и профессиональном образовании».**

##### **Вопросы для обсуждения:**

- реализация принципа преемственности в системе экологического образования;
- особенности экологического образования в высшей школе: проблемы и перспективы;
- перспективы модернизации высшего профессионального экологического образования;
- квалификация педагогических кадров в области экологического образования;
- проблемы, перспективы и эффективность экологического образования в интересах устойчивого развития.

#### **Секция № 2. «Изменение законодательства в области охраны окружающей среды, адаптация деятельности предприятий в соответствии с новыми требованиями».**

##### **Вопросы для обсуждения:**

- нормирование в области охраны окружающей среды. Новые аспекты в нормировании негативного воздействия промышленных предприятий;
- судебное-экспертное исследование экологического состояния объектов окружающей среды: современные проблемы и перспективы развития;
- плата за негативное воздействие на окружающую среду. Актуальные вопросы по ее осуществлению;
- государственное регулирование деятельности в области обращения с отходами производства и потребления.

#### **Секция № 3. «Экологическое образование в системе дошкольного и общего образования».**

##### **Вопросы для обсуждения:**

- безопасность в современной информационной образовательной среде;
- подходы к формированию и развитию экологического мышления и сознания современных школьников и студентов;
- дополнительные общеразвивающие программы по экологическому образованию и просвещению как ресурс формирования экологической культуры обучающихся;
- социальное партнерство образовательных организаций как фактор развития возможностей экологического образования населения;
- сохранение культурного наследия как основа экологически устойчивого развития России.

#### **Секция № 4. «Взаимодействие организаций высшего и среднего специального образования с промышленными предприятиями в решении кадровых проблем».**

##### **Вопросы для обсуждения:**

- лучшие практики взаимодействия образовательных организаций с организациями реального сектора экономики в сфере подготовки квалифицированных кадров;
- внедрение стандартов союза «Молодые профессионалы (WorldSkills Russia)» как инструмент подготовки кадров в соответствии с мировыми уровнем и потребностями новых высокотехнологичных производств;
- усиление роли работодателей в процессе подготовки высококвалифицированных кадров для развития системы профессионального образования.

#### **Секция № 5. «Взаимодействие государственных, общественных и молодежных организаций в экологическом просвещении населения России».**

##### **Вопросы для обсуждения:**

- роль библиотек и музеев в развитии экологической науки, формировании экологической культуры и просвещении;
- роль общественных организаций в экологическом воспитании и формировании экологической культуры;
- потенциал особо охраняемых природных территорий для развития экологического просвещения и воспитания;
- молодежные организации как ресурс развития экологического просвещения в России.

По итогам Конференции будет издан сборник докладов.



# ИСТОРИЧЕСКИЕ ПРОБЛЕМЫ НООСФЕРОГЕНЕЗА

**Ю.Г. Тютюнник**

Институт эволюционной экологии Национальной академии наук Украины, Киев, Украина

Эл. почта: *carmel@mail.ru*

Статья поступила в редакцию 22.08.2017; принята к печати 25.09.2017

Проблемные вопросы реализации идеи ноосферы по В.И. Вернадскому в специфических условиях XXI века рассмотрены в более широком историческом контексте – от античности до современности. Показано, что наиболее серьезные препятствия на пути ноосферогенеза обусловлены в заложенном в человеческом подсознании инстинкте зоологического индивидуализма. Его проявления должны сдерживаться человеческой культурой, но в современных исторических условиях тем его проявлениям, которые выражаются в безудержном росте потребления, парадоксальным образом способствует сама культура в форме массовой. Позитивных исторических альтернатив ноосфере нет, однако она может быть реализована только при качественной и кардинальной трансформации процессов культурогенеза. Способы его осуществления – одна из главных проблем современности в условиях, когда лимитирующие факторы планетарной экосистемы стали определять ход исторического процесса.

**Ключевые слова:** ноосфера, ноосферогенез, исторический процесс, культурогенез, массовая культура, энвайронментализм, зоологический индивидуализм, демократия.

## THE HISTORICAL PROBLEMS OF NOOSPHEROGENESIS

**Yu.G. Tyutyunnik**

Institute of Evolutionary Ecology, National Academy of Sciences of Ukraine, Kiev, Ukraine

E-mail: *carmel@mail.ru*

The problematic issues of the idea of Noosphere according to V.I. Vernadsky as they are manifested under conditions specific for the XXI century are discussed in a broader historical context from antiquity through the present time. The most serious obstacles for noospherogenesis are conceived as rooted in the subconscious zoological individualism. Its manifestations must be ameliorated by human culture; however, at present those of them that are expressed as unconstrained increases in consumption are paradoxically stimulated by culture in its mass versions. There are no positive historical alternatives to Noosphere; however, it may be realized only upon drastic transformations of culture-forming processes, which makes one of the main challenges in the present time when the limiting factors of the planetary ecosystem increasingly interfere with the historical process.

**Keywords:** Noosphere, historical process, culture making, mass-culture, environmentalism, individualism, democracy.

Учение о ноосфере как общепланетарном материальном воплощении сферы человеческого разума и духа сформировалось в первой половине XX в. в материалистическом (В.И. Вернадский) и идеалистическом (П. Тейяр де Шарден) вариантах. В них по-разному расставлены акценты в системе «разум/дух», по-разному видятся истоки и движущие силы ноосферогенеза, но они общи в том, что формирование ноосферы – процесс исторически положительный, который в конечном счете должен увенчаться тем, что в политике, политической философии и мифопоэтике называлось *светлым будущим*. Ноосферогенез виделся как позитивный проект будущего человеческой цивилизации в ее единстве с природной средой.

Но во второй половине XX в. учение о ноосфере испытало резкий крен в сторону исторического негатива. По мере нарастания *экологических проблем* его стали все чаще и чаще интерпретировать как путь и способ преодоления последних, как методологию спасения человечества от экологической катастрофы. Однако поскольку ее вероятность со временем не уменьшается, а возрастает, под сомнения стала попа-

дать сама идея ноосферы. В этой связи следует подчеркнуть, что В.И. Вернадский, создавая концепцию ноосферы, отнюдь не пребывал в плену радужных упований относительно позитивной рациональности человеческого разума и благородства его духа, призванных создавать ноосферу. Вот его размышления в самый, вероятно, тяжелый период жизни (начало Великой Отечественной войны и пребывание в Боровом): «Привезенные из Москвы впечатления – непрерывное, хотя и медленное продвижение немцев <...> явно увеличили тревогу за ближайшее будущее. А между тем я по-прежнему считаю гибель гитлеровской Германии неизбежной и, вероятно, являюсь наибольшим оптимистом – благодаря сознанию ноосферы» (17.08.1941) [4, с. 39]; «После оставления Киева и взятия немцами Полтавы резко изменилось настроение <...>. Резкое падение уверенности в успешном конце войны. У меня этого нет – я считаю положение Германии безнадежным. А с другой стороны, для меня *ноосфера* – не фикция, не создание веры – а *эмпирическое обобщение (курсив от редакции)*» (6.10.1941) [4, с. 53]; «Ужас берет. И в то же время – я уверен в ог-

ромном будущем. В буре и грозе родится ноосфера» (30.11.1942) [4, с. 276]. Как видим, ученый руководствовался не слепой верой в силу разума, а научно обоснованными выводами («эмпирическими обобщениями»), хотя жизненные обстоятельства «требовали» выводов противоположного содержания<sup>1</sup>.

Придерживаясь заданной Вернадским позиции, мы хотели бы очень сжато – по возможностям журнальной статьи – взглянуть на идею ноосферы в исторических условиях XXI в., когда оснований уповать на конструктивность человеческого разума и благородство духа, кажется, еще меньше, чем в середине прошлого века.

### О НЕКОТОРЫХ ИСТОКАХ ЕВРОПЕЙСКОГО «НООСФЕРНОГО МЫШЛЕНИЯ»

Владимир Иванович Вернадский относится к числу «последних из могикан» века Просвещения, ученых-мыслителей, которые «закрыли» огромную культурную эпоху, начавшуюся в далеком 1637 г. «Рассуждениями о методе» Рене Декарта. О двойственном характере мировоззрения, в том числе и экологического, характерного для Нового времени, его яркой квинтэссенции – эпохи Просвещения и болезненного завершения – эпохи Модерна, сказано и написано много, повторяться нет необходимости. Обратим внимание лишь на некоторые центральные моменты – в смысле понимания сущности экологической проблематики современности и применения теории ноосферогенеза к ней.

Ментальные и идейные «корни» экологических проблем европейского человека ищут чаще всего в иудейском единобожии и эллинском рационализме. Линн Уайт (мл.), например, писала: «Современную технику можно хотя бы отчасти объяснить как западную волонтаристскую реализацию христианского догмата о трансцендентности человека по отношению к природе и его полноправном господстве над ней» [17, с. 199]. Для обоснования иудейско-христианского «господства человека над природой», которое может быть пролонгировано и на ислам, чаще всего ссылаются на известные места из Книги Бытия (1 Быт. 28). Однако внимательное изучение Библии дает возможность увидеть, что экофильных (скажем так) сентенций и поучений в ней куда больше, нежели обоснований права человека господствовать над животными и растениями. Наиболее проникновенные строки, посвященные величию нечеловеческой природы как Бо-

жьего творения, находим в Книге Иова. В главах 37 и 38 этой книги Бог преподносит урок Иову, он указывает на совершенно земные и вполне обычные части, предметы, элементы ландшафта как на конкретную реализацию своего созидательного могущества и благих намерений. После чего сомневающийся Иов говорит Богу: «Я слышал Тебя слухом уха, теперь же мои глаза видят Тебя» (42 Иов. 5). Реальный предметный мир, мир ландшафта и экосистемы выступает здесь как образная репрезентация божьей благодати, а значит и как способ преодоления экзистенциальных сомнений и противоречий бытия. Полная противоположность тем немногочисленным, в общем-то, моментам экспансионизма, правом на который другие страницы Святого Писания наделяют это злополучное «творение по образу и подобию». При желании в Библии можно отыскать (37 Ис. 24-29) даже прямые указания на греховность и наказуемость потребительского отношения человека к ландшафту и его компонентам<sup>2</sup>, и в этом нетрудно усмотреть истоки того, что сегодня называется *экологическим правом*.

И сама Линн Уайт, и полемизирующие с нею авторы (например, Р. Атфилд, статья которого размещена в том же сборнике сразу после текста Л. Уайт [2]) сходятся во мнении, что освящением экспансионизма человека по отношению к природе экологические идеи иудейско-христианской традиции никак не ограничиваются. В качестве прямой противоположности экспансионистским установкам единобожия по отношению к природе приводится пример жизни, служения и философии Св. Франциска Ассизского. Но он – лишь квинтэссенция того многочисленного сонма аскетов, пустынников и юродивых, которые практиковали жизнь в единении с природой и видели в таком единении путь к спасению и постижению откровения.

С рационализмом древних греков, давших начало европейской науке и технике, тоже не все однозначно. Говоря о значении эллинов в обосновании европейского «рацио», очень часто упускают одну интересную и важную философскую школу – киников. Она была самой долгоживущей (просуществовала свыше 1000 лет) и стала непосредственной смычкой между ранним христианством и античностью (практика и философия аскезы христианами была позаимствована у киников). Но она весьма редко и скромно фигурировала в истории истоков европейской мысли и культуры. Причина тому, как было показано исследователями истории древнегреческой философии, была весьма банальной. Киники воплощали и озвучивали чувства и мысли рабов и других угнетенных групп античности, а таковым, как известно, уже эллинами в высоте и полноценности отказывалось. Между тем, киническое мировоззрение в свое время очень сильно доса-

<sup>1</sup> И к таким выводам приходили некоторые советские интеллектуалы. Так академик Н.М. Крылов в 1945 г. в беседе с А.П. Довженко озвучил следующую пессимистическую мысль: «Я чувствую и знаю теперь одно. Мы живем в начале этапа гибели цивилизации, по крайней мере, европейской. Все, что происходит в мире, ничего другого мне не говорит» [7, с. 382–383].

<sup>2</sup> Следует сказать, что подобные сентенции можно найти уже в «Эпосе и Гильгамеше» [12, с. 156].

ждало «высоким» философским системам древних греков своими парадоксами и постоянными апелляциями к практике как критерию истинности теории. Среди разных эпистемологических и онтологических неудобств, мешавших высокой греческой рациональности закладывать ментальные и логические основы «покорения природы» европейским человеком, были и такие, которые мы сегодня назвали бы *энвайронментализмом*. С точки зрения киника природа была явно «выше» законов логики и политики: «Как могущественна природа, которой мы, служа спасению людей, снова возвращаем ее значение, хотя люди, исходя из своих ложных убеждений, выбрасывают ее вон из жизни», – писал живший в бочке киник Диоген [1, с. 220]. Киникам вторили некоторые философы-стоики (в частности, основоположник стоической школы Зенон Китийский), видевшие конечную цель человеческого существования в жизни в согласии с природой и даже полагавшие, что только такая жизнь может привести к «счастливому концу» [18, с. 77]. Комплексный ландшафтный, как сказали бы сегодня, подход к пониманию взаимоотношения человека и природы обосновывался магом, политиком и философом Эмпедоклом Акраганским [16]. Особую точку зрения на человека, как «меру всех вещей», высказывал софист Протагор из Абдер (см. ниже). Все это шло вразрез с той нарождавшейся и выкристаллизовавшейся у эллинов и позже у римлян традицией прагматического отношения к природе («природопользования»), которую много столетий спустя Мартин Хайдеггер метко и емко определит как *европейский нигилизм*.

### ЕВРОПЕЙСКИЙ НИГИЛИЗМ И ЕГО АЛЬТЕРНАТИВЫ

В основе представления Хайдеггера о европейском нигилизме лежит та мысль, что понимание субъекта в «магистральной» европейской культуре как противоположности объекту превратно. Противопоставление субъекта объекту, определившее «ментальность» европейской культуры, видится Хайдеггеру своеобразным «предательством» древнейшего тезиса Протагора о то, что «человек – мера всех вещей». Обладающий этой «мерой» субъект вовсе не отстранен и не противостоит внешнему миру в качестве некоего аналитического, творящего волю и креативного начала, а находится с ним в глубокой интимной связи, соединяющей человека и вещи, предметы в «круге непотаенного». Благодаря пребыванию в этом круге «человек принадлежит отчетливо очерченной среде присутствующего» [21, с. 263]. На этом основании максима Протагора противопоставляется Хайдеггером формуле Декарта *cogito ergo sum*, которая, по мнению философа, в значительной мере обусловила экспансионистский характер новоевропейской ментальности. Впоследствии она находит свое логическое заверше-

ние в учении Фридриха Ницше о *воле к власти*; круг замыкается, и европеец начинает с завидным упорством дрессированной лошади ходить по бесконечной спирали господства–подчинения. Вывод, к которому приходит Хайдеггер, анализируя путь новоевропейской метафизики, начертанный Декартом–Ницше, достаточно пессимистичен: «Эти “философские учения” означают существо той завершающей метафизики, которая <...> несет в себе западную историю <...>, предопределяет ее для “мирового господства”. Это значит, что новому человеку эпохи идеологий нечего больше делать на земле, кроме как упрочивать и увековечивать свое абсолютное господство над ней – или поставить под вопрос свою собственную метафизическую сущность» [21, с. 313].

Хайдеггер не очень вдавался в анализ тех новоевропейских мыслительных и политических традиций, в которых бытовала иная логика – противоположная европейскому нигилизму. Между тем, эти традиции шли если не параллельно, то буквально «наступая на пятки» парадигмам философии Прогресса. Так, уже на заре века Просвещения и в самом начале Промышленной революции (точно – в 1663 г.) заявили о себе разрушители машин, оформившиеся в начале XIX в. в эпицентре технического прогресса – в Великобритании в мощное движение луддитов. Любопытно, что машины они считали «богомерзкими» предметами [14, с. 101]. Свои модели справедливого общественного устройства с «учетом законов экологии» начали разрабатывать и апробировать социалисты-утописты. Чуть позже, в первой половине XIX в., достаточно мощный философский, этический и эстетический базис под нарождающийся европейский (точнее, уже евро-американский) энвайронментализм подвели трансценденталисты и романтики. Их взгляды пользуются популярностью и сегодня, например, книга американца Генри-Дэвида Торо «Уолден, или жизнь в лесу» (1854 г.) является настольной для каждого уважающего себя энвайронменталиста. А австриец Николаус Ленау в стихотворении, посвященном весне 1838 г., выступил как настоящий «экологический пророк», прозорливо поставивший именно те вопросы, на которые мы сегодня ищем и пока не находим ответов<sup>3</sup>.

Хайдеггер, как известно, был консервативным, «правым» философом, разрабатывавшим вопросы

<sup>3</sup> «О, весна, ведь ты пророк, // Так открой пути, // На которых мир бы мог // Счастье обрести! // Землю роя, лес губя, // Верный твой приют, // Гости злые для тебя, – // Рельсы – так и прут. // <...> // Поезд пулей пролетит, // Ринувшись вперед. // Он цветов не пощадит, // Набожность убьет. // Но ведет ли этот бег // В милую страну, // Где Свободу человек // Примет, как жену? // И за боль твоих обид, // О, скажи, весна, // Вправду ль радость подарит // Людям та страна? // Или в этот райский сад // Людям не войти, // И лишь прибыль да разврат // Миру по пути? // Иль не шпалы все вперед // Гонит плут-кузнец, // А для мира цепь кует // Из конца в конец? // <...>». Николаус Ленау. «К весне 1838 года» (пер. Вильгельма Левика).

преимущественно онтологии и метафизики. Но вот что примечательно: его критики и оппоненты из «левого» лагеря – философы Франкфуртской школы в тот же исторический период (1940–1960-е гг.) пришли к весьма схожим выводам относительно экологического будущего западной цивилизации. Франкфуртцы разрабатывали, в основном, вопросы социально-экономического и культурологического плана. И первым наиболее важным выводом, к которому они пришли, был тот, что насилие человека над природной средой и насилие человека над человеком взаимосвязаны и взаимообусловлены. «На насилии, под каким бы покровом легализма оно не было сокрыто, – писали в своем центральном труде “Диалектика Просвещения” Макс Хоркхаймер и Теодор Адорно (первое издание – в 1947 г., второе – в 1969-м), – покоится в конечном итоге социальная иерархия. Господство над природой воспроизводится и в человеческом обществе» [22, с. 137]. Этот тезис был подхвачен и всесторонне обыгран «новыми левыми» 1960–1970-х гг., особенно из рядов «зеленых» и анархистствующих общественно-политических движений. Неясным, правда, оставался вопрос о том, какая форма насилия более первична – человека над природой или человека над человеком? Но, по большому счету, это и не столь суть важно; важен тот радикальный вывод, который следует из самого факта существования этой взаимосвязи и взаимообусловленности, а именно: человек не в силах преодолеть экологические проблемы до тех пор, пока не решит проблемы социально-экономические. Упрощенно – пока не избавится от насилия как способа структурирования и бытия социума.

### ЛИНЕАРИЗАЦИЯ И ИНВЕРСИЯ КУЛЬТУРЫ

Следующим шагом в понимании природы экологического кризиса современности является, если можно так выразиться, *удвоение мальтузианства* (если не сказать, «возведение в степень»). Идеи Т. Мальтуса хорошо известны, и мы не будем их пересказывать. Принципиальным моментом, приводящим к эффекту, который мы называем удвоением мальтузианства, является то, что растет и увеличивается не только население планеты, но и вкусы, аппетиты и потребительские настроения этого населения. У кого нет машины, тот хочет машину; у кого есть машина, тот хочет вторую; у кого их две – тому подавай автопарк. Число субъектов, жаждущих обладать автопарком, постоянно увеличивается, а их стремление к такому обладанию постоянно искусственно стимулируется и подогревается. Не нужно быть демографом, экономистом или экологом, чтобы догадаться, к каким последствиям для глобальной экосистемы приведет слепое следование масс такой психологической установке. Во второй половине XIX – первой половине

XX в. бытовало мнение, что ресурсную базу планеты можно расширить и углубить за счет научно-технического прогресса (существовало даже такое понятие, как «неисчерпаемые ресурсы»). Марксисты и некоторые другие левые мыслители добавляли к этому (нужно сказать, не без основания), что ситуация с потреблением ресурсов качественно улучшится, если построить новое общество («коммунизм») на началах социальной справедливости: это-де снимет проблему насилия человека над человеком, а значит, и насилия человека над природой. Высказывались мнения, что у человека нового общества сформируются *разумные потребности*.

Однако к концу XX в. научно-технический прогресс обернулся к человеку такими сторонами (в частности, Чернобылем), что все чаще и чаще начали раздаваться голоса о том, что он – источник не столько «экологического спасения» человечества, сколько экологических катастроф и опасностей<sup>4</sup>. Разговоры о коммунизме и новом человеке с конца 1980-х гг. начали затухать, и сегодня если и слышны, то негромко в разного рода маргинальных политических группах и сообществах. Вместо воспитания разумных потребностей начал беспрецедентно и безудержно раскручиваться маховик потребления. Историческая ситуация существенно изменилась, и идея ноосферы стала видеться достаточно двойственно. С одной стороны, в современном мире, казалось бы, осталось очень мало места для рациональности и разума, с другой – никаких конструктивных альтернатив идее ноосферы нет<sup>5</sup>. По существу, она сегодня осталась единственной эколого-исторической идеей, которая в той или иной мере себя еще не исчерпала, не дискредитировала, на которую мы можем рационально ориентироваться, осмысляя и предполагая историческое развитие на текущее столетие и далее. В то же время, действительно, проект «ноосфера» требует доработки, эта идея уже не может видеться столь же линейно-про-

<sup>4</sup> Показательно в этом смысле отношение к атомной энергетике. В 1950–1970-х гг. бытовало мнение, что она – самая дешевая из всех форм энергетического производства. Но по мере накопления отработавшего ядерного топлива и роста объемов его радиохимической переработки и (или) захоронения оказалось, что весь позитивный экономический эффект от производства атомной энергии в реакторах нивелируется расходами на операции с ОЯТ. Техногенные же катастрофы, связанные с «мирным атомом», делают атомную энергетику не только дорогим, но и крайне опасным удовольствием. (От редакции: см. в журнале «Биосфера» (2017, т. 9, № 2, с. 123-135): Р.М. Яковлев, И.А. Обухова. На пути к безопасной атомной энергетике).

<sup>5</sup> Во второй половине XX в. рождались и иные планы обустройства «светлого экологического будущего», основанные то на «социалистическом природопользовании» марксистов, то на «человеческих качествах» Аурелио Печчеи (Римский клуб), то на «устойчивом развитии» неolibералов, то на «всемирной кооперации» антиглобалистов и пр., однако все они, по нашему мнению, могут быть рассмотрены как дериваты или аспекты идеи ноосферы, которые не имеют ни ее теоретической глубины, ни силы эмпирического обобщения.

грессистским образом, как ранее. Современный ноосферогенез преисполнен разнообразных нелинейных эффектов, точек бифуркации, странных аттракторов, фрактально дробящихся процессов и подпроцессов и прочего функционального «богатства» синергетической «стихии». Здесь нужно попытаться разобраться в паутине причин и следствий, условий и целеполаганий – хотя бы на самых базовых уровнях и в самых основополагающих моментах. Начнем с того, что попробуем выявить глубинные причины того эффекта, который мы назвали удвоением мальтузианства.

Обратимся к культурологическому анализу. Из всего множества трактовок культуры, коими богата культурология, сосредоточимся на двух – информационно-семиотическом (Ю.М. Лотман, Д. Реджин, Ф. де Соссюр) и психоаналитическом (З. Фрейд, К.Г. Юнг). Квинтэссенцией первой трактовки является акцент на приращении кода. Каждое новое поколение – пусть с лагунами, пусть с регрессом или застоєм – но добавляет к культурным кодам прошлого что-то свое, записывает это в искусственной знаковой системе и передает дальше «по истории». Процесс принципиально отличный от передачи из поколения в поколение биологической информации, записываемой кодами ДНК, которые с течением времени «в пределах вида» не должны изменяться (если изменяются через мутации, то это дает начало новому видообразованию). Биологический способ передачи информации из поколения в поколение, таким образом, – линейный, культурный – не линейный, а прогрессивно приращиваемый.

Психоаналитическая трактовка культуры исходит из того, что рассматривает культуру как механизм регуляции, корректировки, если нужно – нейтрализации «темных» человеческих инстинктов, сокрытых в глубинах бессознательного. Несмотря на многочисленные критические замечания в адрес такого понимания культуры, оно, как сегодня установлено этологами (см., например, [8]), имеет под собой совершенно четкие эмпирические основания. Человек – существо и социальное, и биологическое, а значит, формы его общественного и индивидуального поведения определяются как социальными нормативами, так и животными инстинктами – биологическими поведенческими программами, закодированными в ДНК. Избавиться от них невозможно. Да в большинстве случаев это и не нужно. Многие инстинкты, словно пружины, движущие нашими поступками из глубин бессознательного, вполне конструктивны и социально позитивны. Но некоторые в контексте социализации и общественной жизни, а значит и истории, являются исключительно разрушительными и деструктивными. Для того чтобы держать их «в узде», и существует культура.

Пальму первенства среди асоциальных инстинктов держит инстинкт *зоологического индивидуализма*; он выражается в стремлении к доминированию, завоеванию (самок, мест, территории) и не ограничиваемому другими особями популяции доступе к пищевым ресурсам. Механизм реализации этого инстинкта – *насилие* и *обман*. Антропологами показано, что для социума и процессов социализации проявления инстинкта зоологического индивидуализма представляли большую опасность уже на самых ранних фазах человеческой истории [15, с. 141]. И хотя по мере движения истории создавались все новые и новые механизмы для его культурного сдерживания, пластичность способов проявления зоологического индивидуализма оказалась колоссальной, а технический прогресс постоянно предоставлял ему все новые и новые средства реализации всех мыслимых форм физического, духовного и интеллектуального насилия человека над человеком.

Наша эпоха достигла в этом «наивысшего искусства». Мы не будем вдаваться в подробный анализ и характеристику этого момента, он достаточно хорошо освещен в литературе. Подчеркнем только то, что, как показал Э. Фромм в работе «Иметь или быть?» [20], агрессивность современного человека имеет в значительной степени экзистенциально-экономический характер и направлена, прежде всего, на *товарную форму* (это, разумеется, не исключает традиционных форм физического и ментального насилия). По его образному выражению, человек заменил свое «быть» на «иметь» (и притом в экзистенциальном плане!). Такие понятия, как «радикальный гедонизм», «рыночный фундаментализм» и даже особый тип нервно-психического расстройства – «шопоголизм» (по-медицински *ониомания* – маниакальное стремление что-то приобретать без рациональной цели и разумной необходимости), как нельзя лучше характеризуют общественное состояние, в котором безудержное потребление как самое простое и доступное удовлетворение инстинкта зоологического индивидуализма всеми возможными средствами провоцируется, поддерживается и поощряется.

Путь к такому состоянию общества, как это ни удивительно, лежал «через» культуру. За одну из важных символических дат начала этого «Большого Шопинг-Пути» можно взять 1907 г. Тогда немецкий архитектор, инженер и дизайнер Петер Беренс, работавший в фирме АЕГ, использовал художественное изображение не просто для рекламы товара (что дизайнеры делали и до него), а для рекламы *типа товара*. Сегодня это называют «продвижение товара». Это «продвижение», как и любое движение, осуществляется по определенной линии (вспомним выражения «товарная линия», «кредитная линия»). И вот эта-то линия – неважно, воображаемая или реальная, беренсова рисунка, или их образный синтез («бренд») – трансформировалась в исключительно коварную, я бы сказал, зловещую *линию*

поведения современного человека. Как показал Жак Рансьер [13, с. 229], беренсова товарная линия была органически связана с *assembly line* – сборочной линией гениального изобретения Генри Форда – конвейера. Культура в одной из своих областей – в области изобразительного искусства – вступила на путь линейности и механической воспроизводимости образов (соединенных с товаром). Код перестал прогрессивно приращиваться, а начал монотонно реплицироваться – как в ДНК. Культура, *линеаризируясь*, начала терять свои основные экзистенциально-семантические свойства, а значит, и выполнять свои прямые обязанности, возлагаемые на нее историческим процессом.

Опасности, которые могли возникнуть в истории в связи с такой трансформацией культурного кода, поначалу не были видны, наоборот, культ машин и механизмов в эпоху модерна и чуть позже авангарда многим вскружил голову. (Хотя уже в 1909 г. в «манифесте футуристов» Ф.Т. Маринетти, эстетизировавшего в том числе и войну, можно было различить контуры той области, куда может завести историю *assembly line*.) По-настоящему опасность линеаризации культуры первым серьезно осознал и проанализировал, по видимому, Вальтер Беньямин только 1936 г. – в эссе с характерным названием «Произведение искусства в эпоху его технической воспроизводимости». Согласно Беньямину, линейно тиражируемые и массово воспроизводимые произведения искусства, во-первых, утрачивают свою ауру; во-вторых, изменяют способы воздействия на публику; в-третьих, обесцениваются теми условиями, в которых существуют; в-четвертых, выводятся из сферы традиции; наконец, что очень важно, работа по тиражированию эстетической продукции становится самостоятельным родом деятельности. Все это заканчивается тем, что, «когда мерило подлинности перестает работать в процессе создания произведений искусства, *преображается вся социальная функция искусства* (курсив – Ю.Т.)» [3, с. 74].

Чем закончились сегодня для культуры ее «линейные зловключения», стартовавшие в 1907 г.? Опять же, не будем анализировать многочисленные критические выступления по поводу массовой культуры, антикультуры и даже «фекальной» (!) культуры, которыми сегодня полнится культурологическая, социально-политическая и философская мысль, приведем лишь один яркий пример. В одной из новейших (2014 г.) работ, посвященных гуманитарно-педагогической ситуации в США в 2000-х–2010-х гг. [10], можно насчитать 28 (!) негативных коннотаций культуры<sup>6</sup> и ни одной положительной! Здесь впору говорить

<sup>6</sup> Культура безответственности, войны, жадности, жестокости, зомби, зрительства, излишества, клеветы, коррупции, криминальная, лжи, милитаризации, обмана, порочности, преступления, преступности, репрессии, садизма, смерти, страдания, страха, тупости, тирьмы, цирково-трюковая, хищная, экранная, эксплуатации.

уже о прямой инверсии культуры, если не всей, то существенной ее части (той, которая подвержена омассовлению). Культура не просто перестает выполнять возлагаемые на нее историей задачи по сдерживанию инстинкта зоологического индивидуализма, она провоцирует, поощряет и стимулирует его проявления! Это – явная *инверсия культуры* как исторического института, чреватая полным распадом социума и деградацией исторического процесса<sup>7</sup>.

### НЕКОТОРЫЕ ВОЗМОЖНЫЕ ТОЧКИ РОСТА НООСФЕРЫ В МЕНЯЮЩИХСЯ ИСТОРИЧЕСКИХ УСЛОВИЯХ

Что можно противопоставить этому явлению? Какими могут быть на практике точки роста ноосферы в стремительно изменяющихся исторических условиях, когда культура перестает выполнять свои «обязанности»? Эта тема обширная, мы коснемся ее только вскользь.

Человек всегда с большей или меньшей отчетливостью осознавал экологические факторы как влияющие на ход исторического процесса. На большем отрезке последнего это были факторы ресурсного характера. Но с наступлением эпохи Просвещения на историческую арену уверенно в качестве системного начал выходить и другой – деградация природной среды (ранее по ходу истории он проявлял себя локально и спорадически). В 1700 г. итальянский врач Бернардино Рамаццини издал медицинский труд «О болезнях ремесленников». И хотя специфические профзаболевания, связанные, например, с горным делом, были известны еще Гиппократу, только на пороге XVIII в. феномен загрязнения окружающей среды (в данном случае, производственной) начал осмысливаться научно как явление в сущности экологическое (хотя понятия «экология» тогда еще не было). За неполных три столетия загрязнение окружающей среды как фактор, лимитирующий функционирование и развитие социосистемы, приобрел глобальное значение и стал непосредственно и существенно влиять на ход истории. Сегодня он стимулируется культурой, хотя это и не очевидно. Последняя, как говорилось, стимулирует все большие объемы и новые формы потребления. Для этого нужно производить больше предметов и веществ, а также, на что мало обращают внимание, *новые их разновидности*. И выходит следующее. Технология для удовлетворения растущих appetitov потребляющих масс производит во все больших объемах новые вещества и предметы. Это производство продуцирует новые типы отходов. Новые типы отходов требуют новых техноло-

<sup>7</sup> Что на некоторых «исторических площадках» XX в., в частности, в гитлеровской Германии и в полпотовской Кампучии, уже имело место. Некоторыми исследователями (Ж. Делез, Ф. Гваттари, П. Вилирио и др.) подобные события расцениваются как историческая *реализация нигилизма*. Заметим: не только европейского, как это имело место в практике гитлеризма, но и свойственного совершенно иной культурной традиции – буддистской, что было реализовано «красными кхмерами».

гий для их переработки, утилизации, нейтрализации. Но пока эти новые технологии (так называемого *индустриального метаболизма*) изобретаются и внедряются, появляются новые вещества и товары, а значит, и новые загрязняющие планету субстанции. Образуется своеобразный порочный круг, и его не разорвать, если не остановить провокацию и стимуляцию потребительских инстинктов культурой. Готовых рецептов, как это сделать, нет, или – можно выразиться по-другому – их так много, что ни один из них на практике эффективно не срабатывает. Но разорвать порочный круг галопирующего потребления всего и вся необходимо. Самая простая схема могла бы выглядеть так.

Первый шаг банален: осознать и понять всю важность проблемы. На словах, в том числе произносимых на самых высоких политических уровнях, это, вроде бы, происходит. Но слова чаще всего словами и остаются, в практической плоскости положение дел в глобальном измерении и региональном масштабе только ухудшается. Поэтому необходим следующий шаг, тоже как бы традиционный и «стандартный»: обратиться к энвайронментальным альтернативам культуры, которые сопровождали ее всегда и резко актуализировались сегодня. Такое обращение имеет место и даже иногда становится модным: буддистская экономика, например, или анархо-примитивизм... Беда только в том, что подобным альтернативам потребители в основной массе не следуют; если их кто и практикует, то это ограниченные группы, как правило, маргинального толка. И вот здесь вырисовывается точка роста ноосферы явно нелинейного характера и отнюдь не позитивная. *Маргинальные группы, практикующие радикальное самоограничение в потреблении природных ресурсов, способны выжить в ситуации глобальной экологической катастрофы, в то время как радикально потребляющие массы – вряд ли.* Прогнозы, исходящие из такой точки зрения, сегодня можно найти во многих антиутопиях, однако мы не станем вводить их в круг обсуждения, поскольку считаем, что еще не исчерпаны возможности позитивных ноосферных сценариев. (Хотя, надо признать, реальность развития негативных сценариев уже вышла за пределы чистой фантастики.)

Третий шаг: культура ≠ европейская культура. Филипп Дескола, анализируя культуры земной цивилизации в целом, выделил особые органические комплексы правил бытия социума, согласно которым регулируется ход исторического процесса, функционирование социоэкосистем и, как необходимое условие, взаимоотношение человека с природой, которые он назвал *онтологическими режимами*. Всего таких режимов им выделено четыре: режимы натурализма (европейский «комплекс»), аналогизма (дальневосточный и южно-азиатский), анимизма и тотемизма (рассеянные по планете, но сконцентрированные, в

основном, среди «отсталых» народов) [6]. Это уже не маргинальные течения, не ментальные и социальные эксперименты «на любителя» (типа «назад в пещеры!»), это даже не альтернативы европейскому нигилизму<sup>8</sup>, это совершенно специфические исторические линии общественного и индивидуального поведения, имеющие свою внутреннюю логику и традицию, в гносеологическом и аксиологическом отношении ничем не уступающую по мощи и силе европейской. Предлагается брать «на вооружение» иные онтологические режимы, дополнять ими европейский натуралистический (или наоборот), тем самым торя качественно новые общецивилизационные пути выхода из глобального экологического кризиса «в каком-нибудь невиданном доселе режиме сосуществования, который бы устранил различия между человеком и нечеловеческими существами, не используя при этом уже существующих схем» [6, с. 518]. В мягком варианте «третий шаг» европейская политика сегодня пытается осуществлять в так называемом *мультикультурализме*. Пусть он сегодня вызывает больше нареканий, чем восхищений, пусть в начале пути все идет косо и криво, мультикультурализм – это настоящее гуманистическое принципиально новое завоевание политической философии XXI в.

В жестком варианте, – это уже будет четвертый шаг, – смешение разных онтологических режимов для формирования некоей совершенно новой исторической ситуации означает – ни много ни мало – отказ от европейского, то есть от привычного для нас понимания истории. Первые шаги уже делаются: формационный, антропологический, культурологический и другие понимания исторического процесса, культивируемые в исторической науке, сегодня сосуществуют, спорят, даже «воюют» между собой, но ни одно из них уже не обладает правами монопольного. Может быть, в этом моменте и начинается то, что Хайдеггер определил (см. выше) как постановку европейским сознанием «под вопрос своей метафизической сущности»?

Правда, в нем (в этом моменте) можно различить «примесь» одного аксиологически неприятного фактора. Поскольку апелляции к человеческому разуму как движителю исторического процесса далеко не всегда приводят к необходимому позитивному результату, приходится воспитывать человеческое сознание *страхом*. Первыми это поняли древние евреи, наделив Бога карательными и устрашающими функциями, страх перед которыми, по их справедливому мнению, должен держать в узде дикие человеческие страсти: «Придите и воззрите на дела Бога, страшного в делах над сы-

<sup>8</sup> Для них, за исключением, может быть, онтологического режима тотемизма, характерны свои типы нигилизма (пример с буддистской ментальностью «красных кхмеров» яркое тому свидетельство). Подробнее этот вопрос в контексте проблем природопользования рассмотрен нами в [9].

нами человеческими» (65 Пс. 5), ибо «начало мудрости – страх Господень» (1 Прит. 7) и этот страх «ведет к жизни, и кто имеет его, всегда будет доволен, и зло не постигнет его» (19 Прит. 23). Конечно, фактор страха как воспитывающее и сдерживающее человека начало далек от идеалов гуманизма; вряд ли с его помощью можно воспитать свободную личность. Но что делать, когда эта самая личность чурается свободы и убегает от нее [19], или, что еще хуже, использует дух свободы и вольнолюбия как бренд для очередной товарной линии [11, с. 375–377]? В любом случае, страх перед экологическим апокалипсисом может сыграть положительную роль в деле мультикультурного переустройства земного бытия человека. Заметим, что в XX в. этот фактор уже сработал в позитивном плане: после Первой мировой войны страх перед крупномасштабным применением химического и биологического оружия подтолкнул политиков к внедрению мер по ограничению его производства и распространения, а с созданием ядерного оружия этот же страх во второй половине XX в. стал реальным тормозом разжигания ядерной войны и стимулом к последующему сдерживанию гонки вооружений.

Список возможных точек роста ноосферы, ноосферогенеза, ноосферного сознания у современного человека, роста нелинейного, иногда парадоксального, «от противного», можно продолжать и расширять. Но в любом случае осевой проблемой, без решения которой говорить о ноосфере бессмысленно, так или иначе, будет проблема насилия: насилия человека над человеком и связанного с этим его насилия над природой. Очевидно, эта проблема органически связана с вопросом о социальной справедливости и преодолении классового антагонизма, сопутствующего человечеству всю его

историю. Его пытались преодолеть не раз (самые грандиозные попытки были приурочены к концу XVIII в. во Франции и началу XX в. в России), но безуспешно. Менее очевидно то, что проблема социально-экономического и политического насилия уходит корнями в «темную» природу человеческих инстинктов, о которых даже самые «революционные революционеры» предпочитают не говорить, но которые не перестают «исподтишка» корректировать, а на иных этапах и определять работу машины, которую мы называем историей. На таком этапе она, по-видимому, пыхтит и кружится сейчас, свидетельством чему могут быть данные о глобальном росте признаков индивидуализма в поведении людей [23]. Но одновременно в исторический процесс сегодня резко и болезненно начал вмешиваться и такой мощный *лимитирующий фактор*, как деградация *планетарной* среды. Первая «ласточка» его реального проявления – разбалансированность термодинамической машины глобального климата. Что дальше?

Дальше – ноосфера. Есть соблазн сказать «либо ноосфера, либо...», однако мышление альтернативами – слишком линейно и просто для того, чтобы понять, а тем более поверить в сущность ноосферогенеза. В конце концов, вид *Homo sapiens* появился на планете не для того, чтобы уничтожить самого себя. Будь это так, в его появлении не было бы логики – ни естественноисторической, ни идеалистической, ни какой-либо иной, а стало быть, не было бы и возможности эмпирического обобщения, лежащего в основе гениальной идеи Вернадского о ноосфере. «Идеалы <...> демократии, – представляется целесообразным завершить статью именно этим высказыванием ученого, – идут в унисон со стихийным геологическим процессом, с законами природы, отвечают ноосфере» [5, с. 510].

## Литература

### Список русскоязычной литературы

1. Антология кинизма. Фрагменты сочинений кинических мыслителей. М.: Наука, 1984.
2. Атфилд Р. Этика экологической ответственности. В кн.: Глобальные проблемы и общечеловеческие ценности. М.: Прогресс, 1990. с. 203-57.
3. Беньямин В. Произведение искусства в эпоху его технической воспроизводимости. В кн.: Беньямин В. Краткая история фотографии. М.: Изд-во «Ад Маргинем Пресс»; 2013. с. 60-116.
4. Вернадский ВИ. Дневники. Июль 1941 – август 1943. Сост. Волков ВП. М.: РОССПЭН; 2010.
5. Вернадский ВИ. Несколько слов о ноосфере. В кн.: Вернадский ВИ. Философские мысли натуралиста. М.: Наука; 1988. с. 503-12.
6. Дескола Ф. По сторону природы и культуры. М.: Новое литературное обозрение; 2012.
7. Довженко ОП. Щоденникові записи, 1939-1956 [Дневниковые записи, 1939-1956]. Харків: Фолю; 2013.
8. Дольник ВР. Этологические экскурсии по запретным садам гуманитариев: Прогулки по истории с учебником этологии. Природа. 1993; (1):72-85; (2):73-86; (3):63-71.
9. Екологія і культура. Київ: Наукова думка; 1990.
10. Жиру А. Зомби-политика и культура в эпоху казино-капитализма. Харьков: Гуманитарный центр / Вовк ЮС; 2015.
11. Кляйн Н. NO LOGO: Люди против брендов. М.: Добрая книга; 2003.



12. Литература Вавилона и Ассирии. М.: Художественная литература; 1981. с. 122-94.
  13. Рансьер Ж. Разделяя чувственное. СПб.: Изд-во Европейского ун-та в Санкт-Петербурге; 2007.
  14. Рюде Д. Народные низы в истории. 1730-1848. М.: Прогресс; 1984.
  15. Семенов ЮИ. На заре человеческой истории. М.: Мысль; 1989.
  16. Тютюнник ЮГ. К истокам ландшафтного мышления. Изв РАН Сер геогр. 2006;(1):134-42.
  17. Уайт Л., мл. Исторические корни нашего экологического кризиса. В кн.: Глобальные проблемы и общечеловеческие ценности. М.: Прогресс; 1990. с. 188-202.
  18. Фрагменты ранних стоиков. Том 1. Зенон и его ученики. М.: Издательство «Греко-латинский кабинет» ЮА. Шичалина; 1998.
  19. Фромм Э. Бегство от свободы. М.: Прогресс; 1990.
  20. Фромм Э. Психоанализ и религия. Искусство любить. Иметь или быть? Киев: Издательство «Ника-Центр», «Вист-С», 1998.
  21. Хайдеггер М. Европейский нигилизм. В кн.: Проблема человека в западной философии. М. Прогресс; 1988. с. 261-313.
  22. Хоркхаймер М., Адорно ТВ. Диалектика Просвещения. М.-СПб.: Медиум; 1997.
  8. Dol'nik VR. [Ethological excursions to the forbidden gardens of the humanities: Walking through history with the textbook of ethology]. Priroda. 1993;(1):72-85; (2):73-86; (3):63-71. (In Russ.)
  9. Ekologiya i Kultura. [Ecology and Culture]. Kyiv: Naukova dumka; 1990. (In Ukrainian.)
  10. Giroux H. Zombi-Politika i Kultura v Epokhu Kazino-Kapitalizma. [Zombie Politics and Culture in the Age of Casino Capitalism]. Kharkov: Gumanitarnyi Tsentri/Vovk YuS; 2015. (In Russ.)
  11. Klein N. NO LOGO: Lyudi Protiv Brendov. [NO LOGO: People Against Brands]. Moscow: Dobraya Kniga; 2003. (In Russ.)
  12. Literatura Vavilona i Assirii. [Literature of Babylon and Assyria]. Moscow: Hudozhestvennaya literatura; 1981. p. 122-94. (In Russ.)
  13. Rancière J. Razdelyaya Chuvstvennoye. [Sharing the Sensual]. Saint Petersburg: Izdatel'stvo Yevropeiskogo Universiteta v Sankt-Peterburge; 2007. (In Russ.)
  14. Rudé G. Narodnye Nizy v Istorii. 1730-1848. [Lower Folks in History. 1730-1848]. Moscow: Progress; 1984. (In Russ.)
  15. Semenow YuI. Na Zare Chelovecheskoy Istorii. [At the Dawn of Human History]. Moscow: Mysl'; 1989. (In Russ.)
  16. Tyutyunnik YuG. [Towards the origins of landscape thinking]. Izvestiya RAN Ser Geogr. 2006;(1):134-42. (In Russ.)
  17. White L, Jr. [The Historical Roots of Our Ecological Crisis]. In: Globalnye Problemy i Obschechelovecheskiye Tsennosti. [Global Problems and Human Values]. Moscow: Progress; 1990. p. 188-202. (In Russ.)
  18. Fragmenty Rannikh Stoikov. Tom 1. Zenon i Yego Ucheniki. [Excerpts from Early Stoics. Vol1. Zeno and His Disciples]. Moscow: Greko-Latinskiy Kabinet YuA Shichalina; 1998. (In Russ.)
  19. Fromm E. Begstvo ot Svobody. [Escape from Freedom]. Moscow: Progress, 1990. (In Russ.)
  20. Fromm E. Psikhoanaliz i Religiya. Iskusstvo Lyubit'. Imet' ili Byt'? [Psychoanalysis and Religion. The Art of Love. To Have or To Be?]. Kyiv: Nika-Tsentr Vist-C; 1998. (In Russ.)
  21. Heidegger M. [European Nihilism]. In: Problema Cheloveka v Zapadnoy Filosofii [The Problem of Man in Western Philosophy]. Moscow: Progress; 1988. p. 261-313. (In Russ.)
  22. Horkheimer M, Adorno TV. Dialektika Prosvescheniya. [Dialectics of Enlightenment]. Moscow, Saint Petersburg: Medium; 1997. (In Russ.)
  23. Santos HC, Varnum MEW, Grossmann I. Global Increases in Individualism. Psychol Sci. 2017;28(9):1228-39.
- Общий список литературы/Reference List**
1. Antologiya Kinizma. Fragmenty Sochineniy Kinicheskikh Mysliteley. [Anthology of Cynicism. Excerpts from Writings of Cynical Thinkers]. Moscow: Nauka; 1984. (In Russ.)
  2. Atfield R. [Ethics of Environmental Responsibility]. In: Globalnye Problemy i Obschechelovecheskiye Tsennosti [Global Problems and Human Values]. Moscow: Progress; 1990. p. 203-57. (In Russ.)
  3. Benjamin W. [The work of art in the era of its technical reproducibility]. In: Benjamin W. Kratkaya Istoriya Fotografii. [A Brief History of Photography]. Moscow: Ad Marginem Press; 2013. p. 60-116. (In Russ.)
  4. Vernadsky VI. Dnevnik. Iyul 1941 – Avgust 1943. [Diaries. July 194 – August 1943]. Moscow: ROSSPEN; 2010. (In Russ.)
  5. Vernadsky VI. [A Few Words about the Noosphere]. In: Vernadsky VI. Filosofskiy Mysli Naturalista [Philosophical Thoughts of a Naturalist]. Moscow: Nauka; 1988. p. 503-12.
  6. Descola Ph. Po tu storonu prirody i kultury. [On the Other Side of Nature and Culture]. Moscow: Novoye Literaturnoye Obozreniye; 2012. (In Russ.)
  7. Dovzhenko OP. Schodennykovi Zapysy, 1939-1956 [Diary Entries, 1939-1956]. Kharkiv: Folio; 2013. (In Ukrainian.)

# ОБЗОР ПОДХОДОВ К ОЦЕНКЕ ЭКОЛОГИЧЕСКОГО СОСТОЯНИЯ И НОРМИРОВАНИЮ КАЧЕСТВА ПОЧВ

**А.Г. Коновалов\*, Д.В. Рисник\*\*, А.П. Левич, П.В. Фурсова**

Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, Москва, Россия

Эл. почта: \* argokargo11@gmail.com; \*\* biant3@mail.ru

Статья поступила в редакцию 30.08.2017; принята к печати 25.09.2017

В обзоре рассмотрены современные подходы к экологическому нормированию качества почв, включая экологический мониторинг состояния почв и значение химических и биологических показателей в оценке качества почвы и воздействия физических факторов среды на почву. Российская система экологического нормирования, основанная на концепции предельно-допустимых концентраций (ПДК), сопоставлена с зарубежными подходами к нормированию и расчетным комплексным показателям качества почвы, в частности, с экологическим нормированием в Германии (стандарты содержания загрязняющих веществ определяются категорией объектов и характером использования земель), Нидерландах («уровни вмешательства», при превышении которых загрязнение почвы может быть квалифицировано как серьезное) и США (национальные программы сохранения природных ресурсов, природоохранная политика). Отмечены альтернативные по отношению к ПДК подходы к нормированию качества почвы (биогеохимическое и статистическое нормирование, а также экосистемный подход), рассмотрены концепции пороговых уровней и критических нагрузок и экологических рисков.

*Ключевые слова:* экологическое нормирование, экологический риск, пороговый уровень, предельно допустимые концентрации, критическая нагрузка.

## A REVIEW OF APPROACHES TO ASSESSING THE ECOLOGICAL CONDITIONS OF SOILS AND TO SETTING STANDARDS OF SOIL QUALITY

**A.G. Konovalov\*, D.V. Risnik\*\*, A.P. Levich, P.V. Fursova**

M.V. Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia

E-mail: \* argokargo11@gmail.com; \*\* biant3@mail.ru

Current approaches to setting standards of the ecological conditions of soil are reviewed, including the environmental monitoring of soils and the significance of chemical and biological parameters for assessing the quality of and the effects of physical impacts on soil. The Russian system of environmental norms setting, which is based on the concept of maximum permissible values, is compared with foreign approaches to norms setting and to calculated integral indices, in particular, with environmental norms setting in Germany (standards for soil pollutants depend on land use), the Netherland (critical "interference levels" beyond which soil pollution may be qualified as serious) and the USA (national environmental policy and programs of nature preservation). Alternatives to relying on maximum permissible values are outlined, including biogeochemical and statistical norms setting and ecosystemic approaches, as well as the concepts of threshold levels, critical loads and ecological risks.

*Keywords:* environmental norm setting, ecological risk, threshold level, maximum permissible value, critical load.

### Введение

В связи с постоянным увеличением антропогенного пресса на биосферу и усилением воздействия на почву, вызванным ведением сельскохозяйственных работ и деятельностью промышленных предприятий, остро стоит вопрос оценки экологического состояния этого чрезвычайно важного и сложного природного объекта.

Причин антропогенной деградации почв множество. Среди них – неумеренное землепользование, нерациональное ведение земледелия, перевыпас скота, уничтожение почвенно-растительного покрова в ходе

застройки территорий, горные разработки, промышленные выбросы, сбросы дренажных и сточных вод, захламление, загрязнение, уплотнение сельскохозяйственной техникой, неумеренное внесение минеральных и органических удобрений и пестицидов, нарушение гидрологического режима территории.

К основным видам деградации почв относятся:

- физическая (ветровая и водная эрозия, переуплотнение почв);
- химическая (дегумификация, потеря элементов питания, загрязнение нефтепродуктами, пестицидами, удобрениями, тяжелыми металлами, радионуклидами);

– микробиологическая (нарушение функционирования пула микроорганизмов в почве под воздействием физических, химических и биологических факторов);

– комплексные виды деградации (опустынивание, деградация почв пастбищ, деградация почв на орошаемых территориях вследствие засоления и нарушения гидрологического режима и т. д.).

В контексте названных выше проблем чрезвычайно важными являются вопросы оценки экологического состояния почв, существующие подходы к нормированию их качества в России и за рубежом, а также способы почвенной биоиндикации.

## **ОТЕЧЕСТВЕННЫЕ И ЗАРУБЕЖНЫЕ ПОДХОДЫ К ОЦЕНКЕ ЭКОЛОГИЧЕСКОГО СОСТОЯНИЯ ПОЧВ**

### **Почвенно-экологический мониторинг**

Почва как объект мониторинга, будучи сложной многофазной и многокомпонентной системой, имеет ряд специфических природных функций и особенностей. Во-первых, она наделена плодородием, сохранение, поддержание и приумножение которого является приоритетной задачей человека. Во-вторых, почва, ввиду особенностей своего строения и состава, выполняет защитную функцию, удерживая загрязняющие вещества и предотвращая их попадание в сопредельные среды и организмы растений, животных и человека. Обратной стороной этого является тот факт, что, связывая поллютанты, почва сама может стать их хранилищем и источником долговременного загрязнения грунтовых вод и тканей живых организмов [8].

Важнейшим инструментом оценки состояния окружающей среды вообще и почв в частности является экологический мониторинг. Федеральный закон «Об охране окружающей среды» от 10 января 2002 г. определяет экологический мониторинг в Российской Федерации как комплексную систему наблюдений за состоянием окружающей среды, оценки и прогноза изменений состояния окружающей среды под воздействием природных и антропогенных факторов. Отбор почв для химического, бактериологического, гельминтологического анализа на определенных площадях по регулярной сети наблюдений, на ключевых участках, характеризующих типичные сочетания природных условий и антропогенного воздействия, в пределах отдельных почвенно-геохимических катен (последовательностей почв на склонах) выполняются в соответствии с требованиями ГОСТ 17.4.4.02-84 (Охрана природы. Почвы. Методы отбора и подготовки проб).

В Российской Федерации почвенный мониторинг осуществляется целым рядом министерств и ве-

домств: Министерство природных ресурсов и экологии Российской Федерации, Федеральная служба России по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды, Государственная санитарно-эпидемиологическая служба, Федеральная служба земельного кадастра, Министерство сельского хозяйства Российской Федерации, Федеральное агентство по строительству и жилищно-коммунальному хозяйству, Государственный комитет по статистике, отраслевые научно-исследовательские учреждения. В 1993–2003 гг. были проведены работы по организации Единой государственной системы экологического мониторинга, но они не были завершены, и отсутствие единой системы мониторинга осталось одной из важнейших проблем.

Почвенный мониторинг осуществляют на трех уровнях: локальном, региональном и глобальном [8]. Глобальный мониторинг необходим для выявления последствий трансграничного переноса загрязнителей. Локальный мониторинг нужен для непосредственного контроля состояния почв на небольшой территории с целью установления их возможного негативного влияния на экосистемы и человека в случае загрязнения или иных форм деградации. Региональный мониторинг занимает промежуточное положение, его проводят с целью выявления влияния деятельности человека на состояние почв в пределах определенного региона. В зависимости от интересующих исследователя параметров почв, целей мониторинга и видов воздействия выделяют: мониторинги загрязнения и опустынивания; агрохимический и ирригационно-мелиоративный мониторинги; контроль микробиологического состояния почв и контроль качества почв (бонитировку).

Обязательным является также и фоновый мониторинг, применяемый для получения информации о состоянии природных территорий, которые могут быть признаны эталонными. Фоновое содержание элементов в почвах может быть установлено разными способами [8], для которых основаниями служат:

- анализ почв, минимально подверженных антропогенной нагрузке, которые условно могут быть признаны фоновыми;
- литературные данные о составе почв в прошлом с поправкой на совершенствование методов количественного химического анализа;
- анализ состава глубинных почвенных горизонтов;
- анализ содержания химических элементов в погрешенных почвах с поправкой на изменение климатических и иных условий;
- анализ содержания химических элементов в музейных почвенных профилях.

На состояние почв влияют химические и биологические показатели, содержание микроэлементов и физические факторы среды.

### Влияние почвенных микроэлементов на жизнедеятельность растений и микроорганизмов

Содержание в почве микроэлементов влияет на растения положительно только в определенном диапазоне. Как избыток, так и недостаток микроэлемента может привести к повышению заболеваемости растений и снижению урожайности сельскохозяйственных культур. Так, избыток или недостаток меди, избыток цинка, кадмия действует на фотосинтетический аппарат, вызывая появление хлоротических листьев, измененных соотношений хлорофилла а и b, снижение чистой скорости фотосинтеза [32, 33, 37, 46]. Избыток алюминия, кадмия, меди действует на ультраструктуру клеток корня: ингибирование удлинения корня, увеличение объема клеток коры, повреждение эпидермиса [13, 26, 35, 45]. Избыток алюминия, кадмия, свинца влияет на перекисное окисление липидов мембран (проницаемость мембран, изменение состава липидов) [21, 27, 42]. Кадмий и свинец вызывают изменения в клеточных концентрациях основных микроэлементов, таких как железо, кальций, марганец, цинк [22, 46, 51].

Содержание микроэлементов также влияет на жизнедеятельность почвенных микроорганизмов. Так, при изучении влияния цинка на развитие почвенных микроорганизмов и активность почвенных ферментов оказалось, что оба показателя угнетались избыточным количеством цинка [48]. Установлено, что наиболее чувствительны к избыточным дозам цинка азотфиксирующие бактерии рода *Azotobacter*, наименее чувствительны – спорообразующие. Наиболее устойчива к воздействию цинка β-глюкозидаза, наименее – арилсульфатаза. Влияние цинка на органотрофные, олиготрофные, копиотрофные бактерии, актиномицеты и грибы менее всего сказывается при загрязнении почвы цинком на грибах и копиотрофных бактериях [43].

Все растения также имеют определенные требования к влажности, температуре почвы и ее гранулометрическому составу, причем эти требования индивидуальны для всех растений. Значение имеет кислотность почвы, так как она определяет подвижность тяжелых металлов и доступность питательных элементов для растений. Чрезвычайно важны такие показатели, как содержание в почве гумуса, емкость катионного обмена (определяет доступность элементов питания) и окислительно-восстановительные свойства почвы (влияют на формы нахождения потенциальных поллютантов в растворе).

### Химические и биологические показатели состояния почв

К основным показателям состояния почв относят характеристики, обеспечивающие плодородие почв, и характеристики, отражающие накопление в почве

химических веществ и их возможное влияние на живые существа (то есть отражающие способность почвы выполнять свои защитные функции) [8]:

- валовое содержание элемента в почвах;
- показатели гумусного состояния почв;
- содержание фактически подвижных веществ (для определения которых применяют слабые солевые вытяжки – 0,01–0,05 М  $KNO_3$ ,  $CaCl_2$ ,  $Ca(NO_3)_2$ , лизиметрические воды и т. д.);
- кислотно-основные свойства почв (величины обменной и гидролитической кислотности);
- содержание потенциально подвижных веществ, то есть прочно связанных с твердой фазой почв и потому переходящих в более концентрированные вытяжки (1 н.  $CH_3COONH_4$ ), также их содержание может быть определено с помощью комплексообразователей;
- ионообменные свойства почв (ЕКО, состав обменных катионов);
- окислительно-восстановительные свойства почв (ОВП);
- содержание легкорастворимых солей в почвах;
- содержание определенных форм тяжелых металлов (для их анализа применяют концентрированные кислоты).

Также для оценки экологического состояния почв важны микробиологические характеристики [8]:

- уровень активной микробной биомассы, кратность снижения которого в сравнении с контрольным образцом показывает степень микробиологической деградации почв;
- содержание патогенных микроорганизмов;
- генотоксичность почвы, которая отражает влияние почвы на генетический аппарат биоты, причем как микроорганизмов, так и растений, и почвенной фауны.

Благодаря обилию живого в почве она насыщена ферментами, наличие которых является необходимым условием функционирования циклов биогенных элементов и трансформации органических веществ, в том числе гуминовой природы. Снижение активности ферментов в почвах является, таким образом, критерием для оценки уровня деградации почвы. При этом разные ферменты имеют неодинаковую чувствительность к различным типам антропогенных нарушений. К примеру, активность каталазы чувствительна к наличию в почве нефтепродуктов, а активность инвертазы зависит от сельскохозяйственного использования почв [4]. Почвенные микроорганизмы способны разлагать старое органическое вещество, используя поступления свежего углерода в качестве источника энергии [30].

При подготовке нормативных документов, регулирующих состояние почв, в России и за рубежом большое значение придается стойким органическим загрязнителям (СОЗ): полихлорированным бифени-

лам, пестицидам, фуранам, диоксидам, полиароматическим углеводородам, галогенпроизводным углеводородов. Содержание СОЗ в почве очень важно для мониторинга, так как почва, сорбируя их, одновременно выступает долговременным хранилищем загрязняющих веществ, которые могут проникать в сопредельные среды. Благодаря своей химической природе СОЗ очень устойчивы в среде и опасны для живых организмов. Эти загрязнители могут оказывать тератогенный, мутагенный, канцерогенный, иммуно- и эмбриотоксический эффекты. Период полураспада многих из них превышает 10 лет.

### **Влияние физических факторов на экологическое состояние почв**

На экологическое состояние почв также влияют физические факторы: плотность, пористость, гранулометрический состав, водопроницаемость и влагоемкость.

Плотность почвы во многом определяет величину урожая растений. Она оказывает влияние на рост корней растений, так как уплотненная почва является существенной преградой для их проникновения.

Если пористость низка, в почве содержится мало воды, а при выпадении осадков поры быстро заполняются водой, и остается мало воздуха, также необходимого для роста корней и развития растений. В случае же излишне рыхлой почвы поровое пространство столь развито, что корни растений не имеют хорошего контакта с поверхностью твердой фазы, где содержатся в поглощенном состоянии многие элементы питания.

Гранулометрический состав – весовое соотношение в почве частиц различной крупности – определяет многие физические свойства и водно-воздушный режим почв, а также химические, физико-химические и биологические свойства. Меньший диаметр частиц обуславливает большую удельную поверхность и, соответственно, большие величины емкости катионного обмена, водоудерживающей способности, лучшую агрегированность, но меньшую прочность. Почвы с тяжелым гранулометрическим составом могут иметь проблемы с воздухоудерживанием, с легким – проблемы с водным режимом.

Водопроницаемость почвы определяется гранулометрическим составом, плотностью и пористостью почвы.

Влагоемкость зависит от наличия в почве пор и их характеристик.

Стойкость почвы к эрозии является производной не только от ее собственных свойств, но и от положения в рельефе участка местности и уклона поверхности.

Отдельное внимание стоит уделить физической и комплексной деградации почв. Для грамотной работы в данной сфере необходимо оценивать риски развития

процессов засоления, эрозии, уплотнения, потери органического вещества, опустынивания.

Работы по оценке экологического состояния почв ведут по всему миру: так, в документе, описывающем интегральный подход к оценке почв в Европейском союзе [44], выделены следующие критерии, используемые при выявлении зон, подверженных риску развития деструктивных процессов.

– При риске потерь органического вещества учитывают содержание и запас органического углерода, среднегодовые температуры и уровни осадков, особенности сельскохозяйственного использования земли. Также учитывают геоморфологические характеристики, выявляемые на основании цифровых моделей рельефа, такие как уклон, экспозиция, положение в рельефе.

– При риске эрозии учитывают показатели плотности (например, объемная плотность, плотность упаковки частиц), водные характеристики (влажность завядания, влагоемкость, водоудерживающая способность почвы), тип агроэкологической зоны, систему дренажа, также учитывают данные об осадках, их типе и частоте штормовых явлений, данные о количестве дождливых дней, температуре, типе почвенно-растительного покрова, геоморфологических характеристиках рельефа, данные сельскохозяйственной статистики.

– При риске переуплотнения используют данные сельскохозяйственной статистики, включающей данные о: способах обработки земель, предпочитаемых культурах, наличии или отсутствии виноградников, величинах осадков, величинах потенциального уровня эвапотранспирации, лесном хозяйстве (в частности, о произрастающих на оцениваемом участке породах деревьев), рельефе, величине объемной плотности почв, величине водных характеристик (водоудерживающей способности) и содержании органического углерода.

– При риске засоления учитывают дренажные характеристики почвы, водоудерживающую способность, коэффициент фильтрации, характеристики грунтовых вод (глубина залегания, щелочность, содержание солей и катиона натрия), интенсивность полива территорий, щелочность, содержание солей и катиона натрия в поливных водах, годовое количество осадков и потенциальный уровень эвапотранспирации.

– При риске оползания используют статистику частоты и плотности оползневых явлений на единицу площади, данные о: порозности и трещиноватости материнской породы, проницаемости, структуре, гранулометрическом составе почвы, крутизне склонов, вероятности выпадения сильных осадков.

Во всех приведенных случаях определяют тип почв и их гранулометрический состав, так как от этих све-

дений зависит предрасположенность почвы к определенным видам деградации.

### Комплексные индексы качества почвы

На основе данных о состоянии почв возможна разработка комплексных индексов качества почвы. Такие индексы разрабатывают при помощи методов статистического анализа, в частности, метода главных компонент. Например, Аскари и Холден [12] из списка переменных, входящих в состав главных компонент, отбрасывают те, которые имеют высокие взаимные корреляции и малые веса. На основе оставшихся переменных разработан индекс качества почвы. Переменные подвергают процедурам линейного или нелинейного оценивания и приведения к безразмерным величинам.

При нелинейном оценивании уравнение зависимости оценки от величины переменной имеет вид сигмоиды:

$$S_{NL} = \frac{a}{1 + (x/x_0)^b},$$

где  $S_{NL}$  – нелинейная оценка переменной;  $a$  – ее максимальная оценка, которую Аскари и Холден принимают равной 1 (на практике  $S_{NL}$  может лишь асимптотически стремиться к 0 или 1);  $x$  – конкретное значение переменной;  $x_0$  – среднее значение переменной во всем ряду данных;  $b$  – параметр, отражающий уклон кривой и равный 2,5 для случаев, когда более благоприятными для почвы являются большие значения переменной (принцип «больше значит лучше»), и –2,5 для случаев, когда таковыми являются меньшие значения (принцип «меньше значит лучше»).

При линейном оценивании для случая «больше значит лучше» применяют уравнения вида:

$$S_L = \frac{x-l}{h-1},$$

а для случая «меньше значит лучше»:

$$S_L = 1 - \frac{x-1}{h-1},$$

где:  $S_L$  – линейная оценка переменной (между 0 или 1);  $x$  – значение переменной;  $l$  – минимальное значение переменной для всего набора данных и  $h$  – максимальное ее значение.

После этого почвенные оценки объединяют в индексы [11] с использованием аддитивного метода:

$$SQI_A = \sum_{i=1}^n S_i/n$$

и взвешенного аддитивного метода:

$$SQI_W = \sum_{i=1}^n W_i S_i,$$

где:  $SQI$  – почвенный индекс ( $n$  – число просуммированных переменных;  $W_i$  – вес переменной;  $S_i$  – линейная или нелинейная оценка переменной).

В работе Санчеза-Наварро с соавт. [38] такой индекс был рассчитан для оценки качества почв в провинции Мурсия (средиземноморье Испании). Нормализованный коэффициент качества почв имеет в этом случае следующий вид:

$$QI_N = 0,29 \cdot PY + 0,15 \cdot OC + 0,11 \cdot AW + 0,11 \cdot K + 0,09 \cdot Cu + 0,08 \cdot VC + 0,05 \cdot CEC + 0,05 \cdot pH_w + 0,05 \cdot DH + 0,04 \cdot CaCO_3,$$

где:  $QI_N$  – нормализованный индекс качества почв, условные единицы (у. е.);  $PY$  – пористость, %;  $OC$  – содержание органического углерода, г/кг;  $AW$  – содержание доступной воды, г/кг;  $K$  – содержание обменного калия, г/кг;  $Cu$  – содержание меди, определенное методом комплексонометрии с использованием диэтиленetriаминпентауксусной кислоты (ДТПА), мг/кг;  $VC$  – проективное покрытие, %;  $CEC$  – емкость катионного обмена, сантимоль положительных зарядов/кг почвы;  $pH_w$  – pH водной вытяжки с соотношением вода-почва 1 : 1;  $DH$  – активность дегидрогеназы йоднитротетразолформаза (INTF) мг/(г·ч);  $CaCO_3$  – содержание карбоната кальция, г/кг.

Веса всех членов уравнения были рассчитаны с использованием метода главных компонент. Путем деления всего диапазона значений индекса  $QI_N$  на пять интервалов были получены оценочные градации качества почв:

- 1)  $QI_N \leq 38,6$  – очень низкое качество;
- 2)  $38,7 \leq QI_N \leq 46,2$  – низкое качество;
- 3)  $46,3 \leq QI_N < 53,8$  – среднее качество;
- 4)  $53,9 \leq QI_N < 61,4$  – высокое качество;
- 5)  $QI_N \geq 61,5$  – очень высокое качество.

Данный индекс является комплексным и включает в себя характеристики, зависящие как от физических процессов и химического состава, так и от биологического состояния почвы.

В исследовании, проведенном Бастида с соавт. [14], была предпринята попытка разработки микробиологического индекса деградации почвы для территории с семиаридным климатом средиземноморской части Испании. При исследовании территории были установлены достоверные корреляции ( $p < 0,01$ ) между общим содержанием органического углерода в почве и другими показателями: активностью дегидрогеназы INTF ( $R^2 = 0,85$ ), содержанием АТФ ( $R^2 = 0,55$ ), количеством углерода бактериальной биомассы ( $R^2 = 0,83$ ), а также активностью  $b$ -глюкозидазы ( $R^2 = 0,77$ ), уреазы ( $R^2 = 0,57$ ), протеазы ( $R^2 = 0,59$ ), фосфатазы ( $R^2 = 0,75$ ). Также была выявлена достоверная ( $p < 0,01$ ) корреля-

ция количества водорастворимого углерода с этими параметрами. Результаты исследования показали, что значения данных параметров наиболее низкие в засоленных почвах, а также почвах с минимальным содержанием органического углерода и нехваткой азота.

Микробиологический индекс рассчитывали следующим образом:

$$MDI = 0,89 / (1 + (4,87 / a)^{2,5}) + 0,86 (1 + (11,09 / b)^{2,5}) + 0,84 / (1 + (1,79 / c)^{2,5}) + 0,75 / (1 + (95,03 / d)^{2,5}) + 0,72 / (1 + (18,01 / e)^{2,5}),$$

где:  $a$  – активность дегидрогеназы INTF, мг/(г · ч);  $b$  – водорастворимые углеводы, мг/кг;  $c$  – величина активности уреазы в мкмоль  $\text{NH}_3$ /(г · ч);  $d$  – водорастворимый углерод, мг/кг;  $e$  – величина почвенного дыхания в мг  $\text{CO}_2$ /кг. Выражения вида  $4,87/a$  представляют собой нормализованные взвешенные показатели, а значения 4,87; 11,09; 1,79; 95,03; 18,01 являются средними для величин, заложенных в формулу расчета индекса; 2,5 – параметр, отражающий уклон кривой.

На основе квантилей 25, 50 и 75% для диапазона значений индекса авторы выделяют следующие уровни деградации почвы:

- 1)  $MDI \leq 0,65$  – очень высокий уровень деградации;
- 2)  $0,66 \leq MDI \leq 1,54$  – высокий;
- 3)  $1,55 \leq MDI \leq 3,08$  – низкий;
- 4)  $MDI \geq 3,09$  – деградация отсутствует.

В исследовании Карлен и Стотта [25] был предложен еще один индекс качества почвы, основанный преимущественно на гидрофизических характеристиках:

$$Q = W_{we} \cdot q_{we} + W_{wt} \cdot q_{wt} + W_{rd} \cdot q_{rd} + W_{spg} \cdot q_{spg},$$

где:  $Q$  – индекс качества почвы;  $q_{we}$  – оценка способности почвы регулировать инфильтрацию;  $q_{wt}$  – оценка способности почвы обеспечивать перенос воды;  $q_{rd}$  – оценка способности почвы противостоять деградации;  $q_{spg}$  – оценка способности почвы поддерживать рост растений;  $W$  – вес соответствующей переменной.

Существует также индекс потенциального экологического риска, применяемый в Китае для оценки степени загрязнения почв провинции Фенг тяжелыми металлами около свинцово-цинковой плавильни. Для его расчета используют данные по 5 металлам (Cd, Cu, Ni, Pb и Zn).

Расчет значений индекса проводят по формуле [40]:

$$R_i = \sum (T_r^i \cdot C_0^i / C_n^i),$$

где:  $i$  – тяжелый металл;  $T_r^i$  – фактор токсического ответа для каждого из металлов (для Cd, Cu, Ni, Pb и

Zn – 30, 5, 6, 5 и 1, соответственно);  $C_0^i$  – измеренная концентрация тяжелого металла в образце;  $C_n^i$  – соответствующее фоновое значение для почв. Фоновые значения для Китая (мг/кг): Cd – 0,094; Cu – 21,4; Ni – 28,8; Pb – 21,4 и Zn – 69,4.

При  $R_i < 150$  риск низкий, при  $150 < R_i < 300$  – средний, при  $300 < R_i < 600$  – высокий, при  $R_i > 600$  – серьезный.

Для оценки изменения качества почвы, чувствительного к управленческим решениям земледельцев, предложена методология SMAF (Soil Management Assessment Framework) [10]. Методология оценки включает три этапа: выбор индикаторов, интерпретация индикаторов и интеграция их в индекс качества почвы. Выбор индикаторов зависит от управленческих целей, особенностей местности и текущей практики земледелия. На этапе интерпретации индикаторные данные трансформируют в безразмерные величины, относящиеся к определенным почвенным функциям (урожайность культур, круговорот нутриентов, физическая стабильность, ток воды и растворов, фильтрация и буферное удержание загрязнителей, биоразнообразие). Затем при помощи математических процедур индикаторам присваивают значения от 0 до 1, после чего данные интегрируют в единый почвенный индекс [24].

При нормировании применяют также компьютерные программы, одной из которых является программа АЕРАТ (Agroecosystem Performance Assessment Tool), разработанная для оценки результатов сельскохозяйственной деятельности и природоохранного потенциала текущих практик земледелия и уборки урожая [29]. Измеренные значения индикаторов присваивают определенным функциям (производство пищи, круговорот элементов питания), функциям присваивают вес, после чего индивидуальные безразмерные значения функций группируют в индекс. Этот метод применен на почвах Великих равнин США [47] для сравнения влияния систем возделывания сельхозкультур на качество почвы.

В Европейских странах для оценки гидрохимического состояния почв и донных отложений применяют индексы геоаккумуляции  $I_{geo}$  по Г. Мюллеру [31], которые рассчитывают по уравнению:

$$I_{geo_n} = \log_2 \left( \frac{C_n}{1,5B_n} \right),$$

где:  $C_n$  – измеренная концентрация элемента  $n$  в донных отложениях;  $B_n$  – геохимическая фоновая концентрация элемента  $n$ , которую определяют по данным специальных исследований с учетом регионального фона элемента  $n$ ; 1,5 – коэффициент учета вариаций природных концентраций элемента.

Разные значения индекса  $I_{geo}$  соответствуют разным классам загрязнения почвы (табл. 1) [49].



Табл. 1

Классы *Igeo* для качества почв

Класс	Значение <i>Igeo</i>	Качество почвы
0	$\leq 0$	Практически незагрязненная
1	0–1	Незагрязненная-средне загрязненная
2	1–2	Средне загрязненная
3	2–3	Средне-сильно загрязненная
4	3–4	Сильно загрязненная
5	4–5	Сильно-чрезвычайно загрязненная
6	$> 5$	Чрезвычайно загрязненная

Примером применения индекса *Igeo* может быть изучение загрязнения водного бассейна реки Святого Иоанна в Бразилии рядом тяжелых металлов (Cu, Mn, Fe, Zn, Cr, Co, Cd и Pb) [17]. Индексы *Igeo* были посчитаны для донных отложений. Выяснилось, что у 80% образцов они имеют значения от 2 до 3, что говорит о сильном загрязнении донных отложений реки.

Особое значение в городских экосистемах имеет нормирование содержания полиароматических углеводородов (ПАУ). При этом принципиально важно установить происхождение ПАУ – природное или антропогенное, для чего целесообразно вычислить соотношение суммарного содержания низкомолекулярных соединений ( $\Sigma$ НМС – сумма аценафтилена, аценафтена, флуорена, фенантрена, антрацена, флуорантена) и суммарного содержания высокомолекулярных соединений ( $\Sigma$ ВМС – сумма бензантрацена, хризена, бенз(б)флуорантена, бенз(к)флуорантена, бенз(а)пирена, индено(1,2,3-сд)пирена, дибенз(аh)антрацена, бенз(gh,i)перилена). Если оно больше 1, то происхождение ПАУ преимущественно петрогенное, если меньше 1, то преимущественно пирогенное, то есть вызвано антропогенной деятельностью. Отношение между содержанием индивидуальных ПАУ Phe/Ant (фенантрен/антрацен) и Flt/Py (флуорантен/пирен) также используют для того, чтобы выявить различия между углеводородами разного происхождения [15]. Фенантрен термодинамически более устойчив, чем антрацен, значительное превышение уровня содержания фенантрена над его изомером антраценом характерно для почв, загрязненных нефтепродуктами [16]. Превышение содержания флуорантена над содержанием пирена (Flt/Py) связано с пиролитическим происхождением ПАУ [16], а именно со сгоранием углей.

Для определения происхождения ПАУ – образовались ли они из углеводородов нефти или в процессе горения – также применяют соотношения Ant/(Ant + Phe) (Антрацен/(Антрацен + Флуорантен)) и Flt/(Pyг + Flt) (Флуорантен/(Пирен + Флуорантен)) [15]. Соотношение Ant/(Ant + Phe) меньше 0,1 показывает, что ПАУ произошли из нефтепродуктов, соотношение больше 0,1 – говорит об образовании в процессе горения. Соотношение Flt/(Pyг + Flt) между 0,4 и 0,5 говорит о формировании ПАУ в процессе горения в двигателях внутреннего сгорания, соотношение больше 0,5 – в процессе горения биомассы и угля. Соотношение InP/(BghiP + InP) (Индено[1,2,3-сд]-пирен) (Бенз[gh,i]перилен + Индено[1,2,3-сд]-пирен) меньше 0,2 говорит о нефтяном происхождении ПАУ, больше 0,5 – о происхождении при сгорании биомассы и угля, 0,2–0,5 – о происхождении при сгорании жидких ископаемых (бензина и дизеля) [50].

### ПОДХОДЫ К НОРМИРОВАНИЮ ВОЗДЕЙСТВИЙ НА ПОЧВУ Законодательно закрепленные подходы к нормированию качества почв в России

Согласно Федерального закона «Об охране окружающей среды» от 10.01.2002, нормирование в области охраны окружающей среды (далее – ОС) – это деятельность, осуществляемая «в целях государственного регулирования воздействия хозяйственной и иной деятельности на окружающую среду, гарантирующего сохранение благоприятной окружающей среды и обеспечение экологической безопасности». Регулирование заключается в «установлении нормативов качества окружающей среды, нормативов допустимого воздействия на окружающую среду при осуществлении хозяйственной и иной деятельности, иных нормативов в области охраны окружающей среды, а также нормативных документов в области охраны окружающей среды».

Существуют различные подходы к оценке качества окружающей среды. В основе антропоцентрического подхода лежат интересы человека, его здоровье и благополучие, в основе экосистемного – благополучие экосистем, их звеньев и компонентов, являющиеся, в том числе, основой процветания человека [8]. Примером первого подхода является санитарно-гигиеническое нормирование, примером второго – экологическое.

В первом случае нормой является состояние окружающей среды, не оказывающее пагубного влияния на здоровье человека. Санитарно-гигиеническим критерием качества ОС служат предельно-допустимые концентрации (ПДК) элементов и их соединений в среде. Величина ПДК – такое содержание химических элементов в среде, которое в течение длитель-



ного времени не вызывает прямого или косвенного негативного влияния на здоровье человека, включая отдаленные последствия.

Установление ПДК загрязняющих веществ в почве осуществляют с использованием четырех основных лимитирующих показателей вредности (Методические указания МУ 2.1.7.730-99 «Гигиеническая оценка качества почвы населенных мест»):

- 1) транслокационный, характеризующий переход вещества из почвы в растение;
- 2) миграционный водный, характеризующий способность перехода вещества из почвы в грунтовые воды и водоисточники;
- 3) миграционный воздушный, характеризующий переход вещества из почвы в атмосферный воздух;
- 4) общесанитарный, характеризующий влияние загрязняющего вещества на самоочищающую способность почвы и ее биологическую активность.

Значения ПДК устанавливают отдельно по каждому показателю вредности. Действующим нормативом ПДК является наименьший, то есть самый строгий. Использование четырех показателей необходимо, так как у ряда организмов, в том числе и человека, прямой контакт с почвой исключен практически полностью, и воздействие загрязняющих веществ на организм происходит через сопредельные среды.

В населенных пунктах целесообразно применять подход к нормированию, основанный на функциональном зонировании территории. Для городских почв, принадлежащих разным функциональным зонам, применяют разные оценочные показатели обоснования ПДК. Так, для рекреационной, сельскохозяйственной и агроселитебной обязательно применение всех показателей вредности (транслокационного, водного и воздушного миграционного, а также общесанитарного). Для селитебной и промышленной зон необязательно применение транслокационного показателя. Для транспортных магистралей обяза-

тельно применение транслокационного и общесанитарного показателей [5].

Норматив устанавливают в лаборатории на основании анализа зависимости «доза-эффект» между содержанием в среде вещества и состоянием живого организма. Еще в начале XX в. В. Шелфорд сформулировал закон толерантности, гласящий, что существование вида определяется лимитирующими факторами, которые могут иметь как слишком высокие, так и слишком низкие для существования уровни [39]. Существует оптимальный для организма диапазон содержания химического элемента в среде, выход за пределы которого в любую сторону подавляет жизнедеятельность организма.

Основным токсикологическим показателем, измеряемым в лабораторных условиях, является показатель ЛД-50, показывающий содержание вещества, приводящего к гибели 50% подопытных особей. В практике на основе доступных сведений о связи между уровнем нагрузки на почвы, состоянием почв и сопредельных сред рассчитывают ориентировочно допустимые концентрации (ОДК), например, для никеля, цинка, кадмия, меди, свинца и мышьяка [8]. Значения ОДК разные для почв, различающихся по кислотности и гранулометрическому составу. Это обусловлено тем, что данные показатели в наибольшей степени определяют степень устойчивости почвы к воздействию тяжелых металлов. Применительно к системе ОДК почвы делят по кислотности на имеющие кислую и очень кислую реакцию ( $pH_{KCl} \leq 5,5$ ) и слабокислую и нейтральную реакцию ( $pH_{KCl} > 5,5$ ).

По гранулометрическому составу почвы в этом контексте делят на песчаные и супесчаные, а также глинистые и суглинистые. Значения ОДК для некоторых тяжелых металлов приведены в табл. 2.

Практическое применение концепция ПДК сопряжено с рядом трудностей [7]:

- экстраполяция нормативов ПДК на реальные природные объекты не всегда правомерна;

Табл. 2

**Ориентировочно допустимые концентрации (ОДК) веществ в почве (по ГН 2.1.7.2042-06: Ориентировочно допустимые концентрации (ОДК) химических веществ в почве)**

Вещество	ОДК (мг/кг)		
	Песчаные и супесчаные	Суглинистые и глинистые	
		Кислые ( $pH_{KCl} < 5,5$ )	Близкие к нейтральным и нейтральные ( $pH_{KCl} > 5,5$ )
Кадмий	0,5	1	2
Медь	33	66	132
Мышьяк	2	5	10
Никель	20	40	80
Свинец	32	65	130
Цинк	55	110	220

– ПДК применяют как единые нормативы для значительных административных территорий, поэтому они не могут охватить и учесть специфику функционирования экосистем в различных природно-климатических зонах и биогеохимических провинциях;

– существующие списки нормативов ПДК не содержат многие вещества, относящиеся к канцерогенам и мутагенам, некоторые радиоактивные загрязнения и т. п.;

– возможна ошибочная оценка ПДК высоко кумулятивных веществ, ввиду кратковременности лабораторного изучения;

– при обосновании ПДК не учитывают разный трофический статус экосистем, сезонные особенности природных факторов, на фоне которых проявляется токсичность загрязняющих веществ;

– ПДК не учитывают многообразие форм химических компонентов;

– ПДК не учитывают изменения токсичности многих веществ в зависимости от условий среды, таких как температура, рН и др.

При экологическом зонировании территории России оценку уровня химического загрязнения почв (в селитебных зонах) проводят по двум показателям: коэффициент концентрации химического вещества ( $K_c$ ) и суммарный показатель загрязнения ( $Z_c$ ) (Методические указания МУ 2.1.7.730-99 «Гигиеническая оценка качества почвы населенных мест»).

Коэффициент  $K_c$  определяют как отношение фактического содержания определяемого вещества в почве ( $C_i$ ) к региональному фоновому уровню ( $C_{\phi i}$ ):

$$K_c = C_i / C_{\phi i}.$$

Суммарный показатель загрязнения равен сумме коэффициентов концентраций химических веществ (компонентов загрязнения) и выражен формулой:

$$Z_c = \sum K_c = \sum_{i=1}^n (C_i / C_{\phi i}),$$

где:  $n$  – число суммируемых веществ.

На основе величин  $Z_c$  введена оценочная шкала опасности загрязнения почв (табл. 3).

Также в России существует комплексный классификатор, позволяющий провести оценку состояния почв по величинам показателя  $Z_c$ , санитарного числа Хлебникова и содержания органических и неорганических веществ различных классов опасностей (табл. 4). Санитарное число Хлебникова характеризует долю азота гумуса в общем органическом азоте (включающем азот гумуса и азот чужеродных для почвы органических веществ-загрязнителей). Если почва чиста, то санитарное число Хлебникова равно 0,98–1,00. Классификатор предполагает, что специфика использования почв должна зависеть от их категории.

Табл. 3

**Шкала опасности загрязнения почв по суммарному показателю загрязнения ( $Z_c$ ) (Методические указания МУ 2.1.7.730-99 «Гигиеническая оценка качества почвы населенных мест»)**

Величина $Z_c$	Категория загрязнения почв
<16	Допустимая
16–32	Умеренно опасная
32–128	Опасная
>128	Чрезвычайно опасная

Табл. 4

**Категории загрязнения почв по уровню  $Z_c$ , санитарному числу Хлебникова и содержанию органических и неорганических веществ различных классов опасностей (по СанПиН 2.1.7.1287-03 «Санитарно-эпидемиологические требования к качеству почвы»)**

Категория загрязнения почв	Санитарное число Хлебникова	$Z_c$	Органические соединения, класс опасности		Неорганические соединения, класс опасности	
			I, II	III	I, II	III
Чистая	[0,98; 1,00]	–	[1 фон; 1 ПДК]		[1 фон; 1 ПДК]	
Допустимая	[0,98; 1,00]	<16	(1 ПДК; 2 ПДК)		(2 фон; 1 ПДК)	
Умеренно опасная	[0,85; 0,98]	[16; 32]	–	(2 ПДК; 5 ПДК)	–	(1 ПДК; $K_{max}$ ]
Опасная	[0,70; 0,85]	[32; 128]	(2 ПДК; 5 ПДК)	>5 ПДК	(1 ПДК; $K_{max}$ ]	> $K_{max}$
Чрезвычайно опасная	[0; 0,70)	>128	>5 ПДК	–	> $K_{max}$	–

**Обозначения:**  $K_{max}$  – максимальное значение допустимого уровня содержания элемента по одному из четырех показателей вредности. «–» – отсутствие норматива. Категория загрязнения «чистая» относится к объектам повышенного риска.

**Оценка степени эпидемической опасности почвы  
(По СанПиН 2.1.7.1287-03: Санитарно-эпидемиологические требования к качеству почвы)**

Категория загрязнения почв	Индекс БГКП	Индекс энтерококков	Яйца гельминтов, экз/кг	Личинки и куколки мух
Чистая	1–10	1–10	0	Л = 0; К = 0
Умеренно опасная	10–100	10–100	≤10	Л ≤ 10; К = 0
Опасная	100–1000	100–1000	≤100	Л ≤ 100; К ≤ 10
Чрезвычайно опасная	≥1000	≥1000	>100	Л > 100; К > 10

**Обозначения:** индекс БГКП – содержание клеток бактерий группы кишечной палочки в 1 г почвы; индекс энтерококков – аналогичный индекс для энтерококков; Л – личинки мух, К – куколки мух, экз. в почве площадью 20 × 20 см.

В санитарно-эпидемиологических требованиях к качеству почвы (СанПиН 2.1.7.1287-03: Санитарно-эпидемиологические требования к качеству почвы) также содержится классификатор качества почв в зависимости от уровня биологического загрязнения (табл. 5). Приведенный классификатор работает только при отсутствии в почве патогенных бактерий, в том числе сальмонелл.

### **Альтернативные подходы к нормированию качества почв в России**

Г.П. Глазунов и В.М. Гендугов [3] предлагают свой классификатор качества почв. Критерием отнесения почвы к той или иной категории выступает параметр  $p$ , являющийся функцией почвенного отклика  $R$  на нагрузку  $c$  ( $p = f(R(c))$ , табл. 6).

Другой альтернативный подход к нормированию воздействий – биогеохимическое нормирование [3, 6, 9]. В его основе лежит медико-географический подход. Для реализации данного подхода необходимы наблюдения *in situ* в тех биогеохимических провинциях, где избыток или недостаток определенных химических элементов обусловлен природными условиями. Результаты наблюдений за состоянием живых организмов и здоровьем людей в таких провинциях позволяют установить связь этих наблюдений с содержанием элементов в природных средах. На основе вероятностного подхода определяют верхние и ниж-

ние границы содержания элементов, в пределах которых состояние большинства живых организмов (животных, растений, человека) не отклоняется от нормы. Но обычно 5–20% людей и животных в эндемических районах оказываются пораженными. Чем больше содержание химических элементов превышает пороговые уровни, тем выше число пострадавших.

В настоящее время все большее распространение среди подходов к нормированию получает экосистемный подход, в котором нет места пороговым уровням концентраций элементов и состояния живых организмов. Экосистемный подход основан на гипотезе, что нормальным может быть лишь такое состояние экосистем, когда они сохраняют свою целостность и замкнутость круговорота веществ. Подход оперирует принципом слабого звена, когда максимальной нагрузкой следует признать такую, при которой не происходит значимого нарушения самого уязвимого компонента экосистемы. В качестве показателей устойчивости экосистемы предложено использовать: баланс гумуса в почве, показатели сохранности вертикальной и горизонтальной структуры фитоценоза, показатели продуктивности и плодородия почв (замкнутость биогеохимических циклов основных элементов биогенов, полноту трофических цепей, наличие/выпадение видов-доминантов из структуры сообщества, ассимиляционную емкость, то есть количество поллютанта, которое система может воспринять без нарушений ее функционирования) [8].

**Категории качества почвы по Глазунову и Гендугову [3]**

$p$	Категория	Нагрузка	Состояние почвы
[0; 0,25)	I	Ниже пороговой	Фоновое
[0,25; 0,50)	II	Выше пороговой	Переходное
[0,50; 0,75)	III	Выше пороговой	Переходное
[0,75; 1)	IV	Выше пороговой	Переходное
1	V	Чрезмерная	Нарушенное

Сводная таблица нормативов содержания загрязняющих веществ в почвах в разных странах

Вещество	Германия <sup>1</sup>	Нидерланды <sup>2</sup>	США: Иллинойс <sup>3</sup>	США: Нью-Йорк <sup>4</sup>	США: US EPA <sup>5</sup>	Канада <sup>6</sup>	Австралия <sup>7</sup>	РФ: ПДК <sup>8</sup>	РФ: ОДК <sup>9</sup>
Альдрин, мг/кг	4	0,32	0,94	0,019	0,039	0,29			
Бенз(а)пирен, мг/кг	4		0,09–2,1	0,01			1	0,02	
Бензол, мг/кг		1,1	0,03	2,9	1,2		1	0,3	
Гексахлорбензол, мг/кг	8		0,4	0,31	0,21	2			
Гексахлороциклогексан, мг/кг	10			0,072–180	0,57	0,01			
ДДТ, мг/кг	80	1,7	2	1,7	1,9		1		
Диоксины/Фураны, ng I-TEQ / кг	1000								
Кадмий, мг/кг	20	13	5,2	0,86	71		3		0,5–2
Кобальт, мг/кг		190	20		23	50	50	5,0	
Ксилол, мг/кг		17	5,6–6,5	550	580				
Медь, мг/кг		190	2900	270	3100		100	3	33–132
Молибден, мг/кг		190			390	10	40		
Мышьяк, мг/кг	50	76	11,3–13	0,21	0,68		20	2	2–10
Никель, мг/кг	140	100	100	140		100	60	4	20–80
Пентахлорфенол, мг/кг	100	12	0,02	2,4	1,0				
Полихлорбифенилы (ПХБ), мг/кг	0,8	1	1						
Ртуть, мг/кг	20	40	0,1–0,89	0,81–1,2	1,1		1	2,1	
Свинец, мг/кг	400	530	107	400	400		600	32	32–130
Стирол, мг/кг		86	4		6000	5			
Толуол, мг/кг		32	12	940	4900				
Фенол, мг/кг		14	100	800	19000				
Хром III, мг/кг		180		36			400	6	
Хром VI, мг/кг		78		22	0,3		1	0,05	
Хром, мг/кг	400								
Цианид, мг/кг	50	50	40	27	2,3		10–50		
Цинк, мг/кг		720	5100	2200			200	23	55–220
Этилбензол, мг/кг		110	13	30	5,8		5	0,1	

**Примечания:**

<sup>1</sup> Federal Soil Protection and Contaminated Sites Ordinance (BodSchV) dated of 12 July 1999. Federal Law Gazette I 1999 p. 1554. URL: <http://www.kvvm.hu/szakmai/karmentes/egyeb/karmentnemet/BBodSchV-en.pdf>

<sup>2</sup> Soil Remediation Circular. Rijkswaterstaat Ministry of Infrastructure and the Environment, 2013, 76 p.

<sup>3</sup> Summary of maximum allowable concentrations of chemical constituents in uncontaminated soil used as fill material at regulated fill operations. Illinois Environmental Protection Agency, Bureau of Land, 2012, 7 p.

<sup>4</sup> New York State Brownfield Cleanup Program. Development of Soil Cleanup Objectives. Technical Support Document. Prepared By: New York State Department of Environmental Conservation and New York State Department of Health. September 2006.

<sup>5</sup> Regional Screening Level for Residential Soils, US EPA, May 2016.

<sup>6</sup> Environmental Management Act. Contaminated sites regulation. Victoria, British Columbia, Canada. December 16, 1996.

<sup>7</sup> Assessment levels for Soil, Sediment and Water, version 4, revision 1. Department of Environment and Conservation. February 2010.

<sup>8</sup> ГН 2.1.7.2041-06. Предельно допустимые концентрации (ПДК) химических веществ в почве.

<sup>9</sup> ГН 2.1.7.2042-06: Ориентировочно допустимые концентрации (ОДК) химических веществ в почве.

Пустые ячейки в таблице обозначают, что норматив не был установлен или найден.

## Подходы к экологическому нормированию качества почв в Европейском союзе, США и некоторых других странах

В настоящее время получила распространение практика дифференцирования нормативов содержания в почве химических элементов в зависимости от целевого назначения территории. В Германском федеральном законе о защите почв, принятом 12 июля 1999 г.<sup>1</sup>, использованы стандарты содержания загрязняющих веществ, которые различаются по категориям объектов и характеру использования земель. Все почвы города разделены на 4 категории: 1) детские площадки, используемые для игр (исключая песок в песочницах); 2) жилые зоны (включая внутренние садики); 3) парки и рекреационные места (в частности, общественные и частные зеленые площади, а также доступные, регулярно используемые площади с открытым грунтом); 4) промышленные объекты и коммерческая недвижимость.

В Нидерландах существует так называемый уровень вмешательства, при превышении которого загрязнение почвы может быть квалифицировано как серьезное<sup>2</sup>.

В США действуют национальные программы сохранения природных ресурсов и разработаны специализированные документы, как, например, Акт о сохранении водных и почвенных ресурсов<sup>3</sup>, который подразумевает необходимость сбора данных по текущей природоохранной политике, действующим программам в этой сфере, альтернативным методам орошения, данных по изменению состояния природных ресурсов и их способности удовлетворять текущие хозяйственные нужды, экономические аспекты природоохранной политики и т. д. В назначенное время министр сельского хозяйства отчитывается о проделанной работе перед Сенатом и Палатой представителей. Разработка мероприятий по защите почв для фермеров не является обязательной, но, не проводя защитных мероприятий на своих землях, фермер лишается значительных преимуществ, получаемых по федеральной программе, это же касается политики государства в сфере борьбы с эрозией: распашка склонов к эрозионным процессам земель нежелательна по той же самой причине<sup>4</sup>.

<sup>1</sup> Federal Soil Protection and Contaminated Sites Ordinance (BbodSchV) dated of 12 July 1999. Federal Law Gazette I 1999 p. 1554. URL: <http://www.kvvm.hu/szakmai/karmentes/egyeb/karmentnemet/BBodSchV-en.pdf>

<sup>2</sup> Soil Remediation Circular. Rijkswaterstaat Ministry of Infrastructure and the Environment. 2013.76 p. URL: [http://rwsenvironment.eu/publish/pages/97218/soil\\_remediation\\_circular\\_2013\\_july\\_2013.pdf](http://rwsenvironment.eu/publish/pages/97218/soil_remediation_circular_2013_july_2013.pdf) (21.08.2017)

<sup>3</sup> Soil and Water Resources Conservation Act (Recources Conservation Act legislative authority, United States Department of Agriculture. 2001-2009. URL: [http://www.nrcs.usda.gov/Internet/FSE\\_DOCUMENTS/stelprdb1041599.pdf](http://www.nrcs.usda.gov/Internet/FSE_DOCUMENTS/stelprdb1041599.pdf)

<sup>4</sup> Soil & Water Use & Conservation, North Dakota State University, Fargo, 2014. URL: <https://www.ag.ndsu.edu/aglawandmanagement/appliedaglaw/coursematerials/resourceuseconservation> (29.09.2016)

В Австралии в качестве предельно допустимых величин содержания веществ в почвах используют так называемые уровни экологического вмешательства, часть значений которых основана на экспериментах по определению фитотоксичности<sup>5</sup>.

На основании нормативных документов разных стран была составлена сводная таблица нормативов содержания загрязняющих веществ в почвах (табл. 7).

## Концепция экологических рисков

В природоохранной практике Евросоюза, США и Канады в настоящее время широко распространен подход, основанный на оценке экологических рисков<sup>6</sup> (также см. [19]).

Согласно «Рекомендациям по оценке экологических рисков»<sup>7</sup>, оценка экологического риска – это процесс по определению вероятности негативного экологического последствия, которое может наступить в результате одного или нескольких совокупных негативных воздействий. Этот процесс применяют для систематической оценки и организации данных, информации, допущений и ошибок с целью распознавания и прогнозирования связи между воздействием и экологическим эффектом. В такой оценке может быть использовано индивидуальное и совокупное влияние химических, физических и биологических показателей. Описание вероятности наступления негативных явлений может быть представлено с помощью как качественных, так и количественных оценок, хотя получение количественных оценок не всегда представляется возможным. Оценку экологического риска проводят в несколько этапов: планирование оценки риска, стадия постановки вопроса и характеристика риска. В основе оценки экологических рисков лежит анализ кривых «доза-эффект» с применением вероятностного подхода. Для описания таких кривых предложено применять математическое моделирование и вычисление критических точек на них<sup>8</sup>. На основе данных по токсичности (анализа кривой «доза-эффект») вырабатывают общие стандарты качества

<sup>5</sup> Assessment levels for Soil, Sediment and Water, version 4, revision 1. Department of Environment and Conservation. February 2010

<sup>6</sup> Framework for Cumulative Risk Assessment. U.S. EPA – Washington: National Center for Environmental Assessment EPA/630/P-02/001F, 2003; Framework for Ecological Risk Assessment. U.S. Environmental Protection Agency, Risk Assessment Forum, Washington, DC, EPA/630/R-92/001, 1992; Guidelines for Ecological Risk Assessment. U.S. Environmental Protection Agency, Risk Assessment Forum, Washington, DC, EPA/630/R095/002F, 1998; Ecological Risk Assessment Guidance. Federal Contaminated Sites Action Plan (FCSAP) / Azimuth Consulting Group Inc., Vancouver. 2012

<sup>7</sup> Guidelines for Ecological Risk Assessment. U.S. Environmental Protection Agency, Risk Assessment Forum, Washington, DC, EPA/630/R095/002F, 1998

<sup>8</sup> Benchmark Dose Technical Guidance Document. U.S. EPA. – Washington: EPA/630/R-00/001, 2000. 87p

почв, которые используют для оценки рисков негативных экологических последствий от потенциально загрязненных земель [20]. Основным руководящим документом для разработки стандартов в странах ЕС является Техническое руководство по оценке рисков Европейской комиссии 2003 г.<sup>9</sup>

Заинтересованность землепользователей в установлении состояния почвы и поддержании его в определенных пределах определяется множеством факторов, в частности, степенью экономической стабильности, стоимостью земли и строгостью земельного законодательства на территории данного государства, а также и уровнем экологического и правового сознания населения. Важной задачей является объединение усилий ученых-почвоведов и фермеров-землепользователей. Фермеры, наблюдая за почвой и климатическими условиями в течение долгого времени, фактически могут на основе многолетнего опыта ведения сельского хозяйства предчувствовать и прогнозировать почвенные изменения, причем, будучи непосредственно заинтересованными в результатах своей работы, они соединяют воедино мониторинг и управленческую функцию [28].

### **Концепции пороговых уровней и критических нагрузок**

На текущем этапе развития систем наблюдения за состоянием окружающей среды в мире получают развитие так называемые «почвенные пороговые уровни» (Soil Screening Levels). Они представляют собой систему пороговых уровней содержания определенных веществ в почве. На основании измерения почвенных параметров и сопоставления с данными пороговыми уровнями заранее «отсеиваются» территории, слабо подверженные экологическому риску, которым можно уделять существенно меньше внимания в плане проведения долгих и ресурсозатратных ремедиационных мероприятий<sup>10</sup>. Эти системы получают распространение в таких странах, как США, Нидерланды, Великобритания, Канада и Бразилия.

Процедура пробоотбора и химического анализа должна быть наиболее простой из возможных, но при этом обеспечивать надежные показатели. Для минимизации усилий на этом этапе желательно разрабатывать общие контрольные показатели для групп химически сходных по свойствам соединений или же

выбирать из группы какое-либо представительное вещество. Величины пороговых уровней разрабатывают на основе знаний о допустимых для человека/растений/животных уровнях воздействия и уже известных долговременных уровнях воздействия, а также факторах риска развития неблагоприятных явлений.

На настоящий момент наиболее развитой системой является система, разработанная Агентством по охране окружающей среды США (US EPA). Она достаточно сложна, но имеет самую лучшую аналитическую базу и проработанный список контролируемых показателей. В список контролируемых показателей входят тяжелые металлы, суперэкоксиканты (очень устойчивые в среде вещества, имеющие исключительно высокую токсичность для живых организмов и оказывающие на организмы комплексное воздействие – тератогенное, мутагенное и канцерогенное), пестициды, полиароматические углеводороды, канцерогены. Пороговые уровни определяют отдельно для сельских, промышленных и сельскохозяйственных территорий<sup>10</sup>.

Также активно развивается оценка экологического состояния природных систем при помощи концепции критических нагрузок [18, 23, 36]. Критическая нагрузка – максимальный уровень поступления поллютантов в экосистему, при котором не происходит необратимых изменений в функционировании биоты, в структуре экосистемы, и при котором не изменяется продуктивность экосистемы в течение длительного времени. В рамках конвенции по трансграничному загрязнению воздуха на большие расстояния (LR-TAP – Long Range Transboundary Atmosphere Pollution) проводят исследования по воздействию основных загрязняющих веществ воздуха на наземные и водные экосистемы. При расчете критических нагрузок используют другие подходы, нежели при установлении ПДК. Учитывают потенциал устойчивости экосистемы к воздействию конкретного поллютанта, геохимические связи между компонентами экосистем, функциональное использование территории. Применение этого подхода позволяет проводить обоснованное экономической целесообразности снижения техногенных нагрузок [1]. Если величины критических нагрузок установлены на основании наблюдений за негативными изменениями в экосистемах при увеличении техногенной нагрузки, то говорят об эмпирических критических нагрузках. Альтернативный подход заключается в расчете нагрузок на основании данных о потоках загрязняющих веществ в экосистеме и распределении поллютанта между компонентами экосистемы. Если уровень загрязнения оказывается ниже уровня критической нагрузки, то возможно обосновать более интенсивное использование территории, если же выше, то необходимо провести оценку допустимой интенсивности воздействия при дальнейшем использовании данной территории [23].

<sup>9</sup> European Commission Technical Guidance Document on Risk Assessment in support of Commission Directive 93/67/EEC on Risk assessment for new notified substances, Commission Regulation (EC) 1488/94 on Risk assessment for existing substances and Directive 98/8/EC of the European Parliament and of the Council concerning the placing of biocidal products on the market. Parts 1-4. 2nd ed. EC, Publ. No. EUR 20418/EN/1, 20418/EN/2, 20418/EN/3, 20418/EN/4, 2003. 328p.

<sup>10</sup> Global Alliance on Health and Pollution. Summary Guidance on soil screening levels. Version 1. 2013.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В настоящем обзоре предпринята попытка осветить современные российские и мировые подходы к оценке экологического состояния почв и экологического нормирования.

При оценке экологического состояния почв важно разграничивать между собой различные виды почвенной деградации: физическую, химическую, микробиологическую, а также комплексные виды деградации. Любые почвенные параметры оказывают благоприятное воздействие на живые организмы лишь в определенном диапазоне, поэтому для контроля состояния почв необходимо сравнивать измеренные значения параметров с установленными нормативами. Эти нормативы целесообразно устанавливать в зависимости от целевого назначения территории, как это практикуется в Германии. Экологический мониторинг служит хорошим инструментом контроля состояния почв и отслеживания их деградации. Широкое распространение получает практика употребления количественных индексов состояния почв.

В России существует несколько подходов к экологическому нормированию. Преимущество санитарно-гигиенического подхода в том, что он в первую очередь учитывает интересы человека, но, вместе с тем, в антропоцентризме скрывается и его главный недостаток. Проявлением использования данного подхода является развитая и общепотребимая концепция

предельно-допустимых концентраций – такого содержания химических элементов в среде, которое в течение длительного времени не вызывает прямого или косвенного негативного влияния на здоровье человека, включая отдаленные последствия. В настоящем обзоре показано, что концепции, основанные на понятии пороговости (ПДК), имеют существенные недостатки. Для развития системы экологического нормирования необходимо развивать альтернативные подходы (в частности, биогеохимическое, статистическое, экосистемное нормирование), предпринимать попытки внедрения не лабораторных, а природных нормативов. За рубежом получает распространение подход, основанный на оценке экологических рисков; в России его применение также может оказаться эффективным.

Следует отметить, что важным является тесное сотрудничество фермеров-природопользователей и ученых-исследователей, внедрение экономических стимулов целенаправленной и последовательной деятельности в сфере землепользования и охраны земельных ресурсов. При оценке экологического состояния почв также получают развитие математические и статистические методы, что связано с необходимостью перехода от оценки отдельных видов деградации почв к комплексному изучению этого процесса и внедрению комплексных критериев нарушения качества почвы.

## Литература

### Список русскоязычной литературы

1. Башкин ВН, Припутина ИВ. Управление экологическими рисками при эмиссии поллютантов. М.: Газпром ВНИИГАЗ; 2010.
2. Ван Мансвелт ЯД, Мюллер Д. Биогеохимические основы экологического нормирования. Аграрная наука. 1994;(4):22-5.
3. Глазунов ГП, Гендугов ВМ. Экологическая оценка состояния и нормирование качества почв и земель. В кн.: Шоба СА, Яковлев АС, Рыбальский НГ, ред. Экологическое нормирование и управление качеством почв и земель. М.: НИА-Природа; 2013, с. 39-60.
4. Даденко ЕВ. Методические аспекты применения показателей ферментативной активности в биодиагностике и биомониторинге почв (дисс. канд. биол. наук). Ростов-на-Дону: Ростовский Государственный Университет; 2004.
5. Крятов ИА, Тонкопий НИ, Водянова МА, Ушакова ОВ, Донерьян ЛГ, Евсеева ИС, Матвеева ИС, Ушаков ДИ. Гармонизация гигиенических нормативов для приоритетных загрязнений почвы с международными рекомендациями. Гигиена и санитария. 2015;94(7):42-8
6. Латыпова ВЗ, Селивановская СЮ, Степанова НЮ, Минакова ЕА. Развитие биогеохимических подходов к экологическому нормированию химической нагрузки на природные среды. Ученые записки Казанского университета. Серия Естественные науки. 2005;147(1):159-70.
7. Левич АП, Булгаков НГ, Максимов ВН. Теоретические и методические основы технологии регионального контроля природной среды по данным экологического мониторинга. М.: НИА-Природа; 2004.
8. Мотузова ГВ, Безуглова ОС. Экологический мониторинг почв. М.: Академический проект; 2007.
9. Толмачева НВ, Сусликов ВЛ. Эколого-биогеохимическое зонирование территорий – необходимый этап для нормирования оптимальных уровней и соотношений микроэлементов в крови. Здоровье и образование в XXI веке. 2007;9(3):299-303.

**Общий список литературы/Reference List**

1. Bashkin VN, Pripulina IV. Upravleniye Ecologicheskimi Riskami pri Emissii Pollutantov. Moscow: Gazprom VNIIGAZ, 2010. (In Russ.)
2. Van Manswelt YaD, Muller D. [Biogeochemical fundamentals of ecological setting of standards]. Agrarnaya Nauka. 1994;(4):22-5. (In Russ.)
3. Glazunov GP, Gendugov VM. [Ecological condition assessment and setting of standards for soil and lands quality]. In: Shoba SA, Yakovlev AS, Ribal'skiy NG, editors. Ecologicheskoye Normirovaniye i Upravleniye Kachestvom Pochv i Zemel. Moscow: NIA-Priroda; 2013. (In Russ.)
4. Dadenko YeV. Metodical Aspects of Application of Markers of Fermentative Activities in Biodiagnostics and Biomonitoring of Soils (Candidate of Sciences Theses). Rostov-on-Don: Rostovskiy Gosudarstvenniy Universitet; 2004. (In Russ.)
5. Kryatov IA, Tonkopiyy NI, Vodyanova MA, Ushakova OV, Doner'yan LG, Yevseyeva IS, Matveyeva IS, Ushako DI. [Harmonization of hygienic norms for top-priority soil contaminants based on international recommendations]. Gigiyena i Sanitariya. 2015;94(7):42-8. (In Russ.)
6. Latypova VZ, Selivanovskaya SYu, Stepanova SYu, Minakova EA. [Development of biogeochemical approaches to ecological setting of standards for chemical load on natural media]. Uchenye Zapiski Kazanskogo Universiteta. Seriya Yestestvennye Nauki. 2005;147(1):159-70. (In Russ.)
7. Levich AP, Bulgakov NG, Maksimov VN. Teoreticheskiye i Metodicheskkiye Osnovy Technologii Regionalnogo Controlia Prirodnoy Sredy po Danyam Ecologicheskogo Monitoringa. Moscow: NIA-Priroda, 2004. (In Russ.)
8. Motuzova GV, Bezuglova OS. Ecologicheskii Monitoring Pochv. Moscow: Akademicheskii Proyekt, 2007. (In Russ.)
9. Tolmacheva NV, Suslikov VL. [Ecological-biogeochemical zoning of territories as a necessary stage of setting of standards for optimal levels and proportions of microelements in blood]. Zdorov'e i Obrazovanie v 21 Veke. 2007;9(3):299-303. (In Russ.)
10. Andrews SS, Karlen DL, Cambardella CA. The soil management assessment framework: A quantitative evaluation using case studies. Soil Sci Soc Am J. 2004;68:1945-62.
11. Andrews SS, Karlen DL, Mitchell JP. A comparison of soil quality indexing methods for vegetable production systems in Northern California. Agric Ecosyst Environ. 2002; 90:25-45.
12. Askari M, Holden N. Quantitative soil quality indexing of temperate arable management systems. Soil Tillage Resh. 2015;150:57-67.
13. Barcelo J, Poschenrieder C, Prasad MNV. Structural and ultrastructural changes in heavy metal exposed plants. In: Heavy Metal Stress in Plants. Berlin, Heidelberg: Springer; 2004. p. 223-48.
14. Bastida F, Moreno, JL, Hernandez T, Garcia C. Microbiological degradation index of soils in a semi-arid climate. Soil Biol Biochem. 2006;38(12):3463-73.
15. Budzinski H, Jones I, Bellock J, Piérard C, Garrigues P. Evaluation of sediment contamination by polycyclic aromatic hydrocarbons in the Gironde estuary. Mar Chem. 1997;58:85-97.
16. Butler JD, Crossley F. Reactivity of polycyclic aromatic hydrocarbons absorbed on soot particles. Atmos Environ. 1981;(15):91-4.
17. da Silva CP, da Silveira EL, de Campos SX. Environmental pollution by heavy metals in the São João River basin, southern Brazil. Environ Earth Sci. 2017;76(16):554-60.
18. de Vries W, Groenenberg JE, Lofts S, Tipping E, Posch M. Critical loads of heavy metals for soils. In: Heavy Metals in Soils. Springer; 2013. p. 211-37.
19. Fairman R, Mead CD, Williams WP. Environmental Risk Assessment – Approaches, Experiences and Information Sources. In: Monitoring and Assessment Research Centre, King's College, London. Copenhagen: EEA (European Environment Agency); 1998.
20. Fishwick S. Soil screening values for use in UK ecological risk assessment. Bristol: Environment Agency; 2004.
21. Hernandez LE, Cooke DT. Modification of the root plasma membrane lipid composition of cadmium-treated *Pisum sativum*. J Exp Bot. 1997;48:1375-81.
22. Hernandez LE, Lozano-Rodriguez E, Garate A, Carpena-Ruiz R. Influence of cadmium on the uptake, tissue accumulation and subcellular distribution of manganese in pea seedlings. Plant Sci. 1998;13:139-51.
23. Hettelingh JP, de Vries W, Posch M, Reinds GJ, Slootweg J, Hicks WK. Development of the critical loads concept and current and potential applications to different regions of the world. Nitrogen deposition, critical loads and biodiversity. Springer Netherlands; 2014. p. 281-93.
24. Karlen DL, Andrews SS, Wienhold BJ, Zobeck TM. Soil quality assessment: past, present and future. Electr J Integrat Biosci. 2008;6(1):3-14.
25. Karlen DL, Stott DE. A framework for evaluating physical and chemical indicators of soil quality. In: Doran JW eds. Defining Soil Quality for a Sustainable Environment. Madison, WI: SSSA and ASA; 1994. p. 53-72.
26. Kidd PS, Llugany M, Poschenrieder C, Gunse B, Barcelo J. The role of root exudates in aluminum



- resistance and silicon-induced amelioration of aluminum toxicity in three varieties of maize (*Zea mays* L.). *J Exp Bot.* 2001;52:1339-52.
27. Kochian LV. Cellular mechanisms of aluminium toxicity and resistance in plants. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol.* 1995;46:237-60.
  28. Lewandowski A, Zumwinkle M, Fish A. Assessing the soil system: a Review of Soil Quality Literature. St. Paul, MN: Minnesota Department of Agriculture, Energy and Sustainable Agriculture; 1999.
  29. Liebig MA, Miller ME, Varvel GE, Doran JW, Hanson JD. AEPAT: a computer program to assess agronomic and environmental performance of management practices in long-term agroecosystem experiments. *Agron J.* 2004;96:109-15.
  30. Löbmann MT, Vetukuri RR, de Zinger L, Alsanus BW, Grenville-Brigs LJ, Walter AJ. The occurrence of pathogen suppressive soils in Sweden in relation to soil biota, soil properties, and farming practices. *Appl Soil Ecol.* 2016;107:57-65.
  31. Loska K, Wiechuła D, Barska B, Cebula E, Chojnecka A. Assessment of arsenic enrichment of cultivated soils in Southern Poland. *Polish J Environ Studies.* 2003;12(2):187-92.
  32. Monnet F, Vaillant N, Vernay P, Coudret A, Sallanon H, Hitmi A. Relationship between PSII activity, CO<sub>2</sub> fixation, and Zn Mn and Mg contents of *Lolium perenne* under zinc stress. *J Plant Physiol.* 2001;158:1137-44.
  33. Mysliwa-Kurdziel B, Prasad MNV, Strzalka K., eds. *Heavy Metal Stress in Plants.* Berlin, Heidelberg: Springer; 2004.
  34. Nilsson J, Grennfelt P. eds. *Critical Loads for Sulphur and Nitrogen. Report from a Workshop Held at Skokloster, Sweden, 19–24 March 1988.* Copenhagen: Nordic Council of Ministers; 1988.
  35. Ouzounidou G. Cu-ions mediated changes in growth, chlorophyll and other ion contents in a Cu-tolerant *Koeleria splendens*. *Biol Plant.* 1995;37:71-8.
  36. Pardo LH, Robin-Abbott MJ, Fenn ME et al. Effects and empirical critical loads of nitrogen for ecoregions of the United States. In: *Critical Loads and Dynamic Risk Assessments.* Springer Netherlands; 2015. p. 129-69.
  37. Prasad MNV. Inhibition of maize leaf chlorophylls, carotenoids and gas-exchange functions by cadmium. *Photosynthetica.* 1995;31:635-40.
  38. Sánchez-Navarro A, Gil-Vázquez JM, Delgado-Iniesta MJ, Marín-Sanleandro P, Blanco-Bernardeau A, Ortiz-Silla R. Establishing an index and identification of limiting parameters for characterizing soil quality in Mediterranean ecosystems. *Catena.* 2015;131:35-45.
  39. Shelford VE. *Animal Communities in Temperate America, as Illustrated in the Chicago Region; A Study in Animal Ecology.* Bull Geogr Soc Chicago. 1913;(5). [2nd ed.: 1937].
  40. Shen F, Liao R, Ali A, Mahar A, Guo D, Li R, Sun X, Kumar A, Wang Q, Zhang Z. Spatial distribution and risk assessment of heavy metals in soil near a Pb/Zn smelter in Feng County, China. *Ecotoxicol Environ Safety.* 2017;139:254-62.
  41. Sicre MA, Marty JC, Saliot A, Aparicio X, Grimalt J, Albaiges J. Aliphatic and aromatic hydrocarbons in different sized aerosols over the Mediterranean Sea: occurrence and origin. *Atmos Environ.* 1987;21:2247-59.
  42. Stefanov K, Seizova K, Popova I, Petkov V, Kimenov G, Popov S: Effect of lead ions on the phospholipid composition in leaves of *Zea mays* and *Phaseolus vulgaris*. *J Plant Physiol.* 1995;147:243-6.
  43. Strachel R, Wyszowska J, Baćmaga M. Microbiome of soil contaminated with zinc. *J Elementol.* 2017;22(3):907-19.
  44. Tóth G, Stolbovoy V, Montanarella L. *Soil Quality and Sustainability Evaluation – An Integrated Approach to Support Soil-Related Policies of the European Union.* Luxembourg: Office for Official Publications of the European Communities; 2007.
  45. Vazquez MD, Poschenrieder C, Barcelo J. Ultrastructural effects and localisation of low cadmium concentrations in bean roots. *New Phytol.* 1992;120:215-26.
  46. Viehweger K, Geipel G. Uranium accumulation and tolerance in *Arabidopsis halleri* under native versus hydroponic conditions. *Environ Exp Bot.* 2010;69:39-46.
  47. Wienhold BJ, Pikul JL, Liebig MA, Mikha MM, Varvel GE, Doran JW, Andrews SS. Cropping system effects on soil quality in the Great Plains: Synthesis from a regional project. *Renewable Agric Food Syst.* 2006;21:49-59.
  48. Wyszowska J, Boros-Lajszner E, Borowik A, Kucharski J, Baćmaga M, Tomkiel M. Changes in the microbiological and biochemical properties of soil contaminated with zinc. *J Elementol.* 2017;22(2):437-51.
  49. Yaqin J, Yinchang F, Jianhui W, Tan J, Zhipeng B, Chiqing D. Using geoaccumulation index to study source profiles of soil dust in China. *J Environ Sci.* 2008;20:571-78.
  50. Yunker MB, Macdonald RW, Vingarzan R, Mitchell RH, Goyette D, Sylvestre S. PAHs in the Fraser River Basin: a critical appraisal of PAH ratios as indicators of PAH source and composition. *Org Geochem.* 2002;33:489-515.
  51. Zhang GP, Fukami M, Sekimoto H. Genotypic differences in effects of cadmium on growth and nutrient compositions in wheat. *J Plant Nutr.* 2000;23:1337-50.

# РЕАЛИЗАЦИЯ МЕТОДА ПОЛЕВОГО ПРОФИЛИРОВАНИЯ ДЛЯ КОНТРОЛЯ ПРОТИВОЭРОЗИОННЫХ ТЕХНОЛОГИЙ НА АГРОЛАНДШАФТАХ СКЛОНОВЫХ ЗЕМЕЛЬ

**С.А. Васильев**

Чувашская государственная сельскохозяйственная академия, Чебоксары, Россия

Эл. почта: *vsa\_21@mail.ru*

Статья поступила в редакцию 10.07.17; принята к печати 20.09.2017

На основании математической модели движения водного потока на агроландшафте склоновых земель получено модифицированное уравнение движения временного водного потока и предложена гидродинамическая характеристика для его решения, также выявлены основные гидравлические потери водного потока при движении по подстилающей поверхности. Предложены конструкции технических средств и методики их применения при полевом профилировании подстилающей поверхности для контроля противоэрозионных технологий. Реализация предложенного подхода на агроландшафтах склоновых земель Чувашской Республики свидетельствует о его перспективности при использовании сельскохозяйственными и мелиоративными предприятиями России, развивающими и внедряющими противоэрозионные технологии.

**Ключевые слова:** метод полевого профилирования, противоэрозионные технологии, агроландшафт, склоновые земли, средства контроля.

## IMPLEMENTATION OF A FIELD PROFILING TECHNIQUE FOR THE CONTROL OF EROSION PREVENTION IN SLOPED LANDS OF AGRICULTURAL LANDSCAPES

**S.A. Vasilyev**

Chuvash State Agricultural Academy, Cheboksary, Russia

E-mail: *vsa\_21@mail.ru*

A mathematical model of water flow in sloped lands is suggested. An equation is derived to connect water flow with defined hydrodynamic characteristics and to determine hydraulic losses caused by water flow over underlying soil surface are. A design for devices useful in field profiling required for erosion-preventive measures is suggested. The devices and procedures of their application are being tested in sloped lands of agricultural landscapes in Chuvash Republic. The results suggest that the approach is promising for implementation by agricultural and land-reclamation enterprises involved in developing of erosion-preventive technologies.

**Keywords:** field profiling, erosion-preventive technologies, agricultural landscape, sloping lands, control means.

### Введение

Правительством Российской Федерации признаны приоритетными федеральные целевые программы «Сохранение и восстановление плодородия почв земель сельскохозяйственного назначения и агроландшафтов как национального достояния России на 2006–2010 годы и на период до 2013 года» и «Развитие мелиорации земель сельскохозяйственного назначения России на 2014–2020 годы».

В концепциях федеральных программ отмечается, что на агроландшафтах существенно увеличилось количество почв, подверженных эрозии и действию различных негативных явлений, в особенности для пашни плодородие почв снизилось на 30–60%.

Динамика эрозии в агроландшафтах склоновых земель в настоящее время такова, что делает важным переход от пятилетнего обследования к ежегодному количественному контролю параметров подстилающей поверхности, важных, в частности, для поверхностного задержания стока.

В России и за рубежом разработано множество подходов к оценке противоэрозионных технологий, однако не все из них вполне соответствуют действительности происходящих процессов [12, 19], что вероятнее всего объясняется недостаточным учетом специфики параметров почвы [1, 4, 14, 18]. Эти параметры на агроландшафтах склоновых земель меняются существенно, и гидравлика склонового

стока имеет свои принципиальные особенности по сравнению, например, с речными процессами, что создает определенные затруднения научного, методического и технического плана.

Влияя на поверхностное задержание стока на агроландшафтах склоновых земель, можно при внедрении и количественном контроле противоэрозионных технологий активно управлять процессами стокообразования и эрозии почв [8, 10, 16, 17].

Из вышеизложенного следует, что необходимо определять объективные показатели подстилающей поверхности склоновых земель, удовлетворяющие требованиям практики, и разработать методы и технические средства полевого профилирования для определения таких показателей.

### 1. УСЛОВИЯ ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ ТЕХНИЧЕСКИХ СРЕДСТВ ПОЛЕВОГО ПРОФИЛИРОВАНИЯ ДЛЯ КОНТРОЛЯ ПРОТИВОЭРОЗИОННЫХ ТЕХНОЛОГИЙ

Анализ теоретических исследований [21–25] показывает, что перспективными для противоэрозионных технологий на агроландшафтах склоновых земель являются исследования по определению гидрофизических и эрозионных показателей подстилающей поверхности, для чего

необходима разработка методов и способов полевого профилирования, а также технических средств для их реализации при учете энергетического взаимодействия водного потока с объектами подстилающей поверхности.

Связи между разными аспектами применения технических средств полевого профилирования для контроля противоэрозионных технологий отражены на рис. 1.

С учетом этих связей предложена описанная ниже математическая модель движения водного потока.

### 2. МАТЕМАТИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ ДВИЖЕНИЯ ВОДНОГО ПОТОКА НА АГРОЛАНДШАФТЕ СКЛОНОВЫХ ЗЕМЕЛЬ

При рассмотрении движения водного потока на склоне можно выявить закономерности, связывающие параметры потока и подстилающей поверхности, обусловленные воздействием на него движущих сил и сил сопротивления движению. Воздействие этих сил, вызывающих ускорение или торможение водного потока, можно представить в виде мощностного баланса с учетом некоторых допущений, отмеченных в работах [3, 11]:

$$N_{\alpha} = N_{\varphi} + N_{\psi} + N_{\delta} + N_{\gamma} + N_j + N_s, \quad (1)$$



Рис. 1. Структурная схема функционирования технических средств для контроля противоэрозионных технологий

где:  $N_\alpha$  – мощность водного потока, Дж/с; в правой части уравнения (1) потери мощности водного потока (Дж/с) на:

$N_\varphi$  – преодоление силы сопротивления шероховатости подстилающей поверхности склона;

$N_\psi$  – размыв подстилающей поверхности склона;

$N_s$  – взвешивание твердых частиц [7].

$N_\delta$  – преодоление силы сопротивления растительных элементов на поверхности склона [3]; а также обусловленные

$N_\gamma$  – влиянием волнистости подстилающей поверхности склона;

$N_j$  – влиянием инерции потока.

Для сравнения водных потоков, движущихся по разным подстилающим поверхностям склона, и выявления резервов энергии водного потока, которые могут, например, ускорить поток или размывать микрорусло, приведем уравнение мощностного баланса водного потока к безразмерной форме, разделив все его составляющие на произведение веса рассматриваемого объема и скорости потока:

$$i = i_\varphi + i_\psi + i_\delta + i_\gamma + i_j + i_s = i_c + i_\psi + i_j + i_s = \sum i_\lambda, \quad (2)$$

где:  $i$  – уклон подстилающей поверхности;

$i_\varphi$  – уклон гидравлических потерь на трение;

$i_\psi$  – уклон гидравлических потерь на размыв подстилающей поверхности склона;

$i_\delta$  – уклон гидравлических потерь на преодоление растительных элементов [3];

$i_\gamma$  – уклон гидравлических потерь на преодоление волнистости поверхности;

$i_j$  – уклон гидравлических потерь на преодоление инерции потока;

$i_s$  – уклон гидравлических потерь на взвешивание твердых частиц;

$i_c$  – уклон гидравлических потерь на преодоление стокоформирующей поверхности;

$\sum i_\lambda$  – сумма уклонов гидравлических потерь при движении водного потока по подстилающей поверхности.

Раскрывая составляющие уравнения (2), получим следующее выражение при условии  $i_s = 0$ :

$$i = \frac{(1+\varphi)}{2qg} \lambda_{zn} v^3 + \frac{1}{\psi} v^2 + \frac{v^3}{2\delta^2 qg} + \frac{\gamma}{2qg} v^3 + \frac{j}{g}, \quad (3)$$

где:  $\varphi$  – коэффициент гидравлической шероховатости [6];  $\lambda_{zn}$  – коэффициент сопротивления гладкой поверхности;

$v$  – скорость движения элементарного объема водного потока, м/с;

$q = \frac{Q}{B}$  – единичный расход водного потока, м<sup>2</sup>/с [20];

$Q$  – расход водного потока, м<sup>3</sup>/с;

$B$  – элементарная ширина водотока, м;

$g$  – ускорение свободного падения, м/с<sup>2</sup>;

$\psi$  – потенциал эрозионной стойкости почвы, Дж/кг;  $\delta$  – комплексная гидродинамическая характеристика растительного слоя;

$\gamma$  – коэффициент гидродинамического сопротивления волнистости поверхности или дискретного препятствия;

$j$  – ускорение водного потока, м/с<sup>2</sup> [11].

Уравнения (2) и (3) показывают баланс действительного уклона и суммы уклонов гидравлических потерь при движении водного потока по стокоформирующей поверхности.

Преобразуем уравнение (3), выделив в левой части ускорение, и получим дифференциальное модифицированное уравнение движения временного водного потока:

$$\frac{dv}{dt} = ig - \left[ (1+\varphi)\lambda_{zn} + \frac{1}{\delta^2} + \gamma \right] \frac{v^3}{2q} + \frac{g}{\psi} v^2. \quad (4)$$

Проведем замену суммы, представленной в квадратных скобках, на коэффициент суммарного сопротивления подстилающей поверхности:

$$\kappa = (1+\varphi)\lambda_{zn} + \frac{1}{\delta^2} + \gamma. \quad (5)$$

При моделировании процессов разгона или замедления водного потока используем системы дифференциальных уравнений:

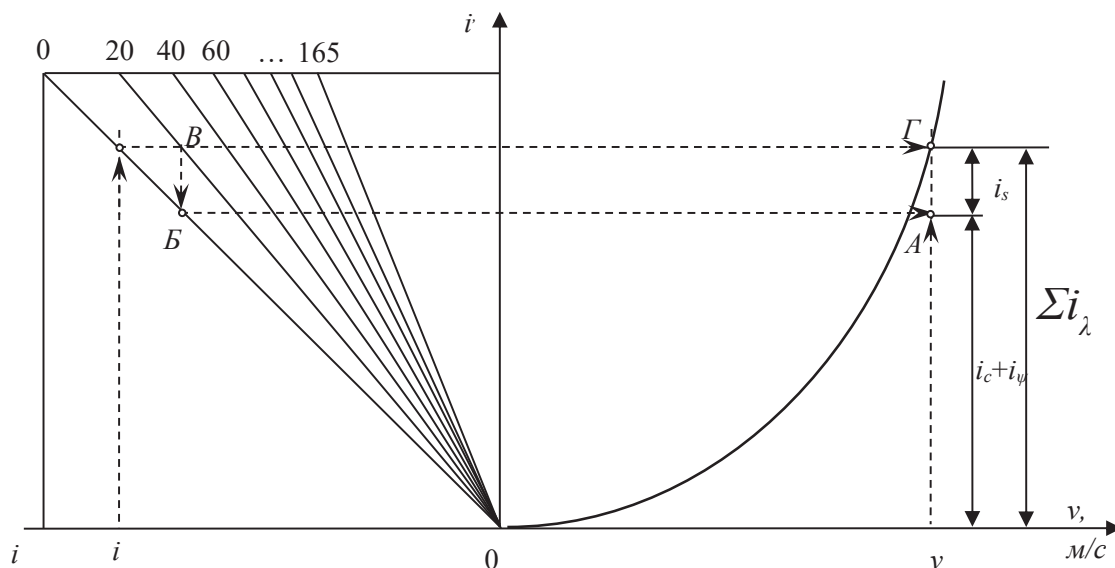
$$\begin{cases} \frac{dv}{dt} = ig - \left( \kappa \frac{v^3}{2q} + \frac{g}{\psi} v^2 \right); \\ \frac{dL}{dt} = v. \end{cases} \quad (6)$$

Интегрирование этих уравнений позволяет получить характеристики изменения скорости  $v = f(t)$  и пройденного расстояния  $L = f(t)$  в зависимости от времени при разгоне и замедлении водного потока. Начальные условия интегрирования  $v = 0$  и  $L = 0$ . Решение полученных уравнений выполнялось аналитическим и графоаналитическим методами.

Для анализа движения водотоков по подстилающей поверхности и решения полученных уравнений представим гидродинамическую характеристику водного потока – графическое изображение изменений уклонов гидравлических потерь водного потока в зависимости от его скорости движения (рис. 2).

Так как составляющие уравнения (2) имеют обратную зависимость от величины веса рассматриваемого объема водного потока, необходимо при использовании гидродинамической характеристики наносонесущего водного потока изменить масштаб оси ординат прямо пропорционально соотношению

$$\frac{G}{G_e} = \frac{m}{m_e} = \frac{\rho}{\rho_e}, \quad (7)$$



**Рис. 2.** Гидродинамическая характеристика водного потока при известном уклоне подстилающей поверхности (по [11]).  
Объяснения в тексте

где:  $G, G_g$  – соответственно вес мутной или осветленной воды, Н;  $m, m_g$  – соответственно масса мутной или осветленной воды, кг;  $\rho, \rho_g$  – соответственно плотность мутной или осветленной воды, кг/м<sup>3</sup>.

По этой причине в левом квадранте рис. 2 показана номограмма, где через начало координат проводятся прямые под определенным углом, тангенс которого определен уравнением (7). Воспользоваться ими можно при выполнении гидравлических расчетов по определению величин уклона гидравлических потерь на взвешивание твердых частиц при известной мутности водного потока, то есть  $i_s > 0$ . Соответствующие построения для некоторого случая показаны на рис. 2 линиями со стрелками.

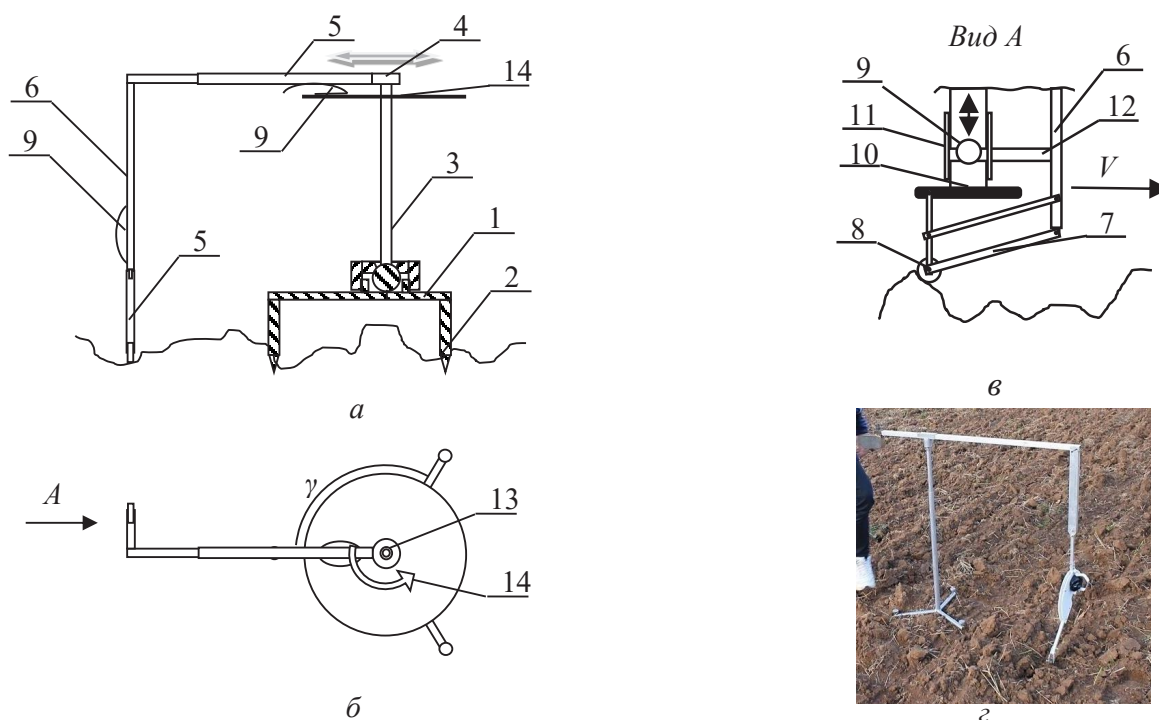
Таким образом, на основе энергетического подхода получены уравнения движения (2), (4) и гидродинамическая характеристика водного потока, установлены основные составляющие сопротивления водному потоку, создающие гидравлические потери: на преодоление шероховатости, волнистости дневной поверхности почвы и растительных элементов на ней, на взвешивание твердых частиц и на размыв подстилающей поверхности склона. Воздействуя установленными факторами сопротивления на водный поток, можно управлять стоком атмосферных осадков на подстилающей поверхности агроландшафта склоновых земель. Также выявлены при анализе модифицированных уравнений движения водного потока (3) и (4) основные параметры контроля подстилающей поверхности, существенно влияющие на процесс взаимодействия водного потока с подстилающей поверхностью: коэффициенты гидравлической шероховатости и гидродинамического

сопротивления волнистости поверхности почвы, потенциал эрозийной стойкости почвы, комплексная гидродинамическая характеристика растительного слоя и временного водного потока: интенсивность стока или расход.

### 3. РАЗРАБОТАННЫЕ КОНСТРУКЦИИ ТЕХНИЧЕСКИХ СРЕДСТВ ПОЛЕВОГО ПРОФИЛИРОВАНИЯ И МЕТОДИКИ ИХ ПРИМЕНЕНИЯ ДЛЯ ПРОТИВОЭРОЗИОННЫХ ТЕХНОЛОГИЙ

Для проведения экспериментальных исследований на склоновых землях разработан способ определения среднего уклона, шероховатости и волнистости элементарной площадки в полевых условиях и профилографы для его осуществления [9], показанные на рис. 3 и 4.

Устройство, показанное на рис. 2, состоит из рамы 1 с тремя опорами 2, по центру которой вертикально расположена шарнирно-фиксируемая ось 3, подшипника качения 4, плеча 5 с жестко закрепленной перпендикулярно на конце стойкой 6, поводка 7 в виде параллелограмма, ролика 8 и механизма считывания вертикального перемещения ролика, состоящего из датчика перемещения 9, жесткой ленты с продольной рамкой 10 и направляющей 11, закрепленной на кронштейне 12. На раме установлен уровень 13. Для определения угла поворота стойки 6 вокруг центра устройства применяется датчик перемещения 9, который закреплен на плече 5 и скользит по поверхности диска 14, жестко закрепленного на оси 3.



**Рис. 3.** Принципиальная схема и общий вид изготовленного контактного профилографа [9]: а – принципиальная схема контактного профилографа; б – вид сверху; в – вид А; г – общий вид

Предварительно перед измерением рама 1 профилографа устанавливается опорами 2 на исследуемом участке, а с помощью уровня 13 находят вертикальное положение оси 3 и фиксируют его. Выставляют вылет плеча 5 в зависимости от величины неровностей поверхности элементарной площадки поля, то есть от вида обработки и типа почвы, например, после вспашки – вылет больше, обработка почвы под посев – вылет меньше и т. д. Таким образом, имеется возможность установить определенный радиус траектории движения ролика и получить необходимую базовую длину, которая должна быть такой, чтобы в ее пределах находилось 40–50 пересечений профиля со средней линией. Датчики перемещения 9 подключаются по беспроводной связи к компьютеру для записи результатов.

Далее вращают плечо 5 с постоянной скоростью. В этот момент ролик будет двигаться по окружности и копировать неровности участка. Параллелограммный механизм позволит передать только вертикальное перемещение ролика через считывающий механизм. С поверхности диска 14 также будет передаваться информация о пройденном расстоянии датчиком перемещения 9. Выполнив один оборот вокруг оси 3, проводят анализ полученной информации и строят график на компьютере.

На рис. 4 приведены принципиальная схема и общий вид изготовленного бесконтактного профилографа,

разработанного с учетом преимуществ и недостатков контактного профилометра.

Устройство состоит из массивного основания со стержнями 1 для фиксации на поверхности почвы, на которое с помощью подшипника устанавливается ось 2, в нижней части которой крепится энкодер – угловой датчик 3, а в верхней части перпендикулярно закреплено подвижное плечо 4 с противовесом 5 с одной стороны и лазерным датчиком положения 6 с другой стороны, установленного с помощью стержня 7, что позволяет изменять начальное положение лазерного датчика 6. В верхней части оси 2 установлен электронный блок обработки сигналов 8, который подсоединен через USB к ноутбуку 9. На оси 2 также крепится уровень 10.

Устройство функционирует следующим образом. Предварительно профилограф устанавливается строго вертикально по уровню 10 во всех направлениях, перемещая плечо 4 по окружности. Электрическое питание для датчиков угла и положения подается от ноутбука 9. Запускается компьютерная программа «РФ 605+энкодер» на ноутбуке 9.

Далее медленно вращают плечо 4 вокруг основания 1. Выполняя один оборот, лазерный датчик положения 6 сканирует поверхность почвы и передает информацию в электронный блок обработки сигналов 8. Работает лазерный датчик по принципу оптической триангуляции. В то же время энкодер 3 замеряет положение

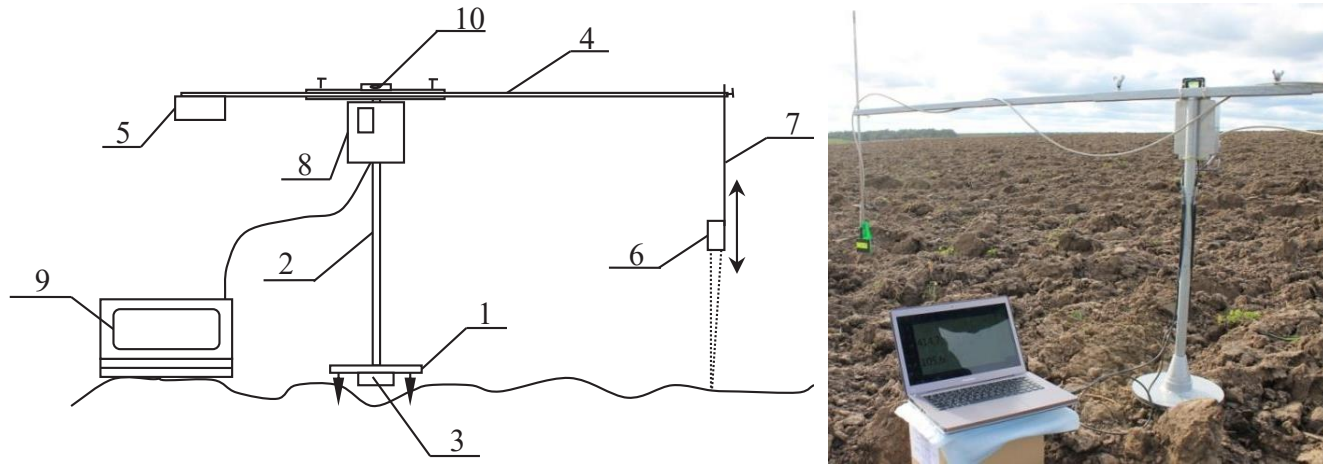


Рис. 4. Принципиальная схема и общий вид изготовленного бесконтактного профилографа [9]

оси 2 относительно основания 1 и также пересылает мгновенные значения угла поворота в электронный блок обработки сигналов 8.

Таким образом, в электронный блок обработки сигналов поступают два сигнала одновременно, которые после обработки передаются на ноутбук 9. Компьютерная программа позволяет представить информацию в полярных координатах для двух параметров: расстояние между датчиком положения и поверхностью почвы, а также соответствующий этому положению угол поворота от нулевой отметки.

При условии сканирования абсолютно гладкой наклонной поверхности величину вертикального перемещения относительно угла поворота устройства определяют по формуле [9]:

$$h = R \operatorname{tg} \alpha (1 - \cos \gamma), \quad (8)$$

где  $R$  – радиус окружности описываемой роликом или датчиком положения (вылет плеча), м;  $\alpha$  – угол уклона элементарной площадки, град;  $\gamma$  – угол поворота от исходного положения плеча, град.

Полученная экспериментальная линия строится в полярных координатах  $h$ - $\gamma$  (величина вертикального положения – угол поворота) или в декартовых – в виде развертки и выводится полиномиальная линия тренда 4-й степени, а также ее уравнение.

Среднее значение уклона элементарной площадки определяется по выражению:

$$i' = \frac{I_{\max} - H_{\min}}{D}, \quad (9)$$

где:  $I_{\max}$ ,  $H_{\min}$  – максимальное и минимальное значения расстояния между датчиком положения и поверхностью почвы, определяемое по линии тренда (м);  $D$  – диаметр сканируемой окружности (м).

Использование метода скользящего среднего позволяет разбить данные на составляющие  $y(t) = s(t) + \varepsilon(t) + k(t)$  и выделить на общем фоне:

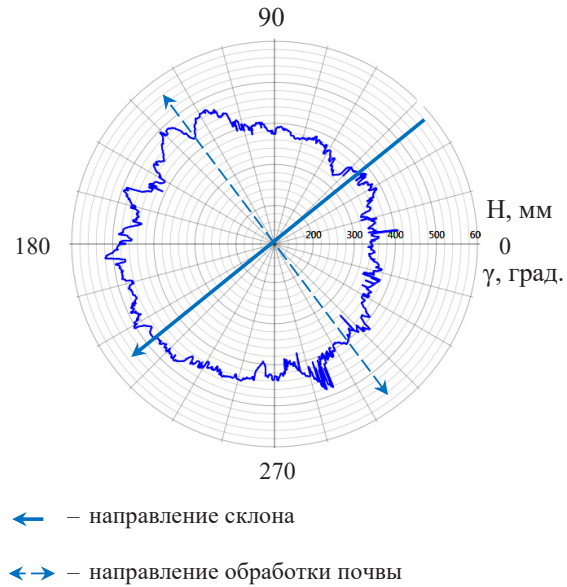
$s(t)$  – средний уклон поверхности, случайно расположенные неровности;  $\varepsilon(t)$  – шероховатость поверхности и технологические борозды;  $k(t)$  – волнистость поверхности. С целью автоматизации процесса определения этих параметров разработана программа, позволяющая непосредственно проводить расчет и выводить информацию на экран монитора. Конструктивно-технологические параметры профилографов обоснованы с учетом особенностей противоэрозионных технологий обработки почвы.

Полевые исследования с контактным и лазерным бесконтактным профилографом были проведены на разных агрофонах (пашня, пашня с боронованием, мульчирование, посевы озимых, стерня зерновых и др.).

Результаты исследования одной точки поля, расположенного на сложном склоне, после зяблевой обработки почвы дисковым БДМ-3х4П (борона дисковая тяжелая модернизированная прицепная), получаемые на экране монитора в полярных координатах, представлены на рис. 5.

После обработки данных средний уклон элементарной площадки составил 0,06, или 3,44°. Направление основной обработки почвы определялось по углу отклонения технологических борозд от направления склона, который составил 93,6°. Полученные данные после обработки в электронной таблице Excel по двум параметрам – углу поворота и высоте профиля поверхности почвы – были представлены в виде развертки. Далее при использовании метода скользящего среднего определили средний уклон поверхности. Шероховатость поверхности почвы составила 3,5 мм, а волнистость (изборожденность) поверхности почвы – 7,94 см.

По результатам теоретических и полевых исследований обоснованы конструктивно-технологические параметры профилографов, в том



**Рис. 5.** Полевые исследования с помощью профилографа и их результаты в полярных координатах

числе диаметр сканируемой окружности в зависимости от технологии обработки почвы, и рассчитан рекомендуемый радиус сканирования поверхности почвы профилографом для различных почвообрабатывающих и противоэрозионных машин (табл. 1).

Установлено, что предложенные методы и технические средства полевого профилирования обеспечивают высокую точность измерения параметров при профилировании поверхности почвы для различных уклонов агроландшафта склоновых земель

(с погрешностью до 1% или  $\pm 1$  мм для бесконтактного и до 3% для контактного методов или  $\pm 3$  мм) [9].

Таким образом, применение профилографов позволяет определить направление и величину уклона, волнистость и шероховатость поверхности почвы элементарного участка, угол отклонения направления обработки почвы от направления склона в полевых условиях, что обеспечит повышение точности агротехнической оценки поверхности поля после обработки почвы орудиями, осуществляющими различные мелиоративные мероприятия.

Табл. 1

**Рекомендуемый радиус сканирования поверхности почвы профилографом для различных почвообрабатывающих и противоэрозионных машин [2, 5, 9]**

Наименование и марка почвообрабатывающей машины	Вид обработки почвы	Микрорельеф, см	Радиус сканирования, м
Борона дисковая полуприцепная БДП-4×4П	Зяблевая	1,8	0,5–0,75
Рыхлитель чизельный навесной РЧН-4,5	Зяблевая	2,3–4	0,75–1
Культиватор противоэрозионный комбинированный КПЭ-3,8Г	Зяблевая	3,5–6,5	0,75–1
Глубокорыхлитель «SALFORD DRH 9815-19»	Основная глубокая безотвальная	До 5	1–1,25
Плуг чизельный глубокорыхлитель ПЧ-2,5	Глубокое рыхление по стерневому фону	9,2	1,25–1,5
Противоэрозионное орудие ОП-3С	Зяблевая безотвальная мелкая	6,3–11,2	1,25–1,5
Глубокорыхлитель-щелерез ГЩ-4М	Сплошная	13,6	1,5–1,75



#### 4. ПРИМЕНЕНИЕ МЕТОДА ПОЛЕВОГО ПРОФИЛИРОВАНИЯ ДЛЯ КОНТРОЛЯ ПРОТИВОЭРОЗИОННЫХ ТЕХНОЛОГИЙ НА СКЛОНОВЫХ ЗЕМЛЯХ

Экспериментальные исследования по определению гидрофизических и эрозионных характеристик почвы – потенциала эрозионной стойкости, коэффициента гидравлической шероховатости, пористости и коэффициента фильтрации в полевых условиях – проводились на территории площадью более 400 га с разными агрофонами в СХПК «Труд» Батыревского района Чувашской Республики при поддержке РФФИ по проекту 13-05-97048-р\_поволжье\_а. Схема расположения экспериментальных точек на поле с посевами озимой культуры [2] приведена на рис. 6. С помощью программы «Google Планета Земля» на схеме отражен исследуемый участок  $40 \times 40$  м с координатами его месторасположения.

Карты изолиний параметров контроля и величины смыва почвы, полученного по математической модели (6) для исследуемого участка, представлены на рис. 7. Установлено, что для исследуемой подстилающей поверхности величина смыва почвы изменяется от 0 до 0,006 кг/с для 11% площади.

Статистическая обработка данных измерений по экспериментальным исследованиям показала,

что величина ПЭС и коэффициент гидравлической шероховатости характеризуются пространственной изменчивостью для подстилающей поверхности в пределах однородного участка [15].

Для условий Канашского района Чувашской Республики контроль и обоснованность применения тех или иных мелиоративных мероприятий проводились в ходе анализа состояния агроландшафтов с учетом формы склонов, размеров мелиорируемых участков и других параметров [13]. Предлагалось при использовании гидродинамической характеристики движения водного потока на склоне определять наиболее эффективные по применению противоэрозионные мелиоративные мероприятия на агроландшафтах склоновых земель [13].

Поскольку фактически уклон склона меняется по цепочке разных фаций в зависимости от их удаленности от водораздела, согласно продольного профиля водосбора, представим функцию склона в виде:

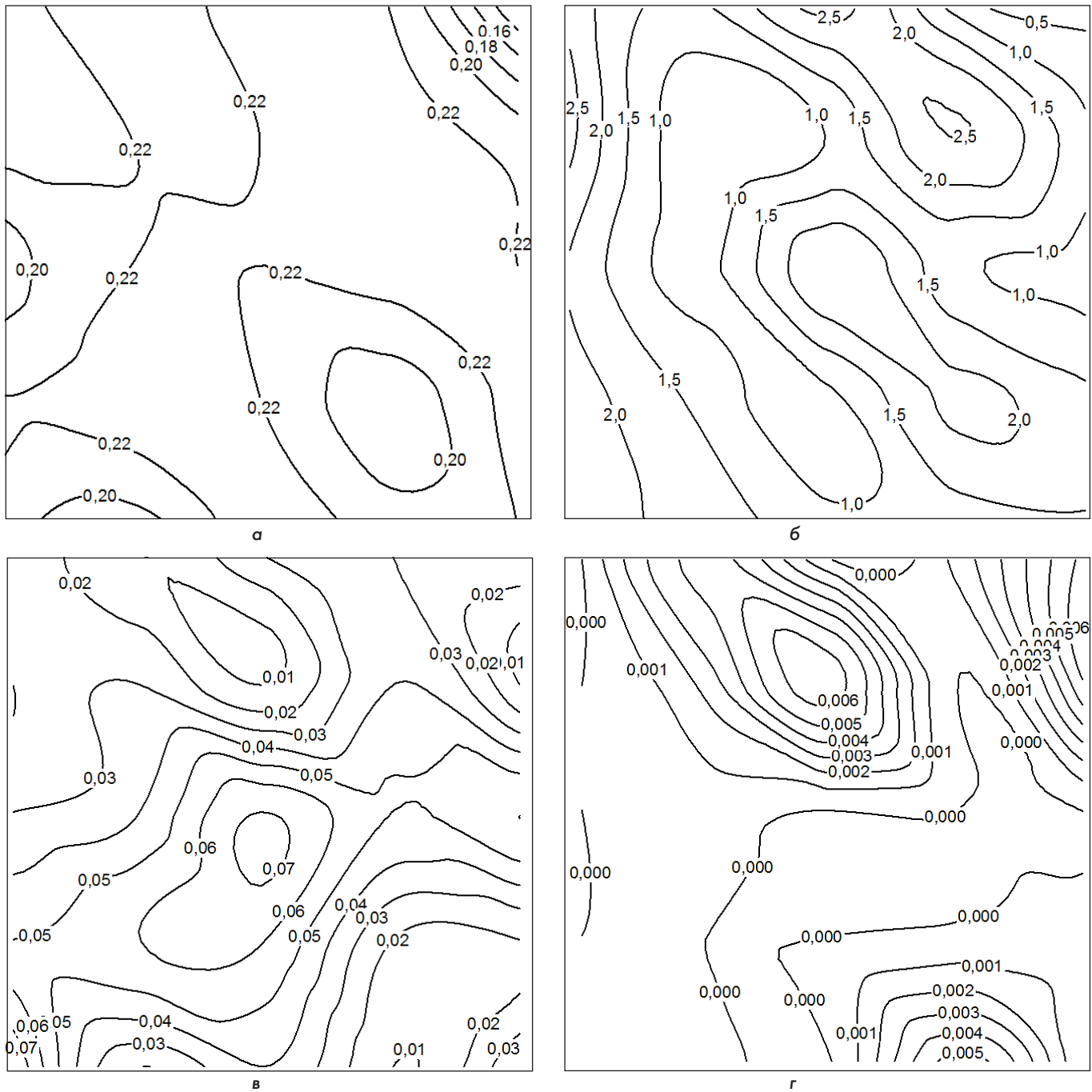
$$i_i = f(l_i), \quad (10)$$

где:  $i_i$  – фактический уклон исследуемой фации на расстоянии  $l_i$ ;  $l_i$  –  $i$ -е расстояние от водораздельной линии по склону до исследуемой фации.

Гидродинамическую характеристику водного потока подставляют в номограмму (рис. 8) и графоаналитическим способом решают совместно с уравнением (10). Результатом решения уравнений



Рис. 6. Схема расположения экспериментальных точек на поле с посевами озимой культуры [8]



**Рис. 7.** Карты изолиний параметров контроля и величины смыва почвы для исследуемого участка: а – коэффициент гидравлической шероховатости; б – потенциал эрозионной стойкости,  $m^2/s^2$ ; в – уклон подстилающей поверхности; г – смыв почвы,  $kg/s$

является эпюра скоростей водного потока по длине водосбора, формируемая в нижнем правом квадранте номограммы.

Место применения противоэрозионных мелиоративных мероприятий определяется по эпюре скоростей водного потока номограммы (рис. 8) с учетом критических скоростей начала размыва почвы

(см. рис. 7). Размывающую скорость водного потока и основные параметры подстилающей поверхности агрофона на исследуемом водосборе определяют с помощью разработанных технических средств полевого профилирования.

Установлено, что для компенсационных мелиоративных мероприятий и инженерно-мелио-

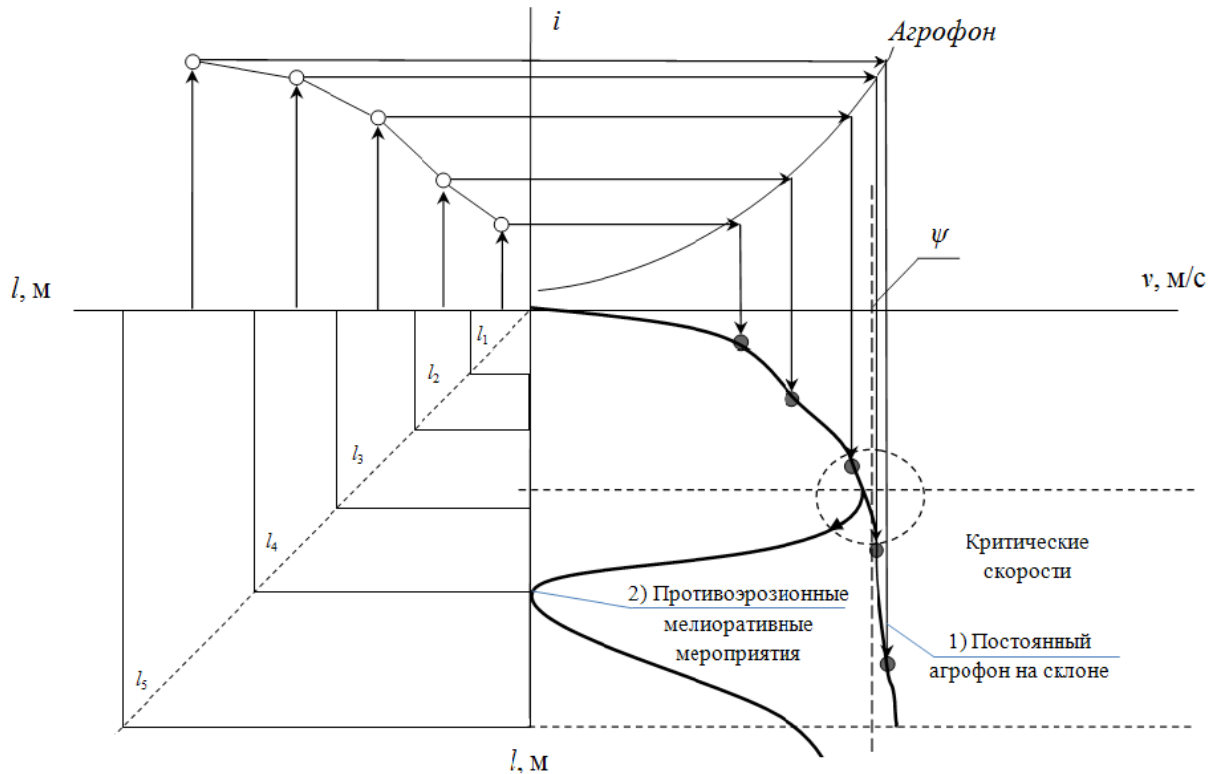


Рис. 8. Номограмма для подбора противоэрозионных мелиоративных технологий на выпуклом склоне водосбора

ративных систем, планируемых на агроландшафтах склоновых земель, возникают следующие скорости водного потока: для фитомелиоративных мероприятий – от 0,022 до 1,5 м/с даже при существенных уклонах, для агротехнических мелиоративных мероприятий – от 0,138 м/с при уклоне 0,08, а для традиционной обработки почвы скорости превышают критические, доходя до 0,8 м/с.

По номограмме для определения эпюры скоростей на конкретном склоне водосбора можно количественно проконтролировать и оценить противоэрозионные мелиоративные мероприятия, выявляя реальный скоростной режим движения водного потока на проблемных участках, а следовательно, имеется возможность своевременно предупредить эрозионные процессы и сохранить плодородие почвы на склоновых мелиорируемых землях.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полевое профилирование – не единственный подход к контролю противоэрозионных технологий, но поскольку предложенный метод прост и надежен, его усовершенствование на основе дополнительных исследований, статистической обработки данных, их анализа и верификации может быть полезным для решения следующих задач:

- практические расчеты при вычислении и прогнозировании величины смыва почвы, определении параметров подстилающей поверхности и конструировании ландшафтной катены, а также при проектировании и эксплуатации противоэрозионных и мелиоративных технологий на агроландшафтах склоновых земель;

- оценка противоэрозионных технологий и средств механизации, применяемых на агроландшафтах склоновых земель, для чего рекомендуется применять следующие параметры контроля подстилающей поверхности, значительно влияющие на эрозионные процессы: потенциал эрозионной стойкости почвы, коэффициент гидравлической шероховатости дневной поверхности почвы, доля растительных элементов на поверхности почвы и, с учетом изменения этих параметров в плане, составлять карты изолиний с наложением на рельеф местности;

- получение достоверной информации об изменении основных параметров подстилающей поверхности на агроландшафтах склоновых земель, позволяющей определить направление стока атмосферных осадков, средний уклон, волнистость, шероховатость и долю растительных элементов на элементарной площадке в полевых условиях и обеспечить высокую точность измерения параметров, например, при

профилировании поверхности почвы погрешность не превышает 1% или  $\pm 1$  мм для бесконтактного метода по различным уклонам;

– проектирование и обоснование параметров и режимов работы различных противоэрозионных машин, применяемых для выполнения

технологических процессов возделывания сельскохозяйственных культур на склоновых землях.

*Благодарности: работа выполнена при поддержке грантом РФФИ 13-05-97048-р\_поволжье\_а.*

## Литература

### Список русскоязычной литературы

1. Алексеев ВВ, Максимов ИИ, Васильев СА. Получение функциональной зависимости липкости почв от основных гидрофизических почвенных параметров. Аграрная наука Евро-Северо-Востока. 2014;(3):63-7.
2. Алексеев ЕП, Васильев СА, Максимов ВИ. Повышение качества подпочвенного разбросного посева. Механизация и электрификация сельского хозяйства. 2011;(12):8-9.
3. Боровков ВС. Русловые процессы и динамика речных потоков на урбанизированных территориях. Л.: Гидрометеиздат; 1989.
4. Будник СВ. Гидравлическое сопротивление в склоновых водотоках. Вестник Московского университета. Сер. 5. География. 2004;(4):44-8.
5. Васильев АА, Васильев СА. Устройство для внесения в почву жидких мелиорантов при плоскорезной обработке. Труды ГОСНИТИ. 2013;(т.111, Ч.1):181-3.
6. Васильев СА, Максимов ИИ, Максимов ВИ. Безразмерный показатель для оценки гидравлических потерь на трение в руслах разной шероховатости. Мелиорация и водное хозяйство. 2011;(5):40-2.
7. Васильев СА. Математическая модель для прогноза эрозионных процессов на склоновых агроландшафтах. Вестник Оренбургского государственного университета. 2015;(9):96-100.
8. Васильев СА, Максимов ИИ, Алексеев ВВ. Методика и устройство для профилирования поверхности почвы и определения направления стока атмосферных осадков в полевых условиях. Вестник АПК Ставрополя. 2015;(3):22-6.
9. Васильев СА. Обоснование конструктивно-технологических параметров профилографов для контроля мелиоративных технологий на склоновых агроландшафтах. Научный журнал Российского НИИ проблем мелиорации. 2016;(4):40-54.
10. Васильев СА, Максимов ИИ, Алексеев ВВ. Определение эквивалентной шероховатости стокоформирующей поверхности для оценки противоэрозионных мероприятий на склоновых землях. Мелиорация и водное хозяйство. 2014;(4):32-4.
11. Васильев СА. Энергетический подход для построения гидродинамической характеристики водного потока на склоновом агроландшафте. Известия Нижневолжского агроуниверситетского комплекса: наука и высшее профессиональное образование. 2015;(4):194-200.
12. Голованов АИ, Айдаров ИП, Григоров МС и др. Мелиорация земель. М.: КолосС; 2011.
13. Дмитриев АН, Васильев СА, Алексеев ВВ, Максимов ИИ. Результаты почвенно-мелиоративных исследований при реконструкции межхозяйственной оросительной системы «Дружба» Чувашской Республики. Мелиорация и водное хозяйство. 2016;(2):17-21.
14. Гришанин КВ. Гидравлическое сопротивление естественных русел. СПб.: Гидрометеиздат; 1992.
15. Доспехов ВА. Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов). М.: Агропромиздат; 1985.
16. Заславский МН. Эрозиоведение. Основы противоэрозионного земледелия. М.: Высшая школа; 1987.
17. Кузнецов МС, Глазунов ГП, Зорина ЕФ. Физические основы эрозии почв. М.: Изд-во МГУ; 1992.
18. Максимов ИИ, Максимов ВИ. Энергетическая концепция эрозионной устойчивости антропогенных агроландшафтов. Чебоксары: Чувашская ГСХА; 2006.
19. Мирцхулава ЦЕ. Инженерные методы расчета и прогноза водной эрозии. М.: Колос; 1970.
20. Чугаев РР. Гидравлика. Л.: Энергоиздат; 1982.

**Общий список литературы/Reference List**

1. Alekseyev VV, Maksimov AI, Vasilyev SA. [Deriving the functional dependence of soil stickiness on the basic hydrophysical parameters of soil]. *Agrarnaya Nauka Yevro-Severo-Vostokat*. 2014;(3):63-7. (In Russ.)
2. Alexeyev VV, Vasilyev SA, Maksimov VI. [Improving the quality of subsurface broadcast seeding]. *Mekhanizatsiya i Elektrifikatsiya Selskogo Khoziaystva*. 2011;(12):8-9. (In Russ.)
3. Borovkov VS. *Ruslovye Protsessy i Dinamika Rechnykh Potokov na Urbanizirovannykh Territoriyakh*. [River Channel Processes And the Dynamics of River Flow in Urban Areas]. Leningrad: Gidrometeoizdat; 1989. (In Russ.)
4. Budnik SV. [Hydraulic resistance in slope watercourses]. *Vestnik Moskovskogo Universiteta Ser 5 Geografiya*. 2004;(4):44-8. (In Russ.)
5. Vasilyev AA, Vasilev SA. [A device for liquid fertilizer application to soils upon flat tillage]. *Trudy GOSNITI*. 2013;111(Pt 1):181-3. (In Russ.)
6. Vasilyev SA, Maksimov AI, Maksimov VI. [A dimensionless measure for assessing hydraulic friction losses in channels featuring varying roughness]. *Melioratsiya i Vodnoye Khoziaystvo*. 2011;(5):40-2. (In Russ.)
7. Vasilyev SA. [A mathematical model for prediction of erosion processes in hillslope agricultural landscapes]. *Vestnik Orenburgskogo Gosudarstvennogo Universiteta*. 2015;(9):96-100. (In Russ.)
8. Vasilyev SA, Maksimov AI, Alekseyev VV. [A method and device for profiling of soil roughness and determining of flow direction of atmospheric precipitation under field conditions]. *Vestnik APK Stavropolya*. 2015;(3):22-6. (In Russ.)
9. Vasilyev SA. [Substantiation of the parameters of the design and performance of profilographs for controlling ameliorative technologies in hillslope agrolandscapes]. *Nauchnyi Zhurnal Rossiyskogo NII Problem Melioratsii*. 2016;(4):40-54. (In Russ.)
10. Vasilyev SA, Maksimov AI, Alekseyev VV. [Determination of equivalent roughness of flow-forming surfaces for assessing measures for erosion control in sloping lands]. *Melioratsiya i Vodnoye Khoziaystvo*. 2014;(4):32-4. (In Russ.)
11. Vasilyev SA. [An energy-based approach to constructing of the hydrodynamic characteristics of water flow on sloping landscapes]. *Izvestiya Nizhnevolzhskogo Agrouniversitetskogo Kompleksa*. 2015;(4):194-200.
12. Golovanov AI, Aidarov IP, Grigorov. *Melioratsiya Zemel'*. Moscow: KolosS; 2011. (In Russ.)
13. Dmitriyev AN, Vasilyev SA, Alekseyev VV, Maksimov AI. [The results of soil-meliorative research upon the reconstruction of the inter-farm irrigation system "Druzhba" of the Chuvash Republic]. *Melioratsiya i Vodnoye Khoziaystvo*. 2016;(2):17-21. (In Russ.)
14. Grishanin KV. *Gigravlicheskoye Soprotivleniye Yetsetvennykh Rusel*. [Hydraulic Resistance of Natural Channels]. Saint Petersburg: Gidrometeoizdat; 1992. (In Russ.)
15. Dospekhov VA. *Metodika Polevogo Opyta*. [Methodology of Field Experiment]. Moscow: Agropromizdat; 1985.
16. Zaslavsky MN. *Erosiovedeniye. Osnovy Protivoerozionnogo Zemledeliya*. [Erosion Science. Fundamentals of Erosion Control in Agriculture]. Moscow: Vysshaya Shkola; 1987. (In Russ.)
17. Kuznetsov MS, Glazunov GP, Zorina EPH. *Fizicheskiye Osnovy Eroзии Pochv*. [The Physical Basis of Soil Erosion]. Moscow: Izdatelstvo MGU; 1992. (In Russ.)
18. Maksimov AI, Maksimov VI. *Energeticheskaya Konsenseptsiya Erozionnoy Ustoychivosti Antropogennykh Landshtaftov*. [An Energy-Based Concept of Erosion Resistance of Anthropogenic Landscapes]. Cheboksary: Chuvashskaya GSKhA; 2006. (In Russ.)
19. Mirtskhulava TsE. *Inzhenernyye Metody Rascheta i Prognoza Vodnoy Eroзии*. [Engineering Methods of Calculating and Forecasting of Ablation]. Moscow: Kolos; 1970. (In Russ.)
20. Chugayev PP. *Gidravlika*. [Hydraulics]. Leningrad: Energoizdat; 1982. (In Russ.)
21. Burwell RE, Allmaras RR, Amemiya M. A field measurement of total porosity and surface microrrelief of soils. *Soil Sci Soc Am Proc*. 1963;(27):697-700.
22. Flanagan DC, Huang C-H, Norton LD, Parker SC. Laser scanner for erosion plot measurements. *Trans ASAE*. 1995;(38):703-10.
23. Foster GR, Wischmeier WH. Evaluating irregular slopes for soil loss prediction. *Trans Am Soc Agric Engrs*. 1974;(17):305-9.
24. Garcia MR. A shadow analysis method to measure soil surface roughness. *Geoderma*. 2008;(146):201-8.
25. Merrill SD, Huang CH, Zobeck TM, Tanaka DL. Use of the chain set for scale-sensitive and erosion relevant measurement of soil surface roughness. In: *Sustaining the Global Farm*. International Soil Conservation Organization; 2001. p. 594-600.

# ОБОЛОЧНИКИ – НАШИ БЛИЖАЙШИЕ БЕСПОЗВОНОЧНЫЕ РОДСТВЕННИКИ

В.В. Исаева<sup>1, 2</sup>, А.Г. Голубев<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва (Россия);

<sup>2</sup> Институт биологии моря, Национальный научный центр морской биологии ДВО РАН, Владивосток (Россия);

<sup>3</sup> Научно-исследовательский институт онкологии им. проф. Н.Н. Петрова, Санкт-Петербург (Россия)

Эл. почта: vv\_isaeva@mail.ru; lxglbv@rambler.ru

Статья поступила в редакцию 14.08.2017; принята к печати 26.09.2017

Представители подтипа Tunicata (Оболочники), из которых наиболее известны асцидии, по морфологии, жизненным циклам и способам питания и размножения резко отличаются от всех других хордовых и более всего от позвоночных (Vertebrata). Однако данные сравнительной геномики и эволюционной биологии развития свидетельствуют, что наиболее близки к позвоночным не головохордовые (Cephalochordata), обычно именуемые ланцетниками, а именно оболочники. По этой причине молекулярно-биологические исследования оболочников важны для исследований по широкому кругу биологических вопросов. Ключевым событием, определившим ответвление оболочников от остальных хордовых, было приобретение гена синтазы целлюлозы путем горизонтального переноса от актинобактерий. Возникшая на этой основе способность образовывать оболочку, выполняющую защитную и опорную функции, снизила давление естественного отбора на повышение подвижности и сложности поведения для самосохранения и питания. Утрата генов, обеспечивающих ставшие ненужными функции, и соответствующее упрощение генотипа и фенотипа создали условия для быстрой, сравнительно с головохордовыми и позвоночными, скорости эволюции оболочников. Альтернативные эволюционные траектории Tunicata и Vertebrata оказались сопряженными с существенными различиями по клеточным ресурсам и длительности развития. Высокая генетическая пластичность оболочников способствует их адаптации к происходящим в настоящее время климатическим изменениям и, соответственно, их инвазивности, что делает ряд видов опасными для экологического баланса в морских экосистемах.

**Ключевые слова:** оболочники, хордовые, филогенез, эмбриогенез, жизненный цикл, эволюционная геномика.

## TUNICATES: OUR CLOSEST INVERTEBRATE RELATIVES

V.V. Isaeva<sup>1, 2</sup>, A.G. Golubev<sup>2</sup>

A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Moscow, Russia;

Institute of Marine Biology, Vladivostok, Russia

N.N. Petrov Research Institute of Oncology, Saint Petersburg, Russia

E-mail: vv\_isaeva@mail.ru; lxglbv@rambler.ru

The species referred to the subphylum Tunicata, among which ascidia are best known, drastically differ by their morphology, life cycles and nutritional and reproductive strategies from all other chordates, most notably vertebrates. However, data related to comparative genomics and evolutionary biology of development suggest that not Cephalochordates, which are commonly known as lancelets, but Tunicates are closest relatives of vertebrate animals. That is why molecular-biological studies of tunicates are important for gaining insights into a very wide range of biological problems. The key event that determined branching of the tunicate lineage from other chordates was the acquisition of the cellulose synthase gene by horizontal transfer from an actinobacterium. The resulting ability to form an envelope (tunic), which can perform protective and supportive functions, reduced selection pressure towards increasing motility and more complex behaviors employed in self-protection and nutrition. The loss of genes responsible for functions that became unneeded and the corresponding simplification of the genotype and phenotype provided conditions for accelerated evolution, compared with that of Cephalochordates and Vertebrates. The alternative evolutionary trajectories of Tunicates and Vertebrates were associated with significant differences in cell resources and duration of embryogenesis. The high genetic plasticity of Tunicates facilitates their rapid genetic adaptation to current climatic changes making a number of tunicate species highly invasive and dangerous for ecological balances in marine ecosystems.

**Keywords:** Tunicates, Chordates, phylogenesis, embryogenesis, life cycle, evolutionary genomics.

### Введение

В эволюции жизни на Земле можно выделить этапы, вызывающие особый интерес в связи с их значением для происхождения типа хордовых, класса млекопитающих и вида *Homo sapiens*. К числу таких этапов относятся выделение самого вида *sapiens* из рода

*Homo* (250–400 тыс. лет назад), выделение *Homo* из семейства приматов (2,3 млн лет назад), приматов из класса млекопитающих (50–80 млн лет назад), млекопитающих из подтипа позвоночных (около 200 млн лет назад) и позвоночных из типа хордовых (около 550 млн лет назад). Именно у хордовых впервые по-

явились предпосылки формирования головы с черепом, содержащим мозг.

В современный тип хордовых входит подтип позвоночных, или «черепных» (Vertebrata, или Craniata), насчитывающий более 60000 видов, из которых более половины приходится на рыб, и еще два подтипа: головохордовые (Cephalochordata), которых обычно называют ланцетниками, – около 30 видов, и оболочники (Tunicata, или Urochordata), насчитывающие более 2500 видов. Представители всех трех подтипов демонстрируют, по меньшей мере на некоторых этапах развития, наличие дорсальной нервной трубки, нотохорда, фарингеальных жаберных щелей, сегментированной мускулатуры тела и хвоста [41, 72, 86].

Позвоночные не нуждаются в особом представлении.

Хрестоматийный пример головохордовых – ланцетник (рис. 1) – впервые был описан Палласом в 1774 г. как моллюск, *Limax lanceolatus* [61], затем спустя 62 года признан близким к бесчелюстным позвоночным и переименован в *Amphioxus lanceolatus* [93]; позже было восстановлено более раннее название рода – *Branchiostoma* [40]. По данным реестра видов морских животных (<http://www.marinespecies.org>), ныне существующие головохордовые включают 25 видов этого рода, в том числе «классический» ланцетник *B. lanceolatum*, шесть видов рода *Epigonichthys* и два вида *Asymmetron*.

Тело этих мелких (до 6-8 см длиной) животных имеет удлинённую сплюснутую с боков форму. По оси тела проходит упругая хорда, состоящая из сильно вакуолизованных клеток, а по бокам от нее располагаются мышцы, благодаря сокращениям которых тело изгибается из стороны в сторону; так ланцетник плавает. Над хордой проходит нервная трубка, а под ней – кишечник. В стенках передней части кишки (глотки) имеются жаберные щели, ведущие в околожаберную (перибранхиальную) полость, открывающуюся наружу небольшим отверстием. На переднем конце тела находится ротовое отверстие, недалеко от заднего конца – анальное и за ним – еще одна существенная часть типичного плана строения хордовых – хвост.

Оболочники (Tunicata) в сравнении с головохордовыми гораздо более многочисленны, разнообразны и распространены. Свое название подтип Tunicata получил еще в начале XIX в. от Ж.-Б. Ламарка [52] по общему признаку: кожный эпителий взрослых животных выделяет на своей поверхности студенистый или более плотный слой – так называемую тунику. В состав туники, как было показано К.Э. Шмидтом (1854) и М. Берто (1859), входит материал, позже идентифицированный как целлюлоза (см. [38, 50]). Способность синтезировать ее разительно отличает оболочников от всех других представителей животного мира. Туника выполняет защитную и опорную функции,

а также принимает участие в формировании фильтрационного аппарата. Большинство оболочников питаются, пропуская воду через орган, где задерживаются мелкие частицы, в том числе планктон. Такой способ питания может быть вполне эффективным, когда не организм движется в среде, а среда прокачивается через организм [41].

План строения тела оболочников (рис. 1) характеризуется U-образным кишечником с входным и выводным сифонами, перфорированной бранхиальной полостью и содержащей целлюлозу туникой. Среди оболочников имеются как свободноплавающие, так и ведущие прикрепленный образ жизни, одиночные и колониальные формы, причем последние совершенно несвойственны другим хордовым [41, 86].

Ископаемые остатки свидетельствуют, что оболочники, головохордовые и бесчелюстные позвоночные

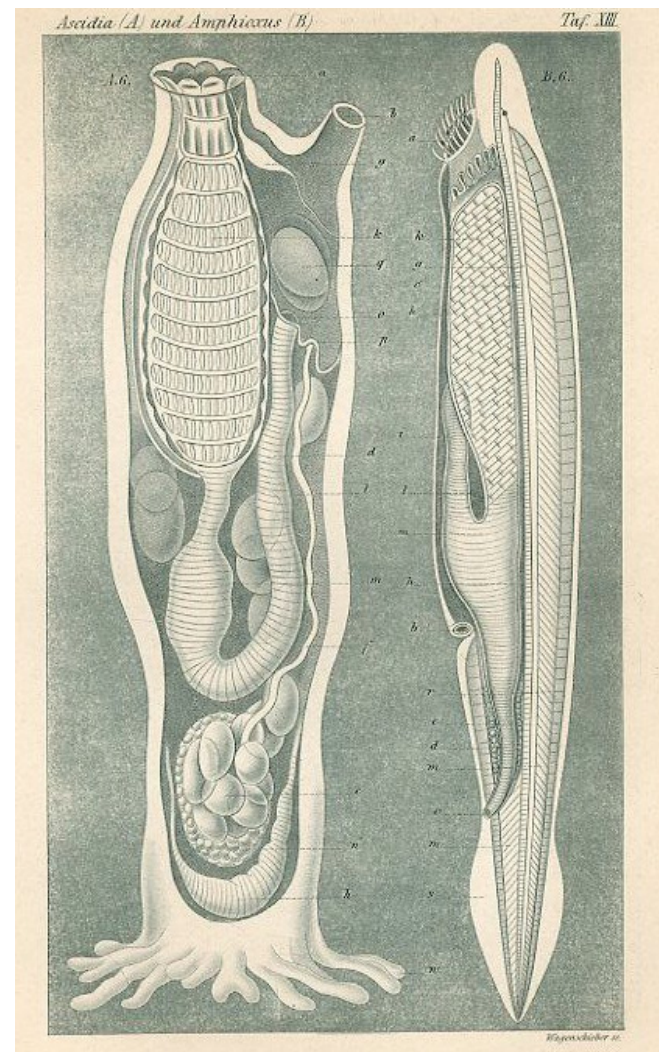


Рис. 1. Рисунок Эрнста Геккеля, изображающий в разрезе справа ланцетника (вид сбоку) и, слева, асцидию

возникли уже в раннем кембрии (см. [37]). Древнейшие палеонтологические следы туникат датируются временем 550 млн лет назад [7]. Оставившие их организмы отнесены к классу асцидий (Asciacea).

Обсуждение происхождения и ранней эволюции хордовых началось еще в середине XIX в. Разные авторы выводили хордовых от немертин, головоногих моллюсков, кольчатых червей, членистоногих, полухордовых... Самых известных представителей оболочников – асцидий – долгое время причисляли к моллюскам, и только после эмбриологических исследований А.О. Ковалевского [51], описавшего дорсальную нервную трубку, нотохорд и латеральные мышечные клетки у личинки асцидий, прояснилась принадлежность асцидий к типу хордовых. А. Вилли в 1984 г. [95] впервые сформулировал мысль о том, что самыми примитивными из ныне живущих хордовых являются ланцетники, а оболочники произошли от свободноплавающих хордовых, но деградировали из-за сидячего образа жизни.

Общепринятой гипотезы об эволюционном возникновении хордовых нет: предполагалось педоморфное, неотеническое происхождение хордовых от личинки предковых форм, имевших, подобно асцидиям, взрослую сидячую форму, а также существование пелагического либо червеобразного общего предка хордовых, сходного с кишечнотыющими полухордовыми (см. [4, 12, 41, 86]). Реконструкция общего предка затрудняется потерей слишком многих генов и морфологических структур у оболочников, скорость эволюции которых выше, чем у позвоночных и ланцетников [41]. Ланцетник же рассматривается в качестве «живого ископаемого», близкого по морфофункциональной организации к последнему общему предку хордовых [41, 86].

Возможные варианты филогенетических отношений между тремя подтипами хордовых показаны на рис. 2. Значимость различий между ними привела к предложению повысить ранг ныне признанных подтипов, составляющих тип хордовых, до уровня трех но-

вых типов: Cephalochordata, Urochordata и Vertebrata, а Chordata рассматривать как супертип [72]. По практически полностью сложившемуся консенсусу правильным является вариант А (см. ниже).

Многие противоречия в вопросе о филогенезе оболочников объясняются тем, что разные авторы базируются в своих суждениях на различных наборах немногих признаков. А между тем, как было отмечено В.Н. Беклемишевым [2, с. 11], «организм есть нечто непрерывно меняющееся, он есть морфопроект, и все стадии, и весь ход его жизненного цикла представляют объект морфологии». В жизненном цикле все звенья взаимосвязаны, так что изменения, коснувшиеся одного звена, прямо или косвенно отражаются и на остальных. Поэтому в суждениях об эволюции животных нужно учитывать и сравнивать все стадии жизненного цикла, а не отдельные произвольно выбранные признаки.

Постоянным на всех стадиях жизненного цикла многоклеточных животных, за редкими исключениями<sup>1</sup>, остается генотип. Однако надежность выводов о филогенетических отношениях на основе данных молекулярной генетики, равно как и любых других, в том числе морфологических и эмбриологических, зависит как от числа учтенных признаков, так и от числа видов, представляющих каждый из таксонов, взятых для изучения. Поэтому первые попытки молекулярно-филогенетического анализа при включении в него оболочников в 1990-х – начале 2000-х гг. были выполнены на вынужденно ограниченных массивах данных, и неизбежно неоднозначные выводы толковались в пользу традиционных представлений, по которым оболочники отделились от общих предков хордовых раньше, чем произошло отделение предков ланцетника от предков позвоночных (см. [34, 63]).

Убедительные основания для пересмотра этих взглядов были представлены в 2006 г. в получившей

<sup>1</sup> У некоторых представителей Ecdysozoa – отдельных Nematoda и немногих Arthropoda – наблюдается диминуция хроматина и элиминация хромосом в раннем эмбриогенезе.

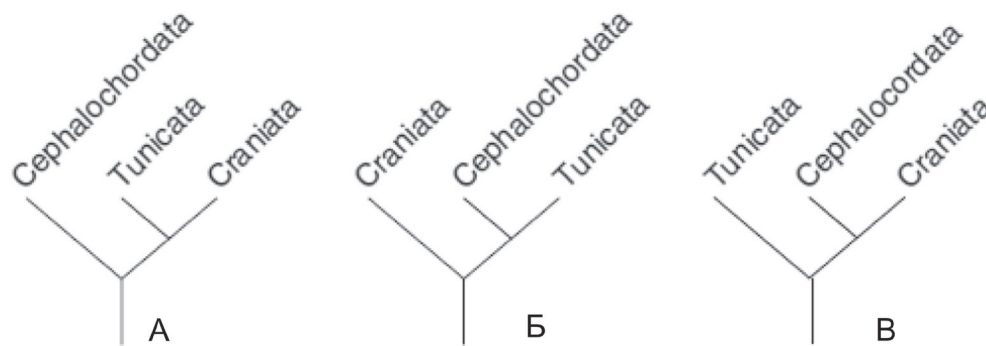


Рис. 2. Варианты филогенетических отношений между основными таксонами хордовых



огромный резонанс работе, где анализировались последовательности 146 генов, общих для 34 видов различных таксономических групп, в том числе четырех представителей туникат [22]. Был сделан вывод, что головохордовые отделились от общей эволюционной линии хордовых раньше, чем оболочники, и поэтому более близкими родственниками позвоночных являются не ланцетники, как можно ожидать на основании сходства их строения с низшими позвоночными, а асцидии и другие оболочники (рис. 2А), несмотря на явные отличия взрослой формы от любого из позвоночных.

По причине филогенетической близости туникат к позвоночным результаты исследования молекулярно-биологических основ эмбриогенеза туникат приобрели в настоящее время особое значение для всей эволюционной биологии развития (evo-devo). Тем не менее, исследования на туникатах не привлекают столь широкого внимания, какого заслуживают. Основная цель данного обзора состоит в том, чтобы вывести оболочников и посвященную им литературу на всеобщее обозрение. В первой части обзора будут описаны классические представления о морфофункциональных особенностях туникат. Во второй части будет представлена литература по молекулярно-филогенетическим исследованиям туникат. В третьей части будут отмечены некоторые связи между этими двумя аспектами их изучения.

## 1. МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ТУНИКАТ В РАЗВИТИИ И ЭВОЛЮЦИИ

### 1.1. Вопросы классификации

Подтип оболочников (Tunicata, или Urochordata) традиционно делится на три класса: Ascidiacea, объеди-

няющий одиночных и колониальных седентарных животных трех отрядов (Stolidobranchia, Aplousobranchia, Phlebobranchia); Appendicularia (или Larvacea), пелагическая взрослая стадия которых сходна с личинкой (larva) других представителей оболочников, например, асцидий; Thaliacea, включающий три отряда пелагических взрослых форм со сложным жизненным циклом (сальпы Salpida, огнетелки Pyrosomida, бочонники Doliolida) (рис. 3). Известно более 2000 видов асцидий, около 72 видов Thaliacea и около 20 видов аппендикулярий [41, 86].

Аппендикулярии, будучи во взрослом состоянии сходными по строению с личинками, а не взрослыми формами других оболочников, отличаются от всех еще и тем, что туника у них отделяется от поверхности тела, расширяется в объеме и образует «домик», намного превышающий в размерах находящийся в нем организм длиной не более 2 мм. Домик может иметь весьма сложную структуру, обеспечивающую фильтрацию жидкости, которая прокачивается через домик в результате биения хвоста его обитателя. Когда фильтр оказывается забитым, аппендикулярия выплывает из него, имея уже прилегающий к ней новый «домик», который остается только «надуть». Старые домики оседают вместе со значительными количествами содержащейся в них целлюлозы, что может вносить существенный вклад в биогеохимические углеродные циклы [96].

При учете дополнительных особенностей строения, развития и молекулярно-филогенетических обстоятельств, которые отчасти рассмотрены ниже, над классификацией оболочников повисает столько вопросов, что консенсус здесь еще отнюдь не достигнут. В частности, некоторые молекулярно-филогенетические данные по оболочникам свидетельствуют о монофилии Appendicularia и Thaliacea, но не Ascidiacea,

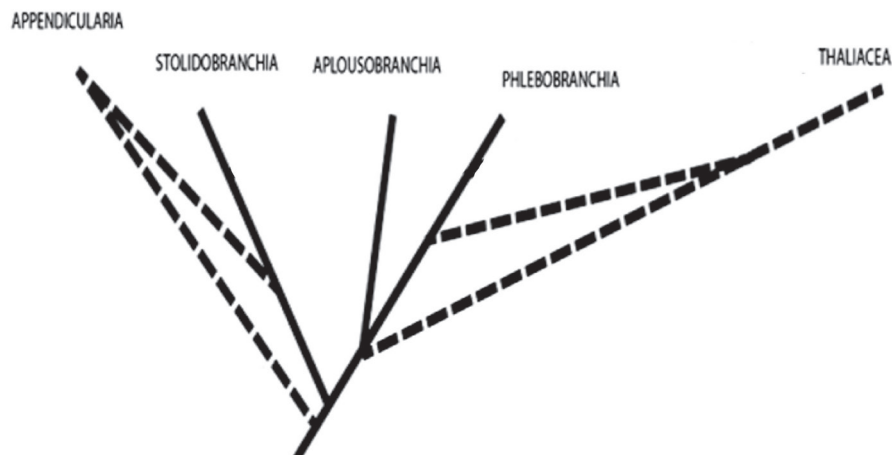


Рис. 3. Филогенетические отношения между оболочниками (по [86]). Пунктиром показаны случаи недостаточных данных для выбора одного из нескольких вариантов

разные отряды которых имеют, по-видимому, парафилетическое происхождение (см. [41, 86]).

## 1.2. Эмбриогенез оболочников в сравнении с другими хордовыми

В 1905 г. Конклин [16] обнаружил детерминированное, названное им «мозаичным» дробление эмбрионов асцидии *Styela* и проследил судьбу отдельных клеточных линий зародыша. Столь кропотливое исследование клеточной судьбы в эмбриогенезе стало возможным потому, что зародыши асцидий (и других оболочников) состоят из малого числа клеток сравнительно с позвоночными. С тех пор эмбриологи обычно различают детерминированный (мозаичный) и регулятивный типы развития; это разделение связано со сроками становления проморфологии зародышей, ее градиентным или мозаичным характером и возможностью регуляции при удалении части. У животных с мозаичным, детерминированным типом развития (преформацией) спецификация клеток и зачатков происходит в период дробления, тогда как у животных с регулятивным развитием (эпигенезом) спецификация зачатков осуществляется позднее, в полях генных регуляторных сетей и клеточных взаимодействий.

Если дробление туникат характеризуется детерминированностью судьбы бластомеров, то для ланцетника и позвоночных, как и для большинства Deuterostomia, типично регулятивное развитие, проходящее через стадию эквипотентных бластомеров, судьба которых весьма пластична, а не predetermined столь жестко, как у малоклеточных зародышей с мозаичным развитием.

Клеточные ресурсы роста и развития туникат, ланцетника и позвоночных весьма существенно различаются уже в конце дробления зиготы, к началу гастрюляции [10, 67] (табл. 1).

Табл. 1

### Число клеток к началу гастрюляции у представителей хордовых (по [67])

Животные	Число делений	Число клеток
<i>Oikopleura</i> (аппендикулярии)	5–6	38
<i>Styela</i> (асцидии)	6–7	76
<i>Amphioxus</i> (ланцетник)	9–10	780
<i>Petromyzon</i> (минога)	11	2200
<i>Triturus</i> (тритон)	14	1600

Сравнение числа делений дробления и числа клеток зародыша к началу гастрюляции в пределах Chordata показывает, что гастрюляция аппендикулярии *Oikopleura* и асцидии *Styela* начинается раньше, чем у ланцетника *Amphioxus* (*Branchiostoma*). У мино-

ги *Petromyzon* и амфибии *Triturus* число клеток зародыша к началу гастрюляции многократно возрастает по сравнению с представителями оболочников. Таким образом, среди хордовых начало гастрюляции замедлено (отложено) у представителей позвоночных, что трактуется как проявление неотения [67]. У зародышей позвоночных по сравнению с беспозвоночными представителями Chordata наблюдается увеличение числа делений дробления и существенное возрастание числа эмбриональных клеток к стадии гастрюляции. Данные о числе клеток к началу гастрюляции, полученные другими исследователями, несколько отличаются, не изменяя общую картину [31]: у *Oikopleura dioica* гастрюляция начинается еще на 32-клеточной стадии, тогда как для асцидий указано начало гастрюляции, приходящееся на стадию 110 клеток.

Гастрюляция сопровождается дифференцировкой клеток развивающегося организма животного, в итоге у аппендикулярии *Oikopleura* дифференцирующиеся части тела, например, нотохорд и мускулатура, формируются меньшим числом клеток по сравнению с асцидией, ланцетником и позвоночными. У аппендикулярии и асцидии дифференцировка ускорена, а у ланцетника и представителей позвоночных – замедлена. У аппендикулярий в наибольшей мере выражена преждевременная дифференцировка структур взрослого организма на эмбриональной или личиночной стадии (адультация); у асцидий наблюдаются различные, но меньшие степени адультации [86].

Гастрюляция у ланцетника начинается тремя делениями дробления позже, что дает значительный прирост числа клеток до начала их дифференциации. Замедление же развития на ранней стадии (неотения) с увеличением числа клеток и тем самым потенциала усложнения тканей и увеличения размера тела наиболее выражено у позвоночных [10, 67].

И неотения, и адультация – проявления гетерохронии (см. также ниже раздел 3). Предполагается, что такого рода гетерохронии обусловили расхождение линий, ведущих к туникатам и позвоночным, как альтернативных эволюционных траекторий [67, 86]. В таком случае оболочники могут рассматриваться как возникшие путем ускорения дифференцировки клеток; такое ускорение в высшей степени выражено у аппендикулярий, проявляясь в редукации и размера тела, и длительности жизни организма. Развитие *Oikopleura dioica* от зиготы до взрослого организма длится всего 24 часа, весь жизненный цикл, в зависимости от температуры, занимает не более 10 дней, завершаясь при температуре 20 °C за 5 дней [41, 86]. Позвоночных же характеризует замедление развития (неотения) с возрастанием числа клеток, размера тела и длительности жизни.

После завершения гастрюляции осуществляется специфичный для хордовых животных морфогене-

тический процесс нейруляции – формирования дорсальной нервной трубки эпителием нервной пластинки. Центральная нервная система туникат, как и у позвоночных, формируется за счет свертывания нервной пластинки вдоль оси тела в нервную трубку, хотя число нервных клеток очень мало по сравнению с позвоночными. В пределах подтипа оболочников редукция числа клеток нервной пластинки ясно выражена у *Oikopleura* сравнительно с асцидиями *Ciona* и *Halocynthia* (см. [86]).

У позвоночных важный дополнительный онтогенетический и эволюционный резерв морфогенеза представлен плюрипотентными стволовыми клетками нервного гребня, формирующегося на дорсальной поверхности зародыша после смыкания краев нервной трубки. Многочисленные мигрирующие клетки нервного гребня осуществляют «второй раунд развития» зародышей позвоночных, давая начало примерно 20 различным клеточным типам, участвующим в образовании многих тканей, включая фациокраниальный морфогенез «новой головы» совместно с клетками эктодермальных плакод [36, 37, 47]. Б. Холл постулировал [36], что клеточный материал нервного гребня представляет собой четвертый зародышевый листок, и обладающие им позвоночные – четырехслойные животные.

Показано, что у оболочников, но не у головохордовых, в клеточных популяциях нервного гребня, возникающего на стыке краев нервной пластинки при ее сворачивании в нервную трубку, в эмбриогенезе появляются клетки, способные при экспериментальном воздействии мигрировать подобно клеткам нервного гребня позвоночных [8, 62]. Но сравнительный анализ геной экспрессии в клетках нервного гребня позвоночных и в сходных с ними клетках асцидий не привел к однозначному заключению о гомологии тех и других клеток. Вероятно, мигрирующие мезенхимные клетки асцидий все же не тождественны клеткам нервного гребня – эволюционного новшества, характерного лишь для позвоночных. Туникаты так и не приобрели голову, характерную для позвоночных, Craniata. Взрослые асцидии лишены спинной нервной трубки, их нервная система редуцируется до дорсального (церебрального) ганглия [37, 41, 86].

Личиночное развитие асцидий заканчивается метаморфозом, вовлекающим радикальную морфологическую и функциональную перестройку с переходом к сидячему образу жизни, но у аппендикулярий метаморфоз отсутствует. Аппендикулярии – наиболее упрощенные оболочники, в большинстве очень небольшие (около 2 мм длиной) и сходные с личинкой асцидий – отсюда и их альтернативное название Lagvasea [41]. У пиросом и салп наблюдается прямое развитие, ларвальная (личиночная) стадия утрачена [41, 86].

### 1.3. Бластогенез представителей оболочников

Разнообразные формы бесполого, агамного размножения (бластогенеза) путем различных форм почкования наблюдаются у асцидий и других представителей оболочников – за исключением аппендикулярий, размножающихся только половым путем [4, 5, 41, 86, 87]. В жизненном цикле колониальных асцидий и других представителей оболочников поколение развившегося из зиготы оозоида чередуется с множеством поколений бластозоидов, возникающих бесполом путем [4, 86].

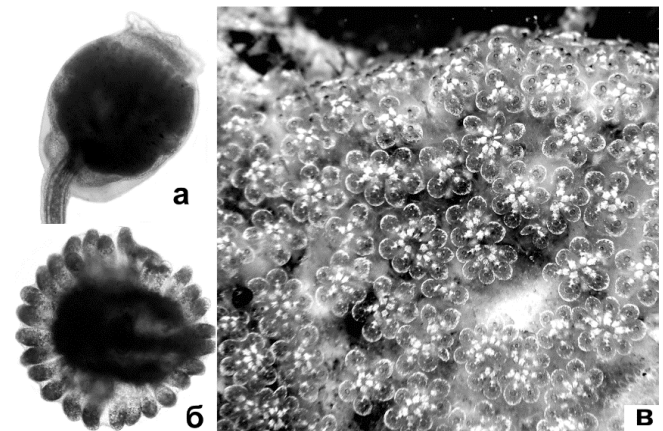
При агамной репродукции происходит естественное клонирование материнского организма с возникновением множества генетически идентичных индивидов или бластозоидов, модулярных единиц колонии.

У колониальных асцидий *Botryllus schlosseri*, *B. tuberatus* и *Botrylloides sp.* осевшая на субстрат личинка-«головастик» вскоре начинает паллеальное почкование [3, 4, 10], давая начало придонной колонии, бластозоиды которой продолжают агамную репродукцию (см. [1]) (рис. 4).

Показано, что паллеальное почкование *B. tuberatus* и других ботриллид осуществляется за счет гемобластов – плюрипотентных стволовых клеток (см. [1, 86]).

У салп, бочоночников и пиросом (Thaliacea) наблюдается сложное чередование полового и бесполого размножения; путем столонического почкования возникает пелагическая колония в виде длинной цепочки бластозоидов. Колонии пиросом, включающие тысячи зооидов, могут достигать 20-метровой длины [41, 86].

Зооиды большинства колониальных оболочников меньше по размеру, чем особи родственных солитарных (одиночных) видов; отмечена взаимосвязь между



**Рис. 4.** Прижизненная морфология передней части плавающей личинки асцидии *Botrylloides sp.* (а), осевшей личинки того же вида (б) и колонии *Botryllus tuberatus* (в). Фотографии сделаны А.В. Ахмадиевой

адультацией и колониальностью. Показано также, что переход к колониальности происходил неоднократно и независимо в эволюции разных групп туникат и даже разных семейств асцидий. Анцестральное состояние асцидий, по-видимому, представлено солитарными представителями [41, 86].

## 2. ЭВОЛЮЦИОННАЯ ГЕНОМИКА ОБОЛОЧНИКОВ В СРАВНЕНИИ С ДРУГИМИ ХОРДОВЫМИ

### 2.1. Горизонтальный перенос генов

Ключевую роль в отделении оболочников от линии развития хордовых, ведущей к позвоночным, сыграло появление генов, кодирующих синтазу целлюлозы, основного компонента оболочек. Их появление у оболочников представляет особый интерес, поскольку является единственным известным случаем возникновения крупного таксона, имеющего ранг подтипа (или даже типа по мнению некоторых авторов [72]), в результате горизонтального переноса генов не симбиотическим путем.

Такой способ приобретения новых функций распространен у прокариот, причем настолько широко, что на этом основании ставится под сомнение применимость понятия о филогенетическом древе к некоторым их группам. Вместо этого вводится понятие филогенетической сети и сетевой эволюции [79, 82, 88].

Симбиотический способ горизонтального переноса реализован в происхождении эукариот, которое стало результатом симбиоза архей либо с цианобактериями, либо с другими бактериями, причем симбионты превратились либо в пластиды, либо в митохондрии, соответственно, что сопровождалось перераспределением части генетического материала между ядерным геномом хозяев и геномом симбионтов. Эти и другие возможные механизмы естественного горизонтального приобретения и закрепления генов у растений и животных обсуждены, например, в обзоре [79].

Инородные гены, не принадлежащие Metazoa, обнаружены при исследовании геномов 26 видов животных, в том числе родов *Caenorhabditis*, *Drosophila* и 14 видов позвоночных, включая 10 видов приматов [17, 43, 77]. Такие инородные гены способны к экспрессии и участию в метаболизме организмов-реципиентов, а также к дупликации и диверсификации в их геноме. Гены бактериального происхождения могут приобретать интроны. У человека найдено проявление активности инородных генов, могущих участвовать в метаболизме аминокислот, липидов, модификации макромолекул, антиоксидантной активности и иммунном ответе [17], но адекватность использованных при этом критериев оспаривается [70].

Самый яркий и прямолинейный пример горизонтального переноса генов как фактора эволюции многоклеточных стал известным в результате секвени-

рования генома асцидии *C. intestinalis* в 2002 г. [20]. Тогда и был идентифицирован локус, соответствующий гену синтазы целлюлозы и не имеющий гомологов среди миллионов записей в базах данных генов самых разнообразных животных. Когда ген синтазы целлюлозы из *C. intestinalis* был позже включен в филогенетический анализ большого числа генов из растений и прокариот, его ближайшие родственники были определены у актинобактерий. Предполагается, что около 530 млн лет назад этот ген был перенесен к предкам туникат горизонтально, вероятнее всего, вирусным вектором [59].

Последствием этого события стало то, что после приобретения способности строить из целлюлозы тунику, защищающую животное и создающую дополнительные возможности для совершенствования фильтрационного способа питания, развитие активных способов самосохранения и питания уже не создавало достаточных селективных преимуществ, чтобы способствовать развитию нервной системы, внутреннего скелета и других признаков, которые обеспечили эволюцию позвоночных. Отпала необходимость даже в тех функциях, которые уже имелись у подобных ланцетнику предков. Делеции соответствующих генов не приводили к негативным последствиям и сохранялись в потомстве. Фактически, потеря лишних функций и необходимости в их обеспечении дополнительными ресурсами может даже создавать некоторые селективные преимущества, в частности, способствовать ускорению созревания организмов. Кроме того, потеря одних генов могла приводить к упрощению контекста для действия других генов, который ограничивает возможности их мутационных изменений. Такая возросшая толерантность к мутациям сопровождалась ускорением мутационного процесса, в результате чего туникаты демонстрируют уникально высокую среди всех хордовых скорость эволюции, оцениваемую по среднему числу нуклеотидных замен в единицу времени [9].

Интересно, что у аппендикулярии *O. dioica* найдены два гена *CelS*, а не единственный, как у асцидий [68]. Один из двух генов активен на личиночной стадии и участвует в образовании целлюлозных тяжей вдоль хорды. Другой обеспечивает строительство «домика» у взрослых животных. Интерес представляет вопрос, когда произошла дупликация гена, фактически определяющего особое положение туникат среди животных: случилось ли это у общих предков асцидий и аппендикулярий с последующей потерей одной копии у асцидий, или же дупликация произошла у аппендикулярий после их отделения от общих предков с асцидиями или от самих асцидий? Второй вариант предпочтительней, если исходить из принципа максимальной экономии филогенетических событий. Но ответ зависит от того, каковы филогенетические от-

ношения между этими таксонами с учетом других молекулярных признаков, и единое мнение по этому вопросу до сих пор отсутствует.

Кроме того, получение принципиального ответа на вопрос, откуда вообще взялась у туника уникальная способность генерировать тунику, поднимает множество вопросов о деталях. Как случилось, что ген встроился в новый геном работоспособным образом, то есть оказался под промотором, способным связывать доступные транскрипционные факторы, более того, именно те, которые определяют экспрессию гена в нужном месте в нужное время? Одним из вариантов ответа может быть участие лентивирусов (к этому типу вирусов принадлежит ВИЧ) в качестве векторов, поскольку лентивирусы способны «устанавливать» переносимый ген под промоторы других имеющихся в клетке генов.

Свою роль в обстоятельствах горизонтального переноса гена *CelS* от бактерий к предкам туника могли сыграть особенности структуры и нуклеотидного состава ДНК источника [71]. У актинобактерий ДНК обогащена GC-парами, а у эукариот вообще и туника в частности – AC-парами. Относительно высоким является содержание GC-пар у хордовых в сайтах связывания транскрипционного фактора AP-2, который у туника обеспечивает приуроченность активности гена *CelS* к эпидермису. Таким образом, фрагмент ДНК, внедрившийся в геном туника из актинобактерий, мог уже содержать участки, имеющие повышенное сродство к AP-2. Сам этот фрагмент исходно включал два близко расположенных (у актинобактерий) гена, кодирующих синтазу целлюлозы и целлюлазу. Продукт гена *CelS* туника содержит два домена, один из которых обладает активностью синтазы целлюлозы, а другой – целлюлазной активностью, тем самым обеспечивая весь цикл метаболизма целлюлозы в тунике.

Пути эволюции туника и позвоночных, сестринских таксонов хордовых, разошлись чуть ли не диаметрально. У позвоночных эволюция привела к самым разнообразным (человек), крупным (синий кит) и быстрым (сокол сапсан) из ныне живущих животных, чего не скажешь ни об одном представителе туника. Зато туники могли бы «похвалиться» рекордами на молекулярном уровне, в том числе высокой скоростью эволюционных изменений в геномах, самым малым геномом из числа найденных у хордовых, а также быстротой развития и смены поколений (см. [41, 72, 86]). Исследования по эволюции генома оболочников будут рассмотрены ниже.

## 2.2. ФИЛОГЕНОМНЫЙ АНАЛИЗ

Филогенетическая близость оболочников, а не головохордовых, к позвоночным была подтверждена

сравнением полностью секвенированного генома ланцетника с секвенированными геномами других хордовых или достаточно полными наборами характеристических экспрессируемых последовательностей (expressed sequence tags, EST), что позволило выделить 1090 генов, общих для 12 исследованных видов – от кишечнополостных до позвоночных, включая человека [64]. Приняты во внимание также данные полного секвенирования геномов оболочников *Ciona intestinalis*, *Ciona savignyi* и *Oikopleura dioica* (см. ниже). Филогенетическая система хордовых, предполагающая более близкие сестринские отношения между оболочниками и позвоночными, чем между позвоночными и головохордовыми, поддерживается в подавляющем большинстве обобщающих публикаций [9, 23, 27, 28, 41, 55, 62, 64, 75], за немногими исключениями [83, 84].

Надежность построения филогенетического древа по любым признакам зависит как от числа принимаемых во внимание показателей, так и от числа учтенных видов в таксонах, отношения между которыми подлежат выяснению. Чем больше и того, и другого, тем лучше. Но увеличению числа молекулярно-биологических характеристик, таких как нуклеотидные последовательности генов или определенные сочетания и порядок расположения генов на протяженных участках ДНК, трудно совместить с увеличением численностей изучаемых выборок разных видов организмов, поскольку секвенирование все еще является дорогостоящей, длительной и не вполне общедоступной процедурой.

Крайний вариант первого подхода (максимизация числа признаков) представляют собой пока еще единичные работы, где проводится сопоставление полностью или в значительной степени секвенированных геномов (филогеномика) [11, 35].

Крайние варианты второго подхода представлены более многочисленными работами, где сопоставляются нуклеотидные последовательности какого-либо одного гена или аминокислотные последовательности одного белка, зато у большого числа таксонов более высокого уровня (низкого ранга), представленных в некоторых случаях даже несколькими организмами, в пределах каждого из сравниваемых таксонов более низкого уровня (высокого ранга). В качестве стандартов для такого анализа приняты ген 18S-субъединицы рибосом и митохондриальный геном, имеющиеся практически у всех эукариот. Оба признака исследованы при включении туника (см. [32, 35, 85, 92]).

Компромиссные варианты представлены работами, где можно усмотреть стремление к оптимизации соотношения между числом учтенных признаков (от десятков до нескольких сотен секвенированных генов) и числом изученных организмов и таксонов. Примерами такого подхода являются широко цитируемая ра-

бота [22], в которой на основании изучения примерно сотни генов туникаты были поставлены в позицию сестринского таксона относительно позвоночных, а также исследование по анализу 35 генов «домашнего хозяйства», общих для широкого диапазона вторичноротых, которая подтвердила монофилию туникат и позвоночных [91].

С учетом еще и внутривидового генетического полиморфизма неудивительны различия между филогенетическими древами, построенными по разным признакам и/или с использованием разных процедур построения. О высокой надежности выводов можно говорить, когда к одинаковым результатам приводит использование разных признаков и/или разных процедур. Подводные камни молекулярной филогении и пути преодоления трудностей описаны в ряде обзоров [11, 28, 29, 90] и подробно обсуждены в применении к конкретным случаям в цитированных здесь работах, поэтому далее комментарии на эту тему будут сведены к минимуму.

Полное секвенирование генома асцидий достигнуто для *Ciona intestinalis* в 2002 г. [20] и *Ciona savignyi* в 2007 г. [80], для сальпы *Salpa thompsoni* – совсем недавно [48], и в настоящее время продолжается выполнение проектов по расшифровке генов еще нескольких представителей Ascidiacea. Геном аппендикулярии *Oikopleura dioica* был секвенирован в 2010 г. [24], но к 2008 г., когда был получен набросок генома ланцетника *Branchiostoma floridae* [64], геном этой аппендикулярии был изучен достаточно полно [74], чтобы учесть его при составлении филогенетического древа вторичноротых на основании последовательностей 1090 генов, общих для изученных представителей разных таксонов. В результате была подтверждена сестринская позиция туникат относительно черепных, а также продемонстрирована особая позиция аппендикулярий среди других оболочников.

Первый из этих выводов в настоящее время принимается за основу большинством исследовательских групп, активно работающих в этой области, о чем свидетельствуют практически все ссылки, цитированные в этом разделе. Дополнительными признаками монофилии позвоночных и туникат на уровне конкретных генов являются свойственные только этим таксонам особенности доменной организации генов семейства кадхеринов и уникальные инсерции в кодирующих участках генов коллагена [23], а также наличие только у них одной из микро-РНК (см. ниже), обозначаемой как miR-196 [13]<sup>2</sup>.

<sup>2</sup> Растущее признание монофилии оболочников и позвоночных отражено в тенденции использовать для всей этой клады общее обозначение, в качестве которого все чаще фигурирует термин Olfactores («обоняльщики») [23, 91], что вызывает не лишние оснований протесты. Дело в том, что термин этот был предложен еще в 1991 г. (Jefferies, 1991, цит. по [23]), когда гипотеза о монофилии туникат и

Сравнение геномов ланцетника, позвоночных и туникат показывает, что эволюция позвоночных от общего с туникатами предка сопровождалась ростом размеров генома и разнообразия генов, тогда как основной тенденцией молекулярной эволюции туникат было уменьшение размеров генома и снижение числа генов. В результате этого *O. dioica* является обладателем самого малого генома среди найденных у многоклеточных животных – около 70 млн пар оснований (18 тыс. структурных генов); для сравнения (в млн пар оснований, в скобках указаны оценки числа генов): асцидия *C. intestinalis* 170 (14000), ланцетник *B. floridae* 520 (35000), рыба-зебра *Danio rerio* 1500 (26000), курица *Gallus gallus* 1100 (17000), человек *Homo sapiens* 3200 (21500), дрозофила *D. melanogaster* 170 (14000), нематода *C. elegans* 100 (20000) [55].

Наиболее вероятной причиной роста размеров геномов позвоночных считается серия полногеномных удвоений с последующей диверсификацией функций между паралогичными генами. Второй причиной является рост количества некодирующей ДНК, в том числе cis-регуляторных элементов, связывающих транскрипционные факторы, и того, что ранее именовалось «бросовой ДНК» (junk DNA), которая, как оказалось, играет важнейшую роль в организации экспрессии структурных генов, особенно на ранних этапах эмбриогенеза. Число структурных и регуляторных генов при этом, напротив, может даже сокращаться (если сравнить ланцетника с рыбой-зеброй, а ту – с человеком), но это сокращение может быть отчасти связано с приобретением способности кодировать несколько белков одной нуклеотидной последовательностью благодаря альтернативному сплайсингу, то есть с повышением компактности и эффективности кодирования [55].

Тенденция к сокращению размера генома у туникат реализовалась через снижение уровня дубликации отдельных генов и общего числа разных генов и уменьшение размеров и числа интронов и размеров межгенных последовательностей ДНК. И ядерный, и митохондриальный геномы оболочников эволюционировали много быстрее, чем геномы головохордовых и позвоночных. Кроме количественных сдвигов, у туникат отмечена исключительно высокая скорость изменений в нуклеотидных последовательностях генов «домашнего хозяйства» (housekeeping), обычно

позвоночных была высказана на основании наличия структур, предположительно представляющих собой обонятельный аппарат, которые были найдены в ископаемых остатках, отнесенных к общим предкам туникат и позвоночных. Однако тогда это в комплексе с другими гипотезами того же автора, так и не подтвержденными, шло настолько вразрез с общепринятыми понятиями, что термин привиться не мог, а в настоящее время для объединения оболочников и позвоночных в одну кладу есть более основательные причины. Тем не менее, термин Olfactores выжил.

относимых к числу высоко консервативных: у асцидий, особенно Aplousobranchia, она в среднем в два раза выше, чем у позвоночных, а по отдельным генам и до восьми раз выше. Причины изменений в генах усматриваются скорее в повышении частоты мутаций, чем в усилении давления отбора и в ослаблении ограничений на возможные изменения в силу упрощения контекста для экспрессии генов [91].

Тенденция к общему сокращению генома, а также к изменениям в нуклеотидных последовательностях генов и в порядке расположения генов достигла наибольшей выраженности у аппендикулярий, если судить по *O. dioica*. Интересно, что у этих туникат среди утерянных значатся механизмы прямой репарации двухнитевых разрывов ДНК. Стоит также отметить редко встречающийся у эукариот, в отличие от прокариот, и совершенно не свойственный хордовым полицистронный способ управления генной экспрессией (несколько генов под одним управляющим элементом, подобно оперонам у бактерий). Эти и другие уникальные особенности организации генома *O. dioica* рассмотрены в обзоре [15].

Геном аппендикулярии *O. dioica*, который был выбран для секвенирования по причине самого малого размера (менее 70 Mb в 4 хромосомах) в сравнении с любыми другими животными, использованными в филогеномном анализе, ставит аппендикулярий в позицию сестринского таксона относительно всех остальных туникат (Delsuc et al., 2006, 2008; Tsagko-georga et al., 2010)<sup>3</sup>. Однако в силу ряда признаков, в том числе той же уникально малой величины генома, выбор *O. dioica* может быть не самым удачным для такого анализа. Надежность филогеномных выводов снижает также и исключительно высокая скорость генетических изменений, свойственная *O. dioica*, поскольку она увеличивает внутривидовую изменчивость и повышает кажущийся «таксономический вес» организма.

### 2.3. Анализ гена 18S-РНК

Результатам филогеномного анализа туникат противоречат некоторые исследования с использованием только одного гена, а именно 18S-РНК, но при более высокой представленности разных видов в анализируемых таксонах. В работе [92] аппендикулярии представлены четырьмя видами (три из рода *Oikopleura* и один из рода *Megalocercus*). Однако эти исследования дают основания к пересмотру других аспектов традиционной классификации туникат. В частности, получается, что асцидии представляют собой парафилиетический таксон в том смысле, что из трех обычно выделяемых групп Phlebobranchia, Aplousobranchia и

Stolidobranchia две первых объединяются в один монофилиетический таксон вместе с Thaliacea (свободноплавающими туникатами – огнетелками, бочончиками и сальпами), а Stolidobranchia образуют отдельный монофилиетический таксон, более близкий к Appendicularia.

Ранее ответвление аппендикулярий от общей линии Ascidiacea и Thaliacea подтверждено в работе [32], где ген 18S-РНК использовался с целью проанализировать филогенетические отношения у 40 видов Thaliacea, а в качестве взятой для сравнения аппендикулярии фигурировала все та же *O. dioica*. При этом результаты, относящиеся к девяти проанализированным видам асцидий, соответствуют включению Aplousobranchia в пределы Phlebobranchia, а Thaliacea и Stolidobranchia образуют отдельные таксоны одинакового ранга.

### 2.4. Исследования митогенома

Попытки уточнить филогенетические отношения туникат с другими хордовыми и между собой предпринимались при использовании анализа изменений в митохондриальном геноме (см. [33, 66, 81]).

К настоящему времени имеются полные описания митогеномов около 2000 видов многоклеточных. Обычно митохондриальная ДНК животных содержит 13 генов, кодирующих белки дыхательной цепи, два гена митохондриальных рибосомальных РНК и 22 гена транспортных РНК, которые расположены на двух цепях кольцевой ДНК длиной 14–15 тыс. пар оснований в определенном, лишь при немногих нарушениях, порядке для каждого крупного таксона. Только у туникат из числа вторичноротых все митохондриальные гены расположены на одной цепи ДНК, тогда как у всех остальных – часть генов t-РНК кодируется комплементарной цепью. Высокая скорость изменений, присущая ядерному геному туникат, свойственна и их митохондриальному геному, где она проявляется в сильной изменчивости порядка расположения генов даже у близкородственных видов. Сестринские отношения между туникатами и черепными подтверждены исследованиями митогенома в работе [78], но этот вывод оспаривается в работе [84]. Аппендикулярии не были включены в анализ ни в одном из митогеномных исследований.

Анализ митогенома все шире применяется для отслеживания эволюционных изменений на уровне родов и видов. У оболочников отмечена очень высокая, в сравнении с другими таксонами, степень внутривидовой вариабельности митогеномов, достигающая в ряде случаев уровня межвидовых различий. Эти данные квалифицируются как свидетельство продолжающегося видообразования, в частности, выражающегося в виде наличия «скрытых» (cryptic) видов, неразличимых по морфологическим признакам [33].

<sup>3</sup> Впервые такое предположение сделал Освальд Зелигер в 1885 г.: Seeliger, O. 1885. Die Entwicklungsgeschichte der sozialen Asciden. Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft, 18: 45–120 (цит. по [21]).

Высокая генетическая изменчивость оболочников, проявляющаяся и на уровне митогеномов, повышает способность популяций этих организмов адаптироваться к разным условиям, что делает их высоко инвазивными. В условиях глобального потепления высокая способность популяций оболочников к адаптации превращает некоторые их виды в реальную угрозу для биоразнообразия и экологического равновесия в ряде морских биоценозов [60, 66, 81].

## 2.5. Микро-РНК

В последнее время в качестве молекулярно-генетического признака для филогенетического анализа стали использоваться микро-РНК (miR) [13, 48, 94]. Эти получившие известность относительно недавно (впервые описаны у нематоды *C. elegans* в 1993 г., а широкое признание биологической роли началось в 2000-х гг.) некодирующие транскрипты длиной 18–25 нуклеотидов являются важнейшими регуляторами генной экспрессии, выполняющими свои функции путем гибридизации с нетранслируемыми комплементарными участками мРНК на рибосомах, которое приводит к ингибированию трансляции, включая трансляцию мРНК *Нох*-генов (см. [56]). Одна miR может таким путем блокировать экспрессию сразу нескольких генов. С другой стороны, сами гены многих miR организованы в кластеры, находящиеся под общим транскрипционным контролем (см. [39]).

Показано, что микро-РНК выполняют важную функцию в регуляции самообновления и дифференцировки стволовых клеток. Специфическая микро-РНК, взаимодействующая с белком Piwi (piRNA, Piwi-interactingRNA), участвует в поддержании недифференцированного состояния и пролиферативной способности гаметогенных стволовых клеток. Взаимодействия piRNA с белками Piwi играют ключевую роль в поддержании стволовых гаметогенных стволовых клеток, супрессии транспозонов и мРНК, определении структуры хроматина (см. [76]).

Эволюция miR подробно рассмотрена в обзоре [13]. Ниже отмечены некоторые важные в данном контексте моменты.

Нуклеотидные последовательности miR весьма консервативны. В эволюции менялись не сами miR, а их репертуар. У последнего общего предка многоклеточных животных они, по-видимому, отсутствовали. Расширение репертуара miR всякий раз связано с принципиальным увеличением сложности организмов, а самые значительные события такого рода приходится на периоды ответвления вторичноротых, позвоночных, плацентарных и приматов. У человека число miR может достигать до 1000, причем сейчас идентифицированы примерно 750. В эволюции многоклеточных животных происходила также потеря части семейств микро-РНК, ясно проявившаяся у представителей

оболочников, претерпевших резкую реорганизацию системы miРНК [39].

Максимальное число miR, идентифицированных у ланцетников, составляет 152, у асцидий *C. intestinalis* – 331. При этом у асцидий отсутствуют некоторые miR, найденные у ланцетника, но число miR, общих с позвоночными, у асцидий больше, чем у ланцетников, и только у позвоночных и туникат найдена miR-196 (см. [6, 39]).

В общем, данные по miR соответствуют вышеописанным тенденциям молекулярной эволюции туникат, которые в этом смысле ближе к позвоночным, чем головохордовые, но характеризуются существенной редукцией генетического аппарата и его высокой изменчивостью вплоть до приобретения уникальных особенностей. Редукция и изменчивость могут быть наиболее выраженными у аппендикулярных, коль скоро у *O. dioica* число идентифицированных miR не превышает 50.

## 2.6. Эволюционные преобразования системы *Нох*-генов

У Metazoa многие транскрипционные факторы, принадлежащие к числу наиболее структурно и функционально консервативных семейств, кодируются содержащими гомеобокс генами, игравшими важнейшую роль в эволюции животных. Гомеобоксом называют 180-нуклеотидную последовательность, кодирующую состоящий из 60 аминокислотных остатков ДНК-связывающий домен (гомеодомен). В эволюции Metazoa число генов, содержащих гомеобокс, увеличивается от довольно простого набора до высоко диверсифицированного инструментария. Среди гомеобокс-содержащих генов ключевая роль в эволюционных преобразованиях билатеральных животных принадлежит системе *Нох*-генов, контролирующей пространственно-временной паттерн строения тела (см. [19, 30, 42, 44]).

В результате последовательных тандемных дупликаций из гипотетического ProtoНох-кластера еще до появления билатерального плана строения возникли кластеры *Нох*-, *ParaНох*- и *НК*-генов [42]. Гены *Нох*-кластеров демонстрируют упорядочение транскрипции вдоль переднезадней оси: *Нох*-гены, расположенные ближе к 3'-концу кластера, экспрессируются ближе к переднему концу зародыша и раньше, чем их 5'-ассоциированные соседи, проявляя пространственно-временную коллинеарность. Таким образом, генетические механизмы, детерминирующие переднезадний план строения тела и весь комплекс основных черт билатеральных животных связаны с порядком расположения функционирующих *Нох*-генов в их кластере [19, 26, 30, 42, 44, 64].

Макроэволюционные изменения плана строения Bilateria в значительной мере обусловлены контролем



со стороны генов Нох-кластера, а также сестринских ParaНох- и НК-кластеров. Система координированно действующих кластерных генов специфична для билатеральных животных; число *Hox*-, *ParaHox*-генов, коррелирует с возрастанием сложности плана строения и переднезадней диверсификацией билатеральных животных. В ходе эволюции билатеральных животных происходило существенное увеличение числа *Hox*-, *ParaHox*-генов путем генных дупликаций; при этом часть генов может быть утрачена; в итоге представители ветвей Lophotrochozoa, Ecdysozoa и Deuterostomia имеют различные наборы *Hox*-генов [30, 35].

Предполагается, что дупликации *ProtoHox*-гена привели к появлению ProtoНох-кластера у общего предка Eumetazoa, который дал начало паралогичным сестринским Нох- и ParaНох-кластерам, образование которых послужило генетической основой возникновения и дивергенции билатеральных трехслойных животных; а пространственно-временная колинеарность и упорядоченность активации генов Нох-кластера сделали возможным построение тела крупных, сложно организованных животных (см. [42]).

Организация Нох-кластера изучена у представителей всех трех подтипов хордовых, Cephalochordata, Urochordata и Vertebrata (рис. 5).

Нох-кластеры могут быть организованными, дезорганизованными, расщепленными и атомизированными [26].

Ланцетник *Branchiostoma* имеет один непрерывный организованный Нох-кластер, включающий гены от *Hox1* до *Hox14* и добавочный ген *Hox15*, отсутствующий у других вторичноротых (и не показанный на

рис. 5). В целом экспрессия *Hox*-генов ланцетника проявляет выраженную пространственно-временную колинеарность [19].

У изученных представителей оболочников найдены радикальные изменения Нох-системы с утратой в той или иной мере ее анцестральной организации и дезинтеграцией кластера *Hox*-генов [19]. Показано, что наиболее дезинтегрированным, дезорганизованным и атомизированным *Hox*-кластером обладает аппендикулярия *Oikopleura dioica*: у этого вида единый Нох-кластер отсутствует, и девять *Hox*-генов рассеяны по всему геному [74]. У *Oikopleura* утрачены четыре гена: *Hox2*, *Hox3*, *Hox5* и *Hox6*, и сохранившиеся *Hox*-гены диспергированы в геноме в большей мере, чем у любого другого исследованного до сих пор животного [19, 26, 44, 74] (рис. 5).

У асцидии *Ciona intestinalis* кластер расщеплен, неполон и частично дезорганизован, хотя генная экспрессия сохраняет остатки колинеарности [44]. У *C. intestinalis* 4 гена *Hox* утрачены, а кластер распался на три группы. У *O. dioica* утрачен еще один *Hox*-ген, зато один из оставшихся дублирован, и все расположены отдельно каждый от других (см. [14]).

*O. dioica* и *C. intestinalis* обладают одним и тем же числом *Hox*-генов, но различным их набором. Асцидии потеряли гены *Hox7*, *Hox8*, *Hox9* и *Hox11* [30, 74]. Помимо обширной потери *Hox*-генов и расщепления Нох-кластера, у *C. intestinalis* нарушена последовательность расположения *Hox*-генов и колинеарность их экспрессии [19, 30]. Но, как заметил Ферье [30], строго говоря, нельзя судить о колинеарности в случаях потери целостности Нох-кластера и упорядоченного расположения *Hox*-генов вдоль хромосомы.

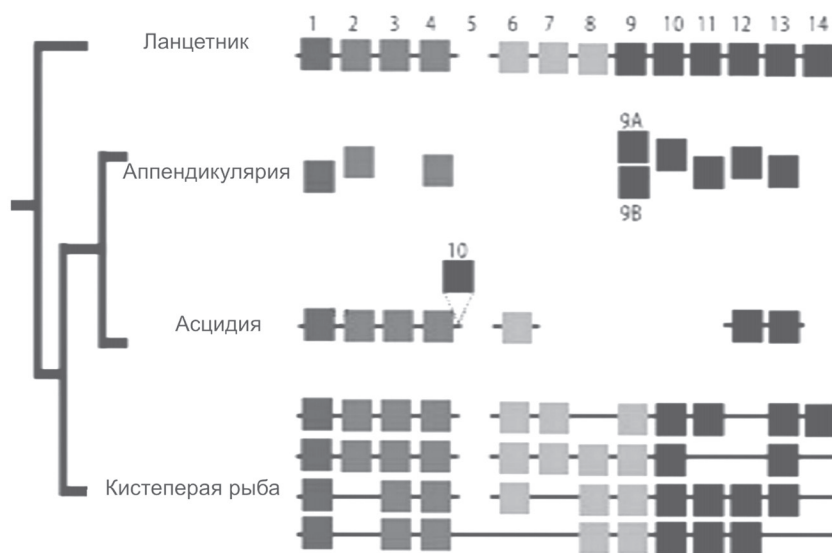


Рис. 5. Организация ортологичных генов Нох-кластеров у хордовых животных [86]

Таким образом, у изученных оболочников обнаружена потеря организованного Нох-кластера, утрата части *Hox*-генов, а также потеря *ParaHox*-генов; тотальная потеря кластеризации *Hox*-генов у *O. dioica* уникальна для Metazoa, а частичная потеря кластеризации уникальна для хордовых [19, 30, 44, 64]. Нарушенная организация Нох-кластера и потеря нескольких *Hox*-генов отражается в модифицированной морфологии взрослых оболочников [19].

В геномах всех представителей беспозвоночных животных, включая беспозвоночных представителей хордовых, содержится один Нох-кластер (если он не дезинтегрирован), тогда как в эволюционной линии позвоночных происходили полногеномные дубликации. В ходе эволюции позвоночных в результате последовательных раундов дубликации всего генома, двукратной у наземных позвоночных и трехкратной у костистых рыб, произошло увеличение числа Нох-кластеров до четырех у тетраподных позвоночных и большего числа этих кластеров у костистых рыб. В ходе диверсификации позвоночных многие *Hox*-гены были потеряны в разных линиях, в результате чего ни один кластер позвоночных не обладает паралогами всех групп этих генов, то есть каждый Нох-кластер неполон. Каждый из четырех Нох-кластеров млекопитающих, возникших путем дубликации из единого анцестрального Нох-кластера, содержит 8–10 генов из 13 групп паралогов, в целом 39 генов (см. [19, 42, 64]).

В эволюционной линии хордовых-позвоночных выявлена удивительная консервативность генома с наследованием большинства предковых генов, сохранением целостности Нох-кластеров и консерватизма их функций [19, 26, 64]. Предполагается, что предок хордовых и, весьма определенно, предок позвоночных имел 14 генов Нох-кластера (см. [30]).

Последовательность экспрессии Нох-генов во времени у хордовых регулируется ретиноидами. Повышение уровня ретиноевой кислоты сопровождается расширением области деконденсированного хроматина в месте расположения Нох-кластера и последовательным вовлечением все новых генов этого кластера в транскрипцию. Однако у туникат порядок экспрессии *Hox*-генов от ретиноидов не зависит, хотя сам этот механизм – от синтеза ретиноевой кислоты до рецепторов к ней и последующих эффекторных механизмов – сохранился. А у аппендикулярий даже это все утеряно [14, 53, 54, 57]. Но именно у аппендикулярий из всех туникат во взрослом состоянии сохраняется общий план строения хордовых. Таким образом, из исследований на туникатах можно сделать вывод, что этот план строения может определяться не только порядком расположения *Hox*-генов и зависимостью их экспрессии от ретиноидов, но и другими, в настоящее время неизвестными взаимодействиями, способными играть самостоятельную роль.

Туникаты могут быть весьма удобным объектом для исследований по этому вопросу, поскольку у них относительно простое строение и, вследствие общей редукции генетического аппарата, относительно мал репертуар транскрипционных факторов, участвующих в организации и регуляции генных взаимодействий (сетей), в том числе с участием *Hox*-генов. Например, у *Ciona* «всего лишь» около 700 транскрипционных факторов, а не 3000, как у млекопитающих, но и это число превосходит способность человеческого мозга учитывать все возможные взаимодействия. По этой причине все более широкое признание получает построение компьютерных моделей генных взаимодействий и создание баз данных, куда стекались бы получаемые разными авторами сведения, подлежащие учету. Туникаты оказываются среди организмов, которые ближе всего по своей реальной сложности к тому уровню, с которым уже способны оперировать такие модели. В качестве референтных организмов для их построения фигурируют *C. intestinalis* и *O. dioica*. Для *Ciona* уже построены на основе базы данных ANISEED модели генных сетей, включающие тысячи паттернов регуляторных взаимодействий [69, 89]. Для *O. dioica* создана база данных OICOBASE [18]. Одна из задач, решаемых с ее помощью, состоит в накоплении данных о транскриптах, выявляемых в разных клетках на разных стадиях развития, для последующего сопоставления с реконструкцией развития клеточных линий в эмбриогенезе при разрешении до уровня единичных клеток, как это уже сделано, например, в исследованиях развития хвоста личинки *Ciona* из хвостовой почки [58].

Таким образом, начало 2000-х гг. ознаменовалось заметным прогрессом в понимании связей между генотипом, фенотипом и филогенезом оболочников. Но филогенетические отношения, выводимые на этом основании, не всегда соответствуют тем, которые устоялись на основе прямого сопоставления рассмотренных выше морфофункциональных признаков. Помочь в разрешении таких противоречий может выяснение связей между генетическими и морфофункциональными признаками.

### 3. ГЕНОМНО-МОРФОГЕНЕТИЧЕСКИЕ КОРРЕЛЯЦИИ: ВАРИАЦИИ НА ТЕМУ «EVO-DEVO»

Эволюционный успех позвоночных в существенной мере был обеспечен последовательными дубликациями комплекса *Hox*-генов и сопутствующими надстройками генных регуляторных сетей. Число *Hox*-генов коррелирует со сложностью плана строения животных. Морфологическая сложность организма зависит также от коллинеарности и топологической организации кластера и от вторичной потери части этих генов [19, 26, 30, 42, 64].

Сопоставление данных об организации Нох- и ParaНох-кластеров с проявлением временной коллинеарности привело к появлению гипотезы о корреляции целостности кластеров со скоростью эмбриогенеза (см. [19, 25]). У видов с дезинтегрированным, как у аппендикулярии *Oikopleura dioica*, или расщепленным, как у асцидии *Ciona* (а также у дрозофил и нематоды *C. elegans*), Нох-кластером наблюдается быстрое эмбриональное развитие. Предполагается, что быстрый эмбриогенез не дает возможности для постепенного развертывания временной последовательности экспрессии Нох-генов, тогда как пространственная коллинеарность еще сохраняется. Для временной координации экспрессии Нох-генов, возможной у животных с медленным эмбриогенезом и более долгим периодом последовательного развертывания экспрессии Нох-генов, вероятно, необходим целостный интегрированный кластер Нох-генов. Животным с расщепленным или дезинтегрированным кластером свойствен вторичный быстрый эмбриогенез с малым числом клеток и детерминированным, мозаичным развитием [44, 73].

Среди хордовых исключительное положение в этом смысле занимают оболочники, у изученных представителей которых, аппендикулярии *Oikopleura* и асцидии *Ciona*, обнаружена потеря целостности Нох-кластера и ряда Нох-генов, коррелирующая с существенным преобразованием анцестральной морфологии [19, 44].

Корреляция целостности Нох-кластеров и временной коллинеарности со скоростью и характером эмбриогенеза позволяет постулировать существование двух эволюционных стратегий у разных таксономических групп билатеральных животных при учете эволюционного вклада гетерохронии (неотении либо прогенеза).

Гетерохронии – это изменения последовательности процессов развития, их скорости и сроков проявления анцестральных признаков, которые приводят к изменениям морфологических признаков и плана строения тела при формировании таксонов разного ранга, включая позвоночных (см. [45, 46]).

Наиболее часто рассматриваемый тип гетерохронии – педоморфоз, представленный неотенией и прогенезом (неотения – замедление появления соматических признаков, прогенез – ускорение репродуктивного созревания). При неотении за счет относительного замедления скорости развития тела возникает крупный взрослый организм с анцестральными характеристиками ранних или личиночных стадий развития. В случае прогенеза ускорение развития и раннее половое созревание продуцирует взрослых меньшего размера. Упомянутая выше адультация может быть названа прогенезом. Возможно также «переразвитие» отдельных соматических признаков или их комплекса, именуемое пераморфозом.

Педоморфоз открывает широкие возможности для крупномасштабных эволюционных перестроек с возникновением новых таксонов животного мира путем скачкообразного изменения организации за счет исчезновения поздних стадий развития. Педоморфоз по типу неотении позволяет избежать специализации и может привести к глобальному изменению онтогенеза, способному открыть перед организмом новую адаптивную зону и возможность макроэволюционных преобразований. Неотения многократно выявлена в эволюционных исследованиях: неотенические признаки найдены у птиц, млекопитающих и человека, включая аллометрическое увеличение объема мозга и проявление ряда эмбриональных признаков во взрослом состоянии (см. [65]).

На систему геномных корреляций накладываются эпигеномные взаимодействия. Важную морфогенетическую роль выполняют клеточные ресурсы роста, межклеточные взаимодействия, движения клеток и клеточных пластов. Регулятивное развитие, типичное для хордовых и большинства *Deuterostomia*, коррелирует с «избыточностью» клеточного материала и возможностью селекции на клеточном уровне в пределах организма, что показано, например, для нейробластов и иммунокомпетентных клеток позвоночных (см. [6]). Сохранение недифференцированного состояния и митотической активности эмбриональных и стволовых клеток со сдвигом цитодифференциации на более поздние стадии онтогенеза – проявление локальной гетерохронии. Возникновение какой-либо новой популяции недифференцированных и пролиферирующих стволовых клеток, подобных в этом отношении эмбриональным клеткам, можно рассматривать как гетерохронию в виде локального эмбриоморфоза. У многоклеточных с большими размерами и обилием тканей значительно больше возможностей для «разнесения» экспрессии паралофов генов во времени и пространстве, что очень важно в связи с умножением числа Нох-кластеров у позвоночных (см. [45, 46]).

В развитие идей Холла [36] кажется логичным в качестве четвертого зародышевого листка позвоночных (и хордовых) рассматривать всю нервную пластинку вместе с прилегающим клеточным материалом будущего нервного гребня. Именно нервную пластинку можно считать четвертым зародышевым листком позвоночных, выделяющимся из эктодермы подобно тому, как мезодерма отделяется от энтодермы, и именовать нейродермой [46]. Появление нервной пластинки как четвертого зародышевого листка (нейродермы) – ароморфная эволюционная инновация хордовых-позвоночных, обеспечившая возникновение огромного клеточного ресурса нейрогенеза и быструю эволюцию мозга.

Увеличение ресурсов стволовых клеток и длительности развития способствует расширению эволюци-

онного потенциала и ароморфным преобразованиям, что наиболее выражено у позвоночных, в эволюции которых велик вклад неотении в сочетании с пераморфозом. Примеры гетерохроний включают неотенические признаки млекопитающих и человека, в том числе аллометрическое увеличение объема мозга. У обезьян и человека плод рождается с большим мозгом и маленькой массой тела, затем масса тела растет намного быстрее, чем мозг. Появление огромного нейрогенного клеточного субстрата привело к образованию неокортекса млекопитающих, развитию памяти и мышления и появлению внегеномных систем передачи информации (см. [6]). Хордовые предки позвоночных избежали избыточной специализации и потерь генных регуляторных систем, расширив свой эволюционный потенциал [67].

Альтернативная эволюционная направленность проявилась у организмов, претерпевших в ходе эволюции радикальные перестройки Нох-кластеров и характеризующихся детерминированным развитием и малоклеточностью зародышей. Предполагается, что в эволюции оболочников среди Chordata, а также представителей Ecdysozoa, доминировал прогенез, коррелирующий с малыми размерами организма, коротким жизненным циклом, быстрым половым созреванием, высокой смертностью и высокой скоростью эволюции.

У позвоночных головной мозг эволюционировал в непосредственной связи с головой, способствующей переходу к активному добыванию пищи вместо фильтрации. Голова формируется клетками, которые мигрируют из нервного гребня и эпителиальных плакод на ранних стадиях эмбриогенеза. Образующие нервный гребень клетки обнаруживаются уже на краях нервной пластинки, которые при ее сворачивании в нервную трубку смыкаются и при этом слегка выступают наружу в виде гребня. Нервный гребень найден у позвоночных и у туникат, например, у асцидии *Ciona intestinalis*, но не у ланцетников. Но у туникат имеющиеся в нервном гребне клетки, похожие на способные к миграции меланоциты нервного гребня позвоночных, в процессе нормального развития не проявляют способность ни к миграции, ни к эпителиально-мезенхимальному превращению, благодаря которым у позвоночных генерируется все многообразие клеточных типов, формирующих голову. Вместе с тем, некоторые гены, необходимые для этого, у туникат есть и экспрессируются, в частности, в мезенхимных клетках мезодермального происхождения, в том числе тех, которые мигрируют в тунику. Однако в меланоцитах нервного гребня, имеющих эктодермальное происхождение, их экспрессия подавлена. У позвоночных это подавление снимается действием транскрипционного фактора Twist. У *Ciona* есть три транскрипционных фактора, родственных фактору Twist у млекопитающих, но ни один из них не экспрессируется в меланоцитах нервного гребня. При экспе-

риментальной индукции Twist меланоциты нервного гребня *Ciona* становятся способными к миграции и дифференцировке в клеточные типы, участвующие у позвоночных в формировании головы [8]. Таким образом возможно, что именно изменение паттерна экспрессии Twist у общих предков туникат и позвоночных создало ситуацию, благодаря которой формирование головы стало возможным, но впоследствии эта возможность у туникат была подавлена за ненадобностью. Более того, подавлять экспрессию Twist «по умолчанию» – вне ситуации, делающей ее временно необходимой в эмбриогенезе, – может быть даже нужно по причине того, что иначе она приводит к злокачественным опухолям. Действительно, эпителиально-мезенхимную трансформацию претерпевают клетки раковых опухолей на стадии метастазирования. Поэтому исследования на туникатах могут дать важную информацию о генных сетях, задействованных в этом процессе.

### **ЗАКЛЮЧЕНИЕ: АЛЬТЕРНАТИВНЫЕ ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ТРАЕКТОРИИ**

Интеграция данных палеонтологии, биологии развития и молекулярной генетики с эволюционной биологией создает новую основу для понимания эволюционных преобразований.

Особенности морфофункциональной организации и развития позвоночных, с одной стороны, и туникат, с другой стороны, дают ясно выраженные, почти предельные примеры альтернативных эволюционных тенденций с преобладанием соответственно неотении либо прогенеза.

Неотения коррелирует с увеличением размера тела, появлением новых клеточных ресурсов развития, удлинением периода роста и пластичностью, способствуя расширению эволюционных возможностей и ароморфным преобразованиям. Вклад неотении с увеличением ресурсов стволовых клеток как локального эмбриоморфоза наиболее выражен в эволюции хордовых, особенно позвоночных. Увеличение ресурсов стволовых клеток и длительности развития способствует расширению эволюционного потенциала и ароморфным преобразованиям, что наиболее выражено у высших представителей позвоночных, в эволюции которых велик вклад неотении в сочетании с пераморфозом. Такое сочетание коррелирует с отбором на увеличение размера тела и удлинение жизни.

Альтернативная эволюционная стратегия проявилась у организмов с детерминированным (мозаичным) развитием и малоклеточностью. Предполагается, что в эволюции оболочников доминировал прогенез (адультация), что коррелирует с быстрым половым созреванием, малыми размерами организма, коротким жизненным циклом, обеспечивая быстрый рост популяций и освоение новых экологических ниш. Однако такие эволюционные изменения оказываются лишь

идиоадаптациями [45, 46]. Они дают возможность быстрого роста популяции и освоения новых экологических ниш, но ведут к эволюционному регрессу.

Несмотря на упрощение генома, асцидии, как и все оболочники, в том числе аппендикулярии, представлены вполне успешными видами, населяющими в больших количествах практически все участки мирового океана [21, 41, 75, 86]. Аппендикулярии составляют значительную часть планктона и могут местами накапливать столь большую биомассу, что ее приходится учитывать в локальных биогеохимических циклах углерода [96]. Дело в том, что в домиках аппендикулярий, основу которых составляет целлюлоза, велико содержание углерода. Сбрасываемые при регулярном обновлении домики аппендикулярий оседают на дно, и вместе с ними фиксируется значительное количество углерода, пошедшего на их построение.

Неожиданным аспектом этого процесса стало то, что вместе с домиками и фильтрационными органами

аппендикулярий на дно в больших количествах могут уходить захваченные (сорбированные) ими мелкие фрагменты пластмасс, образующиеся в результате механического разрушения продуктов антропогенного загрязнения океана. С одной стороны, это способствует очищению воды, но в конечном счете может иметь пагубные последствия для донных экосистем [49].

Интересно, что перенос гена *CelS* к предкам туникат, тем более столь удачный, был случайным событием, совершенно необязательным. Не будь его, не было бы никаких туникат. И кто бы тогда занял их немаловажное ныне место в морских экосистемах, и как вообще пошла бы эволюция жизни на Земле?

Ответ на вопросы, имеющие фундаментальное значение для понимания происхождения и эволюции хордовых, в том числе человека, может дать продолжение исследований туникат по направлениям, которые обозначены уже выполненными работами, в том числе рассмотренными выше.

## Литература

### Список русскоязычной литературы

1. Ахмадиева АВ, Шукалюк АИ, Александрова ЯН, Исаева ВВ. Стволовые клетки в бесполом размножении колониальной асцидии *Botryllus tuberatus* (Tunicata: Ascidiacea). *Биология моря*. 2007;33(3):217-2.
2. Беклемишев ВН. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. Т. 1. М.; 1964.
3. Иванова-Казас ОМ. Бесполое размножение животных. Л.: Изд-во ЛГУ; 1977.
4. Иванова-Казас ОМ. Очерки по филогении низших хордовых. Труды СПб о-ва естествоиспытателей. 1995;84(4).
5. Иванова-Казас ОМ. Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных. Низшие хордовые. М.; 1978.
6. Озернюк НД, Исаева ВВ. Эволюция онтогенеза. Москва: Товарищество научных КМК; 2016.
7. Федонкин МА, Викерс-Рич П, Сволла БД, Траслер П, Холл М. Новые многоклеточные венда Белого моря, близкие к асцидиям. *Палеонтологический журнал*. 2012;46:3-14.

### Общий список литературы/Reference List

1. Akhmediyeva AV, Shukaliuk AI, Aleksandrova YaN, Isaeva VV. [Stem cells in the vegetative reproduction of the colonial ascidia *Botryllus tuberatus* (Tunicata: Ascidiacea)]. *Biologiya Morya*. 2007;33(3):217-2. (In Russ.)

2. Beklemishev VN. *Osnovy Sravnitel'noy Anatomii Bespozvonochykh* T1. Moscow, 1964. (In Russ.)
3. Ivanova-Kazas OM. *Bespoloye Razmnosheniye Zhivotnykh*. Leningrad: Izdalel'stvo LGU; 1977. (In Russ.)
4. Ivanova-Kazas OM. *Ocherki Filogenii Khordovykh*. Trydy Sankt-Peterburgskogo Obschestva Yestestvoispytateley. 1995;84(4). (In Russ.)
5. Ivanova-Kazas OM. *Sravnitel'naya Embriologiya Bespozvonochnykh Zhivotnykh*. Nisschiye Khordovye. Moscow; 1978. (In Russ.)
6. Ozerniuk ND, Isaeva VV. *Evolutsiya Ontogeneza*. Moscow: KMK; 2016. (In Russ.)
7. Fedonkin MA, Vickers-Rich P, Swalla BD, Traslér P, Hall M. [Novel metazoans of White Sea Vend, which are close to ascidia]. *Paleontologicheskii Zhurnal*. 2012;46:3-14. (In Russ.)
8. Abitua PB, Wagner E, Navarrete IA, Levine M. Identification of a rudimentary neural crest in a non-vertebrate chordate. *Nature*. 2012;491(7427):104-7.
9. Berná L, D'Onofrio G, Alvarez-Valin F. Peculiar patterns of amino acid substitution and conservation in the fast evolving tunicate *Oikopleura dioica*. *Mol Phylogenet Evol*. 2012;62(2):708-17.
10. Berrill NJ. *The Origin of Vertebrates*. Oxford; 1955.
11. Brinkmann H, Philippe H. Animal phylogeny and large-scale sequencing: Progress and pitfalls. *J Systemat Evol*. 2008;46(3):274-6.

12. Brown FD, Prendergast A, Swalla BJ. Man is but a worm: chordate origins. *Genesis*. 2008;46(11):605-13.
13. Candiani S. Focus on mirnas evolution: A perspective from amphioxus. *Brief Functional Genomics*. 2012;11(2):107-17.
14. Canestro C, Yokoi H, Postlethwait JH. Evolutionary developmental biology and genomics. *Nat Rev Genet*. 2007;8(12):932-42.
15. Chavali S, Morais DA, Gough J, Babu MM. Evolution of eukaryotic genome architecture: Insights from the study of a rapidly evolving metazoan, *Oikopleura dioica*: Non-adaptive forces such as elevated mutation rates may influence the evolution of genome architecture. *BioEssays*. 2011;33(8):592-601.
16. Conklin EG. Mosaic development in ascidian eggs. *J Exp Zool*. 1905;2(2):145-223.
17. Crisp A, Boschetti C, Perry M, Tunnacliffe A, Micklem G. Expression of multiple horizontally acquired genes is a hallmark of both vertebrate and invertebrate genomes. *Genome Biol*. 2015;16(1):50.
18. Danks G, Campsteijn C, Parida M, Butcher S, Doddapaneni H, Fu B, et al. OikoBase: a genomics and developmental transcriptomics resource for the urochordate *Oikopleura dioica*. *Nucl Acids Res*. 2013;41(D1):D845-D53.
19. David B, Mooi R. How Hox genes can shed light on the place of echinoderms among the deuterostomes. *EvoDevo*. 2014;5(1):22.
20. Dehal P, Satou Y, Campbell RK, Chapman J, Degnan B, De Tomaso ADB, Di Gregorio A, Gelpke M, Goodstein DM et al. The draft genome of *Ciona intestinalis*: insights into chordate and vertebrate origins. *Science* 2002;298:2157-67.
21. Deibel D, Lowen B. A review of the life cycles and life-history adaptations of pelagic tunicates to environmental conditions. *ICES J Marine Sci*. 2012;69:358-69.
22. Delsuc F, Brinkmann H, Chourrout D, Philippe H. Tunicates and not cephalochordates are the closest living relatives of vertebrates. *Nature*. 2006;439:965-8.
23. Delsuc F, Tsagkogeorga G, Lartillot N, Philippe H. Additional molecular support for the new chordate phylogeny. *Genesis*. 2008;46:592-604.
24. Denoeud F, Henriot S, Mungpakdee S, Aury JM, Da Silva C, Brinkmann H, et al. Plasticity of animal genome architecture unmasked by rapid evolution of a pelagic tunicate. *Science*. 2010;330:1381-5.
25. Duboule D. Temporal colinearity and the phylotypic progression: a basis for the stability of a vertebrate Bauplan and the evolution of morphologies through heterochrony. *Development*. 1994;(Suppl):135-42.
26. Duboule D. The rise and fall of Hox gene clusters. *Development*. 2007;134(14):2549-60.
27. Dunn CW, Hejnol A, Matus O, Pang, K, et al. Broad phylogenetic sampling improves resolution of the animal trees of life. *Nature*. 2008;452:745-9.
28. Edgecombe GD, Giribet G, Dunn CW, Hejnol A, Kristensen RM, Neves RC, et al. Higher-level metazoan relationships: Recent progress and remaining questions. *Organisms Divers Evol*. 2011;11(2):151-72.
29. Edwards SV. Is a new and general theory of molecular systematics emerging? *Evolution*. 2009;63(1):1-19.
30. Ferrier DE. Evolution of Hox complexes. *Adv Exp Medicine Biol*. 2010;689:91-100.
31. Fujii S, Nishio T, Nishida H. Cleavage pattern, gastrulation, and neurulation in the appendicularian, *Oikopleura dioica*. *Dev Genes Evol*. 2008;218(2):69-79.
32. Govindarajan AF, Bucklin A, Madin LP. A molecular phylogeny of the Thaliacea. *J Plankton Res*. 2011;33:843-53.
33. Griggio F, Voskoboynik A, Iannelli F, Justy F, Tilak M-K, Xavier T, et al. Ascidian mitogenomics: Comparison of evolutionary rates in closely related taxa provides evidence of ongoing speciation events. *Genome Biol Evol*. 2014;6:591-605.
34. Halanych KM. The new view of animal phylogeny. *Ann Rev Ecol Evol Syst*. 2004;35:229-56.
35. Halanych KM. How our view of animal phylogeny was reshaped by molecular approaches: lessons learned. *Organisms Divers Evol*. 2016;16:319-28.
36. Hall BK. The neural crest as a fourth germ layer and vertebrates as quadroblastic not triploblastic. *Evol Dev*. 2000;2:3-5.
37. Hall BK, Gillis JA. Incremental evolution of the neural crest, neural crest cells and neural crest-derived skeletal tissues. *J Anat* 2013;222:19-31.
38. Hall DA, Saxl H. Studies of human and tunicate cellulose and of their relation to reticuline. *Proc Roy Soc Lond Sers B Biol Sci*. 1961;155:202-17.
39. Hertel J, Stadler PF. The expansion of animal microRNA families revisited. *Life (Basel)*. 2015;5:905-20.
40. Holland LZ. Cephalochordata. In: Wanninger A, ed. *Evolutionary Developmental Biology of Invertebrates 6: Deuterostomia*. Vienna: Springer Vienna; 2015.
41. Holland LZ. Tunicates. *Curr Biol*. 2016;26:R146-R52.
42. Holland PWH. Did homeobox gene duplications contribute to the Cambrian explosion? *Zool Lett*. 2015;1:1.
43. Huang W, Tsai L, Li Y, Hua N, Sun C, Wei C. Widespread of horizontal gene transfer in the human genome. *BMC Genomics*. 2017;18(1):274.



44. Ikuta T. Evolution of invertebrate deuterostomes and Hox/ParaHox genes. *Genomics, Proteomics Bioinformatics*. 2011;9(3):77-96.
45. Isaeva VV. Heterochronies, heterotopies, and cell resources of development in ontogenetic and evolutionary transformations. *Paleontol J*. 2015;49:1530-7.
46. Isaeva VV. Evolutionary gains and losses in Bilateria. *Paleontol J*. 2016;50:1477-85.
47. Jeffery WR. Ascidian neural crest-like cells: phylogenetic distribution, relationship to larval complexity, and pigment cell fate. *J Exp Zoology Part B Mol Dev Evol*. 2006;306:470-80.
48. Jue NK, Batta-Lona PG, Trusiak S, Obergfell C, Bucklin A, O'Neill MJ, et al. Rapid evolutionary rates and unique genomic signatures discovered in the first reference genome for the southern ocean salp, *Salpa thompsoni* (Urochordata, Thaliacea). *Genome Biol Evol*. 2016;8:3171-86.
49. Katija K, Choy CA, Sherlock RE, Sherman AD, Robison BH. From the surface to the seafloor: How giant larvaceans transport microplastics into the deep sea. *Sci Advances*. 2017;3(8):e1700715.
50. Kimura S, Itoh T. Biogenesis and function of cellulose in the tunicates. In: Brown RM, Saxena IM, eds. *Cellulose: Molecular and Structural Biology: Selected Articles on the Synthesis, Structure, and Applications of Cellulose*. Dordrecht: Springer Netherlands; 2007.
51. Kowalevsky AO. Entwicklungsgeschichte der einfachen Ascidiën. *Mem Acad Sci St-Petersburg Ser 7*. 1866;10:1-16.
52. Lamarck J-B. *Histoire Naturelle Des Animaux Sans Vertèbres*. Paris: Verdière; 1816.
53. Lemaire P. Unfolding a chordate developmental program, one cell at a time: Invariant cell lineages, short-range inductions and evolutionary plasticity in ascidians. *Deve Biol*. 2009;332:48-60.
54. Lemaire P, Smith WC, Nishida H. Ascidians and the plasticity of the chordate developmental program. *Curr Biol*. 2008;18:R620-R31.
55. Louis A, Roest Crollius HR, Robinson-Rechavi M. How much does the amphioxus genome represent the ancestor of chordates? *Brief Funct Genomics*. 2012;11:89-95.
56. Mallo M, Alonso CR. The regulation of Hox gene expression during animal development. *Development*. 2013;140:3951-63.
57. Martí-Solans J, Belyaeva OV, Torres-Aguila NP, Kedishvili NY, Albalat R, Cañestro C. Coelimination and survival in gene network evolution: Dismantling the RA-signaling in a chordate. *Mol Biol Evol*. 2016;33:2401-16.
58. Nakamura MJ, Terai J, Okubo R, Hotta K, Oka K. Three-dimensional anatomy of the *Ciona intestinalis* tailbud embryo at single-cell resolution. *Devel Biol*. 2012;372:274-84.
59. Nakashima K, Yamada L, Satou Y, Azuma JI, Satoh N. The evolutionary origin of animal cellulose synthase. *Develop Genes Evol*. 2004;214:81-8.
60. Nydam ML, Giesbrecht KB, Stephenson EE. Origin and dispersal history of two colonial ascidian clades in the *Botryllus schlosseri* species complex. *PLoS One*. 2017;12(1):e0169944.
61. Pallas PS. *Spicilegia Zoologica*. Vol 1. Fascicle 10. Berlin: G.A. Lange; 1774.
62. Peterson KJ, Eernisse DJ. The phylogeny, evolutionary developmental biology, and paleobiology of the Deuterostomia: 25 years of new techniques, new discoveries, and new ideas. *Organisms Diver Evol*. 2016;16:401-18.
63. Philippe H, Lartillot N, Brinkman H. Multigene analyses of Bilaterian animals corroborate the monophyly of Ecdysozoa, Lophotrochozoa, and Protostomia. *Molec Biol Evol*. 2005;22:1245-53.
64. Putnam NH, Butts T, Ferrier DEK, Furlong RF, Hellsten U, Kawashima T, et al. The amphioxus genome and the evolution of the chordate karyotype. *Nature*. 2008;453:1064-71.
65. Raff RA, Kaufman TC. *Embryos, Genes, and Evolution: The Developmental-Genetic Basis of Evolutionary Change*. Indiana University Press; 1991.
66. Rubinstein ND, Feldstein T, Shenkar N, Botero-Castro F, Griggio F, Mastrototaro F, et al. Deep sequencing of mixed total DNA without barcodes allows efficient assembly of highly plastic ascidian mitochondrial genomes. *Genome Biol Evol*. 2013;5:1185-99.
67. Ruppert EE. Introduction: Microscopic anatomy of the notochord, heterochrony, and chordate evolution. In: Harrison FW, Ruppert EE, eds. *Microscopic Anatomy of Invertebrates*. Vol. 15. Hemichordata, Chaetognatha, and the invertebrate Chordata: Wiley-Liss, Inc.; 1997. p. 1-13.
68. Sagane Y, Zech K, Bouquet JM, Schmid M, Bal U, Thompson EM. Functional specialization of cellulose synthase genes of prokaryotic origin in chordate larvaceans. *Development*. 2012;137:1483-92.
69. Salvador-Martínez I, Salazar-Ciudad I. How complexity increases in development: An analysis of the spatial-temporal dynamics of Gene expression in *Ciona intestinalis*. *Mech Develop*. 2017;144:113-24.
70. Salzberg SL. Horizontal gene transfer is not a hallmark of the human genome. *Genome Biol*. 2017;18(1):85.
71. Sasakura Y, Ogura Y, Treen N, Yokomori R, Park S-J, Nakai K, et al. Transcriptional regulation of a horizontally transferred gene from bacterium to chordate. *Proc Roy Soc B Biol Sci*. 2016;283(1845).

72. Satoh N, Rokhsar D, Nishikawa T. Chordate evolution and the three-phyllum system. *Proc Roy Soc B Biol Sci.* 2014;281(1794).
73. Seo H-C, Edvardsen RB, Maeland AD, Bjordal M, Jensen MF, Hansen A, et al. Hox cluster disintegration with persistent anteroposterior order of expression in *Oikopleura dioica*. *Nature.* 2004;431:67-71.
74. Seo HC, Kube M, Edvardsen RB, Jensen MF, Beck A, Spriet E, Gorsky G, Thompson EM, Lehrach H, Reinhardt R, Chourrout D. Miniature genome in the marine chordate *Oikopleura dioica*. *Science* 2001;294:2506.
75. Shenkar N, Swalla BJ. Global diversity of Ascidiacea. *PLoS One.* 2011;6(6).
76. Shukalyuk AI, Isaeva VV. Molecular signature and sub-cellular machinery of metazoan gametogenic stem cells In: Perrote A, ed. *Recent Advances in Germ Cells Research: Nova Science Publishers Inc.*; 2013. p. 1-40.
77. Sieber KB, Bromley RE, Dunning Hotopp JC. Lateral gene transfer between prokaryotes and eukaryotes. *Exp Cell Res.* 2017 (Publ. ahead of print).
78. Singh TR, Tsagkogeorga G, Delsuc F, Blanquart S, Shenkar N, Loya Y, et al. Tunicate mitogenomics and phylogenetics: Peculiarities of the *Herdmania momus* mitochondrial genome and support for the new chordate phylogeny. *BMC Genomics.* 2009;10.
79. Sinkovics JG. Horizontal gene transfers with or without cell fusions in all categories of the living matter. *Adv Exp Med Biol* 2011;950:5-89.
80. Small KS, Brudno M, Hill MM, Sidow A. A haplome alignment and reference sequence of the highly polymorphic *Ciona savignyi* genome. *Genome Biol* 2007;8:R41
81. Smith KF, Abbott CL, Saito Y, Fidler AE. Comparison of whole mitochondrial genome sequences from two clades of the invasive ascidian, *Didemnum vexillum*. *Marine Genomics.* 2015;19:75-83.
82. Soucy SM, Huang J, Gogarten JP. Horizontal gene transfer: building the web of life. *Nat Rev Genet.* 2015;16:472-82.
83. Stach T. Chordate phylogeny and evolution: A not so simple three-taxon problem. *J Zool.* 2008;276:117-41.
84. Stach T, Braband A, Podsiadlowski L. Erosion of phylogenetic signal in tunicate mitochondrial genomes on different levels of analysis. *Mol Phylogenet Evol.* 2010;55:860-70.
85. Stach T, Turbeville JM. Phylogeny of Tunicata inferred from molecular and morphological characters. *Mol Phylogenet Evol.* 2002;25:408-28.
86. Stolfi A, Brown FD. Tunicata. In: Wanninger A, ed. *Evolutionary Developmental Biology of Invertebrates.* 6. Wien: Springer; 2015. p. 135-204.
87. Swalla BJ, Xavier-Neto J. Chordate origins and evolution. *Genesis.* 2008;46(11):575-9.
88. Swithers KS, Soucy SM, Gogarten JP. The Role of Reticulate Evolution in Creating Innovation and Complexity. *Int J Evol Biol.* 2012;10.
89. Tassy O, Dauga D, Daian F, Sobral D, Robin F, Khoueiry P, et al. The ANISEED database: Digital representation, formalization, and elucidation of a chordate developmental program. *Genome Res.* 2010;20:1459-68.
90. Telford MJ, Copley RR. Improving animal phylogenies with genomic data. *Trends Genet.* 2011;27:186-95.
91. Tsagkogeorga G, Turon X, Galtier N, Douzery EJP, Delsuc F. Accelerated evolutionary rate of housekeeping genes in tunicates. *J Mol Evol.* 2012;71:153-67.
92. Tsagkogeorga G, Turon X, Hopcroft RR, Tilak MK, Feldstein T, Shenkar N, et al. An updated 18S rRNA phylogeny of tunicates based on mixture and secondary structure models. *BMC Evol Biol.* 2009;9(1).
93. Yarrell W. *A History of British Fishes.* London: Van Voorst J.;1836.
94. Wang K, Dantec C, Lemaire P, Onuma TA, Nishida H. Genome-wide survey of miRNAs and their evolutionary history in the ascidian, *Halocynthia roretzi*. *BMC Genomics.* 2017;18(1):314.
95. Willey A. *Amphioxus and Ancestry of Vertebrata.* N.Y.; 1894.
96. Zervoudaki S, Frangoulis C, Svensen C, Christou ED, Tragou E, Arashkevich EG, et al. Vertical carbon flux of biogenic matter in a coastal area of the Aegean Sea: The importance of appendicularians. *Estuaries and Coasts.* 2014;37:911-24.



# ПОНЯТИЕ ВИДА ПРИМЕНИТЕЛЬНО К СИСТЕМАТИКЕ КАРТОФЕЛЯ

Э.В. Трускинов

Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова (ВИР), Санкт-Петербург, Россия

Эл. почта: [truskinov@yandex.ru](mailto:truskinov@yandex.ru)

Статья поступила в редакцию 01.02.2017; принята к печати 26.09.2017

Отсутствие универсального общепринятого определения биологического вида в значительной степени является причиной разных подходов к таксономии растений, включая клубненосные виды картофеля (род *Solanum*). В статье сделана попытка рассмотреть различные концепции, критерии и признаки вида применительно к культурным видам картофеля. Приведены основания считать, что наиболее подробно разработанной, структурированной и отвечающей номенклатурным и практическим нуждам картофелеводов является система С.М. Букасова.

**Ключевые слова:** ботаника, картофель, вид, таксономия.

## THE CONCEPT OF SPECIES AS RELATED TO POTATO SYSTEMATICS

E.V. Truskinov

N.I. Vavilov All-Russia Institute of Genetic Resources of Plants, Saint Petersburg, Russia

E-mail: [truskinov@yandex.ru](mailto:truskinov@yandex.ru)

The lack of a universal generally accepted concept of biological species is largely the reason of different approaches to taxonomy of plants, potato (the genus *Solanum*) included. The present paper addresses different concepts, criteria and attributes of species as they relate to cultured potato varieties. Reasons are provided to regard the S.M. Bukasov's system as best developed and structured according to the nomenclature and practice of potato growing.

**Keywords:** botany, potato, species, taxonomy.

В современной науке пока нет единого общепринятого понимания биологической сущности вида. По мнению А.Л. Тахтаджяна – крупнейшего ботаника и таксономиста<sup>1</sup>: «Вид представляет собой важнейшую таксономическую категорию не только для систематики, но и для всей биологии вообще. К сожалению, вид, как, впрочем, и все другие таксономические категории, с трудом поддается сколько-нибудь точному логическому определению. Очень трудно, в частности, дать такое определение вида, которое одинаково хорошо подходило бы как к растениям, размножающимся половым путем, так и к растениям, размножающимся бесполом путем. В одном случае вид представляет собой систему популяций, а в другом случае он есть система клонов» [8]. Безуспешность попыток создать «стандарт практического вида» универсального значения отмечена и К.М. Завадским в его книге «Учение о виде» [3]. Об условности в понимании вида говорится и в заключительном разделе работы Н.И. Вавилова «Линневский вид как система» [2].

Существует несколько концепций вида: типологическая, номиналистическая, биологическая, эволюционная и др.

**Типологическое определение вида.** Вид – группа особей, идентичных эталонной особи, принятой по диагностическим признакам за номенклатурный тип. Этот подход базируется на признаках единичных образцов (обычно гербарных), которые не отражают популяционную изменчивость вида по ряду признаков.

**Номиналистское определение вида.** Вид – группа особей, отражающих и составляющих определенный этап развития данной эволюционной ветви. Эта концепция отрицает дискретность вида, сводя его к умозрительному понятию, что существенно затрудняет выделение отдельного вида из числа близкородственных.

**Биологическое определение вида** (предложено Э. Майром). Вид – группа особей, сходных по морфолого-анатомическим, физиолого-экологическим, биохимическим и генетическим признакам, занимающих естественный ареал, способных свободно скрещиваться и давать плодовитое потомство. При этом видовой статус сводится к популяции, а не отдельной особи. Вид – это репродуктивно связанная совокупность популяций. Это определение наиболее полно отражает реальность вида, но не учитывает наличие бесполого размножения у ряда живых организмов, включая растения.

<sup>1</sup> См. статью на с. 269-273 текущего номера.

**Эволюционное определение вида** (на основе взглядов систематика Дж. Симпсона). Вид – это биологический объект, состоящий из организмов, сохраняющий свою индивидуальность во времени и пространстве, имеющий собственную эволюционную судьбу и исторические тенденции. В отличие от номиналистского определения вид рассматривается как биологическая дискретность, но имеет временные и пространственные пределы своего существования, подобно индивидууму, который рождается, существует и исчезает.

### ПРИЗНАКИ ВИДА И КРИТЕРИИ ИХ ОЦЕНКИ

Критериями оценки вида являются:

- морфолого-анатомический, глазомерный, позволяющий выявлять различия по внешним и внутренним признакам;
- физиолого-биохимический, устанавливающий различия на уровне физиологических процессов и химических свойств;
- географический, определяющий свойственный данному виду ареал;
- экологический, позволяющий различать виды по комплексу абиотических и биологических условий, в которых они сформировались и к которым приспособились;
- репродуктивный, определяющий репродуктивную изоляцию одних видов от других;
- цитогенетический (хромосомный), обуславливающий часто внутренний механизм репродуктивной изоляции;
- молекулярно-генетический, способствующий распознаванию сродства или различий видов на уровне ДНК, РНК и белков.

Соответственно, можно выделить несколько общих основных признаков вида. Например, К.М. Завадский насчитывает десять таких признаков.

1. Численность. Вид включает множество особей, то есть является над-индивидуальным образованием.
2. Тип организации. Вид имеет единую наследственную основу. Генотипическое единство вида проявляется в специфичности нуклеиновых кислот, белков и обмена веществ, в сходстве физиологических функций, внутреннего и внешнего строения особей.
3. Воспроизведение. Вид – самостоятельно воспроизводящаяся в природе единица, способная в процессе размножения сохранять свою качественную определенность.
4. Дискретность. Вид – биологическая отдельность, существующая как более или менее обособленное образование.
5. Географическая определенность. Вид расселен в природе на определенной территории. Ареал является обязательной чертой, входящей в характеристику вида.

6. Экологическая определенность. Вид приспособлен к определенным условиям существования и конкурентоспособен в них. Он занимает свое особое место в «экономике природы» и выступает как отдельное звено в круговороте веществ и взаимосвязях живого с живым.

7. Многообразие форм. Вид дифференцирован и обладает внутренней структурой, включая в свой состав много разнородных форм. Вид выступает как система.

8. Историчность. Вид является продуктом и в то же время полем деятельности естественного отбора. Поэтому вид – не только следствие или этап эволюции, но и носитель эволюции, то есть образование, в рамках которого только и может протекать эволюционный процесс. Историчность вида проявляется во временном существовании его в природе.

9. Устойчивость. Вид не имеет заранее заданного, внутренне определенного срока существования в природе. Способность сохранять качественную определенность в течение известного геологического времени – специфическая черта вида.

10. Целостность. Вид является племенной общностью, объединенной внутренними связями, и не представляет собой простой суммы особей. Связями, консолидирующими вид в биологически целостную систему, являются «видовые адаптации», полезные виду как целому, а также особый строй внутривидовых отношений. Вид представляет собой над-индивидуальный уровень организации живой материи.

Эта емкая характеристика вида не дает, однако, краткого, четкого и универсального определения его как реально существующей формы существования всего живого. В целом она соответствует биологической и эволюционной концепции вида. Вид как качественно обособленная форма живого является ключевым моментом и вместе с тем вопросом, и даже своего рода «камнем преткновения», для систематики, таксономии, призванной классифицировать все живые и вымершие организмы в соответствии с их различиями и сходством.

Издавна наметились два подхода к его пониманию: вид как элементарная единица (жорданон, по имени французского ботаника А. Жордана) и вид как система (линнеон, по имени К. Линнея). В отечественной ботанике они были представлены школой В.Л. Комарова – микросистематиков, приверженцев мелкого монотипического вида, и школой Н.И. Вавилова – макросистематиков, сторонников крупного политипического вида, состоящего из ряда более мелких рас и форм (подвидов, разновидностей, экотипов, биотипов, генотипов). Наиболее полно вавиловское представление о виде представлено в его работе «Линнеевский вид как система». По Н.И. Вавилову, вид – это сложная система генетических и эколого-географических рас и форм. Линнеевский вид в его понимании – «обосо-

бленная сложная подвижная морфофизиологическая система, связанная в своем генезисе с определенной средой и ареалом».

Интересно проследить, насколько эти разные принципы таксономии приложимы к современной систематике картофеля, одной из наиболее сложных и противоречивых в ботанике, с учетом множества культурных, примитивных и диких видов, подвидов, разновидностей и форм рода *Solanum* и вообще всего семейства *Solanaceae* (Пасленовых).

Собственно картофель как представитель клубеносных видов рода *Solanum* относят к секции *Petota Dumort* (= *Tuberarium Dun.*). Теперь она выделена еще в ранг подсекции *Potatoe*. Описанных видов картофеля очень много, их точное количество не зафиксировано и поныне и варьирует в зависимости от той или иной системы таксонов. Условно и чисто в прикладном отношении их подразделяют на культурные, примитивные и дикие. Собственно культурным видом является один – тетраплоид *Solanum tuberosum L.*, представленный в природе на своей родине в Южной Америке и сотнями селекционных сортов по всему миру. Под примитивными видами понимаются местные южноамериканские сорта (*landraces*), в основном диплоиды. Их немного, в пределах десятка. Число диких видов разного уровня пloidности (от диплоидов до гексаплоидов) превышает сотню, а их ареалы заходят также в Центральную и Северную Америку, захватывая Мексику.

Для упрощения задачи ограничимся систематикой возделываемых культурных и примитивных видов. Тут сразу же возникает проблема идентификации и таксономического определения наиболее известного, культурного вида *S. tuberosum L.* Как ботанический вид он был впервые описан в 1587 г. Дж. Джерардом в работе «Гербарий общей истории растений», однако получил при этом ошибочное название «Батат виргинский». Отчасти поэтому истинный батат окрестили потом «сладким картофелем». Правильное ботаническое название дал картофелю швейцарский ботаник Каспар Бохен в 1596 г. Это название сохранилось по настоящее время.

Собственно *S. tuberosum L.* как вид ведет свое происхождение из Чили, материковой и островной его части и в этом смысле может быть причислен к эндемикам, так как в природе других регионов Южной Америки не встречается. В результате южноамериканских экспедиций С.М. Букасова и С.В. Юзепчука в 1925–1929 гг. ими был открыт и описан другой культурный вид – *S. andigenum Juz. et Buk.* Вид очень полиморфный и имеющий чрезвычайно широкий ареал распространения в странах андийского горного региона Южной Америки (Венесуэла, Боливия, Перу, Колумбия, Аргентина). Одновременно в том же регионе ими был обнаружен и ряд других видов, причисленных потом к примитивам. Важным таксономическим их отличием

от *S. andigenum* были не только морфологические признаки, но и цитогенетические. В.А. Рыбиным, установившим полиплоидный ряд у видов картофеля, было выявлено, что большинство из них являлись диплоидами, в отличие от культурного тетраплоидного типа *S. andigenum* [6]. С возникновением отечественной систематики картофеля, разрабатываемой многие годы С.М. Букасовым, были выделены уже не один, а два культурных вида – чилийского происхождения (*S. tuberosum L.*) и андийского (*S. andigenum Juz. et Buk.*) [1].

Дальнейшее изучение этих видов показало, что при явных их отличиях (по морфологии, физиологии, географии) имеются и определенные черты сходства между ними, в частности, репродуктивная близость, способность к скрещиванию и плодовитое потомство гибридов. Именно на этом основании эти два отдельных вида по С.М. Букасову были переведены Дж. Хоксом в ранг подвидов. Систематика Хокса применительно к культурному виду *S. tuberosum L.* делит его на два подвида: *subsp. andigenum (Juz et Buk.) Hawkes* и *subsp. tuberosum*. [12]. В систематике С.М. Букасова продолжают существовать два вида: *S. andigenum* и *S. tuberosum*. При этом последний вид состоит из эндемичных чилийских сортов – подвид *ssp. chilotanum Buk. et Lechn.* и подвид *ssp. europaeum Buk.*, представленный селекционными сортами, выведенными первоначально в Европе [1, 5].

Внешнее поверхностное различие этих двух видов или подвидов одного вида по морфологии, габитусу растений не дает возможности достаточно точно определить их таксономический статус, тем более что среди них имеются промежуточные или сходные формы. Если сравнивать их по 10 видовым критериям К.М. Завадского, то и тут вряд ли можно прийти к какому-то однозначному выводу. Численность и тип организации как самые общие признаки вида не позволяют еще определить видовую степень их различия или сходства между собой. То же можно сказать и о воспроизведении. Они вполне способны скрещиваться между собой и давать плодовитое гибридное потомство при контакте в условиях коллекционных питомников. Еще более хорошо и наглядно это происходит в селекционных программах. В настоящее время абсолютное большинство сортов являются межвидовыми гибридами, в том числе с участием *S. andigenum*. Способность к половому скрещиванию не является абсолютным критерием отрицания видовых различий. Примеров межвидовых и даже межродовых гибридов в природе, а в особенности в селекционной работе – множество.

Что касается видовой дискретности, географической и экологической определенности, то они, безусловно, имеют место в этом случае. В природных условиях чилийский *S. tuberosum* и андийский *S. andigenum* достаточно четко разобщены по географическому ареалу и экологическим условиям произраста-

ния. Первый – в достаточно изолированных условиях островной и низменной части Чили, второй – в обширном горном регионе Анд. Но позволяет ли это считать их отдельными самостоятельными видами, а не подвидами одного географически разобщенного вида – вопрос дискуссионный.

Многообразие форм как характерный признак политипического вида (линнеона) свойствен как *S. tuberosum*, так и *S. andigenum*. Обычно второй всегда определяется как полиморфный вид, по В.С. Лехновичу он включает 10 подвидов и более 200 разновидностей и форм. Однако и чилийский вид достаточно полиморфен, по В.С. Лехновичу – 13 разновидностей и более 80 форм, по Л.И. Костиной – 47 сортоотипов [4, 5]. Внутривидовая микросистематика видов, рассматривающая их как систему, характерна именно для вавилонской школы ботаников. Если опираться на такие общие критерии вида, как историчность, устойчивость и целостность, то применительно к данным ботаническим категориям они вряд ли позволяют установить их номенклатурный статус как видов или подвидов. Для этого требуется более системный и целостный подход к пониманию вида именно как системы и элемента эволюционного процесса. И в этом отношении решающим аргументом могут послужить происхождение, филогенетическая связь и родство тех или иных видов, в частности тех, о которых идет речь. Согласно взглядам и концепции С.М. Букасова современный картофель изначально возник из чилийского *S. tuberosum ssp. chilotanum*, и именно образцы и местные сорта этого вида первоначально были завезены в XVI в. в Европу, отселектированы и распространены затем по всему миру. *S. andigenum*, который был открыт и описан С.М. Букасовым и С.В. Юзепчуком лишь в XX в., был вовлечен затем в гибридизацию с чилийским картофелем, в результате чего получены были новые европейские и американские селекционные сорта, которые условно отнесены к *S. tuberosum ssp. europaeum*.

Конечно, андийский культурный картофель был известен и широко использовался, отбирался местным индейским населением задолго до ботанического его описания как вида, и вероятность его давнего завоза в Европу не вызывает какого-либо сомнения, однако остается под вопросом то, когда, куда и как быстро он пошел в производство. Согласно взглядам Р. Саламана (R.N. Salaman), Д. Хокса (J.G. Hawkes) и других западных ботаников, в Европу сначала был завезен андийский картофель, и именно с него начались его распространение и селекция.

Важным доводом в пользу признания видового статуса в данном случае является происхождение того, что ботаники называют *S. tuberosum*. По С.М. Букасову, вид ведет свое начало от чилийского картофеля *S. tuberosum ssp. chilotanum*, который в свою очередь

возник от какого-то дикого предкового вида, произрастающего также в Чили. Такие виды там действительно имеются. Один из таких видов был собран Ч. Дарвиным на одном из чилийских островов во время своего путешествия на корабле «Бигль». Альтернативная точка зрения состоит в том, что культурный картофель на самом деле – андийского происхождения, а чилийский вид произошел от *S. tuberosum ssp. andigenum*. Ее придерживаются ряд ботаников на Западе, и там она стала фактически общепризнанной. Проникновение в какие-то давние времена андийского картофеля в Чили, несмотря на серьезный географический барьер в виде горной цепи Анд, в том числе и путем заноса его туда человеком, в принципе не является таким уж невероятным. Далее из сильно гетерозиготного и полиморфного, короткодневного и позднеспелого вида могла выщепиться рецессивная длиннодневная и более раннеспелая видовая форма в результате естественного самоопыления и географической, включая островную, изоляции. Ведь именно на краю видового ареала и возникают рецессивные формы по Н.И. Вавилову. Так из *S. tuberosum ssp. andigenum* мог возникнуть новый подвид *S. tuberosum ssp. chilotanum*. В этом случае это действительно подвид, а не вид в понимании С.М. Букасова.

Очень сильную поддержку этой концепции оказало целое направление исследований, начало которому положила работа Симмондса (N.W. Simmonds) по изучению полового потомства от некоторых форм андийского картофеля [15]. В результате ряда пересевов ему удалось получить растения, внешне не отличимые от типичного *S. tuberosum*, фенотипически похожего на чилийский картофель по ряду признаков, в том числе длиннодневному фотопериоду. Этот материал был назван *Neo-Tuberosum*, он рассматривался как новая промежуточная форма между андийским и чилийским картофелем и был включен в селекционные программы. Таким образом еще раз подтверждалось наличие двух подвидов одного вида *S. tuberosum*, в отличие от убеждения С.М. Букасова, что здесь имеют место два совершенно отдельных вида – *S. tuberosum* и *S. andigenum*, тогда как то, что называется *Neo-Tuberosum*, – скорее всего, ошибка автора, принявшего половое потомство одной из разновидностей *S. andigenum*, похожей на чилийский вид, за нечто новое. Тем не менее, *Neo-Tuberosum* почти полвека считался веским подтверждением происхождения *S. tuberosum* от андийского картофеля. Лишь недавняя работа Chislain et al. [9] подвергла сомнению чисто андийское происхождение *Neo-Tuberosum* на основании молекулярно-генетического анализа обширного набора образцов с использованием ДНК-маркеров. Авторы, так же как и С.М. Букасов, объясняют это ошибкой и не чистотой опыта, но, в отличие от него, считают, что здесь действительно имела место примесь чилийского картофеля

вследствие механического заноса или переопыления шмелями, что в условиях коллекционных питомников действительно не исключено.

Таким образом, до сих пор не ясно, какая точка зрения правильная. В зависимости от того, кто прав, и следует, видимо, решать, каков истинный таксономический статус *S. tuberosum*: состоит ли он из географически разобщенных двух подвидов и является политипным, системным, или же он распадается на два отдельных и разных вида, один из которых чилийского происхождения, а другой – андийского. Тот и другой также достаточно полиморфны и политипны. В пользу последней версии свидетельствуют отчасти и определенные различия между андийским и чилийским картофелем по типу пластид [11]. Следует только иметь в виду, что ни один из упомянутых методов в отрыве от других не может быть решающим в определении таксономического статуса того или иного вида.

Если в отношении этих двух видов или подвидов противоречия касаются лишь вопросов их происхождения и номенклатурного обозначения, то еще более запутанным представляется вопрос об остальных культурных видах андийского происхождения. По С.М. Букасову их 10, по В.С. Лехновичу – 16, по Дж. Хоксу – 7. Гораздо более радикальными представляются взгляды К. Доддса (K.S. Dodds), признающего самостоятельными лишь три вида, а также последние работы Д. Спунера (D.M. Spooner) и соавт., наметившими в своей системе лишь пять отдельных видов. С этим надо, конечно, разбираться, но без общепризнанного концептуального определения вида это вряд ли возможно [10, 13, 14].

Начнем с того, что все эти виды или видовые группы географически и филогенетически достаточно тесно связаны. С.М. Букасов всех включил в одну серию *Andigena Buk.*, тем самым как бы признав общность их происхождения. При этом наиболее существенными различиями между ними являются не столько морфолого-географические признаки, сколько цитогенетические – уровень пloidности. Среди них выявлены ботанические таксоны как с диплоидным набором хромосом, так и с триплоидным и пентаплоидным. При этом единственным тетраплоидным культурным видом или подвидом является *S. andigenum Juz. et Buk.*, от которого и произошло название всей серии.

Общепризнано, что некоторые из этих видов гибридного происхождения. Так триплоидный вид *S. juzepczukii Buk.* является гибридом между видами *S. stenotomum Juz. et Buk.* ( $2n = 24$ ) и *S. acaule Bitt* ( $2n = 48$ ). Пентаплоид *S. curtilobum Juz. et Buk.* происходит от *S. juzepczukii*  $\times$  *S. andigenum* (или *S. tuberosum ssp. andigena*). Характерно, что именно за ними признается видовой статус во всех ботанических системах. Это можно понять, ибо в силу возникшей генетической изоляции (стерильность) они вынуждены были перейти в основном на вегетативный, клоновый

способ размножения и тем самым обособиться друг от друга и от других родственных видов, несмотря на схожесть ареалов. Принцип Р. Веттштейна, согласно которому близкие виды имеют взаимоисключающие ареалы, здесь не оправдывает себя, в отличие от ситуации с андийским и чилийским культурным картофелем *S. tuberosum* и *S. andigenum* [7].

Интересно, что в отношении еще одного триплоида – *S. chaucha Juz. et Buk.* – такого же единодушия среди систематиков не наблюдается. Если С.М. Букасов и Дж. Хокс признают его за отдельный вид, то другие ставят его рангом ниже, на уровне культивара. Возможно, степень генетической изоляции здесь не столь очевидна, а по морфологии и географии отличия от других видов довольно размыты. Если считать, что он произошел от гибридизации *S. andigenum* с *S. stenotomum* (возможно, *S. phureja*, по С.М. Букасову), то это действительно очень близкие виды, в отличие от дикого вида *S. acaule*, принимающего участие в происхождении триплоидного вида *S. juzepczukii* и относящегося к другой серии видов *Acaulia Juz.* С другой стороны, среди нескольких близкородственных диплоидных видов, видовой таксономический статус которых не совпадает в разных системах, выделяется вид *S. ajanhuiri Juz. et Buk.*, который признают или готовы признать за вид систематики с разными подходами к таксономии. Предполагается, что он также гибридного происхождения, хотя и диплоид: *S. stenotomum*  $\times$  *S. megistacrolobum Bitt.* Поскольку второй участник интрогрессивной гибридизации – достаточно отдаленный дикий вид, ягоды и семена завязываются у *S. ajanhuiri* сравнительно редко. Ареал его также сравнительно узкий, охватывает высокогорную центральную часть Боливии с заходом в южное Перу. Все это, очевидно, способствует относительному обособлению его как самостоятельного вида.

Самое неоднозначное положение остается в отношении остальных диплоидных видов, входящих в серию *Andigena Buk.*, таких как *S. stenotomum Juz et Buk.*, *S. goniocalyx Juz. et Buk.*, *S. phureja Juz. et Buk.*, *S. rybinii Juz. et Buk.* и др. Говорить об их гибридном происхождении не приходится, слишком они близки по многим фенотипическим характеристикам и ареалам обитания. Скорее всего, в результате их естественного перекрещивания и полиплоидизации и возник культурный тетраплоидный *S. andigenum*. Признавать их всех в качестве самостоятельных видов довольно затруднительно. Именно поэтому система С.М. Букасова неоднократно подвергалась ревизии, в том числе и им самим. Наиболее существенную коррекцию в нее внес Дж. Хокс, оставив лишь семь видов: *S. ajanhuiri*, *S. phureja*, объединив под этим названием 4 вида, включая *S. rybinii*, *S. stenotomum*, включив в него в качестве подвида *S. goniocalyx*, *S. chaucha*, собрав сюда все триплоидные формы. Виды *S. juzepczukii* и *S. curti-*

*lobum* остались такими же, как у С.М. Букасова. Культурный тетраплоидный вид *S. andigenum* был отнесен в качестве подвида к *S. tuberosum*, что тем самым узаконивает первичное андийское происхождение культурного картофеля.

Не во всем с этой ревизией видов можно согласиться, в чем-то она выглядит искусственной, притянутой к прикладным задачам селекции. Так, виды *S. phureja* и *S. rybinii* объединяет, в частности, отсутствие периода покоя клубней. Географически (*S. phureja* – боливийский эндемик) и морфологически они довольно разные и, наверное, заслуживают подвидового уровня различий и сходства. Еще более категоричными являются современные попытки упразднения описанных ранее видов и низведения их до обычных культиваров, местных сортов (*landraces*). Так Д. Спунер предлагает на основании фенетических отличий выделить на уровне вида или подвида уже упомянутые *S. ajanhuiri*, *S. chaucha*, *S. curtilobum*, *S. juzepczukii* *S. tuberosum ssp. tuberosum*. Обширный полиморфный вид или подвид *S. andigenum* вообще исчезает с таксономического поля зрения, являя собой лишь конгломерат разных групп андийских культиваров. Статус их как примитивных видов фактически преобразуется в некие внутривидовые категории и группы, что, в общем-то, допускается международным кодексом ботанической номенклатуры применительно к культурным видам. Но и в этом случае нельзя полностью сливать тетраплоидный, достаточно хорошо выделяемый в природе вид или подвид *S. andigenum* с группой диплоидных видов или культиваров, даже если филогенетически они все родственны. Логичнее все же выделить группу диплоидных примитивных видов, объединив их, возможно, в один вид с подразделением на ряд подвидов. В качестве такого вида-объединителя мог бы служить, например, наиболее полиморфный вид *S. stenotomum* Juz. et Buk., имеющий к тому же самый большой ареал. Остальные же диплоиды следует числить как его подвиды, включая сюда *S. phureja*, *S. rybinii*, *S. gonicalyx*, имеющие более четко выраженные и суженные ареалы.

Что касается триплоидов, то среди них встречаются как аутотриплоиды, так и виды определенно гибридогенного происхождения между тетраплоидным *S. andigenum* и каким-то диплоидным видом серии *Andigena* Buk. В первом случае их следует относить к цитотипам исходного вида. Так, если *S. chaucha* является аутотриплоидом *S. phureja*, как считал С.М. Букасов, то вряд ли он заслуживает видовой или даже подвидовой ранг таксона. Другое дело, если имеет место гибридизация, тогда ранг вида вполне объясним, как, например, в случае с *S. juzepczukii*. В этом отношении некоторые другие триплоиды, получившие по С.М. Букасову видовые названия, возможно, имеют на это основание, например, виды *S. chocclo* Buk. et Lechn., *S. cuencanum* Buk.,

*S. mammiferum* Juz. et Buk., *S. tenuifilamentum* Juz. et Buk. По крайней мере, можно согласиться с С.М. Букасовым в том, что нет должного основания объединять их всех под одним названием *S. chaucha* или *S. juzepczukii*, как это делают другие систематики.

Подводя итоги сравнительного сопоставления разных систем и таксономических подходов применительно к культурному виду *S. tuberosum*, можно сделать следующие выводы.

1. Систематика картофеля, равно как и любого другого вида, строится в соответствии с тем или иным понятием биологического вида как такового. Основными различиями в понимании и определении вида являются монотипность или политипность его структуры, монофилетическое или полифилетическое его происхождение.

2. По системе С.М. Букасова, культурный картофель представлен двумя видами: чилийским – *S. tuberosum ssp. chilotanum* и андийским – *S. andigenum*. Оба вида полиморфны (особенно второй) и имеют разное происхождение. Большинство современных селекционных сортов – межвидовые гибриды, в том числе между этими двумя самостоятельными видами, и могут быть таксономически представлены как *S. tuberosum ssp. europaeum*. Вопрос о том, какой из видов – чилийский или андийский – впервые был завезен в Европу, остается неясным, но не имеет принципиального значения, поскольку они оба были активно вовлечены в селекцию.

3. Система С.М. Букасова сочетает комаровское понимание вида как монотипного таксона, отличающегося от другого хотя бы одним каким-то мелким признаком, с вавиловским политипным, системным представлением вида, позволяющим выделять внутри него отдельные структурные элементы (разновидности, формы, экотипы, биотипы и т. п.).

4. Системе С.М. Букасова противопоставлена другая – Дж. Хокса, главным и принципиальным отличием которой является признание одного культурного вида *S. tuberosum* с двумя подвидами *S. tuberosum ssp. tuberosum* и *S. tuberosum ssp. andigenum*. При этом подразумевается общее их происхождение от *S. andigenum* в результате неизвестно какого попадания в Чили и спонтанного отбора из него фотопериодически длиннодневной формы – *S. tuberosum ssp. chilotanum* по С.М. Букасову. В Европе путем искусственного отбора возник так называемый *Neo-Tuberosum*.

5. Определенной тенденцией системы Дж. Хокса явилось объединение и укрупнение некоторых монотипных видов системы С.М. Букасова. При этом мотивы для такого слияния были как естественные, так и достаточно искусственные, например, по триплоидному набору хромосом (*S. chaucha*) и отсутствию периода покоя (*S. phureja*). Неизменными остались виды *S. ajanhuiri*, *S. juzepczukii* *S. curtilobum*. В результате

этого по системе Дж. Хокса насчитываются 7 культурных видов картофеля (1990), по системе С.М. Букасова – 17 (1978).

6. Крайним выражением политипизации, расширения и, вместе с тем, уплотнения культурного вида *S. tuberosum* является его унификация как единого и одного вида. Остальные входят в него как группы отдельных культиваров или местных сортов (*landraces*). Если по Доддсу (1962) признаются лишь 3 вида: *S. juzepczukii*, *S. curtilobum*, *S. tuberosum*, а последний состоит из 5 групп: *Stenotomum*, *Phureja*, *Chau-*

*cha*, *Andigena*, *Tuberosum*, то по Д. Спунеру (2002) все сводится к единому виду *S. tuberosum* с уже 8 группами: *Ajanhuiri*, *Andigenum*, *Chaucha*, *Chilotanum*, *Curtilobum*, *Juzepczukii*, *Phureja*, *Stenotomum*.

7. Если считать, что ни одна из систем, ни один из таксономических подходов к виду не может быть абсолютной истиной, следует все-таки признать, что система С.М. Букасова является наиболее подробно разработанной, структурированной и отвечающей номенклатурным и практическим нуждам специалистов по картофелю.

## Литература

### Список русскоязычной литературы

1. Букасов СМ. Принципы систематики картофеля. Труды по прикладной ботанике генетике и селекции. 1978; 62(1):3-35.
2. Вавилов НИ. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. Линнеевский вид как система. Л.: Наука; 1967.
3. Завадский КМ. Учение о виде. Л.: Изд-во. ЛГУ; 1961.
4. Костина ЛИ. Аборигенные сорта *Solanum chilotanum* Hawk. Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 1978;62(1):55-82.
5. Лехнович ВС. Культурная флора СССР. Культурные виды картофеля. Л.: Колос; 1971.
6. Рыбин ВА. Результаты кариологического исследования южноамериканских культурных и диких картофелей и их значение для селекции. Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 1933;2(2):3-100.
7. Сосков ЮД, Кочергина АА. Закон Веттштейна-Комарова как первооснова географо-морфологического метода систематики растений и его значение для селекции и генетики. Вестник Петровской академии. 2010;(15):23-34.
8. Тахтаджян А.Л. Жизнь растений. Москва: Просвещение; 1974. Т. 1. с. 49-57.

### Общий список литературы/Reference List

1. Bukasov SV. [Principles of systematics of the potato]. Trudy po Prikladnoy Botanike, Genetike i Seleksii. 1978; 62(1):3-35. (In Russ.)
2. Vavilov NI. Zakon Gomologicheskikh Riadov v Nasledstvennoy Izmenchivosti. Linneyevskiy Vid Kak Sistema. [The Law of Homological Rows in Hereditary Variability. The Linnean Species as a System]. Leningrad: Nauka; 1967. (In Russ.)
3. Zavadskiy KM. Ucheniye o Vide. [The Concept of Species]. Leningrad: Izdatelstvo LGU; 1961. (In Russ.)
4. Kostina LI. [Native cultivars *Solanum chilotanum* Hawk]. Trudy po Prikladnoy Botanike, Genetike i Seleksii 1978;62(1):55-82. (In Russ.)
5. Lekhnovich VS. Kulturnaya Flora SSSR. Kulturnye Vidy Kartofelia. [Cultural Flora of the USSR. Cultural species of potatoes]. Leningrad: Kolos; 1971. (In Russ.)
6. Rybin VA. [The results of karyological studies of South American cultivated and wild potatoes and their importance for breeding]. Trudy po Prikladnoy Botanike, Genetike i Seleksii. 1933;2(2):3-100. (In Russ.)
7. Soskov JD, Kochergina AA. [The Wettstein-Komarov law as the basic principle of the geographical-morphological method of systematics of plants and its significance for plant breeding and genetics]. Vestnik Petrovskoy Akademii. 2010;(15):23-34. (In Russ.)
8. Takhtajan A.L. The life of plants. «Education»; 1974. Vol. 1. p. 49-57. (In Russ.)
9. Ghislain M, Nunez J, Herrera M, Spooner D. The single Andigenum origin of Neo-Tuberosum potato materials is not supported by microsatellite and plastid marker analyses. Theor Appl Genet. 2009;118:963-9.
10. Dodds KS. Classification of cultivated potatoes. In: Corell D. The Potato and Its Wild Relatives. Renner (Texas); 1962; p. 517-39.
11. Gavrilenko T, Antonova O, Shuvalova A, Krylova E, Alpatyeva N, Spooner DM, Novikova L. Genetic diversity and origin of cultivated potatoes based on plastid microsatellite polymorphism. Genet Resour Crop Evolut. 2013;60:1997-2015.

12. Hawkes JG. The potato: evolution, biodiversity and genetic resources. London: Belhaven Press; 1990.
13. Huaman Z, Spooner D. Reclassification of landrace populations of cultivated potatoes (*Solanum* sect. *Petota*). *Amer J Bot.* 2002;89:947-65.
14. Ovchinnikova A, Krylova E, Gavrilenko T, Smealova T, Zhuk M, Knapp S, Spooner D. Taxonomy of cultivated of potatoes (*Solanum* section *Petota*: *Solanaceae*). *Bot J Linn Soc.* 2011;165: 107-55.
15. Simmonds NV. Studies of the tetraploid potatoes. III. Progress in the experimental recreation of the *Tuberosum* group. *J Linn Soc (Bot).* 1966;9: 279-88.





# АКАДЕМИК АРМЕН ТАХТАДЖЯН И РАЗВИТИЕ ЭВОЛЮЦИОННОЙ ТЕОРИИ

**Я.М. Галл**

Санкт-Петербургский филиал Института истории естествознания и техники  
им. С.И. Вавилова РАН, Санкт Петербург, Россия

Эл. почта: [gall1946@mail.ru](mailto:gall1946@mail.ru)

Статья поступила в редакцию 04.03.2017; принята к печати 05.04.2017

Предложен анализ вклада одного из крупнейших ботаников А.Л. Тахтаджяна в эволюционную теорию. Его идеи о роли неотении и макромутаций в эволюции растительного мира опередили время в период господства градуализма и сыграли важнейшую роль в формировании более широкой версии эволюционной теории по сравнению с синтетической теорией эволюции.

*Ключевые слова:* Армен Тахтаджян, эволюционная теория, неотения, макромутации.

## ACADEMICIAN ARMEN TAKHTADJAN AND THE DEVELOPMENT OF EVOLUTIONARY THEORY

**Ya.M. Gall**

Saint Petersburg Branch, Institute of History of Science and Technology, Russian Academy of Sciences.

Saint-Petersburg, Russia

E-mail: [gall1946@mail.ru](mailto:gall1946@mail.ru)

The article offers an analysis of the contribution made by A.L. Takhtajan, one of the foremost botanists, to the evolutionary theory. Armen Takhtajan's ideas about the importance of neoteny and macro-mutations in plant evolution run ahead of the time when gradualism dominated in science. They played a key role in developing of a broader approach to evolution compared to that inherent in the synthetic evolutionary theory.

*Key words:* Armen Takhtajan, evolutionary theory, neoteny, macro-mutation.

Посвящается светлой памяти Алисы Григорьевны Давтян (1924–2005)

В 2007 г. вышла в свет книга А.Л. Тахтаджяна под названием: «Грани эволюции: Статьи по теории эволюции (1943–2006 гг.)» [7]. Этот сборник важнейших работ Армена Леоновича по теории эволюции можно рекомендовать вниманию биолога любой специальности.

В современной историко-научной литературе, посвященной эволюционному синтезу, среди его создателей называется имя лишь одного ботаника – Дж. Стеббинса. Этому замечательному ученому посвящена специальная литература о его вкладе в эволюционный синтез [1, 9], и его имя всегда фигурирует в обобщающих трудах по теории эволюции. Вклад Стеббинса в создание эволюционного синтеза обычно связывают с публикацией его книги в 1950 г. под названием: «Вариация и эволюция у растений» [10]. Л.А. Тахтаджян свою первую работу по теории эволюции [3] опубликовал в Ереване еще в 1943 г.; она, к сожалению, не была переведена на английский язык. В этой монографической статье фактически были очерчены все основные эволюционные идеи, которые он последовательно развивал на протяжении своей жизни, наполняя их новым материалом, практически из всей ботаники, зоологии, генетики, биологии развития и теории общих систем. Сам он полагал, что лишь дополняет синтетическую теорию эволюции в той ее ча-



Академик Л.А. Тахтаджян  
(1910–2009)

(фотография из архива редакции журнала  
«Биосфера»)

сти, которая связана с происхождением крупных таксонов, и не претендовал на создание своей особой теории эволюции. Думается, однако, что это не совсем так. В период создания эволюционного синтеза с упором на эволюционную роль малых мутаций и жесткого градуализма, построенного на экстраполяциях микроэволюционных процессов на весь ход эволюционного процесса, Л.А. Тахтаджян вышел из этих традиционных рамок. Он ближе стоит к современной эволюционной теории, чем к эволюционному синтезу 1930–1950-х гг., так как акцентировал внимание на теме генетика – развитие – эволюция, которая в последнее время фигурирует в научной литературе под обозначением *Evo-Devo*. Начиная с 1990-х гг. становилось все более понятным, что вряд ли можно построить удовлетворительную теорию макроэволюции, если игнорировать упомянутую триаду.

До выхода статьи Л.А. Тахтаджяна никто из ботаников не использовал теорию архаллакисов А.Н. Северцова. Ботаники также не использовали идеи В. Гарстанга и Г. де Бира о роли неотении или педоморфоза в происхождении крупных таксонов. Теория архаллакисов Северцова практически не была воспринята даже зоологами. И это вполне понятно. Северцов настаивал на том, что очень часто наследственные изменения возникают на самых ранних стадиях эмбрионального развития, резко меняют ход индивидуального развития и тем самым имеют огромные эволюционные последствия. Но к моменту выхода статьи Л.А. Тахтаджяна уже была создана теория стабилизирующего отбора И.И. Шмальгаузена, которая практически целиком была построена на изменениях конечных стадий онтогенеза (надставки, или анаболии по Северцову). Теория Шмальгаузена в своей макроэволюционной части хорошо объясняла автономизацию онтогенеза у позвоночных животных. Шмальгаузен развивал важные идеи об организме как целом в индивидуальном и историческом развитии, и это вполне гармонично объяснялось теорией стабилизирующего отбора. Теория Шмальгаузена создавалась в рамках градуализма, который стал важным атрибутом синтетической теории эволюции.

Достижения Шмальгаузена Л.А. Тахтаджян никогда не отрицал и всячески использовал при объяснении коэволюции цветка энтомофильных растений и насекомых опылителей. Правда, он предпочитал пользоваться термином «стандартизирующий отбор». Но сам мир растений диктует новые возможности в познании причин и хода макроэволюции. У растений слабо интегрированный онтогенез, прикрепленный образ жизни, часто возникают макромутации, которые ботаники обычно называют тератологическими изменениями, и все эти важнейшие особенности, по Тахтаджяну, нельзя игнорировать при обсуждении процессов макроэволюции.

Тахтаджян на огромном ботаническом материале показал, что эволюция растительного мира очень часто шла на основе архаллакисов в силу как раз слабой ин-

теграции онтогенеза. При этом он гармонично связал теорию Северцова и теорию макромутаций. Размер наследственной вариации влияет на время ее проявления. Тахтаджян сразу же ушел от классического градуализма и продемонстрировал огромную прерывистость в эволюции органов растений. Все метамерные структуры, например, число листьев в мутовке или число тычинок в циклическом андроце, могли эволюционировать на основе резких наследственных изменений на самых ранних стадиях эмбриогенеза. Тахтаджян показал, что теория архаллакисов Северцова и теория макромутаций лучше подходят для объяснения эволюции растений, чем животных. Главная причина состоит в том, что онтогенез у растений слабо интегрированный и макромутации не всегда ведут к летальному исходу. «Путем эмбрионального изменения может эволюционировать не только число структур, но и их форма, расположение и строение. Весь эволюционно-биологический смысл наследственных изменений зачатков сводится к тому, что морфогенез данной структуры оказывается измененным с его старта» [3]. Такие резкие изменения на начальных стадиях онтогенеза, по Тахтаджяну, дают возможность уйти от тупиков специализации. Если бы эволюция шла лишь на основе изменений конечных стадий онтогенеза, то она очень быстро пришла бы к своему финалу по одной простой причине: нарастающая специализация и вымирание.

Но финал эволюции «заблокирован» не только возможностью изменений на любых стадиях индивидуального развития, но еще одним очень важным механизмом. Особое место в эволюции растительного мира, как показал Тахтаджян, играла неотения (сохранение «инфантильных» черт во взрослом состоянии). Опираясь на первоклассную зоологическую литературу (В. Гарстанг, Г. де Бир, Н.К. Кольцов), Тахтаджян сумел уже в первой общебиологической работе показать, что сохранение ювенильных черт во взрослом состоянии или «обрывающийся онтогенез» лежит в основе эволюции всех покрытосеменных растений. «Во многих случаях автогенное вытеснение конечных фаз начальными и промежуточными приводит постепенно как бы к преждевременному завершению онтогенеза, когда более примитивная предшествующая стадия превращается в дефинитивную. Такие “обрывающиеся онтогенезы”, или неотении, распространены как среди животных<sup>1</sup>, так и среди растений и играют крупную роль в тератологии, так и в эволюции» [3]. Неотении очень способствует дегенерация (водные, покрытосеменные растения). Здесь исчезает много специализированных органов (подавление развития главного корня), редуцируется сосудистая система, и упрощаются органы всей вегетативной сферы. «Хорошим примером неотении служит вторичное приспособление к воде и крайняя редукция и упрощение

<sup>1</sup> См. статью на с. 242–260 этого номера (*прим. ред.*).

одного из типичных ветвей однодольных, – маленькое семейство ясковых. Эти маленькие растения так сильно упрощены в своей организации и так мало похожи на другие покрытосеменные, что кажутся странными водорослями, чем цветковыми» [3].

Неотенические процессы могут охватить как весь организм, так и отдельные его органы. По Тахтаджяну, появление многих высших таксонов сосудистых растений – до классов и отделов – произошло, вероятно, путем неотении. Армен Леонович был убежден, что цветковые растения самым своим происхождением обязаны неотении. Неотенией можно объяснить не только происхождение вегетативных органов и цветков покрытосеменных, но также происхождение крайне упрощенных и специализированных гаметофитов. Мужской гаметофит цветковых растений, состоящий из двух только клеток, является самым упрощенным среди высших растений. Утрату проталлиальных клеток и антеридиев можно объяснить лишь неотенией, то есть резким сокращением онтогенеза мужского гаметофита и выпадением всех его стадий, за исключением самой ранней – двуклеточной стадии.

Женский же гаметофит цветковых растений значительно менее упрощен, чем мужской. Но он также представляет собой «кифатильную» структуру, без всяких следов архегониев.

Особенно интересен анализ Арменом Леоновичем роли ярусной неотении в происхождении травянистых растений. Стебли – первые годичные кольца соответствующих древесных форм. Очень важна редукция вторичной древесины в результате уменьшения камбиальной активности. «Травянистый стебель похож на первые годичные кольца родственных древесных форм» [3]. По Тахтаджяну, весь процесс редукции от древесного типа к травянистому сводится по существу к постепенной фиксации «травянистых» структур древесного стебля.

Тема происхождения травянистой растительности от древесных затрагивается во многих публикациях Армена Леоновича. Приведем одну из последних и наиболее полных трактовок автора. В книге 1991 г. [11], из знаменитой колумбийской серии, где были изданы книги Ф. Добржанского и Дж. Стеббинса, Л.А. Тахтаджян подверг происхождение трав от деревьев широкому эволюционному и экологическому анализу. Первые травы, вероятно, произошли уже в самом начале эволюции покрытосеменных, но происхождение трав шло быстро и в широком масштабе. Эволюционная трансформация древесных форм в травянистые имела место в условиях большого разнообразия климатических, эдафических и биотических условий. Бесконечное число трав произошло в тропиках. Но и холодный климат полярных регионов был чрезвычайно важен в происхождении трав. Многие кустарники и многолетние травы возникли в полярных и высокогорных регионах и были хорошо адаптированы к этим условиям. В противоположность

полярным регионам и высокогорью, в аридных зонах развилась масса однолетних форм. Флора определенных типов пустынь состоит главным образом из однолетних трав, способных использовать очень короткий благоприятный сезон с максимальной интенсивностью. Травы не только произошли очень быстро, но и эволюционировали очень высокими темпами и совершили невиданную экологическую экспансию. Развитие цветковых травянистых растений имело исключительное значение в эволюции травоядных млекопитающих и наземных птиц. Широкое расселение трав привело к образованию гумуса из их корневой части, а в степях образовался чернозем [11, р. 24–25].

Ярусная неотения может быть вызвана также чисто экспериментальным путем. Согласно Тахтаджяну, так называемые «юношеские» формы хвойных демонстрируют работу садоводов по генетическому закреплению неотении. «Черенки, взятые из самых первых боковых побегов проростка, дают растения с совершенно новыми побегами, чем нормальные взрослые экземпляры тех же видов. В садоводстве хорошо известны юношеские формы кипарисовых» [3].

Уже в статье 1943 г. Тахтаджян предложил самый широкий анализ неотении в эволюции растительного мира. Неполнота геологической летописи, по Тахтаджяну, объясняется не только еще не открытыми переходными формами, потому что их попросту могло не быть. «Отсутствие переходных форм между многими крупными группами объясняется не только неполнотой геологической летописи, но также и тем, что в эволюции высших таксонов крупную роль играет неотения. Остановка онтогенеза и изменение его новой конечной фазы приводит к тому, что взрослые организмы получают резко выраженные новые признаки» [3]. Более того, «омоложенный» таксон получает и высокие темпы эволюции.

Феномен неотении или педоморфоза был проанализирован Арменом Леоновичем на самом высоком философском и социокультурном уровнях в монографии по тектологии [6]. Он обобщил важнейший материал, демонстрирующий роль неотенических преобразований в становлении человека и человеческого общества. Особенно интересен анализ Арменом Леоновичем становления общественных институтов, которые формировались просто как игра по определенным правилам.

Тахтаджян в одной монографической статье 1943 г. ставил и решал самые трудные и кардинальные проблемы макроэволюции: органогенез, происхождение таксонов выше уровня вида, темпы эволюции, уход от специализации, причины несовершенства геологической летописи.

При анализе уже первой основополагающей эволюционно-биологической статьи Тахтаджяна становится вполне очевидным, что биолог-эволюционист, независимо от узкой специальности, должен быть способен использовать оригинальные идеи независимо от той

области, где они возникли. Лишь в этом случае можно ожидать прорыва в такой сложной междисциплинарной науке, какой является эволюционная теория.

Для развития эволюционной теории особое значение имела статья Тахтаджяна 1983 г. [5], где не только широко на обширнейшем материале далее развита идея о роли неотении в происхождении крупных таксонов, но также отчетливо поставлен вопрос об эволюционной роли макромутаций. Более того, Армен Леонович с целью показать исключительно важную роль макромутационных процессов в эволюции растительного мира отказался даже от термина «макроэволюция», а использовал термин неокатастрофистов «макрогенез». Но удивительно и то, что «ересь» Рихарда Гольдшмидта о «системных мутациях» или о «перспективных монстрах» он уже прямо терминологически использовал в основополагающей статье 1947 г., посвященной принципам эволюционной систематики [4].

В статье 1983 г. все явления, происходящие в результате неотении и архаллакисов, включены в более общее название – макромутации. Иначе говоря, все крупные эпигенетические изменения он обозначил макромутациями. Макромутация – термин, имеющий очень много толкований в теории эволюции и в генетике. Тахтаджян использовал его в широком биологическом смысле для обозначения резких изменений в фенотипе.

По Тахтаджяну, происхождение высших растений от зеленых водорослей, голосеменных от примитивных разнospоровых папоротников, однодольных от двудольных можно объяснить на основе макромутаций. Радикальность мысли Армена Леоновича видна и при анализе монотипных родов. Это не реликты, как принято считать в ботанике и в зоологии, а чаще всего виды, возникшие сравнительно недавно на основе одной резкой мутации, что обрывает какие-либо переходы в признаках по отношению к близкородственным видам. Самым трудным вопросом о возможности эволюции на основе макромутаций является вопрос, как они могут закрепиться, то есть создать свою экологическую нишу. По Тахтаджяну, благоприятные условия для формирования новых таксонов на основе макромутаций создают горо- и вулканообразования. Обедненная биота снимает пресс конкуренции.

Мысль об обедненной биоте, создающей возможность колонизации макромутантами обширных территорий, проводится Арменом Леоновичем очень последовательно. Около 63 млн лет назад на границе мелового периода и палеоцена произошло массовое вымирание животных и растений: около 75% видов растений и животных вымерло. В это время вымерли и динозавры. Но мало кто вспоминает, что всего лишь 70–74 тыс. лет назад активная вулканическая деятельность покрыла землю вулканической пылью, что также привело к массовому вымиранию. На грани вымирания оказался и сам человек. Такое резкое обеднение биоты, по Тахтаджяну, могло в связи со спадом конкуренции привести к колонизации многих ареалов «перспективными монстрами».

По существу эволюционные идеи А.Л. были направлены на то, чтобы утвердить в теории эволюции идею сальтационного, а не только градуального происхождения таксонов любого ранга. Все эти фундаментальные идеи были маргинальными в теории эволюции. После работ А.Л. эволюционный синтез или расширился, как он полагал, или преобразовался в более современную теорию.

Армен Леонович скромно подчеркивал, что стремился лишь дополнить синтетическую теорию эволюции (СТЭ) морфологией. Это не совсем так. Он осуществил гигантский синтез морфологии с генетикой, молекулярной биологией, экологией и геологией. Именно он внес большой вклад в преобразование СТЭ в современную более широкую теорию эволюции, включая идеи о важнейшей эволюционной роли макромутаций в макроэволюции, что совершенно отсутствовало в СТЭ.

Конечно же, в ботаническом мире Армен Леонович почитается как крупнейший систематик высших растений, глобальный фитогеограф, морфолог растений. Уже на сотом году жизни Армена Леоновича вышла его книга объемом более 900 страниц под названием «Цветковые растения» [12]. Предисловие к книге было написано крупнейшим американским ботаником Питером Райвеном. Предисловие заканчивается словами: «Эта книга, последняя работа большого ученого, представляет собой кульминацию его исследовательского опыта. Важно упомянуть, что эта книга суммирует идеи и понимание научной жизни одного из наиболее способных и влиятельных ботаников нашего времени» [2].

## Литература

### Список русскоязычной литературы

1. Полевой АВ. Джордж Ледьярд Стеббинс и эволюционный синтез. В кн.: Колчинский Э.И., ред. Создатели современного эволюционного синтеза. СПб.: Нестор-История, 2012. с. 599-622.
2. Рэйвен П. Предисловие ко второму изданию книги Л.А. Тахтаджяна «Цветковые растения». Биосфера. 2010;2:1-2.
3. Тахтаджян АЛ. Соотношения онтогенеза и филогенеза у высших растений (этюды по эволю-

- ционной морфологии). Научные труды Ереванского государственного университета им. В.М. Молотова. 1943;(22):71-167.
4. Тахтаджян АЛ. О принципах, методах и символах филогенетических построений в ботанике. Бюлл МОИП Отд биол. 1947;52(5):95-120.
  5. Тахтаджян АЛ. Макроэволюционные процессы в истории растительного мира. Ботанический журнал. 1983;68(12):1593-603.
  6. Тахтаджян АЛ. Принципы организации и трансформации сложных систем: эволюционный подход. СПб.: СПХФА, 2001.
  7. Тахтаджян АЛ. Грани эволюции. Статьи по теории эволюции (1943–2006 гг.). СПб.: Наука, 2007.
  8. Тахтаджян АЛ. Основные векторы эволюции цветковых растений (критерии оценки относительной степени их прогресса). Биосфера. 2010;2:3-33.

#### Общий список литературы/Reference list

1. Polevoy AV. [George Ledyard Stebbins and Evolutionary Synthesis]. In Kolchinsky YeI, ed.: *Sozdateli Sovremennogo Evolutsionnogo Sinteza*. Saint Petersburg: Nestor-Istoriya, 2012. p. 599-622. (In Russ.)
2. Raven PH. Foreword. In: Takhtajan A. *Flowering plants*. 2<sup>nd</sup> edition. NY: Springer, 2009. p. I-IX.
3. Takhtajan AL. [Correlations between ontogeny and phylogeny in the flowering plants]. *Nauchnye Trudy Yrevanskogo Gosudarstvennogo Universiteta im. V.M. Molotova*. 1943;(22):171-67. (In Russ.)
4. Takhtajan AL. [Principles, methods and symbols of the phylogenetic constructions in the botany]. *Bulleten MOIP Otdel Biol*. 1947;52(5):95-120. (In Russ.)
5. Takhtajan AL. [Macroevolutionary processes in the history of plant world]. *Botanicheskiy Zhurnal*. 1983;68(12):1593-603. (In Russ.)
6. Takhtajan A. *Printsipy Organizatsii i Transformatsii Slozhnykh Sistem: Evolutsionnyi Podkhod*. [Principles of Organization and Transformation of Complex Systems: An Evolutionary Approach]. Saint Petersburg: Izdatelstvo Sankt-Peterburgskoy Khimiko-Farmatsevticheskoy Akademii; 2001. (In Russ.)
7. Takhtajan AL. *Grani Evolutsii. Stat'i po Teorii Evolutsii (1943–2006 gg.)*. Saint Petersburg: Nauka; 2007. (In Russ.)
8. Takhtajan AL. Main vectors of evolution in flowering plants (the criteria used in evaluating the relative degree of their advancement). *Biosfera*. 2010;2:3-33. (In Russ.)
9. Smocovitis V. *Botany and the Evolutionary Synthesis: The Life and Work of G. Ledyard Stebbins*. Ithaca, NY: Cornell University Press, 1988.
10. Stebbins GL. *Variation and Evolution in Plants*. NY: Columbia Univ. Press, 1950.
11. Takhtajan A. *Evolutionary Trends in Flowering Plants*. NY: Columbia Univ. Press, 1991.
12. Takhtajan Armen. *Flowering plants*. 2nd edition. NY: Springer, 2009.





# **СТРУКТУРА ХИМИЧЕСКИХ СОЕДИНЕНИЙ И ВЫСШАЯ РАЗМЕРНОСТЬ МОЛЕКУЛ: НОВЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ И НОВЫЕ ВОЗМОЖНОСТИ**

**Геннадий Владимирович Жижин**  
**РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ ЕСТЕСТВЕННЫХ НАУК (РОССИЯ)**

**ИЗДАТЕЛЬСТВО:**  
**IGI GLOBAL (США)**

Книжная серия:

Advances in Chemical and Materials Engineering (ACME)

Дата реализации проекта: декабрь 2017

Число страниц: 211.

ISBN13: 9781522541080,

ISBN10: 152254108X,

EISBN13: 9781522541097,

DOI: 10.4018/978-1-5225-4108-0.

Цена: в твердом переплете - \$175.00, электронный формат E-book - \$175.00

Обычно ученые полагают, что размерность молекул равна 3. Однако геометрические исследования доказывают, что размерность молекул может быть значительно больше. Молекулы способны иметь высшую размерность, что важно при их взаимодействии друг с другом. Это ведёт к новым результатам в различных областях знаний, включая наномедицину, нанотоксикологию и квантовую биологию.

Книга «Структура химических соединений и высшая размерность молекул: новые исследования и новые возможности» представляет собой справочную работу по изучению взаимосвязи между химическими соединениями и размерностью пространства. Благодаря обширному охвату ряда смежных областей она является идеальным справочным источником для ученых, исследователей и студентов, которые ищут темы инновационных исследований по размерности молекул и их взаимодействию.

Содержание  
Предисловие

Глава 1. Структура и высшая размерность молекул d- и f-элементов.

Глава 2. Структура и высшая размерность s- и p-элементов.

Глава 3. Структура, топологическая и функциональная размерность биомолекул.

Глава 4. Выпуклые полуправильные политопы.

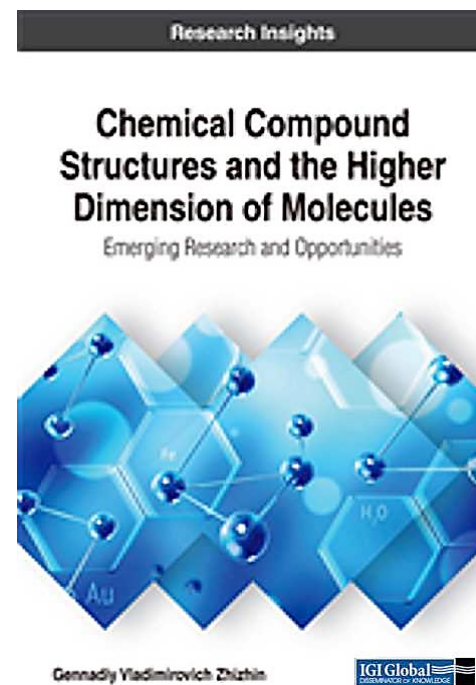
Глава 5. Политопические призмаэдры – фундаментальные области n-мерных наноструктур.

Глава 6. Политопы, дуальные к политопическим призмаэдрам.

Глава 7. Стереоздры и разбиения n-мерных пространств.

Приложение. Решение уравнения Шредингера в n-мерном пространстве.

Заклучение. Новая парадигма дискретного мира.



# СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ



## ВАСИЛЬЕВ СЕРГЕЙ АНАТОЛЬЕВИЧ,

кандидат технических наук, доцент. Родился в 1981 г. в п. Тарко-Сале Тюменской области, окончил Чувашскую государственную сельскохозяйственную академию по специальности механизация сельского хозяйства. Руководитель отдела обучения ООО «СПМ» Концерн «Тракторные заводы», доцент Чувашской государственной сельскохозяйственной академии. Область научных интересов: технологии и средства механизации сельского хозяйства, мелиорация, рекультивация и охрана земель. Автор более 100 научных публикаций, в том числе двух монографий и 14 патентов.



## ГАЛЛ ЯКОВ МИХАЙЛОВИЧ,

доктор биологических наук, академик РАН, главный научный сотрудник Санкт-Петербургского филиала Института истории естествознания и техники РАН. Родился в 1946 г. на Украине. Выпускник ЛГУ 1969 г. Основные научные интересы связаны с изучением истории эволюционной биологии, экологии, а также с историей отечественных оригинальных антибиотиков. Автор более 200 научных работ, в том числе шести монографий, посвященных исследованию творчества Ч. Дарвина, Дж. Хаксли, Г.Ф. Гаузе, В.И. Вернадского, Н.К. Кольцова, В.Н. Сукачева, И.И. Шмальгаузена, Е.И. Лукина, истории изучения борьбы за существование, естественного отбора, видообразования. Редактор-составитель и автор сопроводительных статей нового издания «Происхождение видов» Ч. Дарвина (отв. ред. А.Л. Тахтаджян). Лауреат Премии им. К.М. Завадского за монографию о творчестве Джулиана Хаксли.



## ГОЛУБЕВ АЛЕКСЕЙ ГЕОРГИЕВИЧ,

кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории канцерогенеза и старения НИИ Онкологии им. проф. Н.Н. Петрова (Санкт-Петербург). Родился в Ленинграде в 1950 г., окончил биолого-почвенный факультет Ленинградского университета в 1972 г. и аспирантуру в лаборатории обмена веществ Физиологического НИИ им. А.А. Ухтомского при ЛГУ в 1975 г. Работал в лаборатории кортико-висцеральной физиологии ФНИИ им. А.А. Ухтомско-



го (1975–1978), лаборатории эндокринологии НИИ онкологии им. Н.Н. Петрова (1978–1983), лаборатории биофизики клетки ФНИИ им. А.А. Ухтомского (1983–1988), отдела клинической нейробиологии (1988–1994) и биохимии (1994–2015) Института экспериментальной медицины (Санкт-Петербург), на кафедре биохимии Санкт-Петербургского государственного университета (2015–2017). Область научных интересов: междисциплинарные проблемы биологии на пересечении биохимии, цитологии, теории эволюции, такие как продолжительность жизни, старение, механизмы клеточного цикла. Автор около 50 научных публикаций, в том числе в таких журналах, как *Journal of Theoretical Biology*, *Progress in Biophysics and Molecular Biology*, *Journal of Biological Chemistry*, и монографии «Биология продолжительности жизни и старения» (два издания 2009 и 2015 гг.). С основания журнала «Биосфера» в 2009 г. – заместитель главного редактора.

## ИСАЕВА ВАЛЕРИЯ ВАСИЛЬЕВНА,

доктор биологических наук, профессор, ведущий научный сотрудник лаборатории экологии и морфологии морских беспозвоночных Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук (Москва), главный научный сотрудник лаборатории эмбриологии Института биологии моря им. А.В. Жирмунского Национального научного центра морской биологии Дальневосточного отделения Российской академии наук (Владивосток). Автор более 200 научных работ, включая 116 статей, опубликованных в ведущих российских и зарубежных журналах, 7 глав в зарубежных монографиях и 7 отечественных монографий (Преснов Е.В., Исаева В.В. Перестройки топологии при морфогенезе. М.: Наука, 1985; Исаева В.В., Преснов Е.В. Топологическое строение морфогенетических полей. М.: Наука, 1990; Исаева В.В. Клетки в морфогенезе. М.: Наука, 1994; Исаева В.В. и др. Фракталы и хаос в биологическом морфогенезе. Владивосток: Дальнаука, 2004; Исаева В.В. Синергетика для биологов. Вводный курс. М.: Наука, 2005; Исаева В.В., Шукалюк А.И. Колониальные корнеголовые ракообразные (Crustacea: Rhizocephala). М.: Наука, 2007; Озернюк Н.Д., Исаева В.А. Эволюция онтогенеза. М.: КМК, 2016). Область научных интересов: биология развития, эволюционная биология, клеточная биология, топология биологического морфогенеза, фракталы, хаос и самоорганизация в биологическом морфогенезе. В 2015 г. постановлением Президиума РАН В.В. Исаевой присуждена премия им. А.О. Ковалевского за цикл работ «Исследование закономерностей и механизмов морфогенеза в развитии и эволюции животных».





**КОНОВАЛОВ  
АЛЕКСЕЙ ГЛЕБОВИЧ,**

выпускник кафедры химии почв факультета почвоведения МГУ им. М.В. Ломоносова. Родился в 1994 г. В 2017 г. получил диплом магистра, защитив дипломную работу на тему «Миграция водорастворимых нефтепродуктов в некоторых почвах Башкортостана». В 2014–2017 гг. проводил исследования на тему химии и экологии вод, экологического нормирования антропогенного воздействия на почву, влияния тяжелых металлов на дыхание почвы.



**ЛЕВИЧ  
АЛЕКСАНДР ПЕТРОВИЧ,**

доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник кафедры биофизики МГУ им. М.В. Ломоносова. Родился в Москве в 1945 г. В 1963 г. поступил в Московский инженерно-физический институт, где обучался по специальности «Теоретическая и математическая физика». После окончания института стал сотрудником биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова, где проработал всю жизнь – сначала на кафедре гидробиологии (1969–1988), затем на кафедрах зоологии позвоночных животных и общей экологии (1988–1999), общей экологии (1999–2012) и биофизики (2012–2016). Основные научные интересы: теория систем, экология сообществ, диагностика и нормирование в экологии, темпорология. Автор более 260 статей и 16 книг.



**РИСНИК  
ДМИТРИЙ ВЛАДИМИРОВИЧ,**

кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник кафедры биофизики биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова. Родился в Москве в 1987 г. В 2009 г. окончил факультет почвоведения МГУ. С 2009 г. проводил исследования по разработке методов нормирования качества среды, изучению действия негативных факторов среды на состояние пресноводных экосистем, почв и здоровье населения. Автор 65 научных публикаций. Основные области научных интересов: биоиндикация качества среды, биологическое разнообразие, размерная структура фитопланктонных сообществ, флуоресценция фитопланктона, влияние факторов среды на здоровье населения.



**ТРУСКИНОВ  
ЭРНСТ ВАЛЕНТИНОВИЧ,**

доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник ВНИИ растениеводства им. Н.И. Вавилова. Круг научных интересов: биотехнология, фитовирусология, селекция и семеноводство картофеля. Возглавлял комиссию по вирусным, виroidным и фитоплазмовым болезням Отделения защиты растений РАСХН. Публикует работы по истории науки, жизни и научной деятельности Н.И. Вавилова и его соратников. Перевел и издал две монографии зарубежных авторов по вирусным болезням и семеноводству картофеля. Автор более 100 статей и книги о Н.И. Вавиллове.



**ТЮТЮННИК  
ЮЛИАН ГЕННАДИЕВИЧ,**

доктор географических наук, профессор. Родился в 1959 г., окончил Киевский государственный университет им. Т.Г. Шевченко в 1984 г. Старший научный сотрудник Института эволюционной экологии и Национального ботанического сада НАН Украины, заведующий кафедрой ландшафтной архитектуры Национальной академии руководящих работников культуры и искусств Минкультуры Украины. Автор более 200 научных работ, в том числе 8 монографий и учебного пособия. Член международного редакционного совета журнала «Биосфера». Область научных интересов: геохимия ландшафтов и экологическая геохимия, антропогенное ландшафтоведение и культурная география, философия и методология науки.



**ФУРСОВА  
ПОЛИНА ВИКТОРОВНА,**

кандидат физико-математических наук по специальностям биофизика и экология, старший научный сотрудник кафедры биофизики биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова. Окончила механико-математический факультет и аспирантуру биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова. Область научных интересов: экологическая биофизика, математическое моделирование живых систем. Автор более 40 научных публикаций и соавтор трех учебных пособий.





Подписано в печать 30.10.2017.  
Отпечатано в типографии «Лпринт»:  
197374, Санкт-Петербург, ул. Сабировская, 37,  
Тел.: +7(812) 430-91-55.  
Заказ № 1710423. Тираж 700 экз.  
Цена свободная