

2022

Т. 14, № 2

**МЕЖДИСЦИПЛИНАРНЫЙ НАУЧНЫЙ
И ПРИКЛАДНОЙ ЖУРНАЛ**



БИОСФЕРА

ISSN 2077-1371 / www.21bs.ru

**ОБЩИЕ ПРИНЦИПЫ
ВЗАИМООТНОШЕНИЙ ЖИВЫХ
ОРГАНИЗМОВ С ЭКОСИСТЕМОЙ
И ЗЛОКАЧЕСТВЕННЫХ КЛЕТОК
С ЖИВЫМ ОРГАНИЗМОМ**

А.Г. Голубев

*COMMON PRINCIPLES OF
INTERRELATIONSHIPS BETWEEN
LIVING ORGANISMS AND AN ECOSYSTEM
AND BETWEEN MALIGNANT CELLS
AND AN ORGANISM*

A.G. Golubev

**ЭМЕРГЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ СИСТЕМ
БИОЛОГИЧЕСКОЙ ОЧИСТКИ
СТОЧНЫХ ВОД**

О.С. Полякова, С.Ю. Семенов

*EMERGY ANALYSIS OF BIOLOGICAL
WASTEWATER TREATMENT SYSTEMS*

O.S. Polyakova, S.Yu. Semyonov

**ИЗМЕНЕНИЯ КЛИМАТА И ЦВЕТЕНИЕ
АРКТИЧЕСКОГО ОЗЕРА ИМАНДРА**

Н.А. Кашулин, А.К. Беккелунд

*CLIMATE CHANGES AND ALGAL BLOOM
IN THE ARCTIC LAKE IMANDRA*

N.A. Kashulin, A.K. Bekkelund

**УЯЗВИМЫЕ ВИДЫ ПОЗВОНОЧНЫХ
ЖИВОТНЫХ НИЖНЕ-СВИРСКОГО
ЗАПОВЕДНИКА**

И.Ю. Попов, Д.А. Стариков

*THREATENED VERTEBRATE SPECIES
IN NIZHNE-SVIRSKY RESERVE*

I.Yu. Popov, D.A. Starikov



16+

ФОТО: CHRISTOPH MÜLLER, CHRISTOPHMUELLER.ORG

© 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 14, № 2

Санкт-Петербург
2022



BIOSPHERE

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

Vol. 14, No. 2

Saint Petersburg
2022

© «XXI CENTURY» RESEARCH FOUNDATION
RUSSIAN ECOLOGICAL ACADEMY

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

EDITORIAL BOARD

ГЛАВНЫЙ РЕДАКТОР EDITOR-IN-CHIEF
Г.С. РОЗЕНБЕРГ (ТОЛЬЯТТИ) G.S. ROZENBERG (TOGLIATTI)

ЗАМЕСТИТЕЛЬ ГЛАВНОГО РЕДАКТОРА DEPUTY EDITOR-IN-CHIEF
А.Г. ГОЛУБЕВ (С.-ПЕТЕРБУРГ) A.G. GOLUBEV (SAINT PETERSBURG)

СЕКРЕТАРЬ РЕДАКЦИИ:**И.М. ТАТАРНИКОВА**

EDITORIAL SECRETARY:

I.M. TATARNIKOVA

ДИЗАЙН: Е.А. КОРЧАГИНА

DESIGN: YE.A. KOCHAGINA

ВЕРСТКА: Т.А. СЛАСЦЕВА

LAYOUT: T.A. SLASCHEVA

КОРРЕКТОР: Н.А. НАТАРОВА

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)****М.Д. Голубовский (Окленд, США) M.D. Golubovskiy (Oakland, CA, USA)****В.А. Драгавцев (С.-Петербург) V.A. Dragavtsev (Saint Petersburg)****М. Клявинш (Рига, Латвия) M. Klavins (Riga, Latvia)****Г.В. Жижин (С.-Петербург) G.V. Zhizhin (Saint Petersburg)****Г.А. Ивахненко (С.-Петербург) G.A. Ivakhnenko (Saint Petersburg)****Г.А. Исаченко (С.-Петербург) G.A. Isachenko (Saint Petersburg)****Н.А. Кашулин (Апатиты) N.A. Kashulin (Apatity)****С.В. Кривовичев (С.-Петербург) S.V. Krivovichev (Saint Petersburg)****Н.Н. Марфенин (Москва) N.N. Marfenin (Moscow)****М.А. Надпорожская (С.-Петербург) M.A. Nadporozhskaya (Saint Petersburg)****Ю.К. Новожилов (С.-Петербург) Yu.K. Novozhilov (Saint Petersburg)****Г.В. Осипов (Москва) G.V. Osipov (Moscow)****Я. Олексин (Курник, Польша) J. Oleksyn (Kornik, Poland)****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)****В. Реген (Берлин, Германия) W. Regen (Berlin, Germany)****А.А. Редько (С.-Петербург) A.A. Redko (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)****Ю.Г. Тютюнник (Киев, Украина) Yu.G. Tyutyunnik (Kiev, Ukraine)****М.Д. Уфимцева (С.-Петербург) M.D. Ufimtseva (Saint Petersburg)****Г.Н. Фельдштейн (С.-Петербург) G.N. Feldstein (Saint Petersburg)****Е.Я. Фрисман (Биробиджан) Ye.Ya. Frisman (Birobijan)****О. Чертов (Бинген-на-Рейне, Германия) O. Chertov (Bingen am Rhein, Germany)****Л.П. Чурилов (С.-Петербург) L.P. Churilov (Saint Petersburg)****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	98	ИЗМЕНЕНИЯ КЛИМАТА И ЦВЕТЕНИЕ АРКТИЧЕСКОГО ОЗЕРА ИМАНДРА Н.А. Кашулин, А.К. Беккелунд CLIMATE CHANGES AND ALGAL BLOOM IN THE ARCTIC LAKE IMANDRA N.A. Kashulin, A.K. Bekkelund
61	ТЕОРИЯ / THEORY ОБЩИЕ ПРИНЦИПЫ ВЗАИМООТНОШЕНИЙ ЖИВЫХ ОРГАНИЗМОВ С ЭКОСИСТЕМОЙ И ЗЛОКАЧЕСТВЕННЫХ КЛЕТОК С ЖИВЫМ ОРГАНИЗМОМ А.Г. Голубев COMMON PRINCIPLES OF INTERRELATIONSHIPS BETWEEN LIVING ORGANISMS AND AN ECOSYSTEM AND BETWEEN MALIGNANT CELLS AND AN ORGANISM A.G. Golubev	126	СВЕТОВОЕ АНТРОПОГЕННОЕ ЗАГРЯЗНЕНИЕ: ДЕЙСТВИЕ НА НАСЕКОМЫХ М.И. Жуковская, И.Ю. Северина, Е.С. Новикова ANTHROPOGENIC LIGHT POLLUTION: IMPACT ON INSECTS M.I. Zhukovskaya, I.Yu. Severina, Ye.S. Novikova
75	ПРАКТИКА / PRACTICE ЭМЕРГЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ СИСТЕМ БИОЛОГИЧЕСКОЙ ОЧИСТКИ СТОЧНЫХ ВОД (НА ПРИМЕРЕ ОЧИСТНЫХ СООРУЖЕНИЙ С. КАРГАСОК ТОМСКОЙ ОБЛАСТИ) О.С. Полякова, С.Ю. Семенов EMERGENCY ANALYSIS OF BIOLOGICAL WASTEWATER TREATMENT SYSTEMS EXEMPLIFIED WITH TREATMENT FACILITIES IN KARGASOK VILLAGE (TOMSK REGION OF THE RUSSIAN FEDERATION) O.S. Polyakova, S.Yu. Semyonov	137	УЯЗВИМЫЕ ВИДЫ ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ НИЖНЕ-СВИРСКОГО ЗАПОВЕДНИКА И.Ю. Попов, Д.А. Стариков THREATENED VERTEBRATE SPECIES IN NIZHNE-SVIRSKY RESERVE I.Yu. Popov, D.A. Starikov
82	ПРИРОДА / ПРИРОДА СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИХ ПИГМЕНТОВ У КЛЕНОВ ACER CAMPESTRE L., A. NEGUNDO L. И A. SACCHARINUM L. В РОСТОВЕ- НА-ДОНУ М.А. Игнатова, Б.Л. Козловский, П.А. Дмитриев, М.В. Куропятников, Т.В. Вардуни SEASONAL CHANGES IN PHOTOSYNTHETIC PIGMENTS CONTENTS IN THE MAPLES ACER CAMPESTRE L., A. NEGUNDO L. AND A. SACCHARINUM L. IN ROSTOV- ON-DON M.A. Ignatova, B.L. Kozlovskiy, P.A. Dmitriyev, M.B. Kuropiatnikov, T.V. Varduni		

ОБЩИЕ ПРИНЦИПЫ ВЗАИМООТНОШЕНИЙ ЖИВЫХ ОРГАНИЗМОВ С ЭКОСИСТЕМОЙ И ЗЛОКАЧЕСТВЕННЫХ КЛЕТОК С ЖИВЫМ ОРГАНИЗМОМ

А.Г. Голубев

Национальный медицинский исследовательский центр онкологии им. проф. Н.Н. Петрова, Санкт-Петербург, Россия

Эл. почта: lxglbv@rambler.ru

Статья поступила в редакцию 01.06.2022; принята к печати 14.06.2022

Настоящий обзор литературы касается исследований, основанных на мнении, что раковые клетки в многоклеточном организме ведут себя аналогично одноклеточным организмам в экосистеме, а раковая опухоль аналогична первичным колониальным многоклеточным формам жизни. Существование популяций одноклеточных и их колоний было возможно лишь в меру компенсации гибели одних пролиферацией других. Поэтому пролиферация или готовность к ней является для клеток приоритетом. В эволюции многоклеточных контроль над ним усиливался. С таких позиций общий набор ключевых свойств, к которому приводит прогрессия разных форм раковых опухолей с разными исходными сочетаниями мутаций онкогенов и анти-онкогенов и в разных органах с различными исходными условиями, является результатом не конвергентной эволюции, а рекапитуляции к общему для любых клеток исходному в эволюционном плане модусу существования. Злокачественная трансформация сопровождается снятием блока с гештальта свойств, способствующего выживанию популяций одноклеточных в содержащей нужные ресурсы экосистеме, в каковую для раковых клеток в конечном счете превращается организм. Такие почерпнутые из экологии представления о злокачественном росте позволяют лучше понять развитие резистентности опухолей к терапии по аналогии с резистентностью вредителей к ядохимикатам и бактерий к антибиотикам, а метастазирование - по аналогии с экологической инвазией. Одним из способов выживания одноклеточных является повышение генетической нестабильности в неблагоприятных условиях. Такие условия для раковых клеток создает цитотоксическая терапия, которая усиливает генерацию генетического разнообразия клеток и становится фактором селекции клонов, устойчивых к той же терапии. Вследствие конкуренции разных клонов за ресурсы экосистемы (организма) уничтожение чувствительных клеток благоприятно для резистентных. Поэтому с эколого-эволюционных позиций разумнее стремиться не к уничтожению опухоли, а к поддержанию ее клеточных популяций в равновесии, позволяющем перевести онкологическое заболевание из категории летальных в категорию хронических. Такие соображения лежат в основе разрабатываемых в настоящее время режимов адаптивной терапии рака.

Ключевые слова: экология, онкология, эволюция, экосистема, терапевтическая резистентность, адаптивная терапия.

COMMON PRINCIPLES OF INTERRELATIONSHIPS BETWEEN LIVING ORGANISMS AND AN ECOSYSTEM AND BETWEEN MALIGNANT CELLS AND AN ORGANISM

A.G. Golubev

N.N. Petrov National Medical Research Center of Oncology, Saint Petersburg, Russia

E-mail: lxglbv@rambler.ru

The present review addresses studies based on behavioral similarities between cancer cells in a metazoan organism and unicellular organisms in an ecosystem and between malignant tumors and some primordial colonial forms of life, from which metazoans evolved. Unicellular organisms and their colonies can exist only by compensating for their losses by the proliferation of remaining cells. Therefore, proliferation or readiness to proliferate is a priority for cells. Metazoans evolution was associated with increasing the stringency of the control of this priority. In this perspective, the common set of cancer hallmarks, which emerges in the courses of progression of different cancers, which feature different initial combinations of mutations in oncogenes and antioncogenes and exist under different initial conditions possible in various organs, results not from the convergent evolution but rather from the recapitulation of the evolutionary primordial mode of cell life. The malignant transformation is a manifestation of the disinhibition of a gestalt of traits required for the survival of cell population in an ecosystem, which is what a tumor host eventually turns to for the tumor. Such ecological attitudes to malignant growth suggest analogies between the therapeutic resistance of cancer with the resistance of pests to pesticides or of bacteria to antibiotics and between metastases and invasive species. An important means used by unicellular organisms to survive in noxious conditions is increasing the rate of mutation to produce different variants, among which some may happen to fit the current situation. This is what occurs upon cancer therapy, which increases the genetic diversity of cancer cells and acts as a factor of the positive selection of cells for resistance to the very same therapy. Because the resulting cell clones compete for body resources, the elimination of the cells that respond to therapy is favorable for the cells that are resistant to it. Therefore, it is unwise to use chemotherapy for tumor elimination. It is more prudent to aim at achieving a balance of cancer cell populations, which makes it possible to turn cancer into a chronic rather than fatal disease. These arguments justify the current efforts to develop regimens of the so-called adaptive therapy for cancer.

Keywords: ecology, oncology, evolution, ecosystem, therapeutic resistance, adaptive therapy.

Введение

В феврале 2022 года тематическая подборка статей в журнале *Frontiers in Ecology and Evolution* («Передний край исследований по экологии и эволюции») вышла отдельным изданием под заголовком «От экологии к онкологии и обратно» [5]. Сразу надо уточнить: статьи эти были не по общеизвестной теме влияния факторов внешней среды на риск раковых заболеваний, например о нитритах и опухолях желудочно-кишечного тракта, ультрафиолете и меланоме, автомобильных выхлопах и раке легких и т. п., а о взаимоотношениях между различными популяциями трансформированных клеток в опухоли и организмом – по аналогии с отношениями между различными видами и жизненными формами организмов и экосистемой. Два года ранее в сугубо онкологическом, более того, ориентированном на практику журнале *Cancer Control* («Контроль раковых заболеваний») вышел тематический номер под названием «Экологические и эволюционные подходы к контролю раковых заболеваний» с редакционной статьей, дополняющей в ее заголовке название тематики словами «Онкология обрела концептуальный дом родной» [68]. Тогда же в журнале *Ecology and Evolution* («Экология и эволюция») был опубликован обзор, в котором для обозначения этой проблематики был введен термин эко-онкология [58].

Как видно, взаимный интерес между экологами и онкологами растет. И не только онкологи рассчитывают получить пользу от экологии в понимании и решении медицинских проблем, приобретающих возрастающее значение в связи с постарением населения, притом что риск онкологического диагноза растет с возрастом в диапазоне от 20 до 80 лет по экспоненте, удваиваясь примерно каждые 7–8 лет [2, 24]. Экологи со своей стороны рассчитывают на пользу от онкологии в поисках решения таких нарастающих проблем, как распространение инвазивных видов и развитие резистентности сорняков к гербицидам или насекомых к инсектицидам.

Эти тенденции не обойдены вниманием в русскоязычной литературе: «Перспективы применения методов эволюционной биологии в онкологии» – так назван обзор, опубликованный в 2022 году в «Журнале эволюционной биохимии и физиологии» [3]. Фундаментальные связи между эволюционной теорией и экологией делают пересечения того, о чем шла речь там и пойдет здесь, неизбежными в некоторых аспектах, но там [3] слово экология и производные от него не употреблены ни разу.

От эволюционных к экологическим понятиям в онкологии

На самом деле инвазия экологической проблематики в онкологию безотносительно к внешним факторам риска раковых заболеваний была инициирована почти полвека назад клонально-селекционной теорией

злонакачественного роста как эволюционного процесса [56]. Такой процесс начинается с того, что одна из клеток, способных к пролиферации для возмещения клеточных потерь в некоторой ткани, приобретает в результате мутации пролиферативные преимущества перед другими. Такие преимущества могут быть обусловлены, среди прочего, снижением чувствительности клетки к факторам, контролирующим пролиферативные процессы в ткани для поддержания тканевого гомеостаза. Дальнейшие мутации в клоне таких клеток приводят к появлению разных клонов мутантных клеток. Сильная генетическая гетерогенность клеток в пределах одной опухоли находит все новые подтверждения в исследованиях с использованием секвенирования ДНК в отдельных клетках (обзор: [65]). Разные клоны вступают в конкуренцию между собой за использование ресурсов организма, доступных в ткани, для собственной пролиферации. Наиболее успешные в этом смысле клоны получают все большее преобладание. Факторами успеха в этом эволюционном процессе являются не только эффективность использования ресурсов на размножение, но и способность сопротивляться силам организма, направленным на борьбу с такими мутантными клетками, в частности, иммунному ответу на рост опухоли. Далее, после того как опухоль дорастает до возможности ее диагностировать, к силам организма добавляются терапевтические противораковые средства, но новые мутации могут приводить к появлению клонов, все более устойчивых к терапии. Аналогии с дарвиновской эволюцией путем естественного отбора на соответствие экологическим условиям, которые сами меняются в результате возникновения новых видов организмов, здесь лежат на поверхности. Наиболее глубока аналогия с эволюцией организмов, размножающихся неполовым путем, то есть с одноклеточными. На деле многие такие аналогии оказываются весьма глубокими, как следует из массы работ, выполненных в русле этой парадигмы (см., например, обзор [65]).

Результатом эволюционных процессов в опухоли оказывается сообщество клеток, не только генетически отличных от нормальных клеток, но и различающихся между собой, – своего рода сообщество клеточных видов. Эти виды взаимодействуют с содержащимися в опухоли нетрансформированными клетками, такими как фибробласты, эндотелиальные и гладкомышечные клетки кровеносных сосудов, макрофаги, лимфоциты и т. д., а также с внеклеточной средой – как стромой (ландшафт), так и поступающими в опухоль метаболитами (ресурсы) и гормонами (феромоны, фитонциды и т. п. в атмосфере и гидросфере). В пределах каждого генетически определенного вида трансформированных клеток возможны переходы между разными эпигенетическими состоя-

ниями, что во многом аналогично обратимым изменениям состояния организма, таким как бодрствование, сон, спячка, течка, диапауза и т. д. В целом клеточный состав злокачественной опухоли оказывается аналогичным биоценозу, опухоль – экосистеме, а организм – и вовсе биосфере (и даже ноосфере, с учетом возможностей содержимого черепной коробки). И развитие, существование и гибель таких систем можно описывать, и их действительно описывают, в тех же терминах, какие применяют по отношению к экосистемам в их общепринятом понимании (табл. 1).

Клональная селекция приводит к формированию того, что квалифицируется как ключевые признаки раковых опухолей – hallmarks of cancer [37]. На рис. 1 показана предложенная в одной из статей [60] вышеотмеченного сборника [5] иллюстративная схема со-

отношений между полным набором этих признаков и факторами экологического успеха (fitness).

Конвергентная эволюция или рекапитуляция?

Число известных генов, мутации в которых инициируют формирование набора отличительных признаков раковых заболеваний, превышает сотню, а то и три, тогда как для злокачественной трансформации достаточно нескольких таких мутаций, то есть их исходные сочетания могут быть у различных опухолей совершенно разными [59], при этом их последствия могут формироваться в самых разных исходных условиях, существующих в разных тканях. Но это приводит, тем не менее, к одинаковым конечным результатам, обозначаемым как отличительные признаки.



Рис. 1. Соотношение между ключевыми признаками раковой опухоли (курсив) и факторами экологического успеха. Адаптировано из [60]

Общность понятий, используемых для описания взаимоотношений особей в экосистемах и с экосистемами, клеток в опухоли и с опухолью и опухоли с организмом (свободный перевод с таблицы в [58])

Понятие	Экология	Онкология
Общие понятия:		
<i>Популяция</i>	Особи одного вида, сосуществующие во времени и пространстве	Клетки одного генотипа, сосуществующие во времени в пределах опухоли
<i>Сообщество</i>	Взаимодействующие на некоторой территории популяции разных видов	Взаимодействующие в опухоли популяции трансформированных и нормальных клеток
<i>Инвазия</i>	Вторжение вида в неродное местообитание: 1) выход из родного места; 2) перемещение/распространение в неподходящей для жизни; 3) избегание неблагоприятных факторов такой среды; 4) колонизация нового местообитания и закрепление в нем; 5) рост популяции	Метастазирование из первичного очага в другие органы: 1) отделение раковых клеток от первичной опухоли; 2) проникновение таких клеток в кровотоки и перемещение с током крови; 3) избегание иммунных реакций в крови; 4) выход из кровотока и колонизация нового органа; 5) неоангиогенез и рост опухоли
<i>Экосистема</i>	Совокупность живых организмов и неживой среды, взаимодействующих посредством потоков энергии и вещества	Совокупность нормальных и раковых клеток и внеклеточного матрикса и жидкости, содержащей растворимые компоненты [метаболиты, ростовые факторы и другие сигнальные молекулы], взаимодействующих посредством потоков энергии и вещества
Популяционная экология:		
<i>Размер популяции</i>	Число особей в популяции в данный момент времени	Размер или объем опухоли (или число опухолевых клеток) в органе в данный момент времени
<i>Рождаемость</i>	Число рождений за единицу времени в расчете на одну особь	Число клеточных делений за единицу времени в расчете на исходную численность клеток
<i>Смертность</i>	Число смертей за единицу времени в расчете на одну особь	Число умерших клеток за единицу времени в расчете на исходную численность
<i>Рассеивание</i>	Число особей, распространившихся за единицу времени за некоторые пределы, в расчете на общую численность клеток в этих пределах	Число раковых клеток, переместившихся за единицу времени из первичного очага или вышедших в кровь, в расчете на число исходных клеток
<i>Скорость роста</i>	Скорость роста популяции зависит от баланса прибыли (рождаемость, миграция) и убыли (смертность, рассеивание) числа особей	Скорость роста опухоли зависит от баланса прибыли (клеточные деления) и убыли (смерть и рассеивание или миграция клеток) числа клеток
<i>Внутривидовая конкуренция</i>	Конкуренция между особями одного вида	Конкуренция между разными фенотипами раковых клеток в опухоли
<i>Межвидовая конкуренция</i>	Конкуренция между особями разных видов	Конкуренция между нормальными и раковыми клетками в опухоли
<i>Зависимость от плотности</i>	Зависимость скорости роста популяции от ее текущей или прошлой плотности по причине ограниченности площади или ресурсов	Зависимость роста опухоли от доступных ресурсов и пространства
<i>Емкость экосистемы</i>	Максимальное число особей, возможное в экосистеме без ее разрушения	Максимальный размер опухоли в организме, не вызывающий его гибели
<i>Метапопуляция</i>	Популяция популяций, связанных обменом особей	Совокупность опухолей одного типа при возможности обмена клетками между ними
<i>Исходная популяция</i>	Популяция, растущая без иммиграции в нее и производящая эмигрантов для распространения в другие субпопуляции и незанятые местообитания	Первичная опухоль (растущая в органе, где началась ее прогрессия), производящая метастазы в другие органы

Местообитание	Место, где особи могут выживать и размножаться	Орган или ткань, где раковые клетки могут образовывать опухоли подобно тому, как семена могут прорасти в подходящей почве
Матрикс	Ландшафт, непригодный для выживания и размножения, но используемый животными для распространения и миграции	Структуры в организме, в которых раковые клетки не могут жить и пролиферировать, но посредством которых могут участвовать в метастазировании
Отпрыски [propagules]	Распространяющиеся жизненные формы, способные колонизировать незанятые местообитания	Раковые клетки в кровотоке, способные образовывать метастазы в подходящих органах
Экология сообществ:		
Видовое богатство	Число видов в экологическом сообществе	Число генотипов и фенотипов раковых клеток в опухоли (внутриопухолевая гетерогенность)
Межвидовая конкуренция	Конкуренция между особями разных видов за пространство и ресурсы	Конкуренция между нормальными и раковыми клетками в опухоли. Среди раковых – между аэробными и анаэробными или между устойчивыми и неустойчивыми к терапии
Хищничество	Употребление одним видом другого в пищу	Разрушение раковых клеток иммунной системой
Мутуализм	Взаимовыгодные отношения между особями разных видов	Гетерогенный набор клеток в опухоли, где клетки вступают в кооперацию для избегания иммунного ответа или усвоения питательных ресурсов
Эволюционная экология:		
Варьирование	Различия между особями одной популяции из-за мутаций в гаметам, рекомбинации, фенотипической пластичности. Каждая популяция состоит из генетически разных особей с разными способностями выживать и размножаться	Соматические мутации, фенотипическая пластичность и эпигенетические изменения ведут к внутриопухолевой гетерогенности. Каждая опухоль состоит из разных раковых клеток с разными способностями выживать и размножаться
Приспособленность	Степень воспроизведения генотипа или фенотипа в следующих поколениях, определяемая выживаемостью и репродуктивным успехом его носителей	Степень воспроизведения генотипа или фенотипа раковых клеток в их следующих поколениях в первичном очаге или метастазах, определяемая выживаемостью и пролиферацией клеточных носителей генотипа или фенотипа
Наследственность	Передача неизменных генов организма потомству	Передача неизменных генов исходных раковых клеток потомству
Эволюция резистентности	Естественный отбор способствует сохранению генотипов, резистентных к антибиотикам и пестицидам. Некоторые особи в популяции более, другие менее резистентные (варьирование). Потомство резистентных особей остается резистентным (наследственность), выживает лучше и демонстрирует лучшую приспособленность к условиям, включающим наличие антибиотиков или пестицидов. Таким образом создаются все необходимые и достаточные условия для эволюции путем естественного отбора, а антибиотики и пестициды оказываются его факторами	Естественный отбор способствует сохранению генотипов/фенотипов раковых клеток, резистентных к цитотоксическим препаратам. Некоторые раковые клетки в опухоли проявляют больше, другие меньше резистентности к терапии (внутриопухолевая гетерогенность). Потомство резистентных особей остается резистентным (наследственность), выживает лучше и демонстрирует лучшую приспособленность к условиям, включающим наличие цитотоксических препаратов. Таким образом создаются все необходимые и достаточные условия для эволюции путем естественного отбора, а цитотоксическая терапия оказывается его фактором
Жизненные циклы	Последовательности состояний организмов, влияющие на приспособленность популяции, например возраст первого и последнего участия в репродукции	Последовательности состояний клетки, влияющие на приспособленность популяции, например длительности разных стадий клеточного цикла
Жизненные балансы	Соотношения между свойствами организма, в результате которых повышение приспособленности к одним условиям сопровождается снижением приспособленности к другим	Повышение резистентности к радио- или химиотерапии у раковых клеток сопровождается замедлением клеточного цикла



С одной стороны, есть мнение, что такая ситуация аналогична конвергентной эволюции, которая привела, например, к одинаковой форме тела у рыб, дельфинов и пингвинов или к схожим чертам строения глаз у головоногих моллюсков и у млекопитающих [57].

С другой стороны, эту же ситуацию можно рассматривать, наоборот, как проявление базовых свойств клеток, скрытых под множеством регуляторных надстроек, регламентирующих жизнь клеток в условиях целостного организма, то есть как возвращение клеток многоклеточного организма к общему для всех клеток исходному, в эволюционном плане, одноклеточному модусу существования, которому в определенных условиях может способствовать объединение отдельных клеток в колонии [21, 66].

Исходно и сами-то многоклеточные организмы мало чем отличались от опухолей, представляя собой колонии слабо дифференцированных клеток. Такой тип организации мог существовать лишь постольку, поскольку гибель колоний компенсировалась ростом и размножением выживших. Одним из способов адаптации популяций колоний к изменяющимся условиям существования была генерация случайного разнообразия клеток, так что некоторые варианты оказывались лучше соответствующими ситуации, и они давали начало более успешным популяциям. Успешность колоний определялась их способностью усваивать ресурсы среды для вложения в как можно большее число клеток, способных отделиться от колонии и давать начало новым колониям в новых условиях.

Именно так и ведет себя в организме метастатическая опухоль.

Таким образом, сочетание свойств, приобретаемых клеткой при злокачественной трансформации, может быть вложено в клетку как некий молекулярно-биологический гештальт, который всплывает, когда снимаются те ограничения на него, которые складывались в эволюции при переходе от одноклеточного существования к колониальному и далее к истинно многоклеточному. Если так, то злокачественная трансформация клетки означает снятие блока с целого взаимосвязанного комплекса механизмов, которые использовались для выживания популяций предков современных многоклеточных организмов.

Рост и пролиферация одноклеточных организмов – приоритет для них. Если не текущее участие в пролиферации, то готовность к ней при первой возможности – это базовое состояние клеток. А поскольку в эволюции новое настраивается над старым, которое никуда не девается, а либо подавляется, либо находит применение в новом контексте, этот приоритет всплывает всякий раз, когда контроль над ним оказывается ослабленным или нарушенным, например, в результате старения, пусть даже порядок нарушений случайный.

Для иллюстрации этой гипотезы предложена аналогия с упорядоченной комбинацией карт, разложенных рубашками вверх [21]. Если открывать карты случайным образом, сначала никакой порядок в открытых картах проглядываться не будет. Он станет явным, только когда будет открыто достаточно карт. И тогда появляются основания, чтобы правильно открыть следующую карту. Но главным условием является то, что этот порядок заложен заранее.

Основания для соотнесения времени происхождения генов, сочетания активностей которых складываются в злокачественность, с ключевыми событиями эволюции жизни были получены филостратиграфическим анализом. Суть его в том, что по результатам определения нуклеотидных последовательностей гомологичных генов из организмов, стоящих на разных позициях филогенетического древа, можно не только приписать гену определенный возраст, но и привязать время его возникновения к определенным этапам эволюции.

Такой анализ был проведен для генов, которые по тем или иным критериям можно ассоциировать со злокачественным перерождением; например, эти гены чаще других мутированы в опухолях, или продукты таких генов участвуют в процессах, систематически усиленных или ослабленных в раковых клетках. Далее было установлено распределение числа таких генов по времени их возникновения. Если гены, имеющие отношение к злокачественности, распределяются по времени их возникновения равномерно, доля таких генов относительно всех других не должна меняться в эволюционной шкале времени, что на графике выглядит как линия, параллельная такой шкале. Но во всех случаях, независимо от того, по каким критериям гены определены как имеющие отношение к злокачественному перерождению клеток, их доля относительно всех генов имеет пик в период происхождения многоклеточных из одноклеточных [25].

В целом получается, что в опухолях подавлены функции генов, появившихся в эволюции в связи с возникновением многоклеточности и, соответственно, необходимости контролировать поведение отдельных клеток в интересах организма [63]. В частности, контролю подлежит генотип, на изменениях которого у одноклеточных основан один из способов выживания их популяций.

В популяциях одноклеточных организмов генерация генетического разнообразия усиливается в ответ на неблагоприятные изменения условий существования. Происходит это не только потому, что условия могут становиться более мутагенными сами по себе, но и в результате индукции экспрессии особых ДНК-полимераз, которые не останавливаются в местах повреждения ДНК, а проходят их так, что ставят в дочернюю цепь любой нуклеотид, какой подвернется,

и если подворачивается не тот, какой должен быть, возникает мутация. Точное исправление повреждений ДНК требует значительных ресурсов и задерживает пролиферацию. Ресурсы, сэкономленные в результате игнорирования повреждений ДНК, можно перенаправить на выживание, а более удачные мутанты могут помочь выживанию всей популяции, пусть даже ценой ее необратимого изменения. Такие ДНК-полимеразы сохранились в эволюции и у многоклеточных, оказавшись полезными, в частности, для генерации репертуара В-лимфоцитов, производящих разные антитела, и Т-лимфоцитов, имеющих разные рецепторы. В клетках-предшественницах лимфоцитов такие ДНК-полимеразы действуют на строго определенных участках ДНК, кодирующих иммуноглобулины. Экспрессия генов таких ДНК-полимераз вместе с другими древними генами повышена в раковых клетках [64]. И это способствует прогрессии опухоли, включая генерацию вариантов клеток, среди которых могут быть более устойчивыми к реакциям организма на опухолевый рост и к терапевтическим воздействиям. Подавление активности таких ДНК-полимераз может повышать чувствительность опухоли к терапии.

К злокачественному росту приводят не любые мутации в онкогенах или анти-онкогенах, а только такие, которые усиливают или ослабляют, соответственно, функции белковых продуктов таких генов. Все другие называются нейтральными. Как показано для клеток кожи, эпителия пищевода, эндометрия, а также лейкоцитов периферической крови человека, в них с течением времени накапливаются преимущественно не нейтральные мутации таких генов, как, например, анти-онкоген TP53 и онкоген H-ras, а именно те же, что обнаруживаются в опухолях и считаются драйверами онкогенеза [45, 50, 51]. Эта селективность объясняется тем, что именно такие мутации наделяют клетки пролиферативными преимуществами. Такая избирательная клональная экспансия приводит, например, к тому, что в эпителии пищевода здоровых семидесятилетних людей большинство клеток являются носителями онкогенных мутаций. Доля таких клеток еще более растет при курении и потреблении алкоголя. Но все равно рак пищевода диагностируется только примерно у одного из тысячи семидесятилетних. А это означает, что вероятность реализации онкогенных мутаций в злокачественную трансформацию зависит не только от числа и сочетания накопленных мутаций, но и от условий селекции их носителей [44], то есть от обстоятельств, являющихся предметом изучения в экологии.

Получается, что те же принципы эволюции путем естественного отбора, которые привели к появлению целостных сложно организованных клеточных клонов, каковым, собственно, и является любой много-

клеточный организм, и к селекции тех из их числа, которые наиболее эффективно используют ресурсы среды для вложения в потомство, действуют еще и внутри каждого такого клона, приводя к появлению и положительной селекции субклонов, нарушающих целостность всего клона тем, что более эффективно в сравнении с нормальными клеточными субклонами организма используют его ресурсы для собственной пролиферации. Клональная селекция, приводящая к прогрессии злокачественных опухолей, происходит в любых нормальных обновляющихся тканях организма постоянно. Скорости обусловленных ею изменений клеточных популяций разные в зависимости от внутриорганизменных факторов селекции, а злокачественный рост является кульминацией этих процессов, достигаемой, когда популяция опухолевых клеток совсем выходит из-под контроля, и родной организм становится для этого, в некотором смысле преступного, сообщества клеток всего лишь содержащей нужные ресурсы средой обитания. К слову сказать, для анализа взаимоотношений между опухолью и организмом используют еще и экономические термины и категории, например «надувательство» (cheating) и «коррупция», и есть соответствующие теории [7, 14, 16].

Фатальный итог экологических, экономических и эволюционных взаимоотношений между клетками опухоли и между опухолью и организмом достигается у особей одного вида в разные сроки в зависимости от множества обстоятельств, да и просто вследствие принципиальной стохастичности тех процессов, которые к нему приводят. А начинается такая эволюция в нормальных клеточных популяциях организма не только задолго до постановки онкологического диагноза, но даже до образования предраковых патологических изменений. И вся цепь событий от начала до того или иного конца зависит не только от мутаций и трансформированных клеток как таковых, но и от обстоятельств, по своей сути тех же, какие определяют возможность становления, существования и развития любых экосистем.

Экологические отношения между клетками опухоли и между опухолью и организмом

Мотивированное экологией понимание прогрессии опухолей выглядит эзотерическим, но оно приводит к выводам, не лишенным утилитарного смысла. Если клетки опухоли по поведению аналогичны одноклеточным организмам, а сама опухоль – первичным многоклеточным в том смысле, что существующая в ней система отношений включает контроль размера колонии, то лечение, направленное на уничтожение основной массы опухоли, приводит к нарушению этого внутриопухолевого контроля, к отбору наиболее

агрессивно настроенных клеток и таким образом способствует развитию терапевтической резистентности и метастазированию, как оно и происходит.

Неисчерпывающий список экологических явлений, эффектов, законов, концепций и моделей, послуживших основаниями для предложений по совершенствованию подходов к пониманию, профилактике и лечению злокачественных новообразований, приведен в табл. 2.

Впрочем, даже если, допустим, экология помогает понять в принципе, что такое злокачественный рост и почему и как он происходит, это не тот случай, когда понять значит простить. Но и самое краткое изложение практической стороны работ, включенных в табл. 2, нереально в пределах одной публикации. Ниже прокомментированы лишь некоторые содержащиеся в них идеи.

Параллели между развитием резистентности к ядохимикатам у сельскохозяйственных вредителей и к химиотерапии у раковых метастазов привели к выводу, что способы справляться с этими явлениями тоже

могут оказаться аналогичными одни другим [19]. У вредителей резистентность возникает скорее всего при использовании максимально возможных доз химикатов, используемых в попытках искоренить вредоносный вид. Их безуспешность привела к идее, что лучше стремиться не к искоренению, а к сдерживанию, которое возможно при использовании низких доз разных химикатов, чередующихся в зависимости от результатов отслеживания наблюдаемых эффектов. В сельском хозяйстве эта стратегия получила название *integrated pest management* [ИПТ] – комплексное совладание с вредителями. В здравоохранении такой подход уже признан на уровне ВОЗ эффективным в борьбе с переносчиками инфекционных агентов. В онкологии чередование нескольких химиопрепаратов является обычной практикой. Если ориентироваться при разработке схем такого лечения на неудачи и успехи ИПТ, такого рода уроки подсказывают, что целесообразно подбирать препараты так, чтобы повышение резистентности к одному из них сопровождалось снижением резистентности к другому [19].

Есть мнение, например, выраженное в работе [57],

Табл. 2

Экологические явления, законы, принципы и модели, рассмотренные в проекции на раковые опухоли и противоопухолевую терапию

Явления, законы, принципы и модели	Ссылки
Эффект хранения	[52]
Ландшафтная экология, экологическая ниша	[28]
Эдификация	[8, 54]
Комплексная защита растений	[67]
Закон ограничивающего фактора (закон Либиха)	[69]
Обобщенная модель Лотки-Вольтерры для взаимодействия конкурирующих видов; емкость среды	[61]
Модель Лотки-Вольтерры для взаимодействия популяций хищника и жертвы	[42, 36]
Эффект Олли	[33, 13, 31]
Биоразнообразие как фактор устойчивости экосистемы	[11, 49]
Динамика местообитаний-источников и -приемников	[20]
Закон Гаузе (принцип конкурентного исключения)	[27]
Спячка (покой, бездействие, диапауза)	[52]
Парадокс планктона	[40]
Островные экосистемы	[18]
Антропогенные вымирания	[31]
Сукцессии	[26]
Инвазивные виды	[55]
<i>r</i> - и <i>K</i> -селекция	[17, 46]

что существующая практика дожидаться новой прогрессии опухоли, чтобы менять лечение, неразумна с эволюционных позиций. Видение ситуации у авторов такое. «Допустим, у раковых клеток есть свойства, делающие их чувствительными к новому лечению, а эволюционное событие приобретения резистентности к прежнему лечению произошло до того, как возобновление прогрессии опухоли стало явным. В существующих схемах терапии, направленных на элиминацию опухоли, подразумевается такое применение первого и второго “ударов”, чтобы сначала довести размер опухоли до некоторого минимума, предпочтительно не выявляемого, и затем нанести второй удар, чтобы предотвратить эволюционный выход опухоли в новое состояние и воспользоваться экологическими слабостями фрагментированных, поврежденных и разобщенных остаточных популяций трансформированных клеток. В свете способности раковых опухолей к эволюции длительность ожидания перед началом второй и третьей стадий лечения слишком велика. Насколько нам известно, такое отношение к лечению прежде никем не продвигалось, поскольку эволюционные обоснования для него не оценивались должным образом. Разнообразие существующих лекарственных средств в сочетании со способностью раковых клеток к эволюции подсказывает, что нанести второй удар надо по лежащему противнику до появления признаков того, что он приходит в себя, то есть до новой прогрессии».

На декларированных в явном виде экологических соображениях основан терапевтический подход, получивший название *adaptive therapy* – адаптивная терапия [29, 30]. Ее основные предпосылки таковы: агрессивная терапия максимальными переносимыми дозами химиопрепаратов усиливает давление отбора в сторону приобретения резистентности к ним и поэтому слишком часто приводит как раз к ее развитию в сочетании с метастазированием; разумнее с эволюционно-экологических позиций ставить целью химиотерапии не элиминацию опухолевых клеток, а удержание их численности в переносимых организмом пределах использованием минимальных эффективных дозировок препаратов, оставляющих чувствительные к терапии клетки в достаточных количествах для эффективной конкуренции с нечувствительными; таким образом, лучше стремиться не к маловероятному полному излечению ракового заболевания, а к его переводению из категории летальных в категорию хронических при сохранении приемлемого качества жизни больного. Авторы отмечают сходство такой стратегии с предложенной ранее [38] метрономной терапией – применением частых, но низких доз химиопрепаратов [4, 53] – и при этом подчеркивают принципиальное отличие от нее, состоящее в том, что целью метрономной терапии все равно является минимизация размеров опухоли вплоть

до ее элиминации, тогда как адаптивная терапия направлена на поддержание оптимального количества клеток, чувствительных к терапии, достаточного для подавления пролиферации резистентных клеток и метастазирования. Техническое отличие состоит в использовании предопределенного режима лечения при метрономной терапии и режима, изменяемого в зависимости от эффекта, при адаптивной терапии. Более подробное сопоставление адаптивной и метрономной терапии сделано в обзоре [39].

Приходится отметить, что поиск по словосочетанию «адаптивная терапия» в информационных ресурсах выводит лишь на единичные русскоязычные публикации, причем все они – по иммунотерапии и не вполне в тему. Между тем примеры успешного применения адаптивной химиотерапии в доклинических и клинических испытаниях уже есть [32, 39], хотя с традиционных химиотерапевтических позиций идея прерывать лечение до того, как оно перестает действовать, выглядит странно. Еще более странной с терапевтических позиций, но вполне здоровой с экологических выглядит идея использовать при лечении рака простаты методом андрогенной депривации периодическое введение тестостерона до достижения уровней в крови, превышающих физиологические, с целью усиления пролиферации тех клеток, которые чувствительны к депривации, чтобы они конкурировали с нечувствительными и подавляли их пролиферацию. Эффективность такого терапевтического подхода, получившего название «биполярная андрогенная терапия» (*bipolar androgen therapy, BAT*), оцениваемая по увеличению длительности безрецидивного состояния больных с нечувствительным к кастрации раком простаты, продемонстрирована в нескольких клинических испытаниях [23].

Однако надо признать и то, что подбор доз препаратов и режимов их введения в таких случаях гораздо более сложен, чем при монотерапии с использованием предельных переносимых дозировок и при метрономной терапии в предустановленных режимах, и в ряде случаев он основан на непростых подчерпнутых из экологии математических моделях конкуренции между разными популяциями опухолевых клеток в условиях разных режимов лечения и требует непрерывного наблюдения за некоторыми из параметров, включенных в модель [10, 34, 43, 47, 48]. Терапевтическая эффективность в таких случаях пока еще скорее всего должна вступать в противоречие с экономической. Но, когда сравнили оценки суммарной стоимости традиционной и одного из режимов адаптивной терапии рака простаты, они оказались одинаковыми, притом что адаптивная обеспечивала в два раза более длительный безрецидивный период, то есть в расчете на единицу времени она была в два раза менее затратной (см. [32]).

Более экономичными, хотя и не всегда столь же эффективными в терапевтическом отношении могут оказаться, не исключая адаптивную терапию, подходы к контролю раковых заболеваний, основанные на экологических соображениях, касающихся отношений не столько между клетками в опухоли, сколько между опухолевыми клетками и условиями их существования в организме. Кроме всего того, что опосредовано иммунной системой и анализируется с использованием таких исходно экологических моделей, как уравнение Лотки-Вольтерры, здесь надо отметить и то, что может быть опосредовано метаболическими факторами и к анализу чего привлекают такие экологические явления, как эффект хранения, эффект планктона, закон Либиха (см. табл. 2). Такие соображения касаются глюкозы и других метаболитов, включая жирные кислоты, кетонные тела и аминокислоты [69], а также гормонов [41].

Эта сторона дела имеет прямое отношение к упомянутому выше парадоксу, состоящему в диспропорции между одинаковыми уровнями накопления онкогенных мутаций в тканях по достижении некоторого возраста практически у всех, притом что опухоли тех же тканей развиваются в этом же возрасте далеко не у всех [22, 44]. И дело тут не только в наследственности и во внешних факторах риска, которым одни подвержены больше, а другие меньше. К числу факторов риска развития опухолей относятся и внутренние, в том числе метаболические, такие как гипергликемия [35], которая к определенному возрасту достигает разных уровней у разных людей. И коль скоро при старении снижается толерантность к глюкозе, а значит повышается экспозиция клеток ее действию и/или ее доступность для клеток, то это может вносить свой вклад и в повышение риска развития предрасполагающих клонов клеток, несущих онкогенные мутации, в клинически значимые опухоли [35, 69].

Дело тут может быть в том, что клетки злокачественных опухолей не только различаются в генетическом отношении. В пределах любого клона возможны разные фенотипические формы, причем переходы между разными формами, такими как эпителиальная, мезенхимальная и стволовая, являются у трансформированных клеток спонтанными и обратимыми (что и обеспечивает адаптацию опухолей к терапии), в отличие от обычно необратимых однонаправленных переходов от стволового к либо эпителиальному, либо мезенхимальному состоянию в линиях нормальных клеток [6, 9, 15, 62].

Аналогами обратимости фенотипических переходов трансформированных клеток можно считать в экологии переходы в спячку и обратно у позвоночных, в диапаузу и обратно у беспозвоночных и в спору и обратно у одноклеточных. Такие переходы происходят при изменениях условий существования, таких

как температура, доступность питательных ресурсов или плотность популяции, и обеспечивают выживание популяции в новых условиях. Причем даже небольшие, но достаточно длительные изменения среды могут сопровождаться массовыми изменениями состояния организмов.

Изменения состояния самого организма, то есть той среды, в которой существуют трансформированные клетки, могут, по аналогии с экологическими ситуациями, оказывать влияние на вероятности и, соответственно, кинетику спонтанных переходов клеток опухоли между разными фенотипическими состояниями, что в конечном счете может приводить даже при относительно небольших сдвигах таких вероятностей к существенным изменениям равновесных соотношений между численностями клеток в разных эпигенетических состояниях. Каждое из этих состояний характеризуется большей или меньшей устойчивостью к тем или иным терапевтическим воздействиям, и, значит, дополнение адаптивной химиотерапии метаболической терапией может повысить эффективность лечения. При этом важно, что метаболическая терапия может вообще не требовать каких-либо дорогостоящих препаратов, а основываться на изменениях поведения в части пищевых привычек и физической активности [1, 12, 35]. Поскольку, как отмечалось, эволюционные процессы, ведущие к онкологическому диагнозу, начинаются задолго не только до диагноза, но даже возникновения предопухоли *in situ*, а развитие такой предопухоли в диагностируемую злокачественную опухоль и ее дальнейший рост включают общие для всех этих стадий эволюционно-экологические механизмы, выходит, что метаболические воздействия на них могут иметь и профилактическое, и терапевтическое значение.

Яркий пример в заключение

Среди экологических оснований для разработки способов решения онкологических проблем есть далеко не очевидные и даже весьма экзотические. Например, в статье [31], опубликованной не где-нибудь, а в авторитетнейшем онкологическом журнале *Cancer Research*, в основу модели уничтожения популяций раковых клеток, предложенной по аналогии с антропогенными вымираниями видов и популяций животных, легла история с галапагосскими козами.

Козы на Галапагосы были еще в XVIII веке завезены моряками с целью обеспечить пополнение запасов продовольствия посередине длительного межконтинентального плавания. В результате сошлось вместе практически всё из того, что перечислено в табл. 2. Инвазия коз в островную экосистему поставила ее к концу XX века под угрозу полного уничтожения. Поскольку к этому времени проблема провианта для дальних плаваний стала неактуальной, было решено

известии всех этих коз под корень. Был получен грант на их отстрел с вертолетов и вездеходов. Таким путем удалось ликвидировать почти всех коз, кроме тех, у которых фенотипические изменения включали повышенную чувствительность к шуму моторов, заставлявшему их скрываться в чаще тропического леса. Когда охоту прекращали, козы появлялись снова, и так каждый раз. Терапевтический провал был налицо. Тогда было решено прибегнуть к использованию коз-предателей («Judas goats» в оригинале). Самок коз стерилизовали и опрыскивали феромонами, вшивали им радиопередатчики и запускали в лес. Козлы расходовали свои репродуктивные силы впустую, и, более того, группы коз в лесах теперь можно было выявлять и расстреливать. В 2005 году все козы на Галапагосах были истреблены. Свою роль при этом сыграл экологический эффект Олли.

Мораль для онкологии состоит тут в том, что действия, благодаря которым удалось добить инвазивный вид окончательно, были бы безрезультатными, если

бы их применяли сначала, а примененные сначала оказались безрезультатными в конце. Вся эта ситуация была воспроизведена созданием математической модели на основе предложенной в начале 2000-х концепции распределенных эволюционных игр и при использовании алгоритма Гиллеспи, предложенного в 1980-х для решения уравнений, описывающих химические реакции в условиях диффузии, создающих градиенты концентрации их участников. Из результатов моделирования следует, что применение средств «второго удара» надо начинать до того, как развитие резистентности к средствам «первого удара» приводит к рецидиву (см. выше). Эмпирически найденными прецедентами применения такого подхода авторы посчитали некоторые схемы лечения рабдомиосаркомы и острой лимфобластной лейкемии у детей. Кроме того, было предложено изменить критерии для поисков противоопухолевых препаратов и их одобрения, поскольку таким критериям соответствуют только средства «первого удара», а средства «второго удара» им не отвечают.

Литература

Русскоязычная литература

1. Голубев АГ, Семиглазова ТЮ, Ключе ВА, Каспаров БС, Беляев АМ, Анисимов ВН. Три пандемии сразу: неинфекционная (онкологическая), инфекционная (CoVID-19) и поведенческая (гипокинезия). *Вопр онкол.* 2021;67(2):163-80.
2. Голубев АГ. Болезни, старение и болезни старения. В кн.: Голубев АГ. Естественная история продолжительности жизни и старения. Санкт-Петербург: Эко-Вектор; 2022. С. 420-65.
3. Потиевский МБ, Шегай ПВ, Каприн АД. Перспективы применения методов эволюционной биологии в онкологии. *Журн эволюц биохим физиол.* 2022;58(2):84-95.
4. Стрельцова О, Прохоров А. Метрономная химиотерапия в лечении онкологических заболеваний. *Онкол журн.* 2018;12(1):89-94.

Общий список литературы/List of references

1. Golubev AG, Semiglazova TY, Klyuge VA, Kasparov BS, Belyaev AM, Anisimov VN. [Three pandemics at once: noninfectious (cancer), infectious (COVID-19), and behavioral (hypokinesia)]. *Voprosy Onkologii.* 2021; 67(2):163-80. (In Russ.)
2. Golubev AG. [Diseases, aging, and diseases of aging]. In: Golubev AG. *Yestestvennaya Istoriya Prodolzhitelnosti Zhizni i Stareniya.* [Natural History of the Spans of Life and Aging]. Saint Petersburg, Eko-Vektor; 2022. P. 420-65.
3. Potievskiy MB, Shegai PV, Kaprin AD. Prospects for the application of methods of evolutionary biology in oncology. *Zhurnal Evoliutsionnoy Biokhimii i Fiziologii.* 58(2):84-95. (In Russ.)
4. Streltsova OV, Prokharau AV. Metronomic chemotherapy in the treatment of oncologic diseases. *Onkologicheskiy Zhurnal.* 2018;12(1):89-94. (In Russ.)
5. Adler FR, Amend SR, Whelan CJ, Baratchart E. From Ecology to Cancer Biology and Back Again. *Frontiers Media SA;* 2022.
6. Aggarwal V, Montoya CA, Donnenberg VS, Sant S. Interplay between tumor microenvironment and partial EMT as the driver of tumor progression. *iScience.* 2021;24(2):102113. doi: 10.1016/j.isci.2021.102113.
7. Aktipis CA, Boddy AM, Jansen G, Hibner U, Hochberg ME, Maley CC et al. Cancer across the tree of life: cooperation and cheating in multicellularity. *Philos Transact Roy Soc B Biol Sci.* 2015;370(1673). doi: 10.1098/rstb.2014.0219.
8. Amend SR, Pienta KJ. Ecology meets cancer biology: the cancer swamp promotes the lethal cancer phenotype. *Oncotarget.* 2015;6:9669-78.

9. Basu S, Dong Y, Kumar R, Jeter C, Tang DG. Slow-cycling (dormant) cancer cells in therapy resistance, cancer relapse and metastasis. *Semin Cancer Biol.* 2022;78:90-103.
10. Belkhir S, Thomas F, Roche B. Darwinian approaches for cancer treatment: Benefits of mathematical modeling. *Cancers.* 2021;13(17):4448. doi: 10.3390/cancers13174448.
11. Biffi G, Tuveson DA. Diversity and biology of cancer-associated fibroblasts. *Physiol Rev.* 2021;101:147-76.
12. Bischoff-Ferrari HA, Willett WC, Manson JE, Dawson-Hughes B, Manz MG, Theiler R et al. Combined vitamin D, omega-3 fatty acids, and a simple home exercise program may reduce cancer risk among active adults aged 70 and older: A randomized clinical trial. *Front Aging.* 2022;3. doi: 10.3389/fragi.2022.852643.
13. Böttger K, Hatzikirou H, Voss-Böhme A, Cavalcanti-Adam EA, Herrero MA, Deutsch A. An emerging Allee effect is critical for tumor initiation and persistence. *PLoS Comput Biol.* 2015;11(9):e1004366. doi: 10.1371/journal.pcbi.1004366.
14. Boutry J, Dujon AM, Gerard A-L, Tissot S, Macdonald N, Schultz A et al. Ecological and evolutionary consequences of anticancer adaptations. *iScience.* 2020;23(11):101716. doi: 10.1016/j.isci.2020.101716
15. Brabletz S, Schuhwerk H, Brabletz T, Stemmler MP. Dynamic EMT: a multi-tool for tumor progression. *EMBO J.* 2021;40(18):e108647. doi: 10.15252/embj.2021108647.
16. Bukkuri A, Adler FR. Viewing cancer through the lens of corruption: Using behavioral ecology to understand cancer. *Front Ecol Evolut.* 2021;9. doi: 10.3389/fevo.2021.678533.
17. Chikatsu N, Nakamura Y, Sato H, Fujita T, Asano S, Motokura T. p53 mutations and tetraploids under r- and K-selection. *Oncogene.* 2002;21:3043-9.
18. Chroni A, Kumar S. Tumors are evolutionary island-like ecosystems. *Genome Biol Evolut.* 2021;13(12). doi:10.1093/gbe/evab276
19. Cunningham JJ. A call for integrated metastatic management. *Nature Ecol Evolut.* 2019;3:996-8.
20. Cunningham JJ, Bukkuri A, Brown JS, Gillies RJ, Gatenby RA. Coupled source-sink habitats produce spatial and temporal variation of cancer cell molecular properties as an alternative to branched clonal evolution and stem cell paradigms. *Front Ecol Evolut.* 2021;9. doi: 10.3389/fevo.2021.676071.
21. Davies PCW, Lineweaver CH. Cancer tumors as Metazoa 1.0: tapping genes of ancient ancestors. *Phys Biol.* 2011;8(1):015001. doi: 10.1088/1478-3975/8/1/015001.
22. DeGregori J. Challenging the axiom: does the occurrence of oncogenic mutations truly limit cancer development with age? *Oncogene.* 2013;32:1869-75.
23. Denmeade S, Antonarakis ES, Markowski MC. Bipolar androgen therapy (BAT): A patient's guide. *Prostate.* 2022;82:753-62.
24. Dolejs J. The extension of Gompertz law's validity. *Mech Ageing Dev.* 1997;99:233-44.
25. Domazet-Lošo T, Tautz D. Phylostratigraphic tracking of cancer genes suggests a link to the emergence of multicellularity in metazoa. *BMC Biol.* 2010;8(1):66. doi: 10.1186/1741-7007-8-66.
26. Edwards J, Marusyk A, Basanta D. Selection-driven tumor evolution with public goods leads to patterns of clonal expansion consistent with neutral growth. *iScience.* 2021;24(1):101901. doi: 10.1016/j.isci.2020.101901.
27. Farrokhian N, Maltas J, Dinh M, Durmaz A, Ellsworth P, Hitomi M et al. Measuring competitive exclusion in non-small cell lung cancer. *bioRxiv.* 2020:2020.09.18.303966. doi: 10.1101/2020.09.18.303966.
28. Gatenbee CD, Minor ES, Slebos RJC, Chung CH, Anderson ARA. Histoecology: Applying ecological principles and approaches to describe and predict tumor ecosystem dynamics across space and time. *Cancer Control.* 2020;27(3):1073274820946804. doi: 10.1177/1073274820946804.
29. Gatenby RA. A change of strategy in the war on cancer. *Nature.* 2009;459:508-9.
30. Gatenby RA, Silva AS, Gillies RJ, Frieden BR. Adaptive therapy. *Cancer Res.* 2009;69:4894-903.
31. Gatenby RA, Artzy-Randrup Y, Epstein T, Reed DR, Brown JS. Eradicating metastatic cancer and the eco-evolutionary dynamics of anthropocene extinctions. *Cancer Res.* 2020;80:613-23.
32. Gedye C, Navani V. Find the path of least resistance: Adaptive therapy to delay treatment failure and improve outcomes. *Biochim Biophys Acta Rev Cancer.* 2022;1877(2):188681. doi: 10.1016/j.bbcan.2022.188681.
33. Gerlee P, Altrock PM, Malik A, Krona C, Nelander S. Autocrine signaling can explain the emergence of Allee effects in cancer cell populations. *PLOS Comput Biol.* 2022;18(3):e1009844. doi: 10.1371/journal.pcbi.1009844.
34. Ghaffari Laleh N, Loeffler CML, Grajek J, Staňková K, Pearson AT, Muti HS et al. Classical mathematical models for prediction of response to chemotherapy and immunotherapy. *PLOS Comput Biol.* 2022;18(2):e1009822. doi: 10.1371/journal.pcbi.1009822.

35. Golubev AG, Anisimov VN. Aging and cancer: Is glucose a mediator between them? *Oncotarget*. 2019;10:6758-67.
36. Hamilton PT, Anholt BR, Nelson BH. Tumour immunotherapy: lessons from predator-prey theory. *Nature Rev Immunol*. 2022. doi: 10.1038/s41577-022-00719-y.
37. Hanahan D, Weinberg RA. Hallmarks of cancer: the next generation. *Cell*. 2011;144:646-74.
38. Hanahan D, Bergers G, Bergsland E. Less is more, regularly: metronomic dosing of cytotoxic drugs can target tumor angiogenesis in mice. *J Clin Invest*. 2000;105:1045-7.
39. Hansen E, Read AF. Modifying adaptive therapy to enhance competitive suppression. *Cancers*. 2020;12(12):3556. doi: 10.3390/cancers12123556.
40. Huntly N, Freischel AR, Miller AK, Lloyd MC, Basanta D, Brown JS. Coexistence of “Cream Skimmer” and “Crumb Picker” phenotypes in nature and in cancer. *Front Ecol Evolut*. 2021;9. doi: 10.3389/fevo.2021.697618.
41. Kareva I, Brown JS. Estrogen as an essential resource and the coexistence of ER+ and ER- cancer cells. *Front Ecol Evolut*. 2021;9. doi: 10.3389/fevo.2021.673082.
42. Kareva I, Luddy KA, O’Farrelly C, Gatenby RA, Brown JS. Predator-prey in tumor-immune interactions: A wrong model or just an incomplete one? *Front Immunol*. 2021;12. doi: 10.3389/fimmu.2021.668221.
43. Kuznetsov M, Clairambault J, Volpert V. Improving cancer treatments via dynamical biophysical models. *Phys Life Rev*. 2021;39:1-48.
44. Laco ni E, Marongiu F, DeGregori J. Cancer as a disease of old age: changing mutational and microenvironmental landscapes. *Brit J Cancer*. 2020;122:943-52.
45. Lee-Six H, Olafsson S, Ellis P, Osborne RJ, Sanders MA, Moore L et al. The landscape of somatic mutation in normal colorectal epithelial cells. *Nature*. 2019;574:532-7.
46. Li T, Liu J, Feng J, Liu Z, Liu S, Zhang M et al. Variation in the life history strategy underlies functional diversity of tumors. *Natl Sci Rev*. 2020;8(2):124. doi: 10.1093/nsr/nwaa124.
47. Li X, Thirumalai D. A mathematical model for phenotypic heterogeneity in breast cancer with implications for therapeutic strategies. *J Roy Soc Interface*. 2022;19(186):20210803. doi: doi:10.1098/rsif.2021.0803.
48. Liu R, Wang S, Tan X, Zou X. Identifying optimal adaptive therapeutic schedules for prostate cancer through combining mathematical modeling and dynamic optimization. *Appl Math Modelling*. 2022;107:688-700.
49. Ma L, Hernandez MO, Zhao Y, Mehta M, Tran B, Kelly M, et al. Tumor cell biodiversity drives microenvironmental reprogramming in liver cancer. *Cancer Cell*. 2019;36:418-30.
50. Martincorena I. Somatic mutation and clonal expansions in human tissues. *Genome Med*. 2019;11(1):35. doi: 10.1186/s13073-019-0648-4.
51. Martincorena I, Raine KM, Gerstung M, Dawson KJ, Haase K, Van Loo P, et al. Universal patterns of selection in cancer and somatic tissues. *Cell*. 2017;171:1029-41.
52. Miller AK, Brown JS, Enderling H, Basanta D, Whelan CJ. The evolutionary ecology of dormancy in nature and in cancer. *Front Ecol Evolut*. 2021;9. doi: 10.3389/fevo.2021.676802.
53. Muñoz R, Girotti A, Hileeto D, Arias FJ. Metronomic anti-cancer therapy: A multimodal therapy governed by the tumor microenvironment. *Cancers*. 2021;13(21):5414. doi: 10.3390/cancers13215414.
54. Myers KV, Pienta KJ, Amend SR. Cancer cells and M2 macrophages: Cooperative invasive ecosystem engineers. *Cancer Control*. 2020;27(1):1073274820911058. doi: 10.1177/1073274820911058.
55. Noorbakhsh J, Zhao Z-M, Russell JC, Chuang JH. Treating cancer as an invasive species. *Mol Cancer Res*. 2020;18:20-6.
56. Nowell P. The clonal evolution of tumor cell populations. *Science*. 1976;194:23-8.
57. Pienta KJ, Hammarlund EU, Axelrod R, Amend SR, Brown JS. Convergent evolution, evolving evolvability, and the origins of lethal cancer. *Mol Cancer Res*. 2020;18:801-10.
58. Reynolds BA, Oli MW, Oli MK. Eco-oncology: Applying ecological principles to understand and manage cancer. *Ecol Evolut*. 2020;10:8538-53. doi: 10.1002/ece3.6590.
59. Sabarinathan R, Pich O, Martincorena I, Rubio-Perez C, Juul M, Wala J et al. The whole-genome panorama of cancer drivers. *bioRxiv*. 2017:190330. doi: 10.1101/190330.
60. Somarelli JA. The hallmarks of cancer as ecologically driven phenotypes. *Front Ecol Evolut*. 2021;9. doi: 10.3389/fevo.2021.661583.
61. Susswein Z, Sengupta S, Clarke R, Bansal S. Borrowing ecological theory to infer interactions between sensitive and resistant breast cancer cell populations. *bioRxiv*. 2022. doi: 10.1101/2022.02.18.481041.
62. Thiery JP, Acloque H, Huang RYJ, Nieto MA. Epithelial-mesenchymal transitions in development and disease. *Cell*. 2009;139:871-90.
63. Trigos AS, Pearson RB, Papenfuss AT, Goode DL. Somatic mutations in early metazoan genes

- disrupt regulatory links between unicellular and multicellular genes in cancer. *eLife*. 2019;8:e40947. doi: 10.7554/eLife.40947.
64. Vaziri C, Rogozin IB, Gu Q, Wu D, Day TA. Unravelling roles of error-prone DNA polymerases in shaping cancer genomes. *Oncogene*. 2021;40:6549-65.
65. Vendramin R, Litchfield K, Swanton C. Cancer evolution: Darwin and beyond. *EMBO J*. 2021;40(18):e108389.
66. Vincent M. Chapter 16 – Atavism theory—An introductory discourse. In: Ujvari B, Roche B, Thomas F, eds. *Ecology and Evolution of Cancer*: Academic Press; 2017. P. 211-8.
67. Whelan CJ, Cunningham JJ. Resistance is not the end: lessons from pest management. *Cancer Control*. 2020;27(1):1073274820922543. doi: 10.1177/1073274820922543.
68. Whelan CJ, Gatenby RA. Special collection on ecological and evolutionary approaches to cancer control: Cancer finds a conceptual home. *Cancer Control*. 2020;27(1):1073274820942356. doi: 10.1177/1073274820942356.
69. Wu DJ. Oversupply of limiting cell resources and the evolution of cancer cells: A review. *Front Ecol Evol*. 2021;(258). doi: 10.3389/fevo.2021.653622.



ЭМЕРГЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ СИСТЕМ БИОЛОГИЧЕСКОЙ ОЧИСТКИ СТОЧНЫХ ВОД (НА ПРИМЕРЕ ОЧИСТНЫХ СООРУЖЕНИЙ с. КАРГАСОК ТОМСКОЙ ОБЛАСТИ)

О.С. Полякова^{1*}, С.Ю. Семенов²

¹ Научно-исследовательский институт биологии и биофизики и

² Биологический институт Томского государственного университета, г. Томск, Россия

* Эл. почта: oksanochka84@list.ru

Статья поступила в редакцию 19.01.2022; принята к печати 25.04.2022

Оценка эффективности создания и функционирования производственных и биоинженерных систем необходима для планирования хозяйственной жизни, так как позволяет осознать целесообразность возводимого объекта уже на этапе проектирования и минимизировать ресурсные издержки при его эксплуатации. В настоящее время такую оценку делают по стоимостным и энергетическим показателям, которые не отражают реальное воздействие объекта на природу. Эмергетический анализ как отрасль энергетического анализа позволяет учесть воздействие объекта на природную среду. В настоящей работе с использованием эмергетических индексов оценены три системы обработки сточных вод в с. Каргасок Томской области: традиционные канализационные сооружения интенсивной очистки и две очереди их дополнения фитокартой первой и затем второй. По результатам анализа, минимальную нагрузку на окружающую среду оказывает законченный комплекс биоинженерных сооружений, а максимальное воздействие исходит от интенсивной части очистки. Кроме общепринятых эмергетических индексов в работе использован параметр «эмергетическая экологическая эффективность» (EEE – *emergy ecological efficiency*). Он характеризует снижение нагрузки на биосферу за счет строительства очистных сооружений. Первая очередь реконструкции обеспечила положительный эффект в +41,2%, а вторая – только +3%. Рассмотрены и гипотетические варианты обработки стоков. Например, наиболее радикальный способ дистилляция дает экологический эффект –286%. Горячее водоснабжение населения поселка дает экологический эффект +58,5%.

Ключевые слова: эмергетический анализ, канализационные очистные сооружения, сточные воды, экологическая эффективность.

EMERGY ANALYSIS OF BIOLOGICAL WASTEWATER TREATMENT SYSTEMS EXEMPLIFIED WITH TREATMENT FACILITIES IN KARGASOK VILLAGE (TOMSK REGION OF THE RUSSIAN FEDERATION)

O.S. Polyakova^{1*}, S.Yu. Semyonov²

¹ Research Institute of Biology and Biophysics and ² Biological Institute, Tomsk State University, Tomsk (Russia)

*E-mail: oksanochka84@list.ru

Evaluation of the efficiency of construction and functioning of production and bioengineering facilities is necessary in economic planning as it allows to assess the expedience of a project at the planning stage and to minimize its operation costs. Currently, such evaluations are based primarily on costs and energy expenditures, which do not reflect the environmental impacts. The emergetic analysis, which is a branch of energy analysis, provides for assessing such impacts. In the present work this analysis was applied to three wastewater treatment systems in the village Kargasok of Tomsk Region (the Russian Federation): the conventional intensive treatment plant and two stages of its supplementation with constructed wetlands. The analysis suggests that the completed complex of treatment facilities has the minimum impact on the environment, whereas the maximum impact is produced by the initial intensive treatment facility. In addition to the traditional emergetic indices (EYR, ELR and ESI), the parameter EEE (*emergy ecological efficiency*) was used. This parameter was introduced because wastewater is a highly valuable resource. This is currently not generally recognized by society (wastewater is mostly neutralized, not disposed of), and thus is not considered in developing of wastewater treatment technologies. EEE characterizes the extent of a decrease in load on the biosphere due to the development of a treatment facility. The first wetland plot constructed positive for a beneficial effect of +41.2%, which was increased by only 3% due to the second plot. Some hypothetical options for wastewater treatment were also considered. For example, the most radical method of wastewater treatment is their distillation, which produces an adverse environmental effect of – 286%. The best option for wastewater management seems to provide hot water supply to residential premises, which makes a beneficial environmental effect amounting to 58.5%.

Keywords: *emergy analysis, sewage treatment facilities, wastewater, environmental efficiency.*

Введение

Канализационные очистные сооружения (КОС) предназначены для защиты окружающей среды от загрязнения сточными водами [2]. Экологическую эффективность работы КОС в настоящее время оценивают по степени достижения нормативов допустимого сброса загрязняющих веществ и микроорганизмов со сточными водами в приемный водный объект [1]¹. Такой подход не учитывает, что очистные сооружения, выполняя обработку стоков, являются в то же время прямыми или косвенными источниками других отходов, выбросов и сбросов загрязняющих веществ в окружающую среду, а также потребителями возобновляемых и не возобновляемых природных ресурсов [4]. Следовательно, для адекватной оценки экологической эффективности очистных сооружений необходимо учитывать не только качество очищенной воды, но и ущерб, наносимый природе созданием и функционированием КОС. Такое положение все более отчетливо понимается экологами [6, 14–16].

Наиболее остро проблема экологической эффективности стоит в отношении традиционных КОС для малолетних источников – малых населенных пунктов, небольших предприятий сферы обслуживания, пищевой промышленности и др. В сравнении с аналогичными системами для обработки сточных вод крупных населенных пунктов они требуют значительно больших удельных капитальных и эксплуатационных затрат [9, 15]. Кроме этого, в подавляющем большинстве случаев такие объекты не обеспечивают качества очищенных стоков, требуемого законодательством и нормативными документами Российской Федерации. Перспективным направлением поисков способов решения указанных проблем является новая область исследований и практики – экологическая инженерия, включающая в себя, в частности, конструирование природно-антропогенных экосистем для очистки сточных вод (constructed wetlands) [8] и инструмент для анализа проектируемых и реализованных решений – эмергетический анализ (emergy accounting) [11].

Термин «эмергия» был введен в конце 1990-х в употребление Говардом Одумом (H. Odum) для обозначения баланса всех использованных и произведенных при получении конкретного результата или продукта видов энергии, приведенных к единой размерности [10–12]. В отечественной практике такой подход, рассмотренный авторами в обзоре [4], для анализа природоохраненных объектов практически никогда не использовался.

В настоящей статье представлены результаты эмергетического анализа трех системы обработки сточных вод: 1) традиционные КОС; 2) очистные сооружения, дополненные фитокартой первой (ФК1); 3) очистные

сооружения с фитокартой первой (ФК1) и фитокартой второй (ФК2). ФК1 представляет собой мелководный пруд с высшей водной растительностью (ВВР). ФК2 выполнена в виде ботанической площадки (слоя щебня глубиной 30 см с высаженной на нем ВВР).

В Российской Федерации эмергетический анализ канализационных очистных сооружений сделан впервые.

Материалы и методики исследования

Исследованы канализационные очистные сооружения в с. Каргасок на севере Томской области (среднегодовая температура $-1,5\text{ }^{\circ}\text{C}$). Население поселка составляют 7896 человек (2012 год)². В 2005 году была осуществлена первая очередь реконструкции очистных сооружений с устройством фитокарты первой (ФК1) и иловой площадкой первой; в 2011 году биоинженерное сооружение было дополнено фитокартой второй (ФК2) и иловой площадкой второй. Оценка функционирования была проведена для трех систем: 1) традиционные очистные сооружения (интенсивная часть очистки), 2) интенсивная часть + ФК1 и 3) полный комплекс очистки, включающий в себя интенсивную часть очистки, ФК1 и ФК2. Для оценки этих систем биологической очистки сточных вод использован эмергетический анализ.

Процедура эмергетического анализа начинается с определения потоков (природных, материальных, финансовых), поступающих в систему, преобразующихся в ней и исходящих из системы [14]. Все это отражается в энергетической системной диаграмме, которая дает общее представление о системе (рис. 1). По сути, такая схема является реализацией диаграммы Исикавы (графическое отображение причинно-следственных связей в системе и их последствия) [15]. После составления энергетической диаграммы вычисляются натуральные величины потоков, поступающих в систему.

При составлении диаграммы для интенсивной части очистки учитывались потоки из окружающей среды, амортизационные отчисления, эксплуатационные затраты, а также эмергия сточных вод, поступающих на обработку, и эмергия обработанной сточной воды. На канализационных очистных сооружениях отсутствовала проектная документация, поэтому эмергоемкость строительных материалов рассчитывалась путем проведения замера геометрических параметров объектов. Параметры оборудования вычислялись на основании инвентаризационных актов, а оплата труда – это 30% всей зарплаты, электричества и поддержания системы.

¹ Федеральный закон от 10 января 2002 года № 7-ФЗ «Об охране окружающей среды».

² Реестр административно-территориальных единиц и поселений Томской области. URL: <http://www.http://tomsk.gov.ru/> (дата обращения: 31.10.2018).

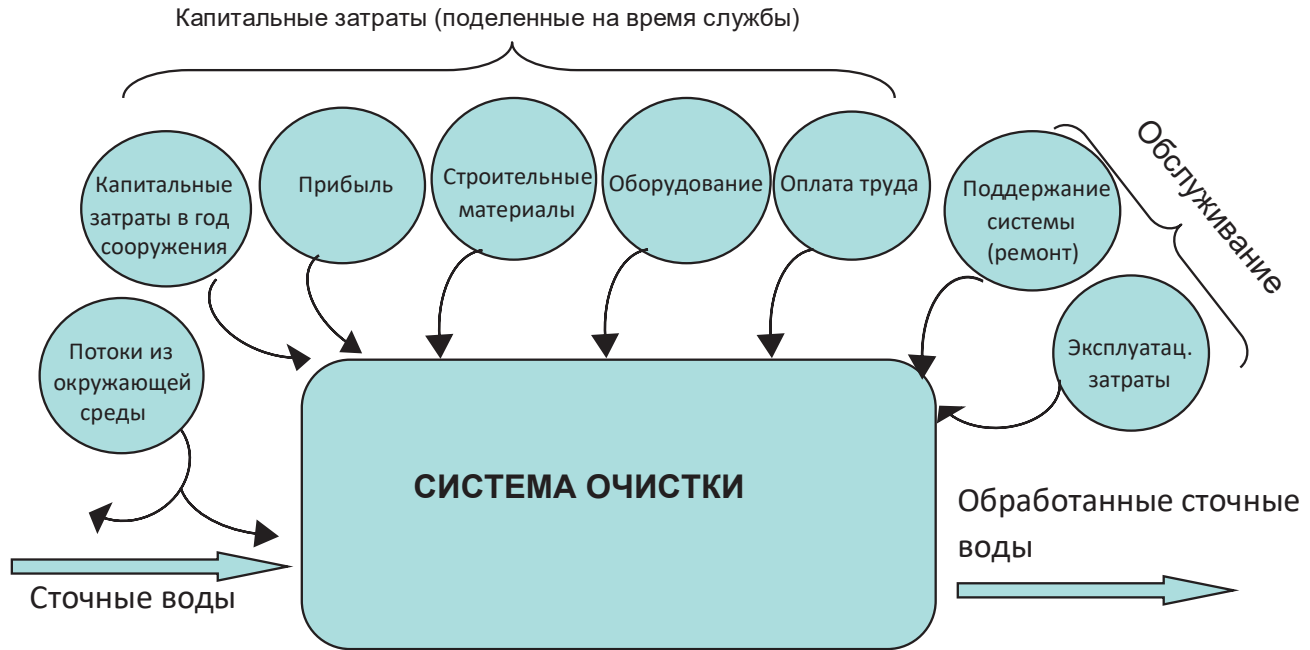


Рис. 1. Диаграмма Исикавы для энергетических потоков очистных сооружений. Вклад капитальных затрат на сооружение существующих традиционных очистных сооружений не учитывается

Для примера можно привести расчет некоторых натуральных величин, поступающих на канализационные очистные сооружения с. Каргасок. Площадь аэротенков, вторичных отстойников, воздуходувки и операторской на интенсивной части очистки составляет 2024 м². По данным СНиП 23-01-99 величина ежегодного солнечного излучения для анализируемой территории в расчете на 1 м² равна $5,3E + 09$ Дж, и, соответственно, инсоляция на интересующей территории есть произведение двух рассмотренных величин и составляет $10,7E + 12$ Дж. При определении энергии ветра использовалась формула, в которой присутствуют плотность воздуха, скорость ветра, коэффициент рассеивания и высота пограничного слоя. Результующим значением описываемой формулы выступает величина 45 Кал/м²/год, для преобразования которой в Дж использовался коэффициент перевода 4186 Дж/Ккал. После этого искомое значение энергии ветра в расчете на 1 м² стало равным $1,8E + 05$ Дж/м²/год, а для анализируемой площади (2024 м²) – $3,64E + 08$ Дж. Следующим представляющим интерес потоком из окружающей среды является дождь. При этом отдельно идут расчеты по определению геопотенциала дождя, химического потенциала дождя и кинетического воздействия дождя. Формула, по которой вычисляется геопотенциальная энергия дождя, была предложена П. Кангасом в 2002 году [7]. В соответствии с принятой формулой необходимо знать мас-

су ливня/год, силу тяжести и высоту падения. Таким образом геопотенциальная энергия дождя составляет $1,15$ Кал/м²/год. Коэффициент перевода калорий в джоули идентичен используемому при определении энергии ветра. После произведенного перевода геопотенциал дождя равен $4,81E + 03$ Дж/м²/год. Это произведение справедливо для 1 м² площади, а в анализируемой ситуации это значение увеличивается до $9,74E + 06$ Дж/год. Формула для расчета химического потенциала дождя, также предложенная П. Кангасом [7], представляет собой произведение газовой постоянной, абсолютной температуры, водосодержание дождя, водосодержание полученной воды, массы осадков за год. В результате проведенного расчета химический потенциал дождя составил $1,32$ Кал/м²/год, чему соответствует $5,53E + 03$ Дж/м²/год. В расчете на занимаемую системой площадь получается $1,12E + 07$ Дж/год. При определении кинетического воздействия дождя необходимо знать массу дождя/год и скорость дождевых капель и перемножить значения этих показателей. В размерности «калории» вычисленный показатель составляет $3,4$ Кал/м²/год, а в Джоулях – $1,42E + 04$ Дж/м²/год. Совокупная энергия кинетического воздействия дождя с учетом площади, занимаемой системой, равна $2,87E + 07$ Дж/год. Представленный выше расчет натуральных величин, поступающих в систему потоков, – это только часть всех расчетов, необходимых для полноценного анализа.

Энергетическая таблица для потоков из внешней среды на интенсивную часть очистки

Показатель	Количество в год	Солнечная трансформированность (сэДж/единица измерения)	Солнечная эмергия (сэДж)
Солнечная радиация	10,7E + 12 Дж	1 [7, 11]*	10,7E + 12
Ветер	3,64E + 08 Дж	1496 [7, 11]	5,45E + 11
Геопотенциал дождя	9,74E + 06 Дж	10488 [7, 11]	1,02E + 11
Химический потенциал дождя	1,12E + 07 Дж	18199 [7]	2,04E + 11
Кинетическое воздействие дождя	2,87E + 07 Дж	238000 [7, 10]	6,83E + 12

* Примечание: в квадратных скобках указаны литературные источники.

После вычисления всех потоков, поступающих в каждую из трех анализируемых систем, были составлены энергетические таблицы для каждой системы, что является вторым этапом энергетического анализа [3]. В таблицы вносятся данные по натуральным величинам потоков и величины трансформированности для каждого потока [7, 10, 11], а эмергией потока является произведение натуральной величины потока и трансформированности. Иллюстративная табл. 1 представляет собой только часть одной из трех полных энергетических таблиц, представленных в приложении³. В Российской Федерации энергетический анализ применяется для оценки функционирования действующих или проектируемых объектов не так широко, как в Западной Европе, Китае, США. Информация для доработки инструментария данного анализа (трансформированности) с учетом региональной специфики (геохимические процессы в почве, величина солнечного излучения) полностью отсутствует. Поэтому в работе используются показатели трансформированности, рассчитанные Г. Одумом [10–12] для мира в целом, а представленные в табл. 1 величины эмергии считаются справедливыми для всей территории нашей страны. Корректировка величин трансформированности для России является работой на будущее.

Результаты и обсуждение

Результаты расчетов процентных вкладов разных потоков в общий энергетический баланс даны в табл. 2.

В связи с тем, что при функционировании системы «интенсивная часть очистки + ФК1» были отключены воздухоудовки, снижение совокупной эмергии входящих потоков более чем в три раза в первую очередь сказалось на эмергии эксплуатационных затрат, которая сократилась более чем в два раза в сравнении с предыдущей системой. Это перераспределение

энергетических потоков в системе произошло таким образом, что увеличилась доля капитальных затрат. Соответственно, наибольшее количество эмергии приходится на строительные материалы (увеличение больше чем в три раза). Потоки, поступающие из окружающей среды, возросли на порядок.

Строительство ФК2 привело к тому, что энергетический вклад обслуживания стал наименьшим при сравнении всех трех рассматриваемых систем, но вклад капитальных затрат остался наибольшим. Это соответствует тому, что при строительстве ФК2 использовались эмергоемкие материалы (щебень гравийный, минеральная часть грунта). Таким образом, несмотря на желание приблизиться к созданию природных экосистем, построенное сооружение является техногенным объектом, и для снижения энергетической доли строительных материалов необходимо заменить их на биологические аналоги, например щебень заменить на дерн или на корневую систему мискантуса.

Анализ полных энергетических таблиц (см. сноску 3) для трех систем обработки сточных вод приводит к следующим заключениям.

Максимально эмергосодержащим потоком является электроэнергия, что приводит к значительным энергетическим затратам на обслуживание канализационных очистных сооружений (интенсивной части очистки) в целом. Следующим по рангу выступает энергетический поток от строительных материалов. Минимальная доля эмергии приходится на потоки из окружающей среды. Следует заметить, что если вычислять необходимую эмергию на обслуживание на основании только выплачиваемых населением тарифов, а не опираться на материальные потоки, то такой расчет покажет величину, в три раза меньшую существующего потока. Таким образом, канализационные очистные сооружения являются весьма дотационными, на что указывает разница между эмергией, заключенной в материальных потоках, и эмергией, оцененной финансово. Необходимо подчеркнуть, что все натуральные величины потоков, поступающих

³ Полные таблицы доступны как вложение к файлу pdf электронной версии статьи на сайте журнала «Биосфера»: <http://21bs.ru>.

Вклады энергетических потоков в общий энергетический баланс очистных сооружений

Энергетические потоки	Доля в энергетическом балансе (%)		
	Интенсивная часть очистки	Интенсивная часть очистки + ФК1	Интенсивная часть очистки + ФК1 + ФК2
Потоки из среды	0,003	0,02	0,01
Капитальные затраты/время службы	17,03	58,34	86,04
<i>Капитальные затраты в год создания</i>	–	2,41 (2005 г.)	68,10 (2011 г.)
<i>Прибыль</i>	2,09	6,88	2,21
<i>Стройматериалы</i>	11,44	37,58	12,05
<i>Оборудование</i>	0,01	0,02	0,01
<i>Оплата труда</i>	3,49	11,45	3,67
Обслуживание	80,71	41,6	13,34
<i>Поддержание системы (ремонт)</i>	0,68	2,25	0,72
<i>Эксплуатационные затраты</i>	80,03	39,35	12,62

на интенсивную часть очистки, нами вычислены именно так, как это предполагает полный энергетический анализ (по каждому поступающему в систему потоку).

На основании вычисленных энергий поступающих потоков можно рассчитать основные энергетические индексы (табл. 3): коэффициент энергетического выхода (EYR – energy yield ratio), коэффициент нагрузки на окружающую среду (ELR – environmental loading ratio) и индекс энергетической устойчивости или обеспеченности (ESI – energy sustainability index) [3, 11].

EYR – это отношение суммы энергий возобновляемых (R), невозобновляемых (N) и закупленных (F) ресурсов к энергии приобретенных ресурсов. Оно характеризует энергетическую целесообразность создания и функционирования рассматриваемой системы в конкретных условиях. Система, имеющая более высокие значения EYR, является экономически предпочтительной.

ELR определяется как отношение суммы невозобновляемой и закупленной энергии к возобновляемой энергии. Оно характеризует степень использования невозобновляемых ресурсов в технологии (системе). Предпочтительными являются более низкие значения индекса.

ESI, равный частному от деления EYR на ELR, определяет степень жизнеспособности объекта.

В целом три рассмотренных параметра дают наиболее общую, «эскизную» характеристику производственного объекта и являются, как отмечено выше, более объективными показателями в сравнении с такими стоимостными параметрами, как рентабельность, общая ресурсоемкость и степень независимости от платных ресурсов (рынка) [3].

Анализ полученных значений индексов позволяет заключить, что минимальную нагрузку на окружа-

ющую среду оказывает система «интенсивная часть очистки + ФК1», строительство ФК2 не привело к дальнейшему снижению нагрузки на окружающую среду, как предполагалось. Максимальная нагрузка на природные экосистемы создается интенсивной частью очистки. Устойчивость системы противоположна понятию нагрузки, и, соответственно, наивысшей устойчивостью обладает система «интенсивная очистка + ФК1». Индекс энергетического выхода у всех трех систем – единица или чуть выше, что свидетельствует об их конкурентоспособности (рентабельности).

Кроме традиционных энергетических индексов, был вычислен параметр «энергетическая экологическая эффективность» (energy ecological efficiency, EEE) [3]⁴. Для типовых канализационных очистных сооружений он является отрицательным (–43,6%), что указывает на возрастание экологической нагрузки как на локальном, так и на биосферном уровнях от их строительства и функционирования. Реконструкция канализационных очистных сооружений (ввод в эксплуатацию первой очереди ФК1) позволила снизить нагрузку на окружающую среду на 84,8%, обеспечив положительный экологический эффект существования КОС в размере 41,2%. Строительство ФК2 увеличило экологический эффект в сравнении с созданием ФК1 незначительно (на 3%). Такой низкий эффект обусловлен нарушением проектных рекомендаций при строительстве, что не позволило обеспечить теплоизоляцию и аэрацию корневой зоны выс-

⁴ Полные процедуры вычисления индекса для разных условий описаны во вложении в файл pdf статьи, доступный на сайте журнала «Биосфера».

Эмергетические индексы для трех систем очистки

Индекс	Интенсивная часть очистки	Интенсивная часть + ФК1	Интенсивная часть + ФК1 + ФК2
ELR	3,24E + 04	4,55E + 03	7,3E + 03
EYR	1,02	1	1
ESI	3,14E-05	2,19E-04	1,37E-04

шей водной растительности в морозный период и на ФК1, и на ФК2 с соответствующей эффективностью очистки.

Кроме того, при помощи параметра ЕЕЕ были оценены гипотетические (возможные) мероприятия по обработке сточных вод. Так, при дистилляции сточных вод электричеством параметр «эмергетической экологической эффективности» составляет –286%, что подтверждает абсолютную недопустимость использования такого метода обращения со стоками с эгоцентрических позиций. При подогреве стоков от 7 до 15 °С (электричеством) на входе в очистные сооружения индекс имеет уже положительное значение в 31,86%. При дистилляции стоков газом величина индекса ЕЕЕ не уходит в «минус», но значение его минимально – это всего 7%, а при подогреве (газом) значение индекса возрастает в 7 раз (52%). Из рассмотренных вариантов обеззараживания сточных вод наилучший результат дает наличие горячего водоснабжения в домах, так как температура сточных вод, поступающих на очистку, является наиболее важным фактором, влияющим на протекание биохимических реакций, что, в целом, сказывается на эффективности обработки стоков. При таком способе обработки сточных вод индекс ЕЕЕ составляет более 58%.

Заключение

Представленное здесь исследование является первой работой в России по оценке природоохранного объекта (КОС) с использованием эмергетического анализа. Этот опыт может быть распространен и на другие природоохранные объекты, что позволит оценивать нагрузку на окружающую среду с эгоцентрических позиций. При этом необходимо заметить, что в работе выполнены все этапы анализа, и это делает ее уникальной и в своем роде единственной в нашей стране. Эмергетический анализ численно подтвердил то, что эмпирически знают специалисты, а именно – что исключительно техногенный объект (КОС) наносит больше вреда окружающей среде, чем биоинженерное сооружение. Так, максимальную нагрузку на природу оказывает интенсивная часть очистки, а минимальную – система, включающая в себя канализационные очистные сооружения и ФК1. Эмергетический анализ позволил численно доказать, что строительство ФК2 не приводит к дальнейшему снижению

нагрузки на природу, хотя изначально на это был сделан расчет. Такой результат получился, потому что при строительстве ФК2 были использованы эмергетические материалы, такие как щебень. Таким образом, по результатам эмергетического анализа оптимально остановиться на функционировании системы «интенсивная часть очистки + ФК1». Рассчитанный нами параметр ЕЕЕ «эмергетическая экологическая эффективность» коррелирует с таким выводом. Так, величина ЕЕЕ минимальна для интенсивной части очистки, а она максимальна для законченной системы. При этом разница между системой, включающей в себя ФК1, и системой с ФК 1 + ФК2 незначительна, всего 3%, а это значит, что нужно находить баланс между затратами и прибылью, а в нашем случае прибыль – это уменьшение ущерба природе. Поэтому целесообразно остановиться на системе «интенсивная часть очистки и ФК1».

Кроме этого, показалось интересным рассмотреть другие возможные варианты обработки стоков, начиная от самых экстремальных (дистилляция) до социально значимых (горячее водоснабжение в домах). При дистилляции сточных вод индекс ЕЕЕ за счет использования большого количества электричества оказывается на порядок ниже, чем при обработке стоков на традиционных канализационных очистных сооружениях, что показывает несостоятельность такого метода обработки стоков. Наилучший численный результат дает горячее водоснабжение в домах, повышающее температуру стоков и, соответственно, интенсивность реакций, происходящих при обработке стоков. Результат оказывается даже на 10% лучше, чем при работе системы с ФК1. Таким образом, улучшение качества жизни людей сочетается с природосберегательными технологиями.

Благодарности. Исследование выполнено в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (**проект № FSWM-2020-0019**). Авторы выражают искреннюю благодарность коллективу лаборатории экологии, генетики и охраны окружающей среды НИИ биологии и биофизики Томского государственного университета за помощь в написании статьи, за конструктивную критику и ценные советы.

Литература

Список русскоязычной литературы

1. Барышникова НВ, Павлова МА, Моисеева РИ, Макаревич ЕВ. Биологическая очистка сточных вод на канализационных очистных сооружениях Мурманской области. Успехи современного естествознания. 2011;(8):21-2.
2. Воронов ЮВ, Яковлев СВ. Водоотведение и очистка сточных вод. М.: Издательство Ассоциации строительных вузов; 2006.
3. Полякова ОС, Семенов СЮ. Энергетический анализ и опыт его использования для оценки антропогенных и природных систем. Принципы экологии. 2021;(2):4-20.
4. Чижов СГ. Как изменилась очистка сточных вод в России за последние 10 лет? Россия в окружающем мире. 2008;(11):97-119.

Общий список литературы/Reference List

1. Baryshnikova NV, Pavlova MA, Moiseeva RI, Makarevich YeV. [Biological wastewater treatment at sewage treatment plants in Murmansk region]. Uspekhi Sovremennogo Yestestvoznaniya. 2011;(8):21-22. (In Russ.)
2. Voronov YuV, Yakovlev SV. Vodootvedeniye i Ochistka Stochnykh Vod. [Water Disposal and Wastewater Treatment]. Moscow: Izdatelstvo As-sotsiatsii Stroitelnykh Vuzov; 2006. (In Russ.)
3. Polyakova OS, Semenov SYu. [Emergy analysis and experience of its use for assessing anthropogenic and natural systems]. Printsity Ekologii. 2021;(2): 4-20. (In Russ.)
4. Chizhov S. G. [How has wastewater treatment changed in Russia over the past 10 years?] Rossiya v Okruzhayuschem Mire. 2008;(11):97-119. (In Russ.)
5. Buranakarn V. Evaluation of recycling and re-use of building materials using the emergy analysis method. Dissertation. University of Florida, Gainesville, 1998.
6. Chen B, Chen ZM, Zhou Y, Zhou JB, Chen GQ. Emergy as embodied energy-based assessment for local sustainability of a constructed wetland in Beijing. Commun Nonlinear Sci Numer Simulat. 2009;14:622-35.
7. Kangas PC. Folio # 5: Emergy of Landforms. Handbook of Emergy Evaluation: A Compendium of Data for Emergy Computation Issued in a Series of Folios. Gainesville, FL: Center for Environmental Policy, University of Florida; 2002.
8. Mitsch W, Gosselink J, Anderson C, Zhang L Wetland Ecosystems. New-York: Wiley, 2009.
9. Nelson M, Odum HT, Brown MT, Alling A. "Living off the land": Resource efficiency of wetland wastewater treatment. Adv Space Res. 2001;27:1547-56.
10. Odum HT. Emergy evaluation. In: International Workshop on Advances in Energy Studies: Energy Flows in Ecology and Economy. Porto Venere, Italy; 1998.
11. Odum HT. Environmental Accounting, Emergy, and Environmental Decision Making. NY: Wiley; 1996.
12. Odum HT. Environment, Power and Society. NY: John Wiley; 1971.
13. Polyakova OS, Semenov SY. Emergy analysis of wastewater treatment technology. In: Eur Proc Soc Behav Sci. Tomsk; 2017. P. 784-71.
14. Vassallo P, Paoli C. Emergy required for the complete treatment of municipal wastewater. Ecol Engineering. 2009;35:687-94.
15. Ishikawa K. What is Total Quality Control? The Japanese Way. London, Prentice Hall, 1985.
16. Zhou JB, Jiang MM, Chen B, Chen GQ. Emergy evaluations for constructed wetland and conventional wastewater treatments. Commun Nonlinear Sci Numer Simulat. 2009;14:1781-9.

СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИХ ПИГМЕНТОВ У КЛЕНОВ

ACER CAMPESTRE L., *A. NEGUNDO* L. И *A. SACCHARINUM* L. В РОСТОВЕ-НА-ДОНУ

М.А. Игнатова, Б.Л. Козловский*, П.А. Дмитриев,

М.В. Куропятников, Т.В. Вардуни

Южный федеральный университет, Ростов-на-Дону, Россия

* Эл. почта: ecostyle2@mail.ru

Статья поступила в редакцию 13.02.2022; принята к печати 11.05.2022

Целью исследования, выполненного в Ботаническом саду Южного федерального округа (Ростов-на-Дону), было изучение сезонных изменений содержания фотосинтетических пигментов в листьях кленов *Acer campestre* L., *A. negundo* L. и *A. saccharinum* L. Пробы листьев отбирали с образцов кленов один раз в неделю. Содержание хлорофиллов и каротиноидов определяли спектрофотометрическим методом. Содержание пигментов выражали в мг/дм². Установлено, что сезонные изменения хлорофилла *a* и *b* у *A. campestre*, *A. saccharinum* и *A. negundo* носят сходный характер. При этом сезонные изменения каротиноидов у *A. campestre* отличается от таковых у *A. saccharinum* и *A. negundo*. Качественные и количественные параметры сезонных изменений пигментов хлорофиллов *a*, *b* и каротиноидов, независимо от вида, различаются между собой. Между всеми видами клена выявлены различия по показателям содержания фотосинтетических пигментов. Самое высокое содержание характерно для *A. campestre*. С помощью дисперсионного анализа проведена оценка варьирования уровней фотосинтетических пигментов в течение сезона. Наибольшую изменчивость хлорофиллы имеют у *A. campestre*, наименьшую – у *A. negundo*. Очень велики различия по варьированию уровней каротиноидов между *A. campestre* с одной стороны и *A. saccharinum* и *A. negundo* с другой. Реакция фотосинтетических пигментов на изменение климатических факторов у *A. campestre* сильнее, чем у *A. saccharinum* и *A. negundo*. Особенности сезонных изменений содержания пигментов и их соотношений свидетельствуют о том, что у *A. campestre* стратегия приспособления к засухе активная, а у *A. saccharinum* и *A. negundo* – пассивная.

Ключевые слова: хлорофилл, каротиноиды, клен, адаптация, климатические факторы.

SEASONAL CHANGES IN PHOTOSYNTHETIC PIGMENTS CONTENTS IN THE MAPLES *ACER CAMPESTRE* L., *A. NEGUNDO* L. AND *A. SACCHARINUM* L. IN ROSTOV-ON-DON

M.A. Ignatova, B.L. Kozlovskiy*, P.A. Dmitriyev, M.B. Kuropiatnikov, T.V. Varduni

Southern Federal University, Rostov-on-Don, Russia

* Email: ecostyle2@mail.ru

The objective of the study carried out at Botanical Garden of Southern Federal University (Rostov-on-Don, Russia) was to assess the seasonal changes in photosynthetic pigments contents in the leaves of the maples *Acer campestre* L., *A. negundo* L., and *A. saccharinum* L. Leaves samples were collected from selected maple trees once a week. The contents of chlorophylls and carotenoids were determined spectrophotometrically and expressed per leaf area (mg/dm²). Similar seasonal changes in chlorophylls *a* and *b* in *A. campestre*, *A. saccharinum*, and *A. negundo* have been found. At the same time, the seasonal changes in carotenoids contents in *A. campestre* differs from those in *A. saccharinum* and *A. negundo*. The qualitative and quantitative parameters of the seasonal changes in chlorophylls *a* and *b* and carotenoids differ from each other, regardless of species. All maple species differ significantly in the mean contents of photosynthetic pigments, the highest one featured by *A. campestre*. Using the analysis of variance, variations in the contents of photosynthetic pigments during a season were assessed. Chlorophyll variability is highest in *A. campestre* and lowest in *A. negundo*. A very large difference of *A. campestre* from *A. saccharinum* and *A. negundo* was found in the variation of carotenoid contents. The response of photosynthetic pigments to changes in climatic factors is higher in *A. campestre* than in *A. saccharinum* and *A. negundo*. These findings suggest that drought adaptation strategy of *A. campestre* is active, whereas that of *A. saccharinum* and *A. negundo* is passive.

Keywords: chlorophyll, carotenoids, maple, adaptation, climatic factors.

Введение

Содержание фотосинтетических пигментов в листьях видоспецифично [36] и тесно связано с биологической продуктивностью. Их содержание и пропорции являются результатом эволюционного приспособления к условиям произрастания вида, при этом фотосинтетическая система чутко реагирует на изменения внешних условий, в первую очередь освещенность. Количество пигментов и их пропорция могут изменяться под действием климатических факторов, почвенных условий, загрязнения атмосферы. Это позволяет использовать содержание фотосинтетических пигментов для оценки состояния окружающей среды [8, 21, 24, 27, 28, 29, 31, 32], степени адаптации растений к условиям произрастания и уровня стресса [12, 13, 22, 33, 44, 47], в частности при интродукции [4, 20]. Сезонная динамика содержания хлорофиллов позволяет прогнозировать урожайность сельскохозяйственных культур [35, 38]. Однако во многих исследованиях полученные результаты нельзя считать однозначными. Зачастую исследователи ограничиваются отбором нескольких проб за сезон, что не позволяет объективно оценить сезонную динамику пигментов и отделить действие изучаемых факторов от случайных.

Особо следует подчеркнуть, что интенсивно развивающееся в настоящее время направление дистанционного зондирования Земли с помощью спектральных датчиков при изучении растительности базируется на изменчивости содержания фотосинтетических пигментов. Так, значения используемых при

этом вегетационных индексов, относящихся к группам «Broadband Greenness», «Narrowband Greenness», «Light Use Efficiency», «Leaf Pigments», зависят от содержания фотосинтетических пигментов. При этом часто возникает необходимость сопоставить результаты оценки характеристик растительных объектов, полученных с помощью «зеленых» вегетационных индексов, с результатами определения пигментов традиционными методами [1, 7, 34, 39].

Целью нашего исследования было изучение сезонной динамики фотосинтетических пигментов в листьях кленов *Acer campestre* L., *A. negundo* L. и *Acer saccharinum* L.

Задачи исследования включали:

- 1) выявление общих закономерности сезонной динамики фотосинтетических пигментов в листьях кленов;
- 2) определение видовой специфичности сезонной динамики содержания пигментов;
- 3) оценку влияния климатических факторов на содержание фотосинтетических пигментов.

Условия, объекты и методы исследования

Исследование проводилось в Ботаническом саду Южного федерального университета, г. Ростов-на-Дону, Россия (рис. 1).

Климат Ростова-на-Дону умеренно континентальный, засушливый, с умеренно мягкой зимой и жарким летом [2]. Продолжительность солнечного сияния составляет от 2000 до 2200 часов в год. Суммарное ко-



Рис. 1. Пункт исследования

личество солнечной радиации – около 115 ккал/см². Сумма активных температур 3200–3400 °С. Средняя годовая температура воздуха +9,2 °С. В течение года средняя месячная температура воздуха изменяется от –5 °С в январе до +23,2 °С в июле. Абсолютный минимум температуры составляет –31,9 °С, абсолютный максимум температуры +40,1 °С. Среднегодовое количество осадков – 569 мм. Количество осадков по годам колеблется от 288 до 932 мм. Сумма осадков за безморозный период в отдельные годы меняется от 173 до 622 мм и в среднем составляет 323 мм. Средняя относительная влажность воздуха 72% [26]. Гидротермический коэффициент Селянинова (ГТК) равен 0,7–0,8. Преобладают восточные ветры. Наибольшая повторяемость восточного ветра отмечается в марте и октябре (по 37%), наименьшая – в июне (24%).

Для интерпретации результатов исследования динамики фотосинтетических пигментов древесных растений первостепенное значение имеют климат и погода весны, лета и осени. Фенологическая весна в Ростове-на-Дону наступает 5 марта после устойчивого перехода средней суточной температуры воздуха через 0 °С. Переход средней суточной температуры воздуха через +5 °С происходит 1 апреля, а через +10 °С – 17 апреля. Заморозки обычны до 14 апреля, однако возможны до 10 мая. Среднее количество осадков за фенологическую весну составляет около 80 мм.

Фенологическое лето в Ростове-на-Дону наступает 4 мая после перехода средней суточной температуры воздуха через +15 °С. Наибольшая продолжительность солнечного сияния наблюдается в июле и достигает 330 часов. Число дней со средней суточной температурой воздуха +25 °С и выше в течение лета составляет 22,1. Дневная температура воздуха при малооблачной не засушливой погоде колеблется от +24 до +30 °С, а при засушливой – от +27 до +38 °С. Абсолютный максимум температуры воздуха составляет +42 °С. Максимальное число суховейных дней (от 12 до 24 в месяц) отмечается в июле и августе. Количество осадков летом составляет в среднем 243 мм. Количество дождливых дней 39–40. Самый дождливый месяц – июнь (65 мм), засушливые месяцы – июль и август. Летом число дней с относительной влажностью менее 30% составляет 39. Максимальное число суховейных дней (от 12 до 24 в месяц) отмечается в июле и августе. Засуха обычно наступает в третьей декаде июля и продолжается до третьей декады августа.

Фенологическая осень в Ростове-на-Дону наступает 26 сентября, когда среднесуточная температура воздуха опускается ниже +15 °С. Активная вегетация сельскохозяйственных культур заканчивается 12 октября, с падением средней суточной температуры воздуха ниже +10 °С. Во второй декаде октября отмечаются первые заморозки. Средняя суточная темпера-

тура воздуха становится ниже +5 °С 4 ноября. Средняя температура воздуха в осенний период составляет +5,9 °С, на фоне таких температур наблюдаются возвраты тепла. Осадки осенью выпадают в течение 19 дней, их количество составляет 90 мм [14].

Продолжительность вегетационного периода в Ростове-на-Дону составляет в среднем 216 дней [18]. Началом вегетационного периода является 1 апреля, когда среднесуточная температура воздуха устойчиво переходит отметку +5 °С. Дата окончания вегетационного периода – это 4 ноября, когда средняя суточная температура воздуха становится ниже +5 °С.

Объектами исследования послужили образцы клена полевого (*Acer campestre* L.), клена ясенелистного (*A. negundo* L.) и клена серебристого (*A. saccharinum* L.).

A. campestre – дерево лесостепного типа, достигающее в местных условиях высоты 14 и до 20 м. Этот вид аборигенной флоры [9] встречается в пойменных и байрачных лесах. Вид обладает высокой экологической пластичностью – произрастает в различных типах лесных сообществ, как сухих участках, так и в поймах рек, теневынослив, засухоустойчив (мезофит) и зимостоек, мезотроф, растет медленно [30]. Средняя продолжительность онтогенеза вида составляет 65–70 лет.

A. negundo – дерево лесного типа, достигающее в местных условиях высоты 15 м. Родина вида – Северная Америка. Вид светолюбив и влаголюбив (гигромезофит), олиготроф, по отношению к минеральному составу почв – убиквист. Растет быстро. Средняя продолжительность онтогенеза вида составляет 40–50 лет. В Евразии *A. negundo* является инвазионным видом [11]. В Ростовской области этот вид по особенностям и степени его натурализации может быть отнесен в соответствии с классификацией Ричардсона (D.M. Richardson) [45] к группе растений-трансформаторов [17, 41].

A. saccharinum – дерево лесного типа, в регионе при благоприятных условиях достигающее высоты 30 м. Родина вида – Северная Америка. Вид светолюбив и влаголюбив (гигромезофит), мезотроф. Растет быстро. Средняя продолжительность онтогенеза вида составляет 65–70 лет. Этот вид устойчиво и преемственно используется в региональной культуре в целях зеленого строительства [19], но не способен к натурализации в местных условиях. Препятствие для нее, с одной стороны, создают особенности семенного размножения (семена созревают в конце мая, не имеют периода покоя и после опадания теряют всхожесть в течение 10–15 дней), а с другой стороны – отсутствие условий для прорастания семян в связи с засушливостью климата.

Результаты оценки эколого-биологических свойств кленов по методике А.Я. Огородникова [23] представлены в табл. 1.

Результаты оценки эколого-биологических свойств кленов по итогам интродукционного испытания [30]

Вид	Оценка в баллах			
	Зимостойкость	Засухоустойчивость	Устойчивость к болезням и вредителям	Семенная репродуктивность
<i>Acer campestre</i>	5	5	4	5
<i>A. negundo</i>	5	4	4	5
<i>A. saccharinum</i>	4	4	4	4

Выбор этих видов в качестве объектов исследования определялся следующим.

1. Все три вида кленов играют большую экологическую роль в регионе. *A. campestre* является доминантом второго яруса пойменных и байрачных лесов Нижнего Дона [10], а также широко используется в зеленом строительстве [15]. *A. saccharinum* входит в базовый ассортимент для регионального зеленого строительства [15]. *A. negundo* является инвазионным видом.

2. Виды, привлеченные в эксперимент, относятся к разным экологическим группам, в том числе по отношению к почвам, свету, влажности, что делает их в совокупности удобными объектами для оценки влияния различных экологических факторов.

Изучение сезонной динамики фотосинтетических пигментов у трех видов кленов проводили на территории Ботанического сада Южного федерального университета (ЮФУ) в 2021 году.

Все исследованные растения имели близкий возраст, находились в одной стадии онтогенеза (молодые генеративные особи), произрастали в сходных условиях в парке Ботанического сада ЮФУ, расположенном в пойме реки Темерник. Растения *A. campestre* и *A. saccharinum* были высажены на территории парка в соответствии с его проектом, *A. negundo* внедрились в парковые насаждения самостоятельно.

Каждый вид кленов в исследовании был представлен тремя экземплярами. С каждого экземпляра клена с интервалом в неделю отбирали по окружности кроны с ее средней части три пробы листьев – всегда из основания побега текущего 2021 года. Такой подход позволил во все сроки отбирать листья одного возраста и проследить сезонную динамику пигментов кленов. Исследования проводили в течение периода вегетации кленов – от фенологической фазы «полное разворачивание листьев» до фенологической фазы «начало осеннего расцветивания листьев».

Камеральную обработку материала проводили на базе лаборатории физиологии растений Ботанического сада ЮФУ. Для определения содержания фо-

тосинтетических пигментов использовали спектрофотометрический метод (спектрофотометр КФК-3). Для экстракции пигментов с разных листьев делали с помощью пробкового сверла диаметром 10 мм семь высечек, которые затем растирались в ступке с добавлением кварцевого песка и CaCO_3 с неразбавленным ацетоном. Каждую пробу промеряли трижды. Результат усредняли.

Содержание пигментов в листьях рассчитывали по следующим формулам [6]:

$$C^{\text{хл.а}} = 9,784 \times D662 - 0,99 \times D644,$$

$$C^{\text{хл.б}} = 21,426 \times D644 - 4,65 \times D662,$$

$$C^{\text{кар}} = 4,695 \times D440,5 - 0,268 \times (D^{\text{хл.а}} + D^{\text{хл.б}}),$$

где $D644$, $D662$ и $D440,5$ – показатели оптической плотности раствора ацетона при соответствующих длинах волн.

Расчет количества пигментов в листьях (мг/дм^2):

$$X = (V \times C) / S,$$

где V – объем вытяжки, мл;

C – концентрация пигментов, мг/л;

S – площадь листа, взятая для извлечения пигментов, дм^2 .

Гидротермический коэффициент рассчитывали по месяцам по формуле:

$$\text{ГТК} = (10 \times \sum P) / (\sum T),$$

где P – уровень осадков (мм);

T – среднесуточная температура ($^{\circ}\text{C}$) за период с $T \geq +10^{\circ}\text{C}$.

Результаты исследования были обработаны с использованием методов вариационного, регрессионного и корреляционного анализа [25].

Результаты и обсуждение

Сезонная динамика фотосинтетических пигментов *A. campestre*, *A. saccharinum* и *A. negundo* в 2021 году представлена на рис. 2.

Общие закономерности динамики содержания фотосинтетических пигментов в листьях кленов хорошо просматриваются при сглаживании методом полинома шестого порядка и переведении календарных дат в ряд чисел, в котором за единицу взято 1 мая (рис. 3).

Уравнения регрессии содержания пигмента на время имеют следующий вид.

Для хлорофилла *a*:

A. campestre

$$y = 3E-12x^6 - 2E-09x^5 + 4E-07x^4 - 4E-05x^3 + 0,0015x^2 + 0,0014x + 0,3954$$

A. negundo

$$y = 4E-12x^6 - 2E-09x^5 + 5E-07x^4 - 6E-05x^3 + 0,0031x^2 + 0,0681x + 1,2988$$

A. saccharinum

$$y = 4E-12x^6 - 2E-09x^5 + 4E-07x^4 - 4E-05x^3 + 0,0008x^2 + 0,0325x - 0,3448$$

Для хлорофилла *b*:

A. campestre

$$y = -2E-12x^6 + 2E-09x^5 - 4E-07x^4 + 5E-05x^3 - 0,0034x^2 + 0,1114x - 0,888$$

A. negundo

$$y = -2E-12x^6 + 1E-09x^5 - 2E-07x^4 + 3E-05x^3 - 0,0017x^2 + 0,0499x - 0,1553$$

A. saccharinum

$$y = -5E-12x^6 + 3E-09x^5 - 8E-07x^4 + 0,0001x^3 - 0,007x^2 + 0,24x - 2,74$$

Для каротиноидов:

A. campestre

$$y = 2E-12x^6 - 2E-09x^5 + 6E-07x^4 - 7E-05x^3 + 0,0039x^2 - 0,0533x^2 + 0,3439$$

A. negundo

$$y = 7E-12x^6 - 5E-09x^5 + 1E-06x^4 - 0,0002x^3 + 0,0098x^2 - 0,2915x + 3,7436$$

A. saccharinum

$$y = 9E-12x^6 - 6E-09x^5 + 1E-06x^4 - 0,0002x^3 + 0,0113x^2 - 0,3435x + 4,47453$$

У всех трех видов клена содержание хлорофилла *a* достигает своего максимума в конце 3-й декады июня, после чего начинается плавное снижение содержания пигмента вплоть до середины 2-й декады сентября, а затем происходит резкое падение его концентрации (рис. 2, 3). Максимум содержания пигмента лежит в интервале от 15 июня до 10 июля, что соответствует периоду вызревания побегов и формирования семян (табл. 2). Динамика хлорофилла *b* у всех трех видов имеет иной характер, чем у хлорофилла *a*. Уровень второго достигает максимума в первой декаде июня, затем следует продолжительная стационарная фаза до середины 3-й декады августа, после чего следует плавное снижение его концентрации. Резкий всплеск содержания хлорофилла *b* отмечен 13 августа, что может быть связано с внешними факторами. Содержание каротиноидов достигает у всех видов максимума к концу 1-й декады июня, затем у *A. campestre* наблюдается плавное снижение концентрации пигмента и после 25 сентября – резкое падение. У *A. saccharinum* и *A. negundo* после достижения максимума наступает стационарная фаза, которая продолжается вплоть до

25 сентября, затем, подобно *A. campestre*, резкое снижение. Таким образом, характер сезонной динамики хлорофилла *a* и *b* для *A. campestre*, *A. saccharinum* и *A. negundo* не является видоспецифичным.

Качественные различия в сезонном изменении концентрации пигментов отмечены между видами кленов только для каротиноидов. При этом качественные (наличие или отсутствие пика, стационарной фазы, треки в конце сезона) и количественные параметры (даты пиковых концентраций, период максимального содержания пигмента) сезонной динамики самих пигментов хлорофилла *a*, хлорофилла *b* и каротиноидов, независимо от вида, различаются между собой. Это может быть связано как с особенностями физиологических функций этих пигментов, так и с их разной чувствительностью к внешним воздействиям. Содержание хлорофилла *b* и каротиноидов меньше зависит от внешних факторов [37, 43], каротиноиды вместе с антоцианами защищают хлорофиллы от фотоповреждений и других стрессов [40, 42, 46, 48]. Поэтому такие показатели, как отношение концентраций хлорофилла *a* и хлорофилла *b* и отношение суммы хлорофиллов к содержанию каротиноидов, могут служить индикаторами стрессового состояния. Этим можно объяснить наличие продолжительной стационарной фазы хлорофилла *b* и каротиноидов и отсутствие таковой у хлорофилла *a*.

Проведен анализ корреляций между содержанием пигментов и продолжительностью дня и средней за период между взятием проб среднесуточной температурой. Уровни хлорофилла *a*, хлорофилла *b* и каротиноидов прямо коррелируют с продолжительностью светового дня и среднесуточной температурой (табл. 3). Связь между признаками считается сильной при значении *r* более 0,7, средней от 0,5 до 0,7 и слабой от 0,3 до 0,5. Во всех вариантах сильная связь установлена для хлорофилла *a*, этот пигмент следует считать наиболее отзывчивым на внешние воздействия. Длина дня является прямым отражением сезонного цикла и определяет сроки расцветивания листьев [3], а среднесуточные температуры статистически связаны с ним. Это подтверждает, что полученные эмпирические регрессии в большей степени отражают процесс сезонного развития листа, и может служить косвенным выражением степени адаптации видов кленов к годовому климатическому циклу.

Уровни содержания пигментов фотосинтеза у видов клена значимо различаются на большинстве сроков отбора проб (рис. 2).

Сопоставление уровней содержания пигментов и схожести процессов их изменения проводили по методу Н.А. Плохинского [25] – «алгоритм 38, сравнение двух процессов (A_1, A_2) (достоверность различия двух рядов регрессии), признаки количественные», пред-

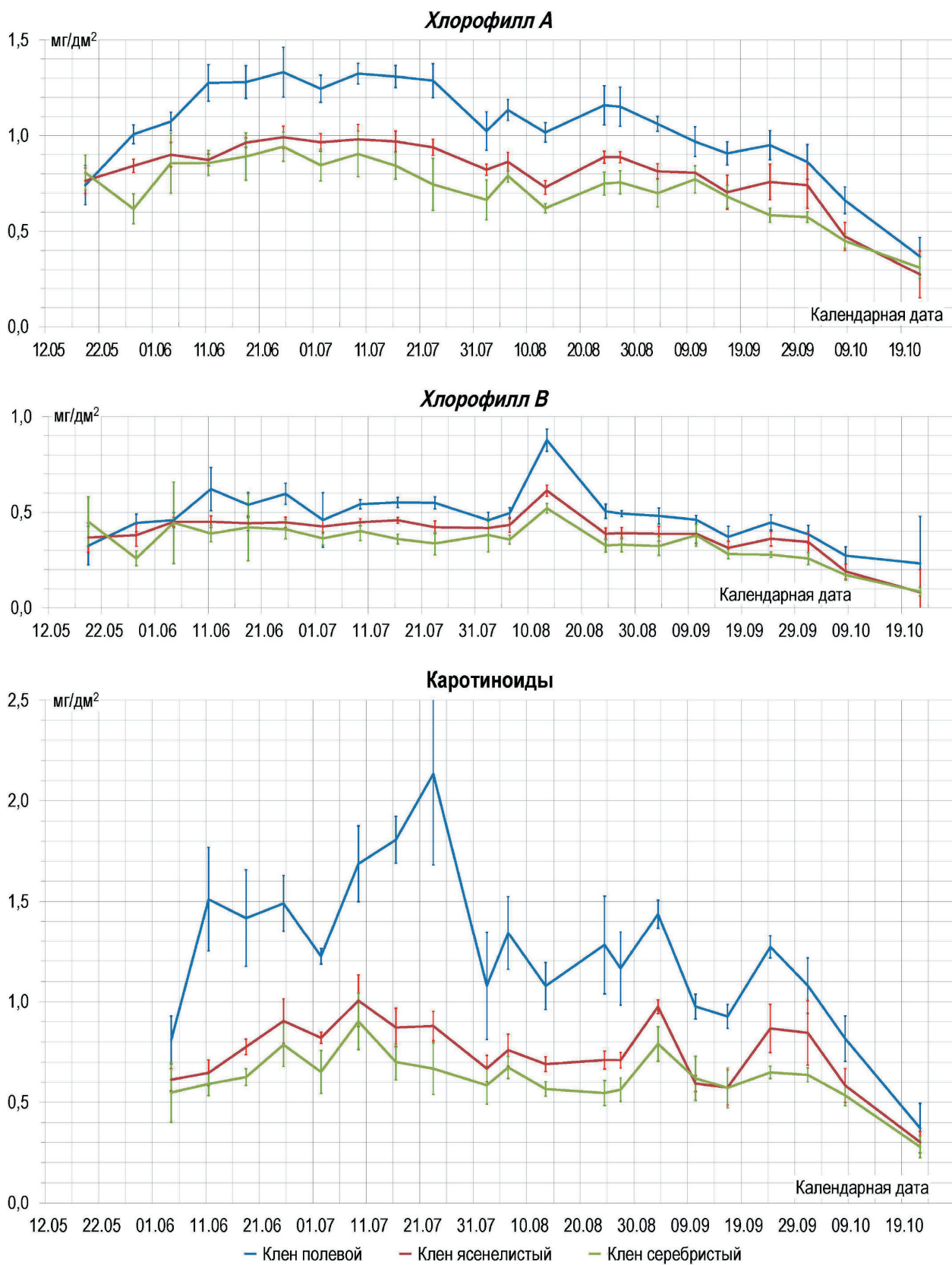


Рис. 2. Эмпирические графики сезонной динамики фотосинтетических пигментов кленов. «Усами» обозначены 95%-е доверительные интервалы

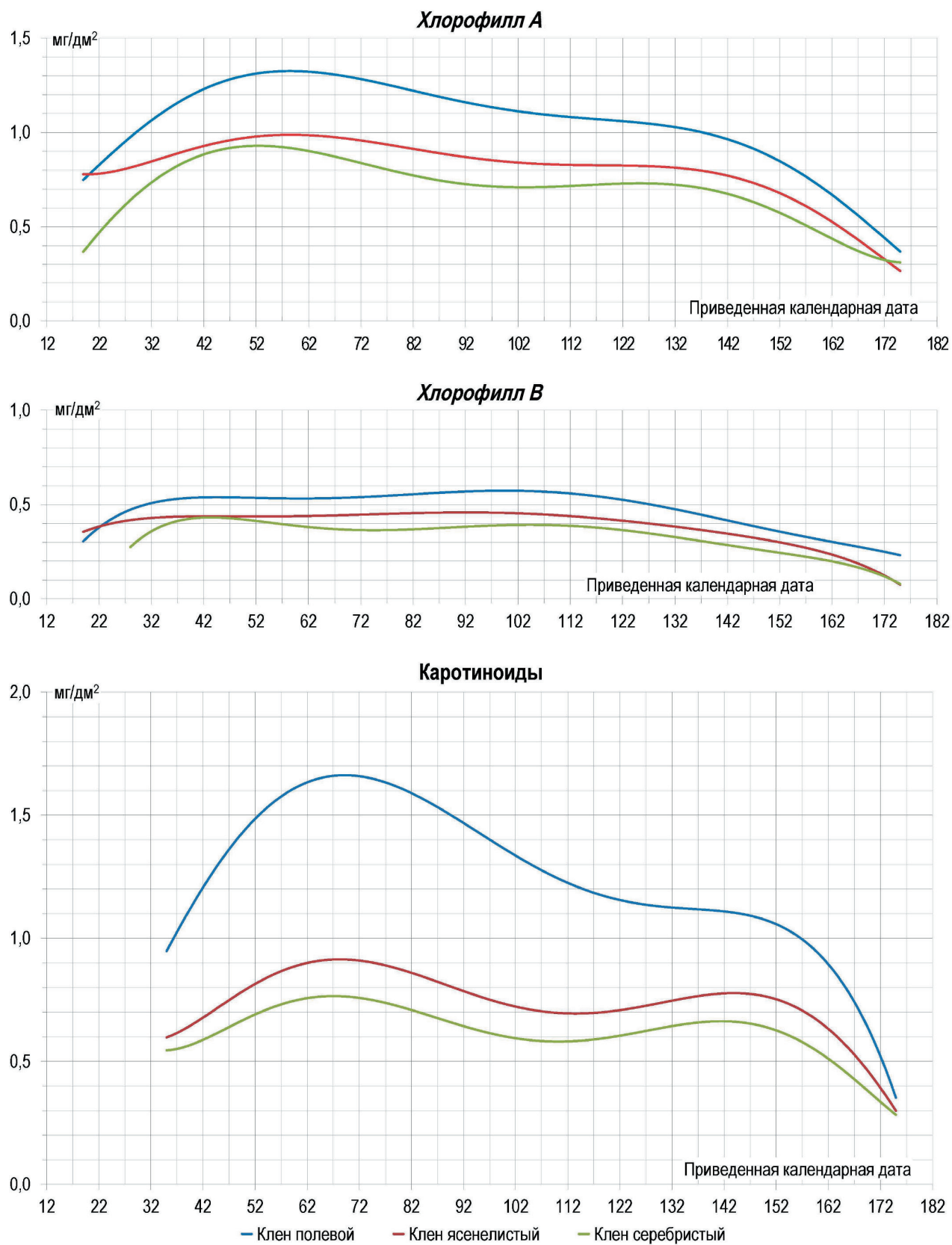


Рис. 3. Сглаженные (полиномы шестого порядка) графики сезонной динамики фотосинтетических пигментов кленов

Фенология кленов по многолетним наблюдениям [16]

Фенологическая фаза	Календарная дата ± ошибка среднего (сутки)		
	<i>A. campestre</i>	<i>A. saccharinum</i>	<i>A. negundo</i>
Распускание почек	14.IV ± 2,0	12.IV ± 2,1	07.IV ± 2,6
Рост побегов – начало	14.IV ± 1,9	16.IV ± 1,9	10.IV ± 2,2
Распускание листьев	18.IV ± 1,9	18.IV ± 2,0	14.IV ± 2,3
Появление бутонов	19.IV ± 1,9	20.III ± 2,4	28.III ± 4,3
Полное разворачивание листьев	25.IV ± 2,1	27.IV ± 2,1	22.IV ± 2,6
Цветение – начало	27.IV ± 1,9	28.III ± 2,6	12.IV ± 2,9
Цветение массовое – начало	02.V ± 2,3	02.IV ± 3,4	14.IV ± 2,8
Цветение массовое – окончание	04.V ± 2,0	08.IV ± 2,5	18.IV ± 2,3
Цветение – завершение	09.V ± 1,9	13.IV ± 2,7	20.IV ± 2,4
Вызревание побегов – начало	05.V ± 2,6	18.V ± 2,9	10.V ± 7,3
Рост побегов – окончание	01.VI ± 5,1	14.VI ± 6,3	07.VI ± 3,9
Рост побегов – вторичный	Нет	23.VI ± 4,7	Нет
Вызревание побегов – полное	07.VII ± 5,2	09.VIII ± 7,7	20.VIII ± 9,1
Созревание семян – начало	13.VIII ± 4,0	09.V ± 3,5	16.VIII ± 4,3
Созревание семян – массовое	06.IX ± 4,2	15.V ± 3,3	04.IX ± 5,9
Опадение плодов – массовое	25.IX ± 7,9	24.V ± 3,4	15.IX ± 7,5
Осеннее расцветивание листьев – массовое	06.X ± 4,3	08.X ± 2,8	10.IX ± 5,1
Листопад – начало	01.X ± 2,5	02.X ± 2,6	31.VIII ± 5,3
Листопад – массовый	15.X ± 2,0	19.X ± 2,1	23.IX ± 4,6
Листопад – окончание	26.X ± 2,1	31.X ± 2,5	10.X ± 2,6
Продолжительность вегетации	184 ± 2,8	213 ± 3,2	179 ± 6,3

ставляющему модифицированный вариант двухфакторного дисперсионного анализа. Расчеты показали, что у всех трех видов все пигменты достоверно при $p < 0,001$ различаются по среднему содержанию (табл. 4).

Таким образом, средние уровни содержания хлорофиллов *a*, *b* и каротиноидов у *A. campestre* существенно и статистически значимо ($p < 0,001$) превышает таковые у *A. saccharinum* и *A. negundo*, что следует рассматривать как видовую характеристику. На пике содержание хлорофилла *a* у *A. campestre* выше, чем у *A. saccharinum* и *A. negundo*, на 29 и 26% соответственно. По среднему уровню содержания пигментов *A. negundo* и *A. saccharinum* близки друг к другу, при этом содержание пигментов у *A. saccharinum* ниже ($p < 0,001$), чем у *A. negundo*. Такое соотношение уровней пигментов у разных видов может быть объяснено их экологией. *A. campestre* – это теневыносливый вид,

встречающийся во втором ярусе пойменных и байрачных лесов [10]. *A. saccharinum* и *A. negundo* – это светолюбивые виды, произрастающие на открытых местах в поймах рек.

Результаты расчета критерия непараллельности процесса (F_2) по методу Н.А. Плохинского [25] представлены в табл. 5.

Расхождения в направлении процессов, то есть параллельность или не параллельность или их течения, сложнее могут быть связаны как с видоспецифичными ответами на внешнее воздействие, так и с действием неучтенных в эксперименте факторов. Авторы склоняются ко второму варианту.

Был проведен дисперсионный анализ результатов определения влияния сроков отбора проб на содержание пигментов (в соответствии с алгоритмом 38 Н.А. Плохинского [25] – фактор «В»). Связь между

Табл. 3

Коэффициенты линейной корреляции (r) между уровнями фотосинтетических пигментов и средней среднесуточной температурой (1) и продолжительностью светового дня (2)*

Пигмент	Вид	$r \pm m_r$	
		1	2
Хлорофилл <i>a</i>	<i>A. campestre</i>	0,714 ± 0,052	0,753 ± 0,049
	<i>A. negundo</i>	0,640 ± 0,059	0,737 ± 0,052
	<i>A. saccharinum</i>	0,553 ± 0,064	0,726 ± 0,052
Хлорофилл <i>b</i>	<i>A. campestre</i>	0,525 ± 0,063	0,470 ± 0,066
	<i>A. negundo</i>	0,616 ± 0,061	0,623 ± 0,060
	<i>A. saccharinum</i>	0,498 ± 0,066	0,597 ± 0,061
Каротиноиды	<i>A. campestre</i>	0,593 ± 0,062	0,559 ± 0,064
	<i>A. negundo</i>	0,431 ± 0,073	0,316 ± 0,064
	<i>A. saccharinum</i>	0,431 ± 0,072	0,437 ± 0,064

* Все различия в строках значимы при $p < 0,01$.

Табл. 4

Критерий различия среднего уровня сезонной динамики содержания фотосинтетических пигментов

Сравниваемые пары	Хлорофилл <i>a</i>			Хлорофилл <i>b</i>			Каротиноиды		
	k_1^*	k_2	F_1^{**}	k_1	k_2	F_1	k_1	k_2	F_1
<i>A. campestre</i> – <i>A. negundo</i>	1	306	676,97	1	306	126,9	1	280	608,0
<i>A. campestre</i> – <i>A. saccharinum</i>	1	309	1014,28	1	309	237,5	1	284	892,5
<i>A. saccharinum</i> – <i>A. negundo</i>	1	297	107,73	1	297	52,1	1	272	109,8

Примечания: * k – число степеней свободы; ** F_1 – критерий различия средних уровней в процессах ($F_{0,001} = 10,80$).

Табл. 5

Критерий непараллельности сезонной динамики содержания фотосинтетических пигментов

Сравниваемые пары	Хлорофилл <i>a</i>			Хлорофилл <i>b</i>			Каротиноиды		
	k_1	k_2	F_2	k_1	k_2	F_2	k_1	k_2	F_2
<i>A. campestre</i> – <i>A. negundo</i>	21	306	4,98	21	297	1,76	19	272	1,99
<i>A. campestre</i> – <i>A. saccharinum</i>	21	309	7,70	21	309	4,29	19	284	11,19
<i>A. saccharinum</i> – <i>A. negundo</i>	21	297	2,73	21	306	2,80	19	280	8,16

Примечание: см. табл. 4; $F_{0,05} = 1,63$; $F_{0,01} = 1,98$; $F_{0,001} = 2,51$.

сроками отбора проб и уровнями содержания пигментов в течение периода вегетации кленов очевидна и не нуждается в подтверждении методами статистики. Однако дисперсионный анализ позволяет оценить степень варьирования содержания пигментов

в зависимости от вида. Важную информацию несет межгрупповая девиата (S_x) варьирования значений пигментов по срокам отбора проб (табл. 6). Она характеризует уровень изменчивости пигмента в процессе развития листа.

Табл. 6

Межгрупповая (С_x) и внутригрупповая (С_z) девиаты сезонной динамики фотосинтетических пигментов

Пигмент	Вид	k_1	k_2	C_x	C_z	F_i
Хл. а	<i>A. campestre</i>	21	159	9,887	1,598	46,83
	<i>A. negundo</i>	21	147	3,302	0,679	34,02
	<i>A. saccharinum</i>	21	150	3,954	1,324	21,33
Хл. b	<i>A. campestre</i>	21	159	3,048	1,406	16,408
	<i>A. negundo</i>	21	147	1,304	0,315	29,014
	<i>A. saccharinum</i>	21	150	1,521	0,873	12,454
Кар.	<i>A. campestre</i>	19	146	24,701	8,591	22,093
	<i>A. negundo</i>	19	135	3,287	1,115	20,947
	<i>A. saccharinum</i>	19	138	2,228	1,674	9,670

Примечание: см. табл. 4; $F_{0,001} = 2,51$.

Табл. 7

Критерий различия среднего уровня сезонной динамики значений относительных показателей содержания фотосинтетических пигментов

Сравниваемые пары	хл. а / хл. b			(хл. а + хл. b) / каротиноиды		
	k_1	k_2	F_1	k_1	k_2	F_1
<i>A. campestre</i> – <i>A. negundo</i>	1	306	3,835	1	280	38,532
<i>A. campestre</i> – <i>A. saccharinum</i>	1	309	1,961	1	284	53,310
<i>A. saccharinum</i> – <i>A. negundo</i>	1	297	0,695	1	272	18,714

Примечание: см. табл. 4; $F_{0,05} = 3,87$, $F_{0,01} = 6,72$, $F_{0,001} = 10,83$.

Наибольшую изменчивость хлорофиллы имеют у *A. campestre*, наименьшую – у *A. negundo*. Очень велика разница по варьированию уровней каротиноидов между *A. campestre* с одной стороны и *A. saccharinum* и *A. negundo* – с другой. Таким образом, *A. campestre* активнее реагирует на внешние факторы, чем *A. saccharinum* и *A. negundo*. С учетом того, что уровень каротиноидов является показателем реакции растений на внешний стресс, которым в регионе в летний период является засуха, полученные результаты косвенно подтверждают наличие у древесных растений активной и пассивной стратегии приспособления к засухе [16]. Активная стратегия приспособления к засухе – у *A. campestre*. Этот вид относится к весьма засухоустойчивым растениям, существенно не меняющим под действием засухи характер ростовых процессов и состояние различных органов (листья, побеги, цветки и плоды), не нуждающимся в поливе и не имеющим отклонений в росте и развитии после периода засухи [19]. Это, в соответствии с классификацией П.А. Ген-

келя [5], – гемиксерофит, который обладает глубокой корневой системой, доходящей до уровня грунтовых вод, в связи с чем он хорошо снабжен водой и способен увеличивать ее потребление. Относительно высокий уровень фотосинтетических пигментов (в особенности каротиноидов) при его высоком варьировании может свидетельствовать об активной реакции этого вида на изменение внешних факторов. *A. negundo* имеет пассивную стратегию адаптации к засухе, заключающуюся в замедлении или прекращении ростовых процессов, сбрасывании листьев (иногда полностью) и вхождении в состояние вынужденного покоя.

Это предположение подтверждает анализ динамики относительных показателей содержания пигментов. *A. campestre* резко отличается от *A. saccharinum* и *A. negundo* по показателю отношения суммы хлорофиллов к каротиноидам (рис. 4). Доля каротиноидов по отношению к хлорофиллам у этого вида достоверно выше (табл. 7). Динамика соотношения хлорофиллов а и b у всех трех видов клена одинакова. Разли-

чия между соотношениями этих двух хлорофиллов у *A. campestre*, *A. saccharinum* и *A. negundo* в среднем по сезонной динамике статистически не значимы.

Значительно сложнее отделить действие климатических факторов от естественного процесса развития листа и других неконтролируемых факторов. Наиболее информативными в этом отношении фотосинтетическими пигментами являются каротиноиды и отношение суммы хлорофиллов к каротиноидам. Относительно засушливый период в течение лета прихо-

дился на июль, для которого был характерен резкий подъем содержания каротиноидов, во влажный август происходило падение этого показателя, а в засушливый сентябрь вновь рост (рис. 5). В октябре преобладают эндогенные процессы, связанные с отмиранием листа. Соответственно изменялся в течение сезона и показатель отношения суммы хлорофиллов к каротиноидам (рис. 6). Реакция фотосинтетических пигментов на изменение климатических факторов у *A. campestre* выше, чем у *A. saccharinum* и *A. negundo*.

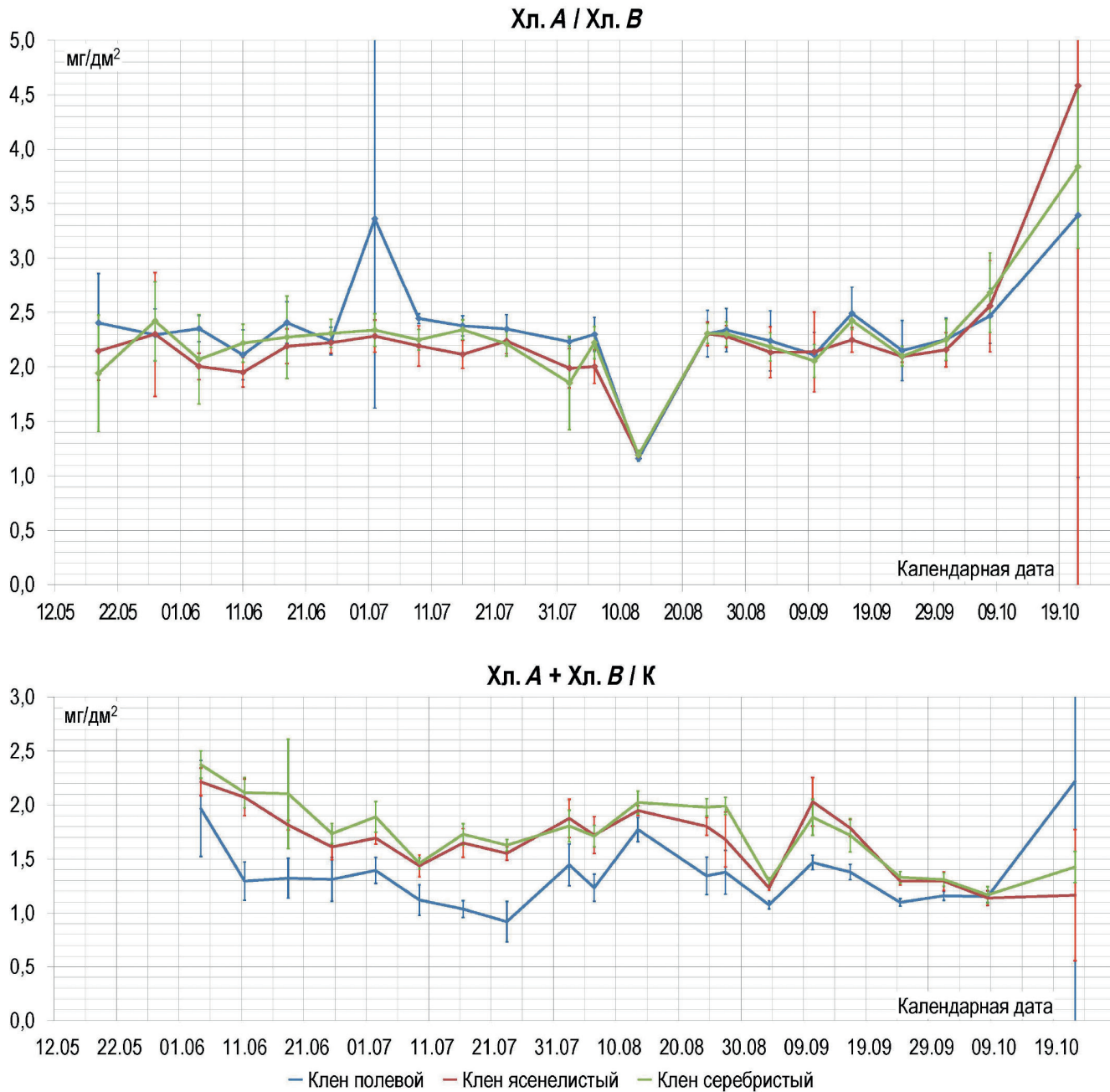


Рис. 4. Сезонные изменения относительных показателей содержания фотосинтетических пигментов кленов

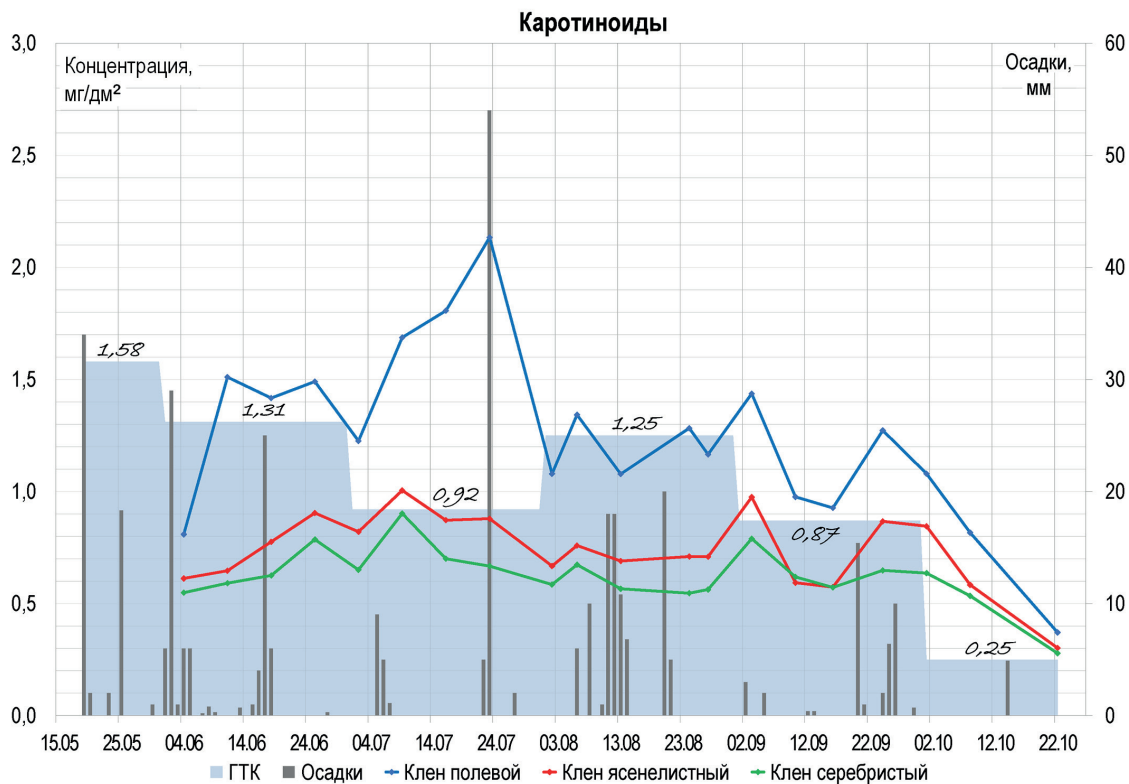


Рис. 5. Сопоставление сезонной динамики каротиноидов у кленов с уровнями осадков (мм) и ГТК

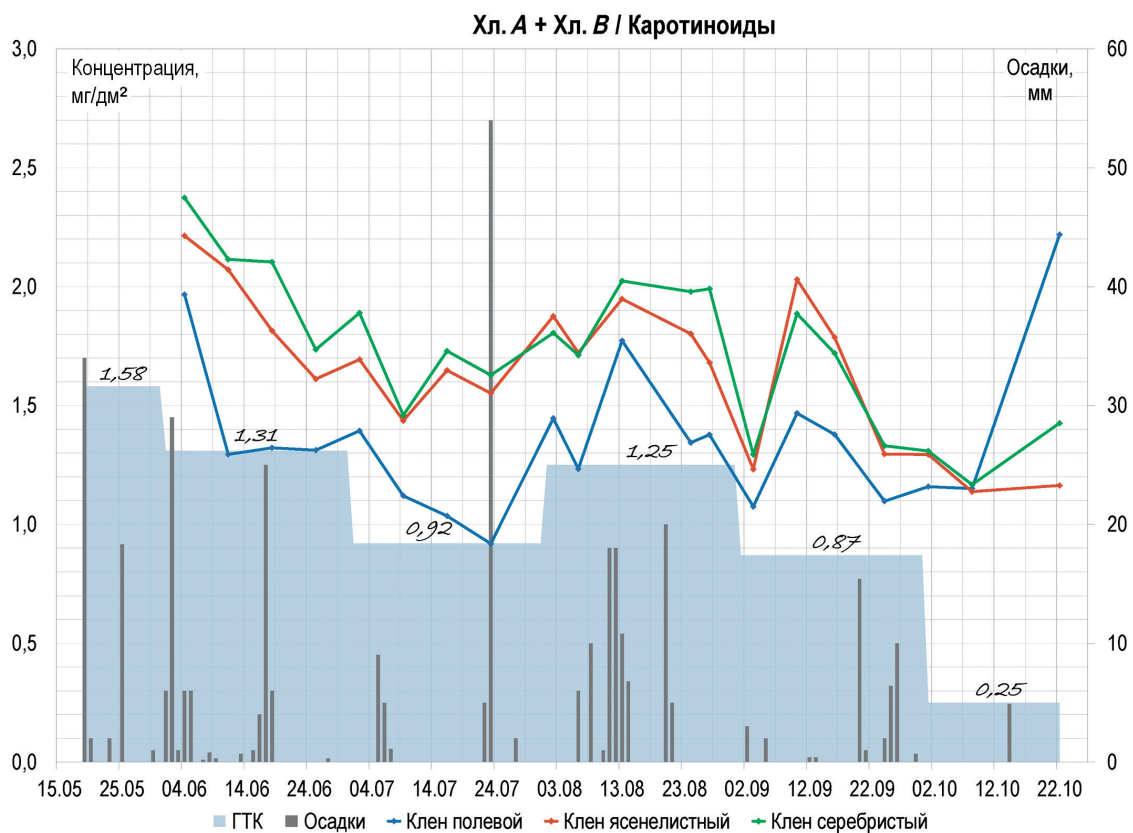


Рис. 6. Сопоставление сезонной динамики отношения суммы хлорофиллов к каротиноидам у кленов со значениями осадков (мм) и ГТК

Заключение

Сезонные изменения содержания хлорофиллов *a* и *b* в листьях у *A. campestre*, *A. saccharinum* и *A. negundo* одинаковы, при этом изменения каротиноидов у *A. campestre* отличаются от таковых у *A. saccharinum* и *A. negundo*.

Качественные и количественные параметры сезонных изменений содержания хлорофиллов *a* и *b* и каротиноидов различаются независимо от вида.

Все виды кленов достоверно различаются по средним за сезон уровням всех фотосинтетических пигментов. Самые высокие уровни характерны для *A. campestre*.

Клену *A. campestre* в сравнении с *A. saccharinum* и *A. negundo* свойственно более высокое варьирование содержания фотосинтетических пигментов в ходе сезона, а также большая доля каротиноидов относительно хлорофиллов. Вместе с особенностями реакции на погодные условия это косвенно свидетельствует об активной стратегии приспособления к засухе у *A. campestre* и пассивной у *A. negundo*.

Исследование выполнено при финансовой поддержке Министерства науки и высшего образования РФ в рамках государственного задания в сфере научной деятельности № 0852-2020-0029.

Литература

Список русскоязычной литературы

1. Абдурахманова ИГ. Новый метод определения общего содержания хлорофилла в кроне растений. Теоретическая и прикладная экология. 2016;(2):20-4.
2. Агроклиматические ресурсы Ростовской области. Л.: Гидрометеиздат; 1972.
3. Белова ТА, Бабкина ЛА. Изменение содержания хлорофиллов и каротиноидов в листьях древесных растений средней полосы России. Auditorium. 2017,14(2):34-8. URL: <https://auditorium.kursksu.ru/#new-number?id=67>.
4. Бессчетнов ВП, Воробьев РА, Горюнов МИ. Содержание хлорофилла в хвое представителей рода ель (*Picea* L.) в условиях интродукции в Нижегородскую область. В кн.: Труды факультета лесного хозяйства Нижегородской государственной сельскохозяйственной академии: сборник научных статей. Нижний Новгород: Нижегородская государственная сельскохозяйственная академия; 2011. С. 49-56.
5. Генкель ПА. Физиология растений с основами микробиологии. М.: Просвещение; 1965.
6. Гусев МВ. Малый практикум по физиологии растений. М.: МГУ; 1982.
7. Ерошенко ФВ, Сторчак ИГ, Шестакова ЕО. Связь вегетационного индекса NDVI с содержанием хлорофилла в растениях озимой пшеницы. Аграрный вестник Урала. 2018,171(4):2. DOI: 10.25930/1se7-wj26.
8. Заплатин БП. Биотестирование атмосферных загрязнений по содержанию хлорофилла и активности полифенолоксидазы. Известия Пензенского государственного педагогического университета им. В.Г. Белинского. 2008;(14):82-7.
9. Зозулин ГМ, Федяева ВВ, редакторы. Флора Нижнего Дона (опредетель). Ростов-на-Дону: Ростовский государственный университет; 1984.
10. Зозулин ГМ. Леса Нижнего Дона. Ростов-на-Дону: Ростовский государственный университет; 1992.
11. Золотухин АИ, Супига ЕМ. Сорные древесные растения. В кн.: Вопросы экологии охраны природы в лесостепной и степной зонах. Самара: Самарский университет; 1999:192-6.
12. Иванов ЛА, Иванова ЛА, Ронжина ДА, Юдина ПК. Изменение содержания хлорофиллов и каротиноидов в листьях степных растений вдоль широтного градиента на Южном Урале. Физиология растений. 2013;60:856. DOI: 10.7868/S0015330313050072.
13. Иванов ЛА, Ронжина ДА, Юдина ПК, Золотарева НВ, Калашникова ИВ, Иванова ЛА. Сезонная динамика содержания хлорофиллов и каротиноидов в листьях степных и лесных растений на уровне вида и сообщества. Физиология растений. 2020;67(3):278-88. DOI: 10.31857/S0015330320030112.
14. Климат Ростова-на-Дону. Л.: Наука; 1987.
15. Козловский БЛ, Куропятников МВ, Федоринова ОИ. Основной и дополнительный ассортимент древесных растений для зеленого строительства на юго-западе Ростовской области. Инженерный вестник Дона. 2013,25(2):1-16. URL: http://www.ivdon.ru/uploads/article/pdf/IVD_54_Kozlovsky.pdf_1633.pdf.
16. Козловский БЛ, Куропятников МВ, Федоринова ОИ. Фенология древесных интродуцентов Ботанического сада ЮФУ. Ростов-на-Дону,

- Таганрог: Южный федеральный университет; 2020.
17. Козловский БЛ, Куропятников МВ, Федоринова ОИ. Эколого-биологическая характеристика древесных растений урбанофлоры Ростова-на-Дону. Известия Иркутского государственного университета. Сер. Биол. Экол. 2011, 4(2):38-43.
 18. Козловский БЛ, Огородников АЯ, Огородникова ТК, Куропятников МВ, Федоринова ОИ. Цветковые древесные растения Ботанического сада Ростовского университета: экология, биология, география. Ростов-на-Дону: Старые русские; 2000.
 19. Козловский БЛ, Огородникова ТК, Куропятников МВ, Федоринова ОИ. Ассортимент древесных растений для зеленого строительства в Ростовской области. Ростов-на-Дону: Южный федеральный университет; 2009.
 20. Кузнецов РВ, Осипова ЕА, Помогайбин ЕА. Особенности сезонной динамики фотосинтетических пигментов в листьях некоторых древесных интродуцентов в лесостепи Среднего Поволжья. Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2009;11(1, Часть 4):715-8.
 21. Кутузова ОГ, Якушевская ЕБ. Зависимость содержания хлорофилла в листьях *Ulmus pumila* L. от концентрации тяжелых металлов. Известия Уфимского научного центра РАН. 2013,(3):118-20.
 22. Назарова ЮВ, Михайлова ИВ, Карманова ДС. Анализ содержания магния и хлорофилла в *Urtica dioica*, произрастающей на территории Оренбургской области. В кн.: Научные исследования: теория, методика и практика. Чебоксары: Центр научного сотрудничества «Интерактив плюс»; 2017. С. 35-8.
 23. Огородников АЯ. Методика визуальной оценки биоэкологических свойств древесных растений в населенных пунктах степной зоны. В кн.: Итоги введения растений. Ростов-на-Дону: РГУ; 1993. С. 50-8.
 24. Параскевопуло МФ, Сунцова ЛН, Иншаков ЕМ. Изучение пигментного состава некоторых видов древесных растений в условиях техногенного загрязнения города Красноярска. Хвойные бореальной зоны. 2017;35(1-2):54-9.
 25. Плохинский НА. Биометрия. М.: МГУ, 1970.
 26. Погода и климат. URL: <http://pogodaiklimat.ru> (дата обращения: 16.07.2020).
 27. Сарсацкая АС. Содержание фотосинтетических пигментов у древесных пород городских насаждений. Вестник КемГУ. Серия: Биологические, технические науки и науки о Земле. 2017;(4):9-14.
 28. Скочилова ЕА, Закамская ЕС. Влияние городской среды на содержание хлорофилла и аскорбиновой кислоты в листьях *Tilia cordata* (Tiliaceae). Растительные ресурсы. 2013; 49(4):541-7.
 29. Соколова ГГ, Богатова ВА. Динамика содержания хлорофиллов в листьях березы повислой (*Betula pendula* Roth), произрастающей в парках города Барнаула. Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии. 2019;(18):531-4. DOI: 10.14258/pbssm.2019112.
 30. Федоринова ОИ, Куропятников МВ, Козловский БЛ. Итоги интродукционного испытания видов рода клен (*Acer* L.) в Ботаническом саду Южного федерального университета. Ростов-на-Дону: Южный федеральный университет; 2017.
 31. Шаркаева ЭШ, Лукаткин АС. Влияние урбанизированной среды на морфологические показатели и содержание хлорофилла в хвое сосны обыкновенной. В кн.: Проблемы озеленения крупных городов. Сборник материалов XVII международной научно-практической конференции: 2016 август 24-5. Москва: ВДНХ, 2016. С. 137-9.
 32. Яшин ДА, Зайцев ГА. Содержание пигментов фотосинтеза в листьях березы повислой (*Betula pendula* Roth) и дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) в условиях Уфимского промышленного центра. Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2015;17(6):274-7.
- Общий список литературы/Reference List**
1. Abdurrakhmanova IG. [A new method for determination of total chlorophyll in plant heads]. Teoreticheskaya i Prikladnaya Ekologiya. 2016;(2):20-4. (In Russ.)
 2. Agroklimaticheskiye Resursy Rostovskoy Oblasti. Leningrad: Gidrometizdat; 1972. (In Russ.)
 3. Belova TA, Babkina LA. [Changes in the content of chlorophyll and carotenoids in the leaves of trees growing in Middle Russia]. Auditorium. 2017;14(2):34-8. URL: <https://auditorium.kursksu.ru/#new-number?id=67>. (In Russ.)
 4. Besschetnov VP, Vorobyev RA, Goriunov MI. [Chlorophyll content in the needles of *Picea* species introduced in Nizhegorodskaya Oblast]. In: Trudy Fakulteta Lesnogo Khozyaystva Nizhegorodskoy Gosudarstvennoy Selskokhoziaystvennoy Akademii. Nizhny Novgorod: Nizhegorodskaya Gosudarstvennaya Selskokhoziaystvennaya Akademiya; 2011. P. 49-56. (In Russ.)
 5. Genkel PA. Fiziologiya Rasteniy s Osnovami Mikrobiologii. Moscow: Prosveshcheniye; 1965. (In Russ.)

6. Gusev MV. Malyy Praktikum po Fiziologii Rasteniy. Moscow: MGU; 1982. (In Russ.)
7. Yeroshenko FV, Storchak IG, SHestakova YEO. [An association of the vegetation index NVDI with chlorophyll content in winter wheat plants]. *Agrarnyi Vestnik Urala*. 2018;171(4):2. DOI: 10.25930/1se7-wj26. (In Russ.)
8. Zaplatin BP. [Using chlorophyll content and polyphenol oxidase activity for biological testing of air pollution]. *Izvestiya Penzenskogo Gosudarstvennogo Pedagogicheskogo Universiteta im. V.G. Belinskogo*. 2008;(14):82-7. (In Russ.)
9. Zozulin GM, Fedyayeva VV, eds. Flora Nizhnego Dona (Opredelitel). Rostov-on-Don: RGU; 1984. (In Russ.)
10. Zozulin GM. Lesa Nizhnego Dona. Rostov-on-Don: RGU; 1992. (In Russ.)
11. Zolotukhin AI, Supiga YEM. [Undesirable arboreal plants]. In: *Voprosy Ekologii Okhrany Prirody v Lesostepnoy i Stepnoy Zonakh*. Samara: Samarskiy Universitet; 1999. P. 192-6. (In Russ.)
12. Ivanov LA, Ivanova LA, Ronzhina DA, YUdina PK. [Changes in chlorophyll and carotenoids contents in the leaves of steppe plants along the latitudinal gradient in South Urals]. *Fiziologiya Rasteniy*. 2013;60:856. DOI: 10.7868/S0015330313050072. (In Russ.)
13. Ivanov LA, Ronzhina DA, Yudina PK, Zolotareva NV, Kalashnikova IV, Ivanova LA. [Seasonal changes in chlorophyll and carotenoids contents in the leaves of steppe and forest plants at the species and community levels]. *Fiziologiya Rasteniy*. 2020;67(3):278-88. DOI: 10.31857/S0015330320030112. (In Russ.)
14. *Klimat Rostova-na-Donu*. Leningrad: Nauka; 1987. (In Russ.)
15. Kozlovskiy BL, Kuropiatnikov MV, Fedorinova OI. [The main and additional assortments of tress for greening purposes in the southwest of Rostov Region]. *Inzhenernyi Vestnik Dona*. 2013;25(2):1-16. URL: http://www.ivdon.ru/uploads/article/pdf/IVD_54_Kozlovsky.pdf_1633.pdf. (In Russ.)
16. Kozlovskiy BL, Kuropiatnikov MV, Fedorinova OI. Fenologiya Drevesnykh Introdutsentov Botanicheskogo Sada YUFU. Rostov-on-Don, Taganrog: Yuzhnyy Federalnyy Universitet; 2020. (In Russ.)
17. Kozlovskiy BL, Kuropiatnikov MV, Fedorinova OI. [Ecological and biological characteristics of trees in the urban flora of Rostov-on-Don]. *Izvestiya Irkutskogo Gosudarstvennogo Universiteta Seriya Biologiya Ekologiya*. 2011;4(2):38-43. (In Russ.)
18. Kozlovskiy BL, Ogorodnikov AYA, Ogorodnikova TK, Kuropiatnikov MV, Fedorinova OI. Tsvetkovye Drevesnye Rasteniya Botanicheskogo Sada Rostovskogo Universiteta: Ekologiya, Biologiya, Geografiya. Rostov-on-Don: Starye Russkiye; 2000. (In Russ.)
19. Kozlovskiy BL, Ogorodnikova TK, Kuropiatnikov MV, Fedorinova OI. Assortiment Drevesnykh Rasteniy Dlya Zelenogo Stroitelstva v Rostovskoy Oblasti. Rostov-on-Don: Yuzhnyi Federalnyi Universitet, 2009. (In Russ.)
20. Kuznetsov RV, Osipova YEA, Pomogaybin YEA. [Specific features of seasonal changes in photosynthetic pigments in leaves of some introduced trees in the forest-steppe regions around Middle Volga]. *Izvestiya Samarskogo Nauchnogo Tsentra Rossiyskoy Akademii Nauk*. 2009;11(1, Pt. 4):715-8. (In Russ.)
21. Kutuzova OG, Yakushevskaya YeB. [The dependence of chlorophyll content on heavy metals in the leaves of *Ulmus pumila* L.]. *Izvestiya Ufimskogo Nauchnogo Tsentra RAN*. 2013;(3):118-20. (In Russ.)
22. Nazarova YUV, Mikhaylova IV, Karmanova DS. [Analysis of magnesium and chlorophyll contents in *Urtica dioica* growing in the territory of Orenburg Region]. In: *Nauchnye Issledovaniya: Teoriya, Metodika i Praktika*. Cheboksary: Tsentr Nauchnogo Sotrudnichestva «Interaktiv Plus»; 2017. P. 35-8. (In Russ.)
23. Ogorodnikov AYA. [Methodology of visual assessment of bioecological properties of trees in settlements located in the steppe zone]. In: *Itogi Vvedeniya Rasteniy*. Rostov-on-Don: RGU; 1993. P. 50-8. (In Russ.)
24. Paraskevopulo MF, Suntsova LN, Inshakov YEM. [Studies of the pigment composition of some tree species under anthropogenic pollution in Krasnoyarsk]. *Khvoynye Borealnoy Zony*. 2017;35(1-2):54-9. (In Russ.)
25. Plokhinskiy NA. *Biometriya*. Moscow: MGU; 1970. (In Russ.)
26. *Pogoda i Klimat*. URL: <http://pogodaiklimat.ru> (Accession date: 16.07.2020). (In Russ.)
27. Sarsatskaya AS. [Photosynthetic pigments contents in trees of urban green areas]. *Vestnik KemGU. Seriya Biologicheskkiye, Tekhnicheskkiye Nauki i Nauki o Zemle*. 2017;(4):9-14. (In Russ.)
28. Skochilova YeA, Zakamskaya YeS. [The influence of urban environment on chlorophyll and ascorbic acid contents the leaves of *Tilia cordata* (Tiliaceae). Vliyaniye gorodskoy sredy na sodержaniye khlorofilla i askorbinovoy kisloty v listyakh *Tilia cordata* (Tiliaceae)]. *Rastitelnye Resursy*. 2013;49:541-7. (In Russ.)
29. Sokolova GG, Bogatova VA. [Changes in chlorophyll contents in the leaves of the birch *Betula*

- pendula* Roth. growing in city parks of Barnaul]. Problemy Botaniki Yuzhnoy Sibiri i Mongolii. 2019;(18):531-4. DOI: 10.14258/pbssm.2019112. (In Russ.)
30. Fedorinova OI, Kuropyatnikov MV, Kozlovskiy BL. Itogi Introduktsionnogo Ispytaniya Vidov Roda Klen (*Acer* L.) v Botanicheskom Sadu Yuzhnogo Federalnogo Universiteta. Rostov-on-Don: Yuzhnyi Federalnyi Universitet; 2017. (In Russ.)
 31. Sharkayeva ESh, Lukatkin AS. [The influence of urban environment on the morphological characteristics of and chlorophyll content in pine needles]. In: Problemy Ozeleneniya Krupnykh Gorodov. Moscow: VDNKh; 2016. P. 137-9. (In Russ.)
 32. Yashin DA, Zaytsev GA. [Photosynthetic pigment contents in the leaves of birch *Betula pendula* Roth. and oak *Quercus robur* L. under conditions of Ufa industrial center]. Izvestiya Samarskogo Nauchnogo Tsentra Rossiyskoy Akademii Nauk. 2015;17(6):274-7. (In Russ.)
 33. Chaerle L, Van Der Straeten D. Imaging techniques and early detection of plant stress. Trends Plant Sci. 2000;5(11):495-501.
 34. Daughtry CST, Warthall CI, Kim MS, de Colstoun EB, McMurtrey JF. Estimating leaf chlorophyll concentration for leaf and canopy reflectance. Remote Sens Environ. 2000;74:229-39.
 35. Dawson TP, North PRJ, Plummer SB, Curran PJ. Forest ecosystem chlorophyll content: implications for remotely sensed estimates of net primary productivity. Int J Remote Sens. 2003;24(3):611-7.
 36. Dmitriev PA, Kozlovskiy BL, Kupriushkin DP, Lysenko VS, Rajput VD, Ignatova MA, Tarik EP, Kapralova OA, Tokhtar VK, Singh AK, Minkina TM, Varduni TV, Sharma M, Taloor AK, Thapliyal A. Identification of species of the genus *Acer* L. using vegetation indices calculated from the hyperspectral images of leaves. Remote Sensing Applic Soc Environ. 2022;25:100679. DOI:10.1016/j.rsase.2021.100679.
 37. Gitelson AA, Merzlyak MN. Quantitative estimation of chlorophyll-a using reflectance spectra: experiments with autumn chestnut and maple leaves. J Photochem Photobiol B Biol. 1994;22:247-52.
 38. Gitelson AA, Viña A, Verma SB, Rundquist DC, Arkebauer TJ, Keydan G, Leavitt B, Ciganda V, Burba GG, Suyker AE. Relationship between gross primary production and chlorophyll content in crops: Implications for the synoptic monitoring of vegetation productivity. J Geophys Res. 2006;111(D8):11. DOI:10.1029/2005JD006017.
 39. Hunt ER, Daughtry CS, Eitel JUH, Long DS. Remote sensing leaf chlorophyll content using a visible band index. Agronomy J. 2011;103(4):1090-9.
 40. Kattenborn T, Schiefer F, Zarco-Tejada P, Schmidtlein S. Advantages of retrieving pigment content [$\mu\text{g}/\text{cm}^2$] versus concentration [%] from canopy reflectance. Remote Sens. Environ. 2019;230:111195.
 41. Kozlovskiy BL, Kuropyatnikov MV, Fedorinova OI, Sereda MM, Kapralova OA, Dmitriev PA, Varduni TV. Adventive tree species in urban flora of Rostov-on-Don. Biological Bulletin of Bogdan Chmel'nitskiy Melitopol State Pedagogical University. 2016;6(3):430-7. Available at: <https://cyberleninka.ru/article/n/adventive-tree-species-in-urban-flora-of-rostov-on-don/viewer>.
 42. Lev-Yadun S, Gould KS. Role of anthocyanins in plant defence. In: Anthocyanins. New York, NY: Springer; 2008. P. 22-8. DOI:10.1007/978-0-387-77335-3_2.
 43. Merzlyak MN, Gitelson AA, Chivkunova OB, Rakitin VY. Non-destructive optical detection of pigment changes during leaf senescence and fruit ripening. Physiol Plantarum. 1999;106:135-41.
 44. Penuelas J, Filella I. Visible and near-infrared reflectance techniques for diagnosing plant physiological status. Trends Plant Sci. 1998;4: 151-6.
 45. Richardson DM, Pysek P, Rejmánek M, Barbour MG, Panetta D, West CJ. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. Divers Distribut. 2000;6(2):93-107.
 46. Zarco-Tejada PJ, Camino C, Beck PSA, Calderon R, Hornero A, Hernández-Clemente R, Gonzalez-Dugo V. Previsual symptoms of *Xylella fastidiosa* infection revealed in spectral plant-trait alterations. Nature Plants. 2018;4:432-9.
 47. Zarco-Tejada PJ, Miller JR, Harron J, Hu B, Noland TL, Goel N, Mohammed G, Sampson P. Needle chlorophyll content estimation through model inversion using hyperspectral data from boreal conifer forest canopies. Remote Sens Environ. 2004;89(2):189-99.
 48. Zarco-Tejada PJ, Miller JR, Mohammed GH, Noland TL, Sampson PH. Vegetation stress detection through chlorophyll a + b estimation and fluorescence effects on hyperspectral imagery. J Environ Qual. 2002;31:1433-41.

ИЗМЕНЕНИЯ КЛИМАТА И ЦВЕТЕНИЕ АРКТИЧЕСКОГО ОЗЕРА ИМАНДРА

Н.А. Кашулин^{1*}, А.К. Беккелунд²

¹ Институт проблем промышленной экологии Севера Кольского научного центра РАН (Апатиты, Российская Федерация); ² ЗАО «Creek-Bio» (Осло, Норвегия)

* Эл. почта: kashulyn@mail.ru

Статья поступила в редакцию 02.02.2022; принята к печати 08.06.2022

Проанализированы тренды ряда метеорологических параметров, потенциально влияющих на формирование цветений в крупном арктическом водоеме оз. Имандра, регулярно происходящих с начала 2000-х годов. Относительно предыдущего периода, в начале XXI века произошло увеличение среднегодовых и сезонных температур воздуха, продолжительности солнечного сияния и интенсивности солнечной радиации на фоне снижения облачности в весенний период и количества зимних осадков. Это привело к изменению светового режима в водоеме и увеличению доступной фотосинтетически-активной радиации в весенний период. В условиях повышенной нагрузки со стороны биогенных элементов это могло послужить причиной радикальных изменений структуры фитопланктонных сообществ и их сезонных сукцессий, а также динамики биогенных элементов. На основании полученных результатов и обзора литературных данных предложена концептуальная модель возникновения и развития регулярного цветения арктического водоема оз. Имандра.

Ключевые слова: сезонные сукцессии, цветение вредных водорослей, изменение климата Арктики, солнечная радиация, хлорофилл *a*, Имандра.

CLIMATE CHANGES AND ALGAL BLOOM IN THE ARCTIC LAKE IMANDRA

N.A. Kashulin^{1*}, A.K. Bekkelund²

¹ Institute of Industrial Environmental Problems of the North, Kola Scientific Center of the Russian Academy of Sciences (Apatity, Russia); ² Creek-Bio Co. (Oslo, Norway)

* Email: kashulyn@mail.ru

Trends of meteorological parameters potentially implicated in harmful algal blooms regularly occurring since early 2000-ies in a major Arctic freshwater basin the lake Imandra have been analyzed. Compared with the preceding period, increases occurred in mean annual and seasonal air temperatures, sunshine duration, and solar radiation, whereas decreases occurred in spring cloudiness and winter precipitates. These changes resulted in altered light regimens in the lake, which were associated with an increased availability of photosynthetically relevant radiation in springtime. In combination with an increased biogenic matter load, this could lead to drastic changes in the structure of phytoplanktonic communities and in their seasonal successions, as well as in biogenic matter dynamics. Based on these considerations and published data, a conceptual model of the emergence and development of regular harmful algal blooms in the lake Imandra is suggested.

Keywords: seasonal successions, harmful algal bloom, climate changes, Arctic, solar radiation, chlorophyll *a*, Imandra.

Список сокращений

БГЭ	биогенные элементы
ПСС	продолжительность солнечного сияния
ФАР	солнечная фотосинтетически активная радиация
Chl- <i>a</i>	содержание в воде пигмента хлорофилл <i>a</i>
СуаноНАВ	цветение, формируемое цианобактериями
НАВ	Harmful Algal Bloom – массовое развитие («цветение») потенциально опасных фотосинтезирующих микроорганизмов в водоеме
НАВ-вид	вид организмов, формирующих НАВs
PEG	Plankton Ecology Group – классическая вербальная модель сезонной сукцессии планктона

Введение

Изменения климата вызывают сложные экосистемные реакции различных пространственных и временных масштабов. Они включают изменения физических, химических и биологических параметров озерных экосистем, в конечном итоге результирующие в снижение их устойчивости и видового разнообразия. Представляя собой географически распределенную сеть самых низких точек окружающего ландшафта, озера объединяют информацию об изменениях на территории водосбора, что повышает их важность как индикаторов изменения климата. В то же время озера, являясь ключевыми точками круговорота атмосферного, наземного и водного углерода в ландшафте, выступают важнейшими регуляторами изменений климата [17, 71, 78, 87].

К последствиям нарушения устойчивости пресноводных экосистем относится цветение водоемов, которое становится экологической проблемой, принимающей глобальные масштабы. Оно было названо одной из самых больших угроз качеству поверхностных вод, влияющих на здоровье населения и водных экосистем [40, 63]. Только в США массовое развитие цианобактерий приводит к потере рекреационных, питьевых и сельскохозяйственных водных ресурсов на сумму более 2 миллиардов долларов в год [33]. Цветение все больше затрагивает и водоемы высоких широт [17].

Хотя международного определения или количественной оценки понятия «цветение» нет, это явление обычно рассматривают как значительную продукцию биомассы за короткий период времени, коррелирующую с уменьшением разнообразия фитопланктона [57, 73]. Цветение водоемов может формироваться как «обычными», так и «вредоносными» водорослями – фотосинтезирующими водными микроорганизмами, которые могут оказывать различные вредные воздействия на водные экосистемы, включая изменения пищевых сетей, гипоксию, выделение мощных токсинов, способных передаваться и накапливаться по пищевым цепям, вызывая отравление и гибель различных организмов, в том числе человека. Цветение сопровождается отрицательными эстетическими и органолептическими эффектами [20, 27].

Термин «Harmful Algal Bloom (НАВ)» – вредоносное цветение водорослей – применяется к различным видам фитопланктона, принадлежащим к широкому разнообразию филогенетических групп. Существует консенсус в отношении того, что НАВ – явление сложное, обычно вызываемое не одним фактором окружающей среды, а множеством физико-химических и биологических факторов, что затрудняет выявление причин возникновения и прогноз долговременной динамики цветения [43]. Рост частоты, интенсивности и географической распространенно-

сти НАВ связывают с климатическими изменениями, глобальным загрязнением биогенными веществами, изменениями гидрологического режима, инвазиями или интродукцией видов, формирующих НАВ. При этом важнейшая роль отводится климатическим изменениям [31, 36, 43, 62, 74].

За последние 50 лет среднегодовые температуры приземных слоев воздуха на Кольском полуострове увеличились на $2,3 \pm 1,0$ °С, и статистически значимое потепление происходит зимой, весной и осенью [54]. В Хибинах температура воздуха повышается во все сезоны со скоростью $0,22-0,54$ °С/10 лет [1]. Важные для водорослей изменения климата высоких широт происходят в температурном режиме, количестве и продолжительности снежного и ледяного покровов, соотношении испарения и осадков, качестве и количестве притока воды в озера и реки из-за ускоренного таяния ледников и вечной мерзлоты. Уменьшается процент осадков, выпадающих в виде снега. Регистрируется глобальное повышение поверхностной температуры воды озер, наибольшие темпы которого демонстрируют северные водоемы [29, 60, 70, 72]. Полагают, что только летнее потепление вод озер вызовет в течение следующего столетия увеличение цветения водорослей на 20%, а случаев НАВ – на 5% [60].

Механизмы и причина начавшихся с начала XXI века регулярных цветений крупного арктического водоема оз. Имандра (рис. 1) остаются не раскрытыми полностью [2–4]. Интенсивное загрязнение оз. Имандра с середины прошлого века сточными водами горно-перерабатывающих, коммунальных и сельскохозяйственных предприятий привело к эвтрофированию водоема и накоплению значительных количеств тяжелых металлов, органического вещества и биогенных соединений в компонентах его экосистемы (донные отложения, вода, биота) [5–13, 15]. С 2000-х годов наблюдается снижение нагрузки тяжелых металлов на водоем при сохранении биогенной нагрузки. Парадоксальным представляется факт интенсификации цветения водоема на фоне снижения уровня его загрязнения [2–4, 10, 46, 47].

В данной работе мы анализируем наблюдавшиеся в переходном периоде в 1985–2020 годы тренды ряда метеорологических параметров, потенциально влияющих на формирование цветения, с целью выявить триггерные изменения окружающей среды, послужившие причиной начала регулярных случаев массового развития фотосинтезирующих микроорганизмов в крупном арктическом водоеме оз. Имандра. На основании полученных результатов и анализа литературных данных мы предлагаем концептуальную модель причинно-следственных отношений, основанную на признаках и экологических функциях и описывающую возникновение и развитие НАВ.



(а)



(б)

Рис. 1. Массовое развитие цианобактерий в оз. Имандра (а), сопровождающееся массовой гибелью молоди сига и ряпушки (б)

Материалы и методы

Данные по содержанию хлорофилла *a* (Chl *a*) в воде плеса Йокостровская Имандра получены в ходе многолетних наблюдений в районе Комплексного мониторингового полигона (КМП) «Имандра» Карельского научного центра РАН (67°35'43.7"N 33°00'09.0"E). Для определения концентрации хлорофиллов фильтровали пробы воды объемом 1–2 л через мембранный фильтр с диаметром пор 0,47 мкм. Экстракцию хлорофиллов проводили раствором ацетона, оптическую плотность экстрактов измеряли на спектрофотометре Hitachi UV-VIS 181.

При анализе метеорологических данных различного масштаба (сутки, месяц, год) по станции 22216-Апатиты и ближайшим станциям метеорологического наблюдения (22204-Ковдор, 22217-Кандалакша), потенциально влияющих на продукционные процессы в оз. Имандра, мы сфокусировали внимание на временном периоде 1985–2020 годов.

Использованный набор метеорологических данных получен из следующих источников:

- European Climate Assessment & Dataset (<https://www.ecad.eu/>);
- Всероссийский научно-исследовательский институт гидрометеорологической информации-Мировой центр данных (ГУ ВНИИГМИ-МЦ);
- Специализированные массивы для климатических исследований (<http://aisori-m.meteo.ru/waisori/index0.xhtml>);
- Global Energy Balance Archive (GEBA) database (<https://geba.ethz.ch/data-retrieval.html>);
- METEOBLUE (www.meteoblue.com);
- World Weather Online (<https://www.worldweatheronline.com/apatity-weather-averages/murmansk/ru.aspx>);
- Справочно-информационный портал «Погода и климат» (www.pogodaiklimat.ru).

Временные ряды расходов воды р. Нива были получены из модели Arctic-HYPE (version 3.0.26) (<https://hypeweb.smhi.se/explore-water/historical-data/arctic-time-series>).

В анализ были включены изменения среднегодовых, сезонных и среднемесячных температур воздуха, проценты облачности, количества осадков, продолжительность солнечного сияния (ПСС), коротковолновой радиации. Сезонные климатические тренды были включены ввиду потенциального влияния зимних и весенних условий на динамику вегетационного периода [56]. Выделение сезонов проведено по Б.А. Яковлеву на основании переходов радиационного баланса через нуль [16]. Использованы графические методы представления и анализа временных рядов. Для оценки многолетней динамики изучаемых параметров в рассматриваемый период проведен регрессионный анализ с построением линейных функций, которые дают общее представление о направлении процесса, хотя далеко не всегда отражают его сложность. Линейные тренды использовали для оценки генеральной направленности изменений анализируемых параметров на протяжении всего исследуемого периода. Тренды определяли линейной аппроксимацией рядов данных методом наименьших квадратов. Линейная модель была выбрана на основании биологической целесообразности. В качестве независимых примеров пятнадцатилетней изменчивости климатических параметров на пороге тысячелетий использовали два периода: период 1 (1985–1999) и период 2 (2000–2014), когда цветение Имандры не происходило и происходило, соответственно. Для оценки количественных изменений за эти периоды рассчитаны средние значения параметров. Статистическую значимость изменений за пятнадцатилетние периоды оценивали по *t*-критерию Стьюдента для двухвыборочной проверки

равенства средних значений по каждой выборке [53]. Анализ данных проводился в программах StatPlus 7 и MS Excel (+StatFi).

Результаты

Для оз. Имадра в течение года характерен весьма однородный световой режим (табл. 1). Он зависит от угла наклона солнца, ослабления света облаками, ледяным покровом, снегом, а также самой водой (цветность, общее количество взвешенных веществ). Освещенность отсутствует или недостаточна в течение полярной ночи, когда солнце находится ниже 12° над горизонтом.

В табл. 1 представлены изменения, происходящие в течение года, показателей долготы дня, высоты солнца, максимально возможной суммарной солнечной радиации для района г. Апатиты и содержания Chl *a* в плесе Йокостровская Имандра. Эти показатели изменяются в широком диапазоне. В полярную ночь значения Chl *a* в воде ниже предела обнаружения, а

максимальные наблюдаются в мае-июне (переходный период весна-лето). В апреле (подо льдом, при минимальных температурах воды) значения Chl *a* сопоставимы с июльскими и августовскими, при максимальном прогреве воды. Высота солнца над горизонтом и продолжительность дня в августе и апреле сопоставимы. Максимальные значения Chl *a* наблюдаются в мае-июне при невысоких значениях температуры воды, но максимальных значениях суммарной солнечной радиации, что подчеркивает ее ведущую роль в продукционных процессах.

Продолжительность ледостава – около семи-восьми месяцев (рис. 2). В целом фенология ледяного покрова Имандры выглядит следующим образом. Как правило, ледостав происходит в октябре-ноябре (рис. 2 а, б), максимальные толщина льда и высота снежного покрова наблюдаются в марте (рис. 2 и, к). Снег препятствует нарастанию льда, изолируя его от отрицательных температур воздуха, а конвенционные

Табл. 1

Годовые изменения продолжительности дня, высоты солнца, солнечной радиации и содержания хлорофилла в водах оз. Имандра

Месяц	Долгота дня, часы <u>продолжительность</u> диапазон	Высота солнца над горизонтом (градусы)	Максимально возможная суммарная солнечная радиация [16], вт/(м ² · сутки)	Chl <i>a</i> , мг/м ³ <u>среднее</u> диапазон
I	<u>3:38</u> 01:13...05:52	- 31'44" ...+5°10'23"	232,6	<u>0</u>
II	<u>7:51</u> 06:01...8:40	+5°27'25" ... +14°37'46"	775,3	<u>0</u>
III	<u>11:43</u> 9:48...13:39	+15°00'33" ...+26°45'01"	2674,9	<u>0,39</u> 0,17...0,62
IV	<u>15:41</u> 13:47...17:42	+27°08'10" ...+37°20'02"	5233,5	<u>3,56</u> 0,32...7,53
V	<u>20:28</u> 17:50...24:00	+37°38'12" ...+43°57'38"	7675,8	<u>12,46</u> 3,62...16,97
VI	<u>24:00</u>	+44,2°	8412,4	<u>11,5</u> 2,12...48,3
VII	<u>22:26</u> 24:00...19:36	...+40°35'39"	8024,7	<u>3,72</u> 1,27...9,63
VIII	<u>17:14</u> 19:26...15:11	+40°20'34" ...+30°55'33"	5621,2	<u>3,23</u> 1,44...7,73
IX	<u>13:12</u> 15:03...11:22	+30°33'49" ...+19°28'54"	3140,1	<u>4,15</u> 0,64...7,93
X	<u>09:19</u> 11:15...07:21	+19°05'38" ... +8°12'18"	1511,9	<u>2,19</u> 0,91...3,54
XI	<u>05:10</u> 07:13...3:03	+7°53'03" ...+43'59"	495,2	–
XII	<u>00:52</u> 02:54...00:57	+34'36" ...–37'50"	116,3	–

и стоковые течения размывают нижние слои, вплоть до образования промоин в местах с сильными течениями. Под действием перепада температур, давления снега и зимнего падения уровня воды происходит деформация льда, образуются трещины и полыньи. При проседании льда на его поверхность выходит озерная вода с образованием снежно-водяной смеси или с формированием обширных «подснежных» луж, защищенных сверху снегом (рис. 2 г, ж). Сход снежного покрова со льда и его всплытие происходит в конце апреля – мае (рис. 2 л, м), вскрытие водоема и полное распаление льда – в мае-июне (рис. 2 н-р). Начало и завершение этих фаз может значительно изменяться в соответствии с климатическими изменениями.

Анализ метеорологических данных за рассматриваемый период показывает, что за исключением 1985

и 1998 годов среднегодовые температуры воздуха в районе г. Апатиты были положительными, и имеется устойчивый тренд их роста на фоне значительных межгодовых колебаний (рис. 3). Среднегодовая температура воздуха в пер. 2 в сравнении с пер. 1 достоверно увеличилась на 0,91 °С ($p < 0,001$). Обращает внимание холодный 1998 год и последовавшее затем резкое потепление в 2000 году.

Периодами наиболее быстрого роста среднегодовых температур были 1985–1989 и 1998–2000 годы. Однако, если в первом случае затем последовал продолжительный спад температур до близких к минимуму, то во втором – после непродолжительного спада последовал продолжительный рост температур. Повышение температур было неравномерным как в целом за 1985–2020 годы, так и по отдельным сезонам.

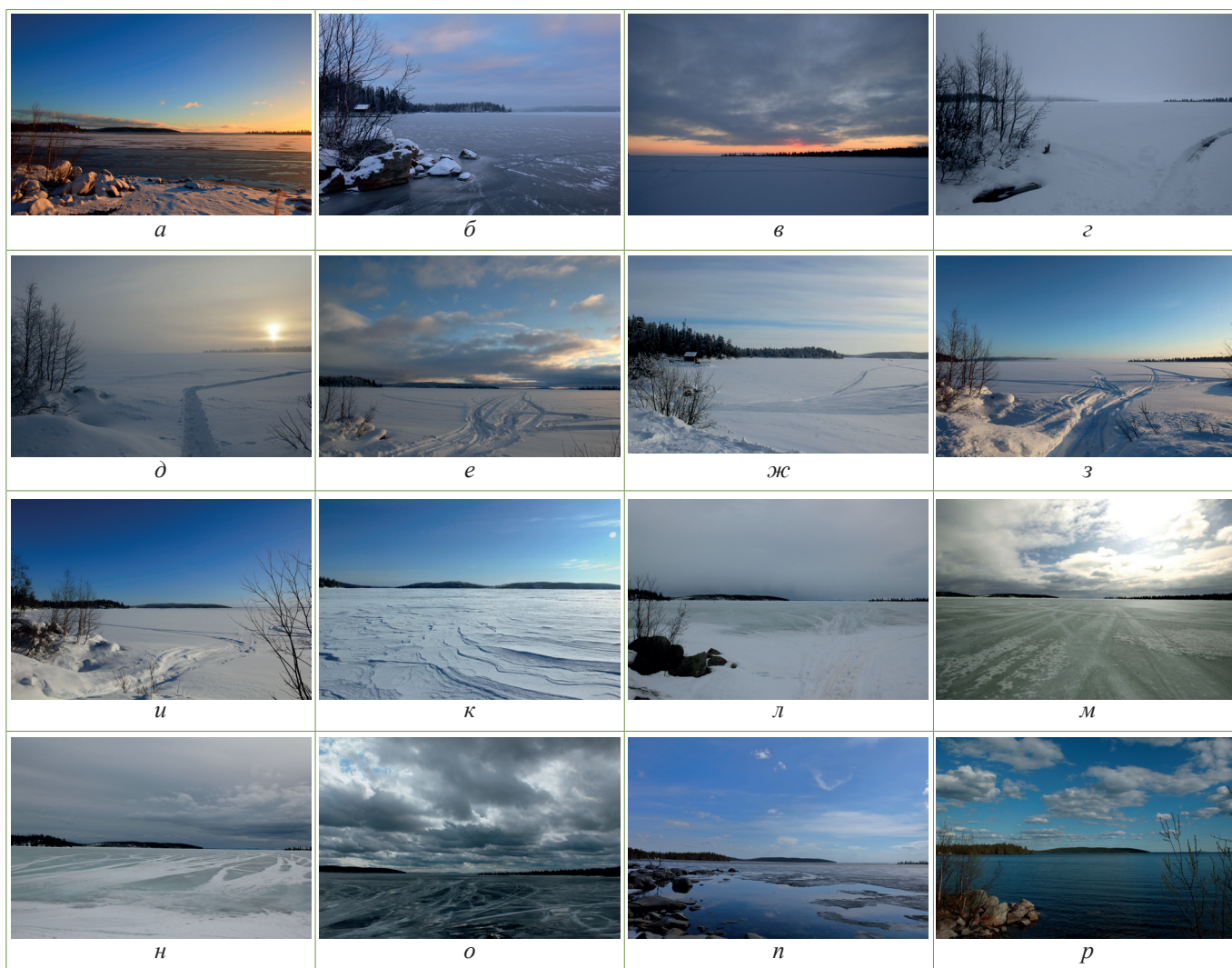


Рис. 2. Состояние ледового покрова оз. Имандра в ноябре (а, б), декабре (в, г), январе (д, е), феврале (ж, з), марте (и, к), апреле (л, м), мае (н, о), июне (п, р)

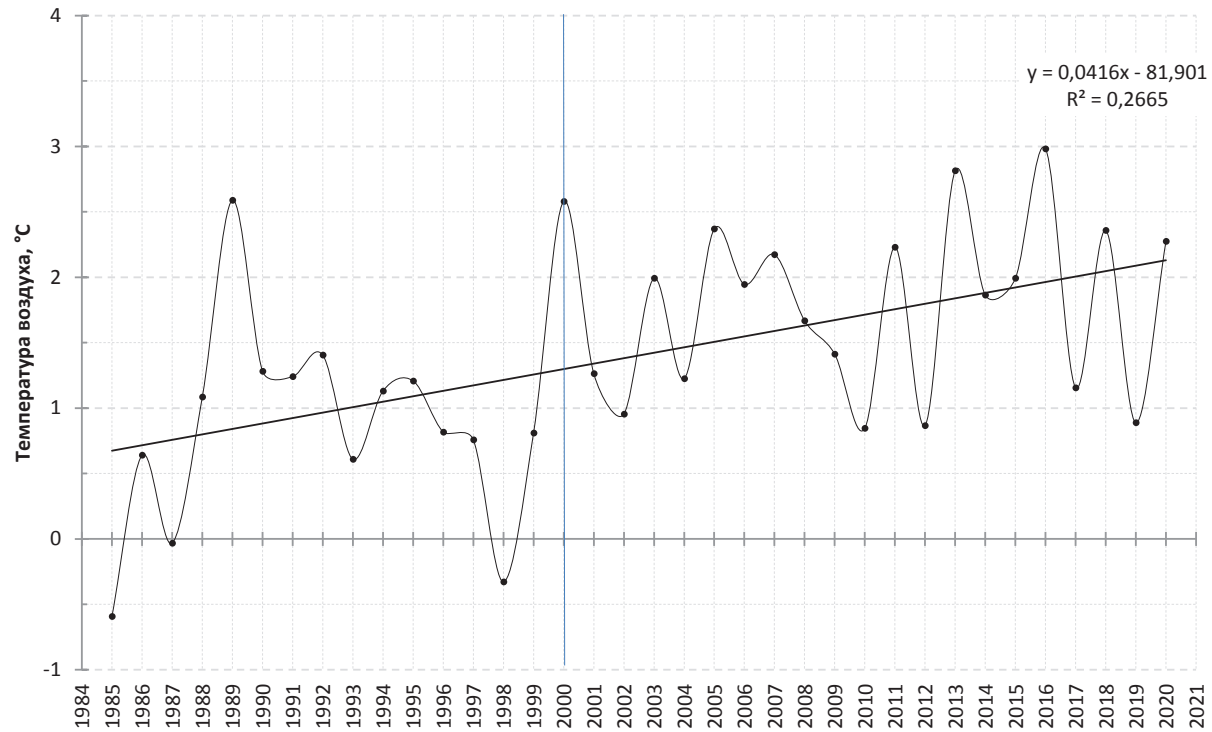


Рис. 3. Динамика среднегодовых показателей температуры воздуха на высоте 2 м в районе г. Апатиты за 1985–2020 годы

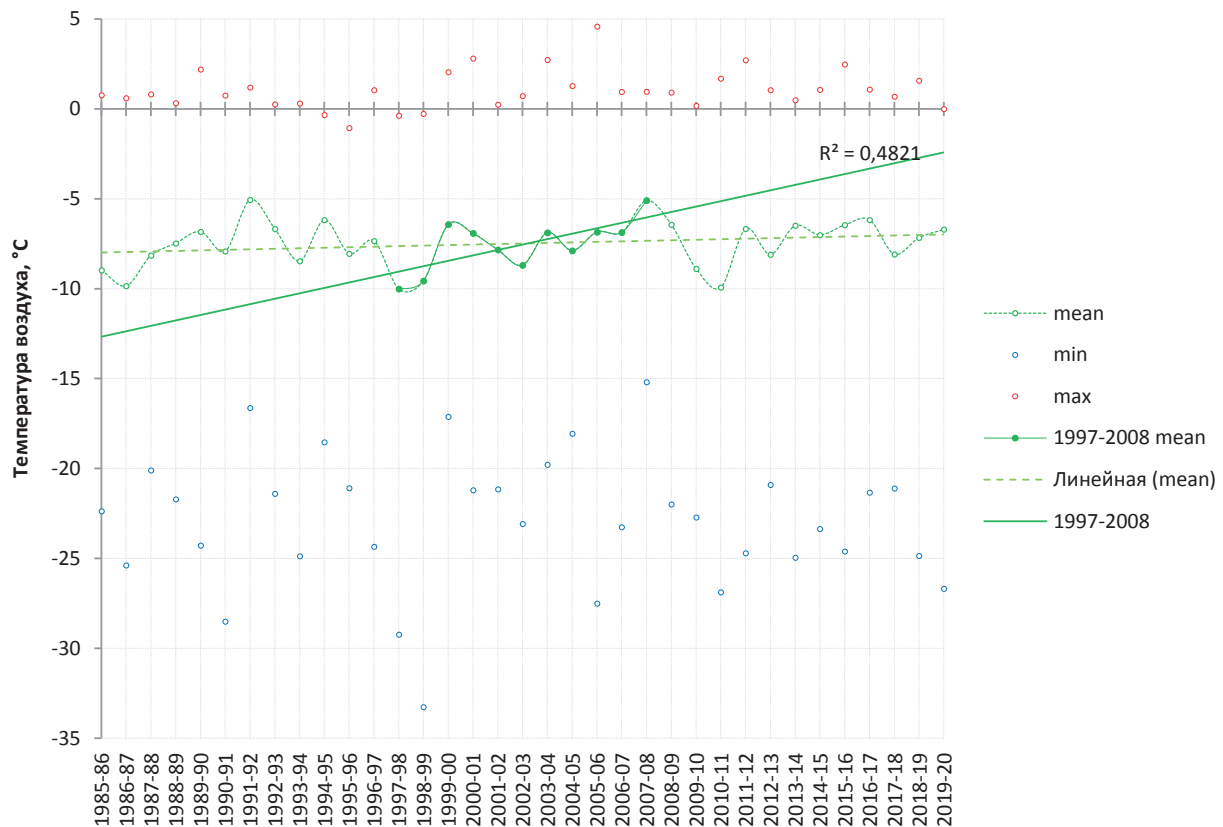


Рис. 4. Динамика средних, максимальных и минимальных за зиму (ноябрь-март) температур воздуха на высоте 2 м в районе г. Апатиты за 1985–2020 годы

Зима 1997/98 года была наиболее холодной за рассматриваемый период (рис. 4). За ней последовал десятилетний период быстрого зимнего потепления, хотя в целом для рассматриваемого периода 1985–2020 годов тренд увеличения средних зимних температур выражен слабо.

Наиболее быстрый рост температур воздуха в весенний период происходил в 1996–2006 годах (рис. 5).

Вскрытие водоема в рассматриваемый период происходило во второй половине мая, полное таяние льда – в первой декаде июня. Средние майские температуры пер. 2 были достоверно выше на 1,69 °C ($p < 0,001$) (рис. 6), что определяет более раннее вскрытие водоема и начало паводка.

Среднемесячные температуры в периоды открытой воды (май–сентябрь), за исключением июня, также демонстрируют рост, наиболее выраженный в мае и сентябре (рис. 7). Для одиннадцатилетнего промежутка 1996–2006 годов характерен быстрый рост температур в мае и сентябре, для июня–августа этот период был более коротким.

Сравнение средних температур за пер. 1 и пер. 2 показывает, что в пер. 2 температуры увеличились: в апреле – на 0,97 °C ($p < 0,0001$), в мае – на 1,7 °C ($p < 0,0001$), в июле – на 1,54 °C ($p < 0,0001$), в августе – на

1,09 °C ($p < 0,0001$), в сентябре – на 0,83 °C ($p < 0,0001$), в октябре – на 0,84 °C ($p = 0,0002$), в ноябре – на 1,42 °C ($p < 0,0001$). Достоверное увеличение было во все весенне-летние месяцы, за исключением июня.

Наряду с повышением температуры за рассматриваемый период происходило повышение средней за год облачности (рис. 8). Однако в 1998–2005 годах наблюдалось резкое снижение как среднегодовых, так и сезонных значений этого показателя (рис. 9). В целом за период 1985–2020 годов изменения показателей облачности происходили разнонаправленно по сезонам. В весенний период (март–июнь) наблюдалось снижение облачности, в то время как в летний период она несколько увеличилась, снижая количество доступного света.

С показателями облачности тесно связаны показатели выпавших осадков. Годовое количество осадков увеличивалось на протяжении всего рассматриваемого периода (рис. 10). Однако в 2001 году произошло резкое снижение количества осадков. При этом тренд количества зимних осадков практически не изменился, хотя количественные показатели демонстрируют большую межгодовую вариабельность, и в 2001–2004 годах они были низкими (216,3–215,5 мм) (рис. 11). В зиму 2010/11 года их количество было минимальным за весь рассматриваемый период – 157,9 мм.

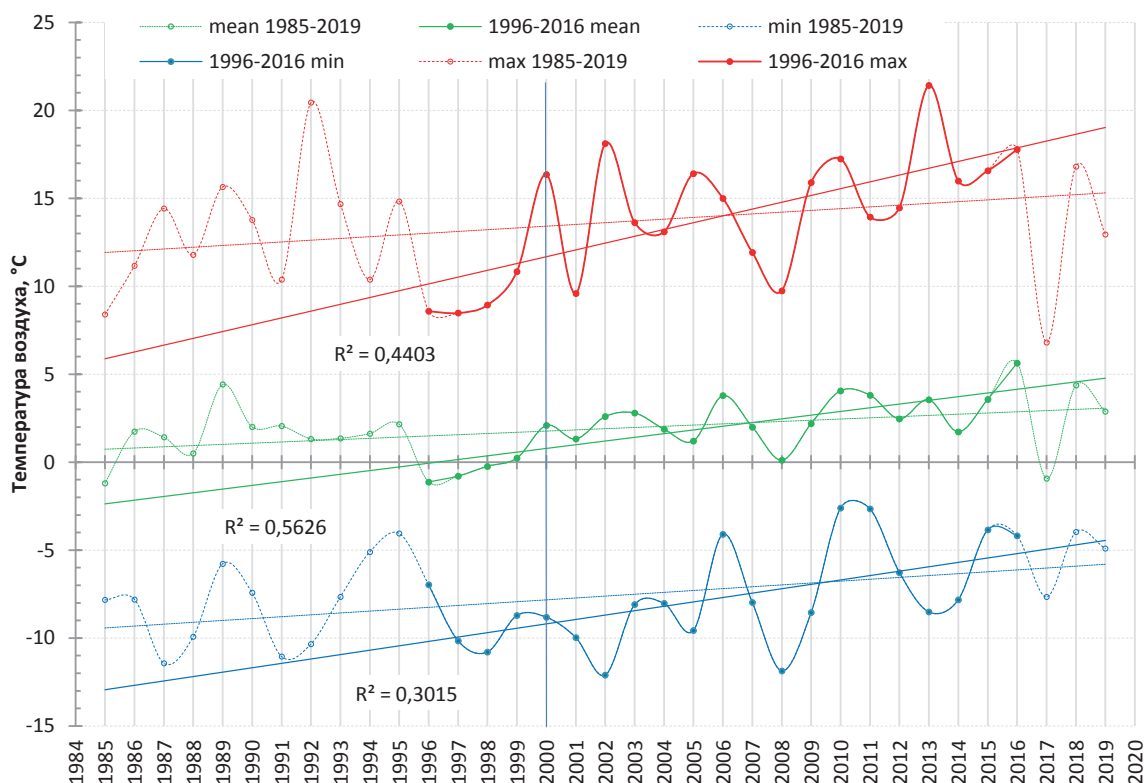


Рис. 5. Динамика и тренды средних, максимальных и минимальных весенних (апрель–май) температур воздуха на высоте 2 м в районе г. Апатиты за 1985–2019 и 1996–2016 годы

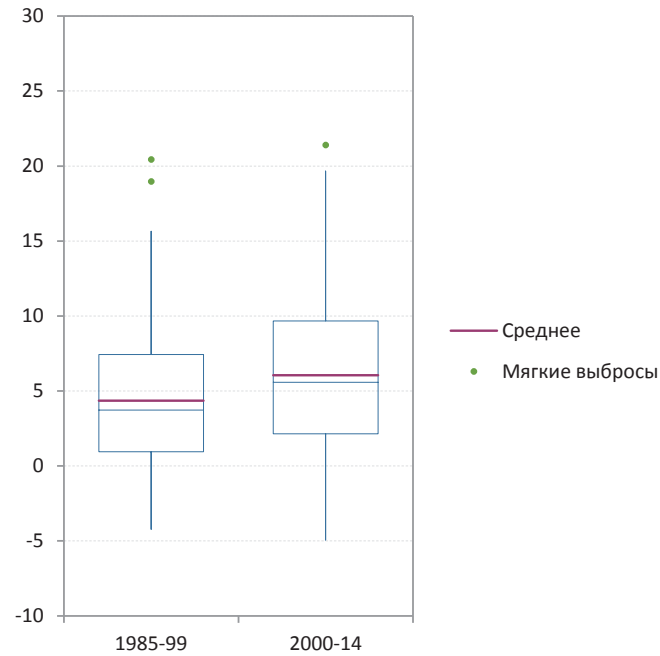


Рис. 6. Распределение майских температур воздуха на высоте 2 м за два сравниваемых периода в районе г. Апатиты

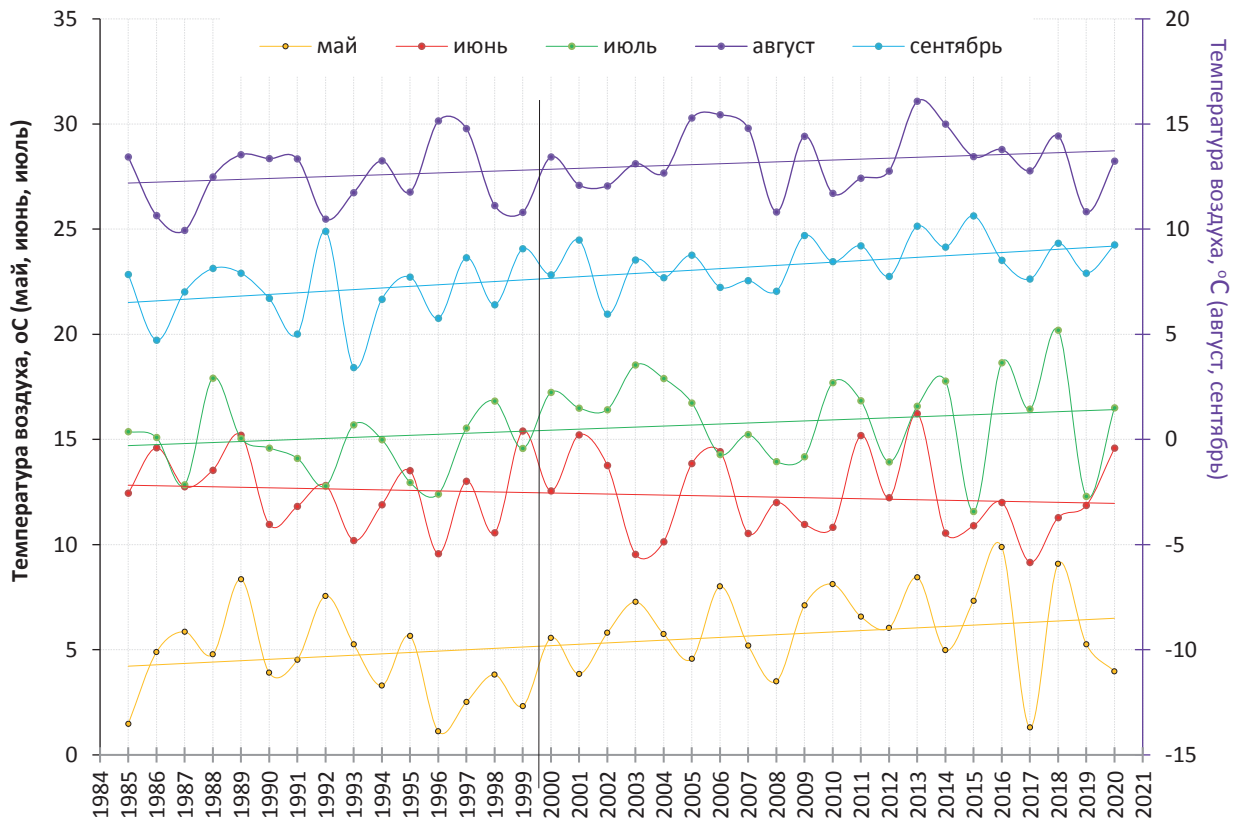


Рис. 7. Динамика среднемесячных показателей температуры воздуха на высоте 2 м в период открытой воды в районе г. Апатиты за 1985–2020 годы

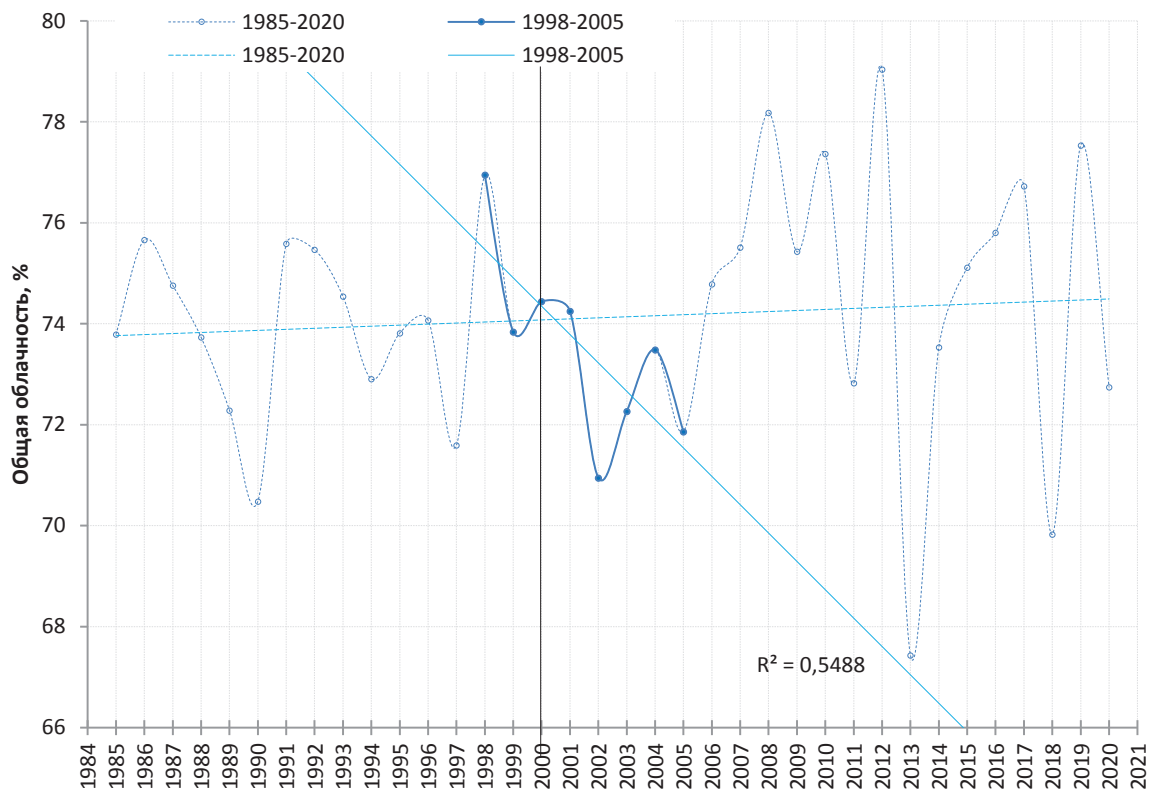


Рис. 8. Динамика показателя и тренды средней годовой облачности (%) за периоды 1985–2020 и 1998–2005 годов

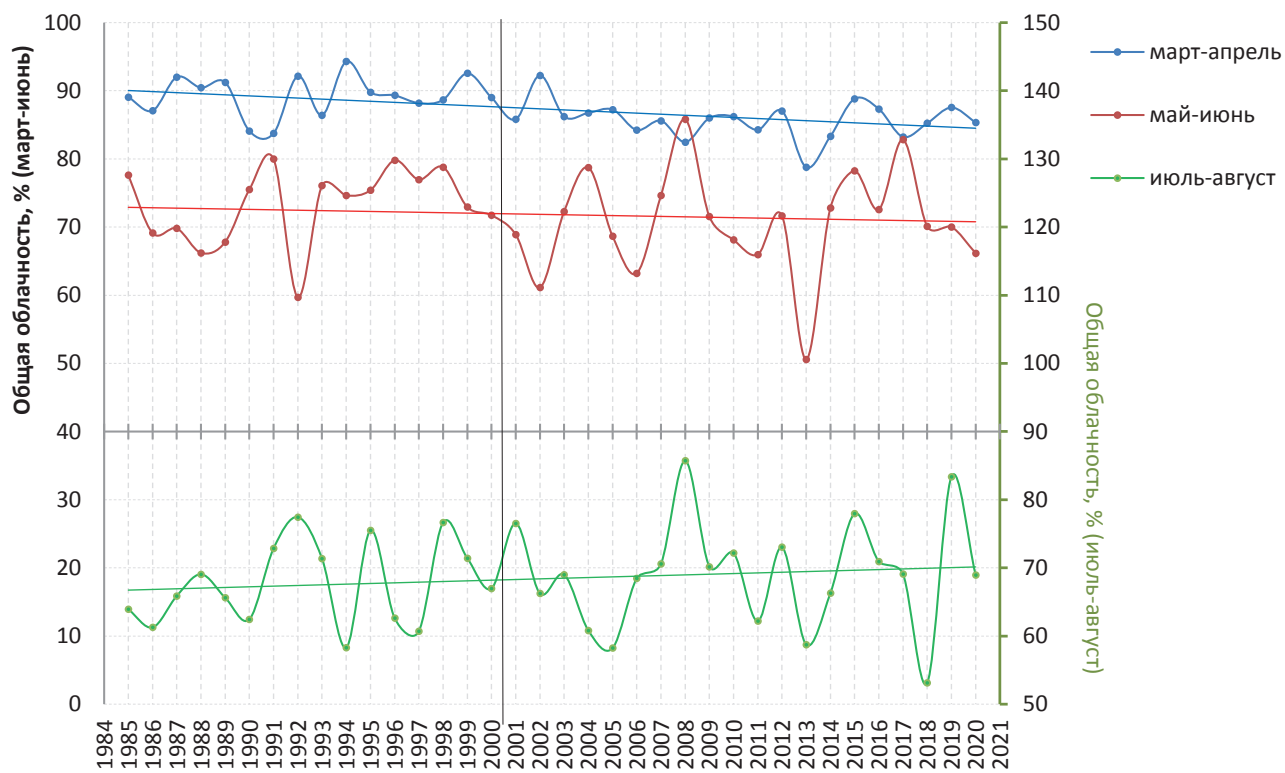


Рис. 9. Динамика показателя общей облачности (%) в вегетационный период

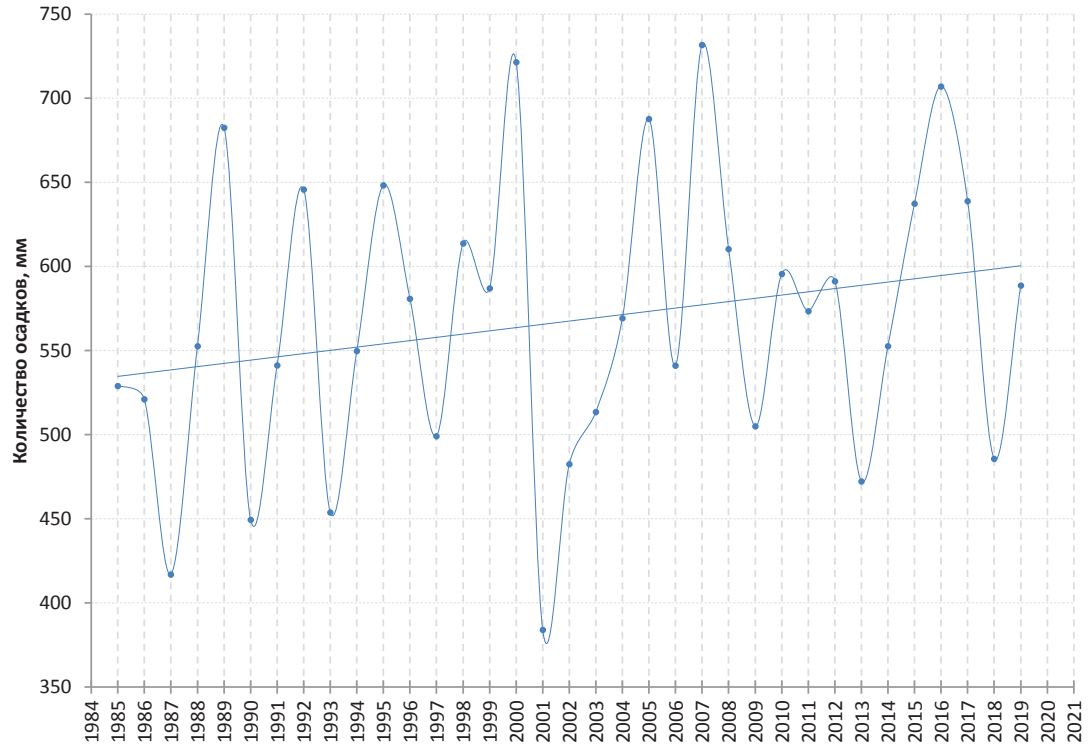


Рис. 10. Динамика суммарного годового количества осадков, выпавших в районе г. Апатиты

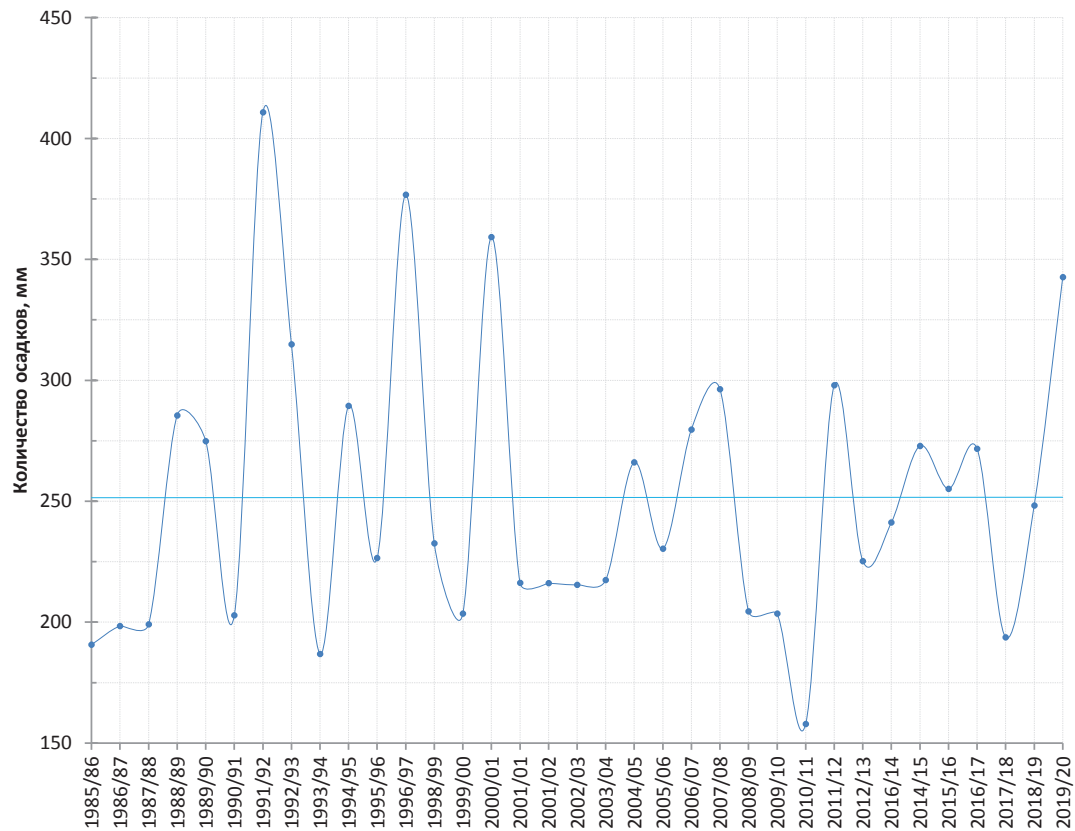


Рис. 11. Динамика суммарного количества осадков, выпавших за период ледостава (ноябрь-апрель)

Важным фактором, определяющим интенсивность фотосинтеза в подледный период, является высота снежного покрова, определяемая сложным комплексом метеоусловий (количество и характер осадков, температура, сила и направление ветра, количество и продолжительность оттепелей, выход озерной воды на лед и т. д.). Прямые измерения высоты снега на поверхности озера не проводились. Поэтому для их оценки использовали косвенные показатели: высота снежного покрова на территории водосбора, динамика в паводковый период расходов воды в р. Нива (сток оз. Имандра) – интегрирующий показатель запасов снега на территории ее водосбора и температурного режима в этот период.

Резкое снижение высоты снежного покрова в целом на территории водосбора произошло в 2000 году (рис. 12).

Видно, что за рассматриваемый период для апреля и мая характерно увеличение расхода воды в р. Нива, тогда как в июне – снижение (рис. 13). До 2000 года наблюдалось увеличение расхода воды в июне, и этот показатель был выше майских, что свидетельствует о пике паводка в июне. После 2000 года, как правило, майские расходы превосходили июньские, демон-

стрируя смещение пиков паводков на май и сокращение продолжительности ледостава. Увеличение расходов воды в апреле связано с увеличением количества оттепелей и/или жидких осадков, что способствует уменьшению высоты снежного покрова, снижению альбедо и лучшему проникновению света в водную толщу.

Показатели облачности отрицательно коррелировали с показателями ПСС. Суммарная годовая ПСС после снижения в 1998 году демонстрировала уверенный рост до 2005 года, после которого варибельность показателя сильно возросла (рис. 14).

Наиболее выраженный рост ПСС происходил в весенний период и в сентябре. Летом она в целом снижалась, за исключением периода 1998–2005 годов, когда наблюдалось резкое увеличение. В годовом цикле наибольшая ПСС в июне, и она соизмерима или превосходит суммарные показатели за апрель-май. Для весеннего периода (март-май), когда происходит быстрый рост содержания Chl *a* от нулевых значений до максимальных за год (табл. 1), наблюдался выраженный тренд увеличения ПСС в период с 1998 (минимальные значения) до 2013 года (максимальные значения) (рис. 15).

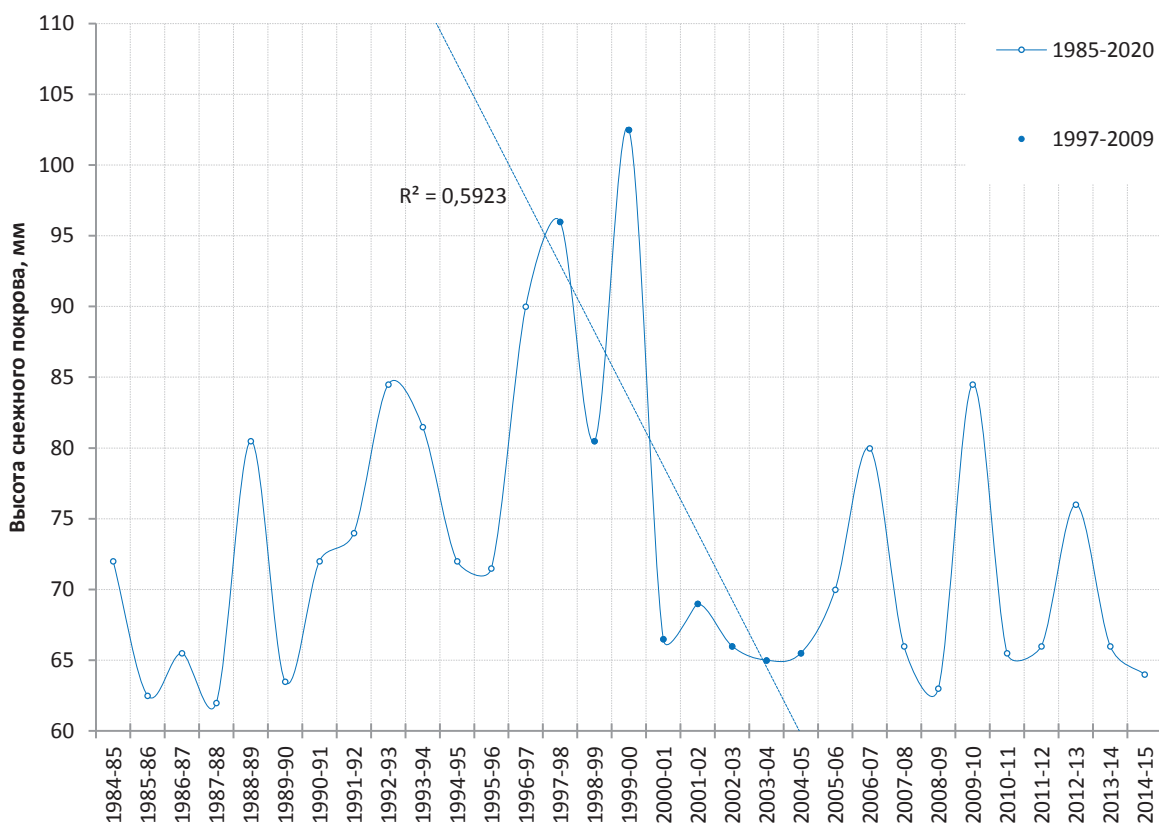


Рис. 12. Динамика показателей максимальной высоты снежного покрова по двум метеостанциям (22204 Ковдор и 2217 Кандалакша) за периоды 1985–2020 и 1997–2009 годов

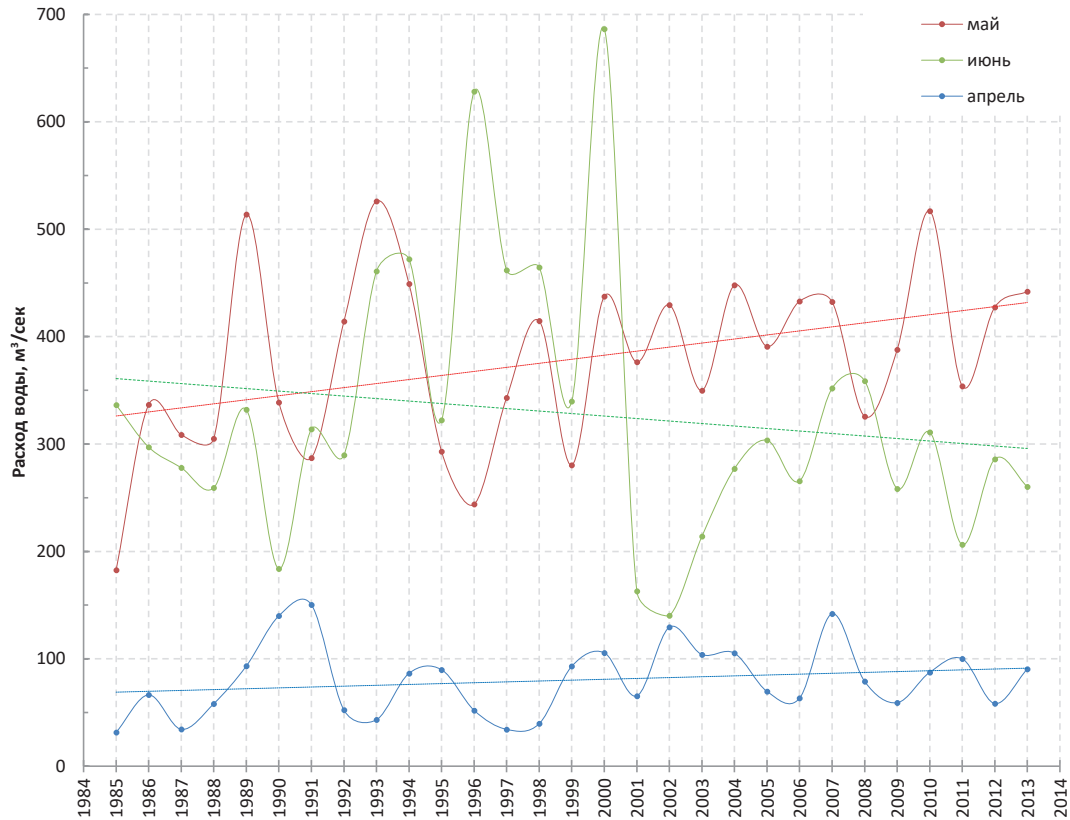


Рис. 13. Динамика среднемесячных расходов воды в р. Нива в весенние месяцы

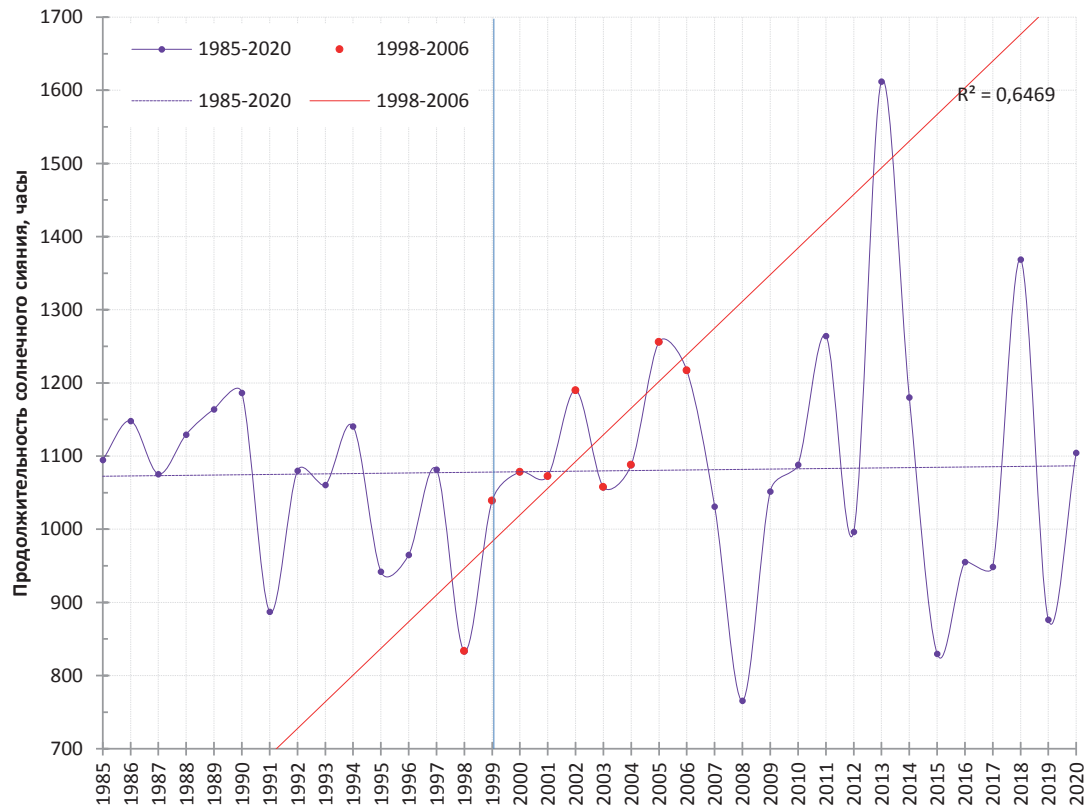


Рис. 14. Динамика суммарной за год продолжительности солнечного сияния (часы) в районе г. Апатиты

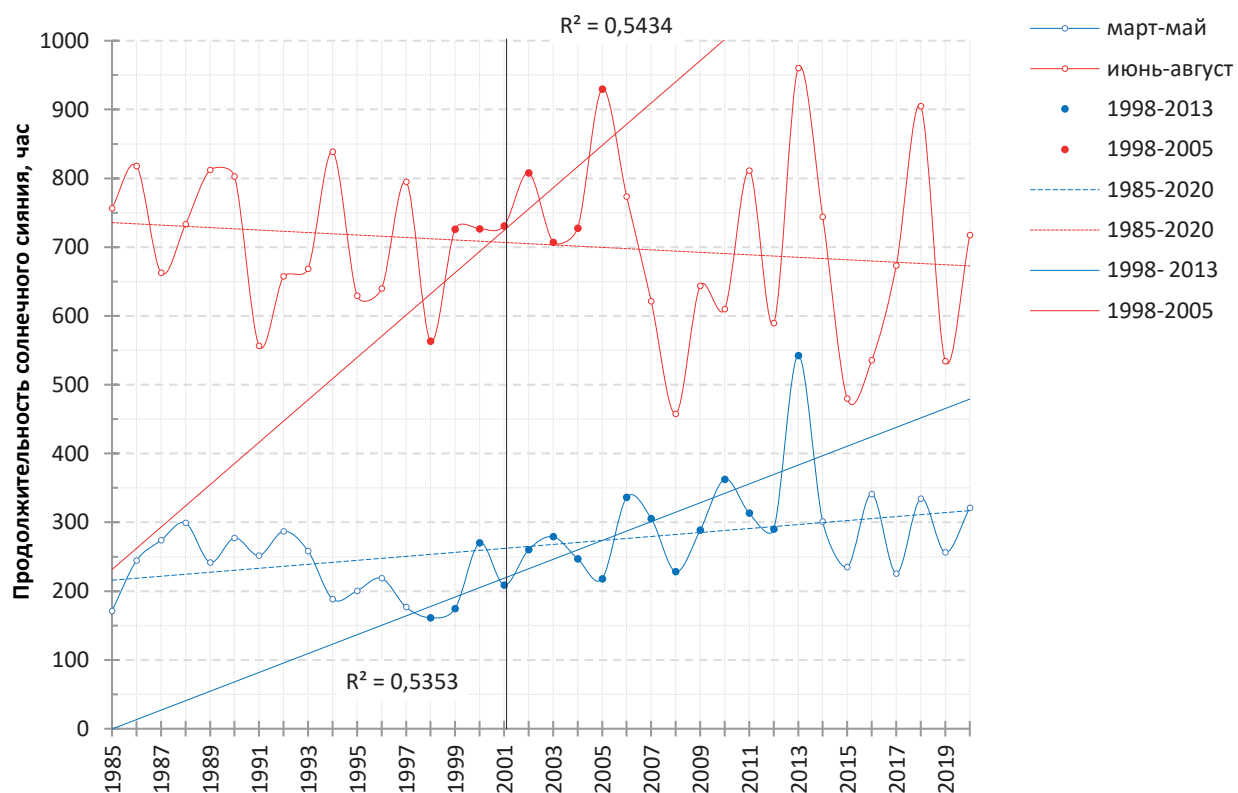


Рис. 15. Динамика суммарной за март-май и июнь-август продолжительности солнечного сияния (часы) в районе г. Апатиты за 1985–2020 годы

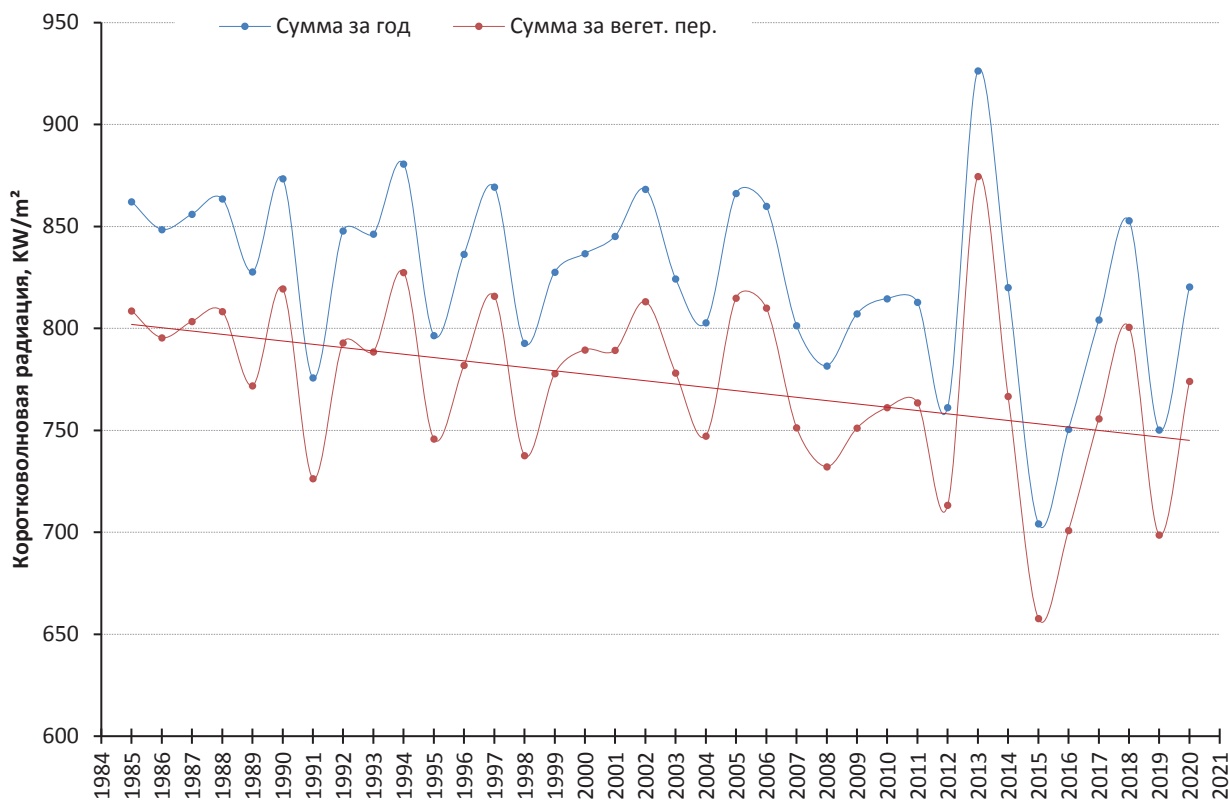


Рис. 16. Динамика суммарных за год и вегетационный период (март-октябрь) показателей общей коротковолновой радиации на земной поверхности в районе г. Апатиты за 1985–2020 годы

Солнечная радиация – ключевой компонент теплового баланса озера. Рост количества поступающей солнечной радиации увеличивает среднюю температуру воды озера, динамику циркуляции вод и определяет режим освещенности. Влияние облачного покрова на температуру озера может быть двенаправленным и сложным. Облачный покров может уменьшить падающую коротковолновую солнечную радиацию, но также приводит к увеличению длинноволновой (атмосферной) радиации, оказывающей влияние на тепловой баланс [72]. Динамика суммарных годовых и сезонных показателей общей (прямой и рассеянной) коротковолновой солнечной радиации в районе г. Апатиты соответствует изменениям показателей облачности и демонстрирует снижение за рассматриваемый период (рис. 16).

Наблюдаются различия динамики, рассеянной и прямой коротковолновой радиации, представляющей наибольшее значение для фототрофных процессов в водной среде (рис. 17). В целом среднегодовые показатели прямой коротковолновой радиации росли и рассеянной уменьшались, что несколько противоречит тенденции увеличения среднегодовых показателей

облачности. Однако это объясняется значительными сезонными различиями интенсивности потоков солнечной радиации, практически отсутствующей в период полярной ночи. В 1992–2005 годах наблюдался быстрый достоверный рост прямой коротковолновой радиации. Интенсивность солнечной радиации в весенний период в основном определяет годовую динамику, и наиболее выраженный рост наблюдался во II квартале в период 1985–2020 годов.

В качестве косвенного показателя поверхностного солнечного излучения предлагается использовать диапазон суточных температур (разница между дневной максимальной и минимальной температурами), позволяющий разделить влияние солнечного и теплового излучения за счет разделения дневного и ночного влияния солнечного потока на температуру [85]. Поскольку для высоких широт данный показатель малоэффективен для периодов полярных дня и ночи, с учетом стоящих задач мы рассматриваем его динамику только для весеннего периода (рис. 18). Наблюдался его достоверный рост в период 1995–2009 годов, что подтверждает увеличение освещенности весной в переходный период.

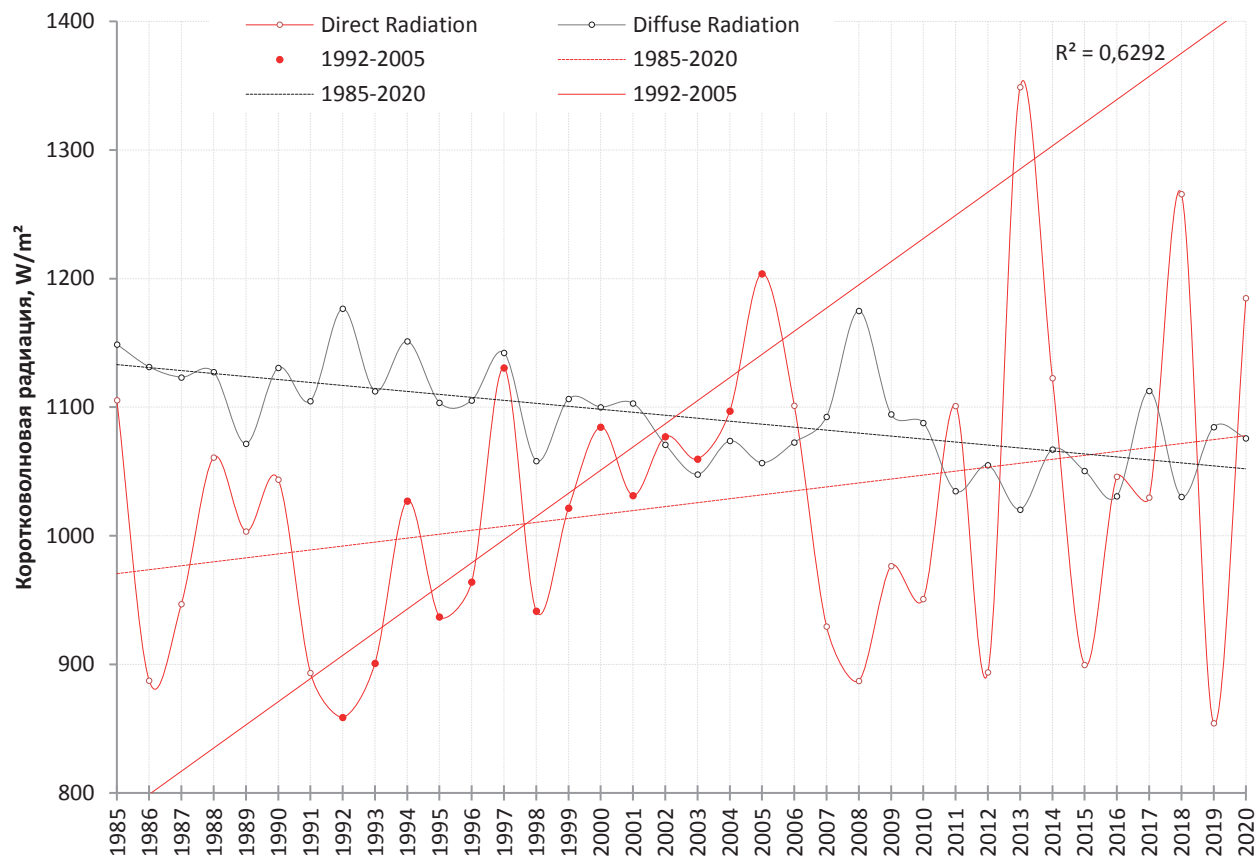


Рис. 17. Динамика среднегодовых показателей рассеянной и прямой коротковолновой солнечной радиации



Рис. 18. Изменения средних за весенние месяцы (апрель-май) значений диапазона суточных температур воздуха на высоте 2 м в районе г. Апатиты

Обсуждение

Возможные последствия метеорологических факторов

В настоящее время нет убедительных объяснений того, почему с начала XXI века происходит регулярное цветение заполярного оз. Имандра. Сезонные сукцессии водорослевых сообществ в водоеме включают последовательно сменяющие друг друга весенние вспышки психрофильных видов (*Bacillariophyceae*, *Chrysophyceae*) (рис. 19) и массовое развитие НАВ-видов (*Peridinales*, *Cyanobacteria*) во второй половине лета (рис. 1) [3, 4]. Среди ресурсов, определяющих темпы роста численности фототрофных продуцентов, особое место занимают питательные вещества, свет и температура. С учетом того, что превышение критических нагрузок основных биогенов в водах оз. Имандра наблюдается со второй половины XX века, и это не сопровождалось НАВ до 2000-х годов [5, 10, 13], наиболее вероятно, что триггерным фактором этого явления стали климатические изменения, произошедшие на границе веков. Вместе с тем, понимание воздействий изменений климата на структуру сообществ все еще очень ограничено [61].

Климат Мурманской области подвержен многолетним колебаниям [16]. Причиной их являются циклические изменения активности Солнца – интенсивности и спектрального состава поступающей от него радиации. Они определяют изменения в атмосферной циркуляции – важнейшем факторе формирования климата и его многолетней изменчивости [23]. Помимо циклических региональных изменений Арктику затрагивают и глобальные процессы. Отмечается, что нагрев Арктики опережает среднемировые показатели. При этом северные водоемы на фоне уменьшения облачности и повышения летней температуры воздуха и коротковолновой радиации демонстрируют наибольшие темпы прогрева в летний период (0,72 °C за 10 лет), а период ледостава становится более коротким [29, 60, 72]. Например, сокращение периода ледостава, обусловленное повышением средней температуры воздуха, регистрируется в северной части Швеции [84].

Глобальное увеличение поверхностного солнечного излучения происходит с середины 1980-х годов со скоростью 2,0 Вт/(м² за 10 лет) («глобальное повышение яркости»). Более сильное увеличение, порядка



Рис. 19. Весеннее цветение диатомовых водорослей в оз. Имандра. Толща воды окрашена в бурый цвет, на поверхности – пленка пыльцы ивы

6 Вт/(м² за 10 лет), происходило в период 1992–2002 годов. В Северной Европе с 1983 по 2003 год этот показатель увеличился на 4,4% и был наибольшим в весенние и летние сезоны [17, 23, 85]. Изменения яркости подтверждаются не только прямыми измерениями поверхностной солнечной радиации, но и связанными величинами (дневной температурный диапазон, ПСС). Для Кольского региона анализ ряда метеорологических параметров за период 1985–2020 годов показывает рост их значений, что соответствует глобальным и арктическим трендам климатических изменений.

Рассматриваемый нами период приходится на циклы 22–24 солнечной активности, и пики 23-го цикла были в 2000–2003 годах (SWP Center, <https://www.swpc.noaa.gov/products/solar-cycle-progression>). Повышенная солнечная активность в начале 2000-х годов и обусловленные этим изменения ряда метеорологических факторов, рассматриваемых ниже, могли послужить триггером, запустившим циклические процессы цветения оз. Имандра. Так, была показана связь между циклическими весенними цветениями оз. Байкал и 11-летними циклами солнечной активности [24].

Считается, что глобальные изменения не обязательно должны быть большими по величине, чтобы иметь значимое влияние на пресноводные экосистемы. Даже незначительные изменения температуры озера нелинейно прямо или косвенно влияют на ключевые физические, химические и биологические процессы [4, 17, 29]. При этом сообщества фитопланктона быстрее других реагируют на новые условия окружающей среды из-за их быстрых темпов роста и коротких жизненных циклов [36].

Как и в целом для Арктики, для центральной части Мурманской области характерны выраженные сезонные изменения полуденной высоты солнца от 0–0,5° в период зимнего и до 42,5–44,5° в период летнего солнцестояния, что определяет максимально-возможную продолжительность дня от 0 (в период полярной ночи) до 24 часов (период полярного дня). Колебания полуденной высоты солнца и продолжительности дневного радиационного облучения вызывают большие внутригодовые колебания максимально возможной суммарной солнечной радиации от 75,03 Вт/(м² · сутки) в декабре до 8334,83 Вт/(м² · сутки) в июне [16]. При этом фактические месячные величины сум-

марной радиации, при наличии большой облачности, меняются в еще больших пределах. В центральной части Мурманской области наиболее быстрые и значимые климатические изменения происходили в период 1995–2005 годов [54]. За рассматриваемый период в районе оз. Имандра произошло достоверное увеличение температуры воздуха – как среднегодовых, так и сезонных значений.

Но скорее всего начало цветения водоема обусловлено не прямо увеличением температуры, а сопровождающим его изменением светового режима. Сокращение периода ледостава, снижение количества зимних осадков и выраженное весеннее потепление в сочетании с увеличением ПСС и прямой коротковолновой солнечной радиации приводят к увеличению потока фотосинтетически активной радиации (ФАР) в водоем, прежде всего в весенний период.

В последнее время появляется все больше доказательств этой гипотезы. Полагают, что в озерах регионов с выраженными сезонными изменениями условий рост фитопланктона зимой лимитируется светом, а не температурой. Температура воды играет косвенную роль в иницировании цветения, изменяя снежно-ледовый режим и увеличивая воздействие света. Классическая модель сезонной сукцессии планктона PEG (Plankton Ecology Group) и ее современные модификации в условиях Арктики показывают, что из числа физических факторов, являющихся триггерами весеннего цветения фитопланктона, ведущую роль играет освещенность [75, 76]. Экспериментальные исследования также показывают, что температура воды мало влияет на начальный наклон кривых зависимости роста и фотосинтеза от света у водорослей в условиях низкой освещенности, потому что их определяют фотохимические, а не ферментативные процессы [48]. Поэтому, хотя физиология водорослей и зависит от температуры воды, в озерах, покрывающихся льдом, именно свет обычно является основным фактором, регулирующий рост фитопланктона. При этом климат и структура пищевой сети влияют на сроки, силу и продолжительность пиков цветения и фазы чистой воды. Показано, что температура воды влияет лишь на начало роста пресноводного фитопланктона, в то время как на величину пиков влияет интенсивность света [55]. Она в значительной степени определяет физические, химические и биологические реакции, включая модуляцию роста, развития и воспроизводства планктонных организмов. Солнечное излучение обеспечивает процессы фотосинтеза (ФАР) или оказывает негативное воздействие (УФ-излучение), определяет эвфотическую глубину озера, влияет на термическую стратификацию [55, 59, 77, 86, 89]. В арктических озерах круглогодично сохраняется довольно узкий диапазон положительных температур воды, и доминируют психрофильные виды. Поэтому на интенсивность

продукционных процессов из физических факторов наибольшее влияние оказывает коротковолновое солнечное излучение, проникающее в фотический слой. Экстремальные сезонные изменения доступности света, наблюдаемые в высоких широтах, являются доминирующим фактором контроля над экосистемами Арктики. Абсолютные и относительные изменения нисходящей освещенности считают универсальным триггером для многих видов активности планктона арктических водоемов [21].

Поток ФАР определяется как глобальными факторами (циклы солнечной активности), так и региональными (сезонная динамика ПСС, высота солнца над горизонтом, облачности, ледового и снежного режимов, продолжительностью периода открытой воды, прозрачности воды и атмосферного воздуха и т. д.) [66, 80]. Водный столб и лед действуют как фильтры, определяя оптические режимы для первичных и вторичных продуцентов [21, 37, 40, 52, 75]. Было показано, что интенсивность и сроки цветения подледного фитопланктона контролируются ледяным и снежным покровами [51]. Они, помимо регулирования доступности света ими, играют важную роль в стратификации водной толщи, определяя удержание фитопланктона во взвешенном состоянии и ограничивая обмен питательными веществами, кислородом и другими газами между слоями воды. Небольшие различия в температуре воды и погодных условиях между последовательными годами могут вызвать значительные колебания гидродинамических условий и в динамике фитопланктона [41, 69]. Наш анализ показывает как увеличение солнечной радиации, так и снижение значимости «фильтров»: облачности, продолжительности периода ледостава, уменьшение снежного покрова оз. Имандра. Аналогичные изменения (малоснежные зимы, сокращение периода ледостава, частые оттепели) были зафиксированы для субарктических шведских озер. Причем потепления, наблюдаемые в XX веке, не вызывали подобных эффектов [28], но предсказывались на основании моделирования [32, 58].

В середине зимы при низком солнце снежный покров отражает большую часть солнечной радиации, и первичная продукция фитопланктона ограничена (рис. 2 в-е). В этот период фотосинтез в Имандре практически отсутствует. Уменьшение интенсивности процессов денитрификации и поглощения биогенных соединений продуцентами в сочетании с усилением минерализации органики в аноксических подледных условиях ведут к увеличению концентрации их минеральных форм в воде. Восстановление высоких уровней содержания питательных веществ в холодное время года за счет внешнего и внутреннего поступлений показано и в других озерах [83]. Накопление доступных форм биогенов в зимний период обуслов-

ливают массовое весеннее цветение психрофильных видов при усилении освещенности, за которым следует интенсивный нисходящий экспорт питательных веществ за счет седиментации биомассы. По мере увеличения ФАР фитопланктон начинает расти задолго до начала распаления льда. Рост содержания $Chl\ a$ в водах Имандры начинается в марте, с превышением 10 часов длительностью дня, хотя озеро покрыто льдом и снегом максимальной толщины (рис. 2 *и, к*). В апреле после схода снега со льда (рис. 2 *л, м*) содержания $Chl\ a$ в Имандре могут превосходить июльские и августовские показатели, несмотря на различия в температуре воды. Начинающиеся еще в подледный период весенние вспышки фитопланктона Имандры, демонстрирующие при этом максимальную за годовой цикл биомассу, обуславливают последующие изменения содержания и соотношений форм биогенных элементов, что определяет направленность последующих этапов сезонных сукцессий планктонных сообществ. Аналогичная динамика содержания биогенных элементов в верхнем слое воды с максимумами в декабре-феврале и кратным снижением в периоды подледного цветения характерна для оз. Байкал [25]. Цветение фитопланктона в оз. Байкал носит сезонный характер, начинаясь с подледного периода (март-апрель) и продолжаясь до июня [39].

Подледный фитопланктон хорошо приспособлен к низкой освещенности, низким температурам и подледному циркуляционному режиму вод. Увеличивающиеся солнечное излучение, температура воздуха, продолжительность и интенсивность оттепелей, сопровождающиеся выходом озерной воды на поверхность льда через трещины, меняют светопрозрачность льда. По мере таяния и уменьшения толщины снега и льда происходят изменения их плотности, текстуры и структуры (рис. 2 *л-п*). Показано, что проникновение солнечной радиации способствует возникновению сложных моделей конвекции подо льдом, удерживающей мелкоклеточные организмы и питательные вещества во взвешенном состоянии в фотической зоне [88]. После стаивания с поверхности льда снежного покрова увеличивается подледная освещенность, растут температура воды и глубина конвективно-перемешанного слоя, что интенсифицирует фотосинтез микроводорослей. В зависимости от характеристик снега лед может обеспечивать передачу до 95% ФАР, подпитывая зимнее цветение водорослей, которое конкурирует с летним. По мере снижения альбедо от 0,9 до 0,2 прозрачность льда изменяется в широком диапазоне от 0,1 до 0,6. При этом поток солнечной радиации на нижней границе льда изменяется от $50 \text{ Вт} \cdot \text{м}^{-2}$ до $200 \text{ Вт} \cdot \text{м}^{-2}$ [38, 52]. Лед сам может стать потенциально обширной сезонной средой обитания, на которой могут расти водоросли. В слое воды и снега на поверхности льда формируют-

ся богатые и продуктивные сообщества автотрофных и гетеротрофных организмов [22, 38, 41, 52, 64, 69, 88]. Прикрепленные ко льду водоросли обеспечивают сложную среду обитания и ресурсы для сообщества связанных микроскопических потребителей, которые передают энергию более крупным потребителям [42]. Так в Байкале обнаружена богатая криофильная ледяная флора и фауна. Всего за 2–3 недели весной рост водорослей в порах льда составлял примерно треть годовой первичной продуктивности [56]. Эксперименты с симпагическими сообществами озера Сен-Пьер продемонстрировали их способность к быстрому росту и сильную устойчивость к повышению температуры [26, 37, 47].

В период ледостава световые условия могут быть благоприятными для цветения фитопланктона в относительно узком слое воды. Однако это обеспечивает условия для быстрого начала массового весеннего цветения при улучшении условий освещения и после таяния льда. Показано, что при отсутствии слоев снега на льду фитопланктон может получать достаточно света для развития биомассы, соответствующей сезону открытой воды [26, 56, 88]. Результаты исследований финских озер показали, что за несколько недель до ледохода биомасса фитопланктона увеличивалась на два или три порядка, достигая или превышая летнюю биомассу [68, 88]. Симпагические водоросли, размножающиеся во льду или тесно с ним связанные, действуют как инокулят, повышающий первичную продуктивность фитопланктона во время вскрытия льда, и определяют направленность и интенсивность потоков материи и энергии в озерных и речных системах [26, 37, 47].

Важным последствием климатических изменений являются изменения циркуляции вод. В отличие от гипolimnetической, температура поверхностных вод демонстрирует быструю и непосредственную реакцию на климатическое воздействие, что оказывает значительное влияние на процессы перемешивания вод. Изменения свойств перемешивания вод в водоеме и глубины перемешивания могут иметь серьезные последствия для поступления питательных веществ в фотические горизонты и тем самым влиять на первичную продукцию и всю динамику пищевых сетей. Глубина перемешивания оказывает сильное влияние на экологию озера и качество воды. Уменьшение глубокого перемешивания вод повышает глубоководную аноксию, изменяя направленность геохимических процессов и ухудшая условия для биоты. В бескислородных условиях из отложений высвобождаются растворимый реактивный фосфор и аммонийный азот. В поверхностных слоях стратификация ухудшает поступление биогенов из нижних слоев, а интенсификация продукционных процессов вызывает их недостаток. Глубокое перемешивание выносит до-

ступный азот и фосфор на поверхность, где они способствуют росту водорослей. Динамика перемешивания озер зависит от режимов нагрева, охлаждения, ветрового перемешивания и циркуляции вод. Сопротивление перемешиванию поперек термоклина заметно возрастает даже при градиентах температуры всего в несколько градусов. В свою очередь каждый из этих процессов сильно зависит от региональной и глобальной климатической изменчивости [67].

Биотические факторы, определяющие сезонные сукцессии водорослевых сообществ

Весеннее цветение диатомовых водорослей хорошо известно для эвтрофных озер умеренного пояса (рис. 19). Типичной является схема сезонной сукцессии планктона с весенним цветением диатомовых водорослей, за которым следует летнее цветение цианобактерий [48]. Например, в оз. Эри темпы роста фитопланктона зимой могут быть такими же, как летом, и зимние ледовые условия определяют биомассу и состав фитопланктона в последующий сезон, свободный ото льда [41]. Озеро Вашингтон имеет очень устойчивое и выраженное ежегодное весеннее цветение диатомовых водорослей, которое происходит с марта по май. Во время этого цветения эпителимнетический $Chl\ a$ в три раза выше, чем в течение летних месяцев, и сообщество фитопланктона сильно влияет на сезонную изменчивость содержания минеральных форм кремния, азота и фосфора, растворенного органического вещества, рН и прозрачности воды [18]. В немецких горных водохранилищах биомасса фитопланктона достигает годового максимума весной и почти полностью состоит из диатомовых водорослей [44]. В шведском озере Эркен заметный пик продуктивности фитопланктона регулярно наблюдается в период ледостава. Доступность лучистой энергии – ключевой фактор для «взрыва» фитопланктона. Через две недели после схода льда биомасса, продуктивность и относительная эффективность фотосинтеза (поглощение углерода на единицу биомассы и единицу радиации) фитопланктона резко снижаются [34, 65].

Массовое развитие диатомовых водорослей зимой, наблюдаемое во многих покрытых льдом озерах, связывают с высокой эффективностью их фотосинтеза и специфическими подледными условиями, которые создаются стабильным водным столбом и обратной стратификацией. При этом свет считается единственным лимитирующим фактором зимой и ранней весной [76]. Свет в стратифицированных подледных условиях служит триггером, обеспечивающим рост фитопланктона при достаточно высоких уровнях питательных веществ и в отсутствие значительного количества растительных (гетеротрофные протисты, зоопланктон). Последствия измене-

ний зимней динамики озерных экосистем вследствие зимних вспышек диатомовых включают изменения круговорота питательных веществ, направленности и интенсивности сезонных сукцессий планктонных сообществ, в том числе нарушения трофических взаимодействий между зоопланктоном и фитопланктоном и фенологические несоответствия [48]. Большая весенняя биомасса водорослей определяет ограниченную доступность питательных веществ в начале лета, перераспределение их форм и накопление в биоте [61, 80]. Происходит уменьшение ресурсов, необходимых для фотосинтеза. После вскрытия, при достаточном количестве света и максимальных количествах биомассы фитопланктона в стратифицированном поверхностном слое происходит истощение запасов неорганических питательных веществ, увеличение их органических форм и изменение режима освещенности из-за снижения прозрачности [5].

Сезонная сукцессия от весенних сообществ диатомовых водорослей к летним сообществам цианобактерий или динофлагеллят – хорошо известная закономерность. Она давно признана во всем мире и связывается с истощением запасов минеральных форм Si, P, N и интенсивной седиментацией крупных диатомей при летней стратификации.

Появляющиеся в конце весны растительные, паразитирующие и патогенные микроорганизмы в сочетании с изменениями содержания питательных веществ и усиливающейся седиментацией диатомовых водорослей, обычно рассматриваются как терминаторы весеннего цветения [48]. В начальных фазах сезонных сукцессий, в отличие от лета, скорости роста у зоопланктона обычно ниже, чем у фитопланктона, и зоопланктон в весенний период не оказывает давления выпаса. После установления стратификации водной массы диатомовые водоросли в основном оседают из эпителимниона. Эти факторы определяют превышение биомассы фитопланктона в конце зимы над летней [68]. По мере прогрева воды выпас зоопланктона становится важным фактором, определяющим динамику сукцессий фитопланктонных сообществ. Фенологические изменения и связанные с ними трофические несоответствия могут влиять на рост и размножение фитопланктона и зоопланктона и в конечном счете изменять состав сообщества и функции экосистемы. Так, показано, что изменение структуры пищевой цепи определяет динамику фазы чистой воды – периода заметного снижения биомассы водорослей в конце весны, вызванного пастбищной активностью крупных растительных, начало которой зависит от изменения климатических условий [55].

В ходе сезонной сукцессии видовой состав сообществ фитопланктона изменяется в зависимости от градиента питательных веществ, доступности света и пресса выпаса. Доминирование гетеротрофных ци-

анобактерий обусловлено истощением N и, в частности, низким соотношением N:P. Таксон-специфический анализ выявил практически противоположные реакции роста диатомовых водорослей и цианобактерий на факторы окружающей среды [35]. PEG предсказывает переход от мелких съедобных водорослей весной к более крупным несъедобным водорослям летом в ответ на усиление пастбищного давления со стороны зоопланктона. Съедобность и устойчивость отдельных видов водорослей для растительноядных являются видоспецифическими. Высокий пресс веслоногих ракообразных летом может спровоцировать увеличение числа видов водорослей, для них несъедобных. Так для оз. Мендота (штат Висконсин) было показано, что относительная сила двух факторов – выпас зоопланктона и лимитирование питательных веществ – заметно варьировала в течение сезонной сукцессии фитопланктона и определялась не только сезонными изменениями в структуре сообщества зоопланктона и доступности питательных веществ, но и изменениями в структуре сообщества фитопланктона, которые привели к изменениям его съедобности для зоопланктона [79]. Весеннее цветение диатомовых водорослей и мелких жгутиконосцев оз. Мендота было очень уязвимо для выпаса циклопидных веслоногих ракообразных и дафний. Увеличение выпаса зоопланктона приводило к низкой биомассе фитопланктона (период чистой воды) и изменению структуры сообщества фитопланктона, в котором получали преобладание колониальные зеленые водоросли – таксоны, уязвимые для выпаса дафний, но не другого зоопланктона. После периода чистой воды в сообществе летнего фитопланктона преобладали сине-зеленые и динофлагелляты *Seratium*. При этом эффект выпаса зоопланктона был низким, но лимитирование питательных веществ стало серьезным фактором, определяющим численность и видовой состав фитопланктона. Уменьшение воздействия выпаса летом было результатом преобладания таксонов фитопланктона, устойчивых к выпасу.

Полагают, что закономерности сукцессии планктонных сообществ в основном определяются компромиссом между мелкоклеточными быстрорастущими видами, которые могут усваивать существующие ресурсы в разумно короткие сроки (*r*-стратегии), и крупноклеточными видами с более сложными и эффективными механизмами использования дефицитных минеральных питательных веществ или потреблением ранее не использовавшихся пулов питательных веществ (*K*-стратегии). Показано, что, поедая бактерии, миксотрофные виды способны использовать дополнительные источники фосфора, недоступные для облигатного автотрофного фитопланктона. При этом сезонное развитие функциональных характеристик отражает давление окружающей среды. Например,

средство к фосфату и миксотрофия достигают пика во время ограничения по фосфору летом, в то время как максимальная скорость роста и сродство к свету были высокими в сезон смешивания, когда свет ограничен, но питательные вещества доступны [82, 83]. Экосистемы демонстрируют способность компенсировать изменения в доступности ресурсов за счет изменений в составе сообщества фитопланктона и функциональных стратегиях. Увеличение миксотрофии и способность делать бактериальный фосфор доступным для фитопланктона становятся основными факторами, позволяющими сообществу фитопланктона адаптироваться к более низким уровням питательных веществ без потери общей биомассы [82].

Важность микробной пищевой сети (основанной бактериями, нанофитопланктоном и несколькими трофическими уровнями гетеротрофных протист) в сезонной сукцессии планктона не вызывает сомнений. Гетеротрофные протисты (гетеротрофные нано- и микропланктон, динофлагелляты, инфузории) являются многочисленной и богатой видами, наиболее распространенной группой зоопланктона. Возникающая в результате сложных трофических взаимодействий между ними высокопродуктивная микробная сеть вносит существенный вклад в оборот планктонного углерода и питательных веществ и их передачу более крупным потребителям. Гетеротрофные нанофлагелляты часто являются наиболее важными бактериоядными в водных системах и получают большую часть своей энергии от продукции бактерий, и их сезонное развитие связано с развитием бактерий [75]. По оценкам, более 50% первичной продукции проходит через микробный цикл во время интенсивного весеннего цветения фитопланктона в Боденском озере. В среднем за весенний период цветения $C_{\text{бактерий}}$ составляли 21% от $C_{\text{фитопланктона}}$ [81]. Спектр форм питания крупных протист, с преобладанием инфузорий и/или гетеротрофных динофлагеллят, включает бактериоядные, растительноядные, плотоядные и миксотрофные формы. Часто преобладают преимущественно растительноядные формы ввиду того, что производство фитопланктона является основным источником энергии в открытых водоемах. Во время годового цикла в водоемах умеренного климата эти гетеротрофные протисты быстро реагируют на начало цветения фитопланктона даже при низких температурах, пока их не подавляет мезозоопланктон. Впоследствии развиваются разнообразные летние сообщества, в которых также часто доминируют инфузории с различными способами питания или динофлагелляты [75].

Разные таксоны фитопланктона дают разные, генетически обусловленные реакции на изменения светового и температурного режимов, что определяет изменения видового состава и относительной численности при потеплении [2, 8, 46]. Увеличение температуры воды

Имандры в начале лета не приводит к увеличению биомассы фитопланктона, а в сочетании с изменением гидрохимического режима вызывает изменение видового состава фитопланктона с доминированием видов, формирующих НАВ. При увеличении светового режима и прогрева воды до $+(15-16)^\circ\text{C}$ создаются условия, благоприятные для развития миксо- и diaзотрофных НАВ-видов, но подавляющие чистых фототрофов. НАВ-виды способны более эффективно использовать доступные ресурсы (свет, питательные вещества), регулировать плавучесть, противостоять возрастающему давлению выпаса (крупные и колониальные формы, токсины) и воздействию УФ-излучения.

Ключом к экологическому успеху цианобактерий является их способность преодолевать неблагоприятные условия. Летнее НАВ сопровождается седиментацией стадий покоя цианобактерий. Отряды цианобактерий используют разные стратегии для сохранения в донных отложениях, включая образование специализированных спороподобных клеток (акинетов) в отрядах *Nostocales* и *Stigonematales* (например, планктонные роды *Anabaena* и *Aphanizomenon*) и «спящих» колоний в отряде *Chroococcales* (колониальный *Chroococcalean*, *Microcystis*). Их образование происходит в толще воды и запускается условиями, неблагоприятными для роста вегетативных клеток (температура, интенсивность света, концентрация питательных веществ), обычно имеющими сезонный характер и возникающими в конце лета или осенью [30]. Акинеты метаболически активны, скорость фотосинтеза у них ниже, а дыхания выше, чем в вегетативных клетках [49]. Исследование жизнеспособности и потенциала прорастания цианобактерий показывает способность интактных акинет к делению клеток даже после 1800 лет пребывания в донных отложениях, и деградация акинетов не увеличивается со временем, проведенным в осадке. Эта исключительная клеточная устойчивость в сочетании с долгосрочными эвтрофными условиями в озере может быть причиной пролиферации цианобактерий [50]. Они пребывают в донных отложениях, пока улучшение водных условий не приводит к ре-инвазии в водную толщу. У *Nostocales* ре-инвазии в водную толщу предшествует процесс прорастания акинеты, который генерирует молодые плавучие трихомы. В отсутствие связанного азота акинеты формируют гетероцисты – дифференцированные клетки, осуществляющие азотфиксацию.

Прорастание акинет специфично для каждого вида. Наиболее важными параметрами окружающей среды, независимо от видов цианобактерий, способствующими прорастанию, являются квота внутреннего азота, перемешивание донных отложений, повышение температуры и интенсивности света. Поскольку благоприятные условия для прорастания неоднородны по

всему озеру, прорастание акинет не происходит одновременно. Мелководные участки наиболее благоприятны для их прорастания. Однако оно наблюдалось и на глубинах более чем на 9 м ниже эвфотической зоны. Сочетание видоспецифичных особенностей и гетерогенность внутриводоемных условий определяет не синхронное прорастание акинет в озере для видов, что позволяет им сдвинуть время прорастания и определяет видовые стратегии колонизации водной толщи, позволяющие избегать конкуренции между видами и оптимизировать этот процесс [49, 50].

Концептуальная модель возникновения и поддержания регулярных НАВ в озере Имандра

В последнее время для понимания и объяснений динамики сообществ в ответ на экологические градиенты используются подходы, основанные на экологических признаках и функциях, что обеспечивает переход концептуальных моделей к экосистемному уровню и позволяет отслеживать долгосрочные тенденции сообщества с функциональной точки зрения, например, изучать реакции на эвтрофикацию или изменение климата [82]. Наши результаты и обобщение доступных исследований позволяют предложить функциональный паттерн концептуальной модели запуска и поддержания регулярных НАВ в крупном арктическом эвтрофном озере Имандра.

- Интенсивное загрязнение оз. Имандра с середины прошлого века сточными водами горно-перерабатывающих, коммунальных и сельскохозяйственных предприятий привело к эвтрофированию водоема и накоплению в компонентах его экосистемы (донные отложения, вода, биота) значительных количеств тяжелых металлов, органического вещества и биогенных соединений. С 2000-х годов наблюдается снижение нагрузки на водоем тяжелых металлов (снижение токсичности вод) при сохранении нагрузки биогенов, что создает благоприятные условия для развития фитопланктона.

- На начало XXI века пришлись пиковые значения солнечной активности 23-го цикла, обусловившие большой поток солнечной радиации на фоне «глобального повышения яркости» и быстрых климатических изменений в Арктике.

- В этот период в районе Имандры наблюдались выраженные тренды изменений метеорологических параметров:

- рост среднегодовых и сезонных температур, ПСС, коротковолнового солнечного излучения;

- снижение количества зимних осадков, облачности (прежде всего в весенний период), более ранние весенние паводки.

- Следствием этого стало снижение значимости «зимних светофильтров» за счет сокращения перио-

дов ледостава и покрытия льда снегом. Эти факторы обусловили повышение доступной ФАР для экосистемы оз. Имандра.

- Уменьшение поглощения соединений кремния, азота и фосфора продуцентами и снижение интенсивности процессов денитрификации в ледовый период в сочетании с поступлением минеральных форм биогенов как из автохтонных (минерализация органики в аноксических условиях), так и аллохтонных источников (различные виды загрязнения) ведут к увеличению их концентрации в воде в зимний период.

- Увеличение доступной ФАР в весенний период, в условиях избытка питания и снижения токсичности вод, запустило зимне-весеннее цветение симпагических и психрофильных видов, начинающееся в марте-апреле и результирующее в период таяния льда в максимальные за годичный цикл биомассы фитопланктона. Весеннее цветение радикально меняет количество и соотношение форм биогенных элементов в воде. Снижается уровень минеральных форм биогенов, доступных для облигатных фитотрофов, в фотическом слое.

- Наблюдаемая сезонная сукцессия фитопланктонных сообществ с весенним цветением *Vacillariophyceae* и *Chrysophyceae*, сменяющиеся летним цветением *Peridinales* и *Cyanobacteria*, определяется градиентами питательных веществ, доступности света и пресса выпаса. Следом за вспышкой весеннего фитопланктона следует увеличение численности растительоядных (гетеротрофные протисты, зоопланктон). В первой половине лета усиление пресса выпаса в сочетании с седиментацией диатомовых и стратификацией водных масс, препятствующей обогащению поверхностного слоя биогенными, создают условия, снижающие численность облигатных фитотрофов, но благоприятные для развития миксо- и diaзотрофных НАВ-видов, имеющих сложные и эффективные механизмы использования дефицитных питательных веществ.

- Высокая биомасса фитопланктона во время весеннего цветения формирует высокопродуктивную микробную сеть, вносящую существенный вклад в оборот планктонного углерода и питательных веществ и обуславливающую увеличение миксотрофии, что позволяет фитопланктонному сообществу адаптироваться к низким уровням минеральных форм биогенных веществ, используя бактериальный фосфор. Помимо нано- и пикопланктона, увеличивается количество растворенного органического вещества (например мочевины), доступного миксотрофам, в том числе цианобактериям. Диазотрофия цианобактерий – еще один путь компенсации возникающего дефицита азота.

- Благоприятные условия для развития diaзо- и миксотрофных видов создаются при увеличении све-

тового режима и прогрева воды во второй половине лета до $+(15-16)^\circ\text{C}$ и выше. Массовая гибель рыбы наблюдается при температурах выше $+18^\circ\text{C}$. Температурный фактор для психрофильных видов сдвигается в зону пессимума, наравне с фактором доступности питательных веществ. НАВ поддерживается видами, способными более эффективно использовать доступные ресурсы (свет, питательные вещества), противостоять возрастающему давлению выпаса (крупные и колониальные формы, токсины) и воздействию УФ-излучения. НАВ может продолжаться до конца сентября при температурах воды $>10^\circ\text{C}$.

- При развитии НАВ прерывается передача энергии на более высокие трофические уровни. Возрастает роль микробной петли. Укорочение биогеохимических циклов биогенных элементов в водоеме и интенсификация их ремобилизации из донных отложений в условиях аноксии и роста накапливающегося органического вещества способствуют самоподдержанию цветения Имандры по принципу положительных обратных связей, упрощению пищевых сетей и нарушению структурно-функциональной организации экосистемы арктического водоема, не адаптированной к НАВ.

- Возросшая численность НАВ-видов обеспечивает формирование критической массы их покоящихся стадий, способных длительно переносить «неблагоприятные» для НАВ условия (температура, свет) и обеспечивающие взрывной рост численности при «благоприятных» условиях. Создается постоянная внутренняя нагрузка вредоносными видами, эволюционно приспособленными к выживанию в экстремальных условиях и использованию различных источников питания.

- Процесс регулярных НАВ в оз. Имандра после их запуска сочетанием климатических и гидрохимических факторов в начале XXI века не может быть остановлен экосистемными механизмами гомеостаза вследствие того, что в арктических водоемах нет как биотических механизмов регулирования численности вредоносных водорослей, так и адаптаций других стенобионтных групп гидробионтов (беспозвоночные, рыбы) к НАВ-индуцированным изменениям структурно-функциональной организации экосистемы. Это ведет к замене длиннопериодных стенобионтных видов на короткоцикловые эврибионты, что также способствует ускорению рециркуляции биогенов и поддержанию годовых циклов цветения. Для зоопланктонных сообществ наиболее вероятно перестройка с доминированием видов, адаптировавшихся к более низким температурам и использующих ресурсы фаз весеннего цветения и чистой воды, а также хищных видов в летний период, использующих ресурсы микробной сети, численность которых будет определяться устойчивостью к воздействию цианотоксинов.

• При современных уровнях внешней и внутренней нагрузки биогенных элементов в оз. Имандра существует большая вероятность продолжения регулярного НАВ вне зависимости от климатических условий. Межгодовые колебания метеопараметров и, прежде всего, светового режима в период март-май могут лишь сдвигать начало сезонных НАВ и влиять на их интенсивность.

Заключение

Планктонные организмы в водных системах имеют короткое время генерации, очень динамичны и сильно подвержены влиянию абиотических факторов и биотических взаимодействий. В озерных экосистемах Арктики сезонные изменения условий окружающей среды, таких как температура, интенсивность света, концентрация питательных веществ или пастбищные организмы, вызывают сдвиги в численности и видовом составе фитопланктона [82]. Хотя традиционно для водоемов умеренных и высоких широт зима считалась экологически несущественным сезоном с низкой биологической активностью, в настоящее время происходит радикальный пересмотр представлений о значимости подледного периода. Анализ глобальных тенденций показывает, что динамика зимнего ледяного покрова является главным фактором, определяющим тренды летних изменений в озерах и каскадные эффекты между сезонами, включая влияние на весенний и летний рост водорослей и другие важные биологические изменения в озере [26, 51, 56, 69].

Рассмотрение трендов ряда метеорологических параметров, потенциально влияющих на формирование цветения в крупном арктическом водоеме оз. Имандра, показало происходящее на пороге тысячелетий увеличение среднегодовых и сезонных температур воздуха, ПСС и солнечной радиации на фоне снижения количества зимних осадков. Эти изменения привели к изменению светового режима в водоеме, прежде всего в весенний период. При существующих в водоеме повышенных уровнях нагрузки биогенными элементами [5–7, 9, 10, 13, 15, 45] снижение токсичности вод и увеличение ФАР в весенний период могли стать причинами радикальных изменений сезонных сукцессий фитопланктона и гидрохимических параметров. Весеннее цветение психрофильных видов [3], начинающееся в Имандре еще в подледный период,

является важнейшим процессом, приводящим к качественным и количественным изменениям содержания биогенных элементов, определяющим направленность сукцессии в последующий летний период [5, 46].

Снижение содержания минеральных форм биогенных соединений, стратификация водных масс, седиментация диатомовых, возрастающий пресс зоопланктона приводят к снижению численности облигатных автотрофов, и создаются благоприятные условия для миксотрофных видов НАВ. Их покоящиеся на дне стадии при переходе в водную толщу выносят дополнительное количество биогенов, что в сочетании со способностями к диазотрофии и использованию различных форм углерода (миксотрофия), а также с эволюционно сформированными механизмами защиты от выпаса и регулирования плавучести, позволяют им эффективно захватывать фотический слой и доступную световую энергию.

Наиболее благоприятные условия для НАВ создаются при условиях стратификации водных масс (штиль, закрытые заливы) и мелководья. Ветровое перемешивание на плесовых участках уравнивает соотношение форм биогенов и создает условия для развития видов, устойчивых к циркуляции вод, и поддерживает в какой-то мере зоопланктонные сообщества. Формирование при НАВ аномально большой биомассы водорослей, которую не способны потребить консументы более высоких трофических уровней, ведет к укорочению и ускорению циклов биогенных элементов, упрощает пищевые сети, снижает биоразнообразие и устойчивость экосистемы, снижает ее ресурсный потенциал [6, 7, 9, 11, 12, 14].

Хотя из классической экологии хорошо известно, что световой режим является одним из основных факторов формирования структуры водных пищевых сетей, определяющим потенциал фиксации углерода, его роль в метаболизме арктических водоемов рассмотрен недостаточно и заслуживает дальнейшего изучения.

Сведения о финансировании. Работа выполнена по государственному заданию по теме НИР № 0226-2019-0045 при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований в рамках проекта 18-05-60125 «Крупные озера Арктики в условиях глобальных и региональных изменений окружающей среды и климата».

Литература

Список русскоязычной литературы

1. Демин ВИ, Волков АВ. Сравнение изменений температуры воздуха в Хибинах и на окружающей предгорной равнине. *Фундаментальная и прикладная климатология*. 2017;3:16-27.
2. Денисов ДБ, Кашулин НА. Современное состояние водорослевых сообществ планктона в зоне влияния Кольской АЭС (оз. Имандра). *Труды Кольского научного центра РАН. Сер. Прикладная экология Севера*. 2013;3(16):68-96.

3. Денисов ДБ, Кашулин НА. Цианопрокариоты в составе планктона озера Имандра (Кольский полуостров). Труды Кольского научного центра РАН. Сер. Прикладная экология Севера. 2016;7(4):40-57.
 4. Денисов ДБ, Кашулин НА. Цианопрокариоты озера Имандра. Тезисы докладов Международной научной школы-конференции «Цианопрокариоты (цианобактерии): систематика, экология, распространение». Апатиты; 2016. С. 54-5.
 5. Кашулин НА, Беккелунд АК, Даувальтер ВА, Петрова ОВ. Апатитовое горно-обогащительное производство и эвтрофирование арктического озера Имандра. Арктика: экология и экономика. 2019;3(35):16-34.
 6. Кашулин НА, Даувальтер ВА, Денисов ДБ, Валькова СА, Вандыш ОИ, Терентьев ПМ, Кашулин АН. Некоторые аспекты современного состояния пресноводных ресурсов Мурманской области. Вестник Мурманского государственного технического университета. 2013;16(1):98-107.
 7. Кашулин НА. Неизбежна ли деградация ресурсов поверхностных вод Арктики? Материалы VI Всероссийской научной конференции с международным участием «Экологические проблемы северных регионов и пути их решения, 10–14 октября». Апатиты; 2016. С. 35-7.
 8. Кашулин НА, Беккелунд АК, Даувальтер ВА. Особенности летнего пространственного распределения фосфора, азота и хлорофилла *a* в крупном эвтрофируемом арктическом озере Имандра (Мурманская область) в связи с массовым развитием фотосинтезирующих микроорганизмов. Биосфера. 2020;12(3):63-92.
 9. Кашулин НА, Даувальтер ВА, Котельников ВА. Поверхностные воды Евро-Арктического региона в условиях глобальных изменений климата. Материалы X Международной научно-практической конференции «Анализ, прогноз и управление природными рисками с учетом глобального изменения климата – ГЕОРИСК-2018». Москва; 2018. Т. 2. С. 198-203.
 10. Кашулин НА, Беккелунд А, Даувальтер ВА. Долговременные изменения химических параметров и цветение вредоносных водорослей в арктическом озере Имандра. Арктика: экология и экономика. 2021;11(3):327-40.
 11. Кашулин НА, Беккелунд АК, Даувальтер ВА. НАВ'S в арктических озерах – новые вызовы. Расширенные тезисы докладов. II Всероссийская научная конференция с международным участием «Мониторинг состояния и загрязнения окружающей среды. Экосистемы и климат Арктической зоны». Москва; 2020. С. 303-6.
 12. Кашулин НА, Скуфьина ТП, Даувальтер ВА, Котельников ВА. Устойчивое водопользование в Арктике. Новые подходы и решения. Арктика: экология и экономика. 2018;32(4):15-29.
 13. Моисеенко ТИ, Даувальтер ВА, Лукин АА, Кудрявцева ЛП, Ильяшук БП, Ильяшук ЛИ, Сандимиров СС, Каган ЛЯ, Вандыш ОМ, Шарова ЮН, Королева ИН, Шаров АН. Антропогенные модификации экосистемы озера Имандра. М.: Наука; 2002.
 14. Скуфьина ТП, Кашулин НА. Водные ресурсы арктического региона – индикатор экологической политики, состояния территории, фактор экономического развития. Фундаментальные исследования. 2018;7:167-71.
 15. Терентьева ИА, Кашулин НА, Денисов ДБ. Оценка трофического статуса субарктического озера Имандра. Вестник Мурманского государственного технического университета. 2017;20(1):197-204.
 16. Яковлев БА. Климат Мурманской области. Мурманск: Мурманское книжное изд-во; 1961.
- Общий список литературы/Reference List**
1. Demin VI, Volkov AV. [A comparison of air temperature trends in Khibiny mountains and over surrounding plains]. *Fundamentalnaya i Prikladnaya Klimatologiya*. 2017;3:16-27. (In Russ.)
 2. Denisov DB, Kashulin NA. [Phytoplankton communities under the Kola Nuclear Power Plant impact (Imandra Lake)]. *Trudy Kolskogo Nauchnogo Tsentra RAN*. 2013;3(16):68-96. (In Russ.)
 3. Denisov DB, Kashulin NA. [Cyanoprocaryota of Imandra Lake (Kola Peninsula)]. *Trudy Kolskogo Nauchnogo Tsentra RAN*. 2016;7(4):40-57. (In Russ.)
 4. Denisov DB, Kashulin NA. [Cyanoprocaryota of the Imandra Lake]. In: *Tezisy Dokladov Mezhdunarodnoy Nauchnoy Shkoly-Konferentsii "Tsianoprocaryoty (Tsianobakterii): Sistematika, Ekologiya, Rasprostraneniye"*. [Proceedings of the International Conference Field Course "Cyanoprocaryota (Cyanobacteria): Systematics, Ecology, and Distribution"]. Апатиты; 2016. P. 54-6. (In Russ.)
 5. Kashulin NA, Bekkelund AK, Dauvalter VA, Petrova OV. [Apatite mining and processing production and eutrophication of the Arctic Lake Imandra]. *Arktika Ekologiya i Ekonomika*. 2019;3(35):16-34. (In Russ.)
 6. Kashulin NA, Dauvalter VA, Denisov DB, Valkova SA, Vandysh OI, Terentyev PM, Kashulin AN. [Some aspects of current state of freshwater resources in the Murmansk region]. *Vestnik MGTU*; 2013;16(1):98-107. (In Russ.)

7. Kashulin NA. [Is the degradation of surface water resources inevitable in the Arctic?]. In: Materialy VI Vserossiyskoy Konferentsii s Mezhdunarodnym Uchastiyem "Ekologichaskiye Problemy Severnykh Regionov i Puti Ikh Resheniya". [Proceedings of the VI All-Russian Conference with Foreign Participants "Ecological Problems of Northern Regions and Approaches to Their Solution"]. Apatity; 2016. P. 35-7. (In Russ.)
8. Kashulin NA, Bekkelund AK, Dauvalter VA. [Characteristics of summertime spatial distribution of phosphorus, nitrogen and chlorophyll-a in a major eutrophic arctic lake Imandra (Murmansk region, Russia) as associated with harmful algal blooms]. *Biosfera*. 2020;12(3):63-92. (In Russ.)
9. Kashulin NA, Dauvalter VA, Kotelnikov VA. [Surface waters of the Euro-Arctic region in the context of global climate change]. In: Materialy X Mezhdunarodnoy Nauchno-Prakticheskoy Konferentsii GEORISK-2018. Moscow; 2018. P. 198-203. (In Russ.)
10. Kashulin NA, Bekkelund A, Dauvalter VA. [Long-term hydrochemical changes and "Harmful Algal Blooms" in the Arctic Lake Imandra]. *Arktika Ekologiya i Ekonomiya*. 2021;11(3):327-40. (In Russ.)
11. Kashulin NA, Bekkelund A, Dauvalter VA. [HABs in Arctic lakes – new challenges]. In: II Vserossiyskaya Nauchnaya Konferentsiya s Mezhdunarodnym Uchastiyem "Monitoring Sostoyaniya i Zagriazneniya Okrushayushey Sredy. Ekosistemy i Klimat Arkticheskoy Zony". [II All-Russian Scientific Conference with International Participation "Monitoring the State and Pollution of the Environment. Ecosystems and Climate of the Arctic Zone"]. Moscow; 2020. P. 303-6. (In Russ.)
12. Kashulin NA, Dauvalter VA, Skoufina TP, Kotelniko VA. [Sustainable water use in the Arctic. New approaches and solutions]. *Arktika Ekologiya I Ekonomika*. 2018;32(4):15-29. (In Russ.)
13. Moiseyenko TI, Dauvalter VA, Lukin AA, Kudriavtseva LP, Ilyashchuk BP, Ilyashchuk LI, Sandimirov SS, Kagan LYa, Vandysh OM, Sharova YN, Koroleva IN, Sharov AN. *Antropogennye Modifikatsii Eosisyem Ozera Imandra*. [Anthropogenic Modifications of the Ecosystem of Lake Imandra]. Moscow: Nauka; 2002. (In Russ.)
14. Skoufina TP, Kashulin NA. [Water resources of the arctic region: an indicator of environmental policy and the state of the territory and a factor of economic development]. *Fundamentalnye Issledovaniya*. 2018;7:167-71. (In Russ.)
15. Terentyeva IA, Kashulin NA, Denisov DB. [Estimate of the trophic status of subarctic Imandra Lake]. *Vestnik MGTU*. 2017;20(1):197-204. (In Russ.)
16. Yakovlev BA. *Klimat Murmanskoy Oblasti*. Murmansk; Murmanskoye Knizhnoye Idatelstvo; 1961. (In Russ.)
17. Adrian R, O'Reilly CM, Zagarese H, Baines SB, Hessen DO, Keller W, et al. Lakes as sentinels of climate change. *Limnol Oceanogr*. 2009;54(part2):2283-97.
18. Arhonditsis G, Brett M, Frodge J. Environmental control and limnological impacts of a large recurrent spring bloom in Lake Washington, USA. *Environ Manag*. 2003;31(5):603-18.
19. Ayala-Borda P, Lovejoy C, Power M, Rautio M. Evidence of eutrophication in Arctic lakes. *Arctic Sci*. 2021;7(4).
20. Berdalet E, Fleming LE, Gowen R, Davidson K, Hess P, Backer LC, et al. Marine harmful algal blooms, human health and wellbeing: challenges and opportunities in the 21st century. *J Marine Biol Assoc United Kingdom*. 2016;96(1):61-91.
21. Berge J, Cottier F, Last KS, Varpe Ø, Leu E, Søreide J, et al. Diel vertical migration of Arctic zooplankton during the polar night. *Biol Lett*. 2009;5(1):69-72.
22. Berge J, Renaud PE, Darnis G, Cottier F, Last K, Gabrielsen TM et al. In the dark: a review of ecosystem processes during the Arctic polar night. *Progr Oceanogr*. 2015;139:258-71.
23. Boeke RC, Taylor PC. Evaluation of the Arctic surface radiation budget in CMIP5 models. *J Geophys Res Atmosph*. 2016;121:8525-48.
24. Bondarenko N, Evstafyev V. Eleven-and ten-year basic cycles of Lake Baikal spring phytoplankton conformed to solar activity cycles. *Hydrobiologia*. 2006;568(1):19-24.
25. Bondarenko N, Ozersky T, Obolkina L, Tikhonova I, Sorokovikova E, Sakirko M, et al. Recent changes in the spring microplankton of Lake Baikal, Russia. *Limnologica*. 2019;75:19-29.
26. Bondarenko NA, Belykh OI, Golobokova LP, Artemyeva OV, Logacheva NF, Tikhonova IV et al. Stratified distribution of nutrients and extremophile biota within freshwater ice covering the surface of Lake Baikal. *J Microbiol*. 2012;50:8-16.
27. Brooks BW, Lazorchak JM, Howard MD, Johnson MVV, Morton SL, Perkins DA et al. Are harmful algal blooms becoming the greatest inland water quality threat to public health and aquatic ecosystems? *Environ Toxicol Chem*. 2016;35:6-13.
28. Callaghan TV, Bergholm F, Christensen TR, Jonasson C, Kokfelt U, Johansson M. A new climate era in the sub-Arctic: Accelerating climate changes and multiple impacts. *Geophys Res Lett*. 2010;37(14).

29. Carpenter SR, Stanley EH, Vander Zanden MJ. State of the world's freshwater ecosystems: physical, chemical, and biological changes. *Annu Rev Environ Resources*. 2011;36:75-99.
30. Cirés S, Wörmer L, Agha R, Quesada A. Overwintering populations of *Anabaena*, *Aphanizomenon* and *Microcystis* as potential inocula for summer blooms. *J Plankton Res*. 2013;35:1254-66.
31. Creed IF, Bergström AK, Trick CG, Grimm NB, Hessen DO, Karlsson J, et al. Global change-driven effects on dissolved organic matter composition: Implications for food webs of northern lakes. *Global Change Biol*. 2018;24:3692-714.
32. De Stasio Jr BT, Hill DK, Kleinhans JM, Nibbelink NP, Magnuson JJ. Potential effects of global climate change on small north-temperate lakes: Physics, fish, and plankton. *Limnol Oceanogr*. 1996;41:1136-49.
33. De Stasio Jr BT, Hill DK, Kleinhans JM, Nibbelink NP, Magnuson JJ. Potential effects of global climate change on small north-temperate lakes: Physics, fish, and plankton. *Limnol Oceanogr*. 1996;41:1136-49.
34. Dodds WK, Bouska WW, Eitzmann JL, Pilger TJ, Pitts KL, Riley AJ, et al. Eutrophication of US freshwaters: analysis of potential economic damages. *Environ Sci Technol*. 2009;43:12-19.
35. Eriksson C, Forsberg C. Nutrient interactions and phytoplankton growth during the spring bloom period in Lake Erken, Sweden. *Internat Rev Gesamten Hydrobiologie Hydrographie*. 1992;77(4):517-51.
36. Ferris JA, Lehman JT. Interannual variation in diatom bloom dynamics: roles of hydrology, nutrient limitation, sinking, and whole lake manipulation. *Water Res*. 2007;41:2551-62.
37. Freeman EC, Creed IF, Jones B, Bergström AK. Global changes may be promoting a rise in select cyanobacteria in nutrient-poor northern lakes. *Global Change Biol*. 2020;26:4966-87.
38. Frenette JJ, Thibeault P, Lapierre JF, Hamilton PB. Presence of algae in freshwater ice cover of fluvial lac Saint-Pierre (St. Lawrence river, Canada) I. *J Phycol*. 2008;44(2):284-91.
39. Garcia SL, Szekely AJ, Bergvall C, Schattenhofer M, Peura S. Decreased snow cover stimulates under-ice primary producers but impairs methanotrophic capacity. *mSphere*. 2019;4(1):e00626-18.
40. Grachev M, Bukin Y, Blinov V, Khlystov O, Firsova A, Bashenkhaeva M et al. Is a high abundance of spring diatoms in the photic zone of Lake Baikal in July 2019 due to an upwelling event? *Diversity*. 2021;13(10):504.
41. Grattan LM, Holobaugh S, Morris Jr JG. Harmful algal blooms and public health. *Harmful Algae*. 2016;57:2-8.
42. Hampton SE, Galloway AW, Powers SM, Ozersky T, Woo KH, Batt RD, et al. Ecology under lake ice. *Ecol Lett*. 2017;20(1):98-111.
43. Hampton SE, Moore MV, Ozersky T, Stanley EH, Polashenski CM, Galloway AW. Heating up a cold subject: prospects for under-ice plankton research in lakes. *J Plankton Res*. 2015;37(2):277-84.
44. Heisler J, Glibert PM, Burkholder JM, Anderson DM, Cochlan W, Dennison WC et al. Eutrophication and harmful algal blooms: a scientific consensus. *Harmful Algae*. 2008;8(1):3-13.
45. Horn H, Paul L, Horn W, Petzoldt T. Long-term trends in the diatom composition of the spring bloom of a German reservoir: is *Aulacoseira subarctica* favoured by warm winters? *Freshwater Biol*. 2011;56:2483-99.
46. Kashulin NA, Dauvalter VA, Denisov DB, Valkova SA, Vandysh OI, Terentjev PM et al. Selected aspects of the current state of freshwater resources in the Murmansk Region, Russia. *J Environ Sci Health, Part A*. 2017;52(9):921-9.
47. Kashulin N, Kashulina T, Bekkelund A. Long-term eutrophication and dynamics of bloom-forming microbial communities during summer HAB in large Arctic lake. *Environments*. 2021;8(8):82.
48. Kiili M, Pulkkanen M, Salonen K. Distribution and development of under-ice phytoplankton in 90-m deep water column of Lake Päijänne (Finland) during spring convection. *Aquatic Ecol*. 2009;43(3):707-13.
49. Kong X, Seewald M, Dadi T, Friese K, Mi C, Boehrer B, et al. Unravelling winter diatom blooms in temperate lakes using high frequency data and ecological modeling. *Water Resh*. 2021;190:116681.
50. Legrand B, Le Jeune A-H, Colombet J, Thouvenot A, Latour D. Akinetes may be representative of past nostocalean blooms: a case study of their benthic spatiotemporal distribution and potential for germination in a eutrophic lake. *Appl Environ Microbiol*. 2017;83(23):e01571-17.
51. Legrand B, Miras Y, Beauger A, Dussauze M, Latour D. Akinetes and ancient DNA reveal toxic cyanobacterial recurrences and their potential for resurrection in a 6700-year-old core from a eutrophic lake. *Sci Total Environ*. 2019;687:1369-80.
52. Leppäranta M. Freezing of lakes and the evolution of their ice cover: Springer Science & Business Media; 2014.
53. Leu E, Mundy C, Assmy P, Campbell K, Gabrielsen T, Gosselin M et al. Arctic spring awakening—Steering principles behind the phenology of vernal ice algal blooms. *Progr Oceanogr*. 2015;139:151-70.
54. Marshall GJ. Decadal variability in the impact of atmospheric circulation patterns on the

- winter climate of northern Russia. *J Climate*. 2021;34(3):1005-21.
55. Marshall GJ, Vignols RM, Rees W. Climate change in the Kola Peninsula, Arctic Russia, during the last 50 years from meteorological observations. *J Climate*. 2016;29(18):6823-40.
 56. Matsuzaki SIS, Lathrop RC, Carpenter SR, Walsh JR, Vander Zanden MJ, Gahler MR et al. Climate and food web effects on the spring clear-water phase in two north-temperate eutrophic lakes. *Limnol Oceanogr*. 2021;66:30-46.
 57. Matsuzaki SIS, Lathrop RC, Carpenter SR, Walsh JR, Vander Zanden MJ, Gahler MR et al. Climate and food web effects on the spring clear-water phase in two north-temperate eutrophic lakes. *Limnol Oceanogr*. 2021;66(1):30-46.
 58. Melnik N, Lazarev M, Pomazkova G, Bondarenko N, Obolkina L, Penzina M et al. The cryophilic habitat of micrometazoans under the lake-ice in Lake Baikal. *Fundamental Appl Limnol*. 2008;170(4):315-23.
 59. Merel S, Walker D, Chicana R, Snyder S, Baurès E, Thomas O. State of knowledge and concerns on cyanobacterial blooms and cyanotoxins. *Environ Int*. 2013;59:303-27.
 60. Mortsch LD, Quinn FH. Climate change scenarios for Great Lakes Basin ecosystem studies. *Limnol Oceanograph*. 1996;41(5):903-11.
 61. Nevalainen L, Rantala MV, Kivilä EH, Lami A, Wauthy M, Rautio M et al. Biogeochemical and photobiological responses of subarctic lakes to UV radiation. *J Photochem Photobiol B Biol*. 2020;209:111932.
 62. O'Reilly CM, Sharma S, Gray DK, Hampton SE, Read JS, Rowley RJ, et al. Rapid and highly variable warming of lake surface waters around the globe. *Geophys Res Lett*. 2015;42(24):10,773-10,81.
 63. Özkundakci D, Gsell AS, Hintze T, Täuscher H, Adrian R. Winter severity determines functional trait composition of phytoplankton in seasonally ice-covered lakes. *Global Change Biol*. 2016;22(1):284-98.
 64. O'neil J, Davis T, Burford M, Gobler C. The rise of harmful cyanobacteria blooms: the potential roles of eutrophication and climate change. *Harmful Algae*. 2012;14:313-34.
 65. Paerl HW. Mitigating toxic planktonic cyanobacterial blooms in aquatic ecosystems facing increasing anthropogenic and climatic pressures. *Toxins*. 2018;10(2):76.
 66. Palshin N, Zdorovenova G, Zdorovenov R, Efremova T, Gavrilenko G, Terzhevik AY. Effect of under-ice light intensity and convective mixing on chlorophyll a distribution in a small mesotrophic lake. *Water Resources*. 2019;46(3):384-94.
 67. Pechlaner R. The phytoplankton spring outburst and its conditions in Lake Erken (Sweden) 1. *Limnol Oceanogr*. 1970;15(1):113-30.
 68. Roulet NT, Adams W. Spectral distribution of light under a subarctic winter lake cover. *Hydrobiologia*. 1986;134(1):89-95.
 69. Sahoo G, Forrest A, Schladow S, Reuter J, Coats R, Dettinger M. Climate change impacts on lake thermal dynamics and ecosystem vulnerabilities. *Limnol Oceanogr*. 2016;61(2):496-507.
 70. Salmi P, Salonen K. Regular build-up of the spring phytoplankton maximum before ice-break in a boreal lake. *Limnol Oceanogr*. 2016;61(1):240-53.
 71. Salonen K, Leppäranta M, Viljanen M, Gulati R. Perspectives in winter limnology: closing the annual cycle of freezing lakes. *Aquatic Ecol*. 2009;43(3):609-16.
 72. Schindler DW, Smol JP. Cumulative effects of climate warming and other human activities on freshwaters of Arctic and subarctic North America. *AMBIO J Human Environ*. 2006;35(4):160-8.
 73. Schindler D. Lakes as sentinels and integrators for the effects of climate change on watersheds, airsheds, and landscapes. *Limnol Oceanogr*. 2009;54(6, Pt 2):2349-58.
 74. Sharma S, Gray DK, Read JS, O'Reilly CM, Schneider P, Qudrat A et al. A global database of lake surface temperatures collected by in situ and satellite methods from 1985–2009. *Sci Data*. 2015;2(1):1-19.
 75. Smayda TJ. What is a bloom? A commentary. *Limnol Oceanogr*. 1997;42(5, Pt 2):1132-6.
 76. Solomon S, Manning M, Marquis M, Qin D. *Climate Change 2007. The Physical Science Basis: Working Group I Contribution to the Fourth Assessment Report of the IPCC*. Cambridge Univ Press; 2007.
 77. Sommer U, Adrian R, De Senerpont Domis L, Elser JJ, Gaedke U, Ibelings B, et al. Beyond the Plankton Ecology Group (PEG) model: mechanisms driving plankton succession. *Annu Rev Ecol Evolut Systemat*. 2012;43:429-48.
 78. Sommer U, Gliwicz ZM, Lampert W, Duncan A. The PEG-model of seasonal succession of planktonic events in fresh waters. *Archiv für Hydrobiologie*. 1986;106(4):433-71.
 79. Tanabe Y, Hori M, Mizuno AN, Osono T, Uchida M, Kudoh S et al. Light quality determines primary production in nutrient-poor small lakes. *Sci Rep*. 2019;9(1):1-8.
 80. Tranvik LJ, Downing JA, Cotner JB, Loiselle SA, Striegl RG, Ballatore TJ et al. Lakes and reservoirs as regulators of carbon cycling and climate. *Limnol Oceanogr*. 2009;54(6, Pt 2):2298-314.

СВЕТОВОЕ АНТРОПОГЕННОЕ ЗАГРЯЗНЕНИЕ: ДЕЙСТВИЕ НА НАСЕКОМЫХ

М.И. Жуковская*, И.Ю. Северина, Е.С. Новикова

Институт эволюционной физиологии и биохимии им. И. М. Сеченова Российской академии наук,
Санкт-Петербург, Россия

* Эл. почта: mzhukovskaya@rambler.ru

Статья поступила в редакцию 31.03.2022; принята к печати 25.05.2022

Насекомые в силу их многочисленности и разнообразия в значительной степени обеспечивают устойчивость экосистем Земли. Быстро изменяющиеся вследствие деятельности человека условия освещения приводят к разнонаправленным изменениям в поведении, физиологии и, в конечном счете, численности этих животных. Настоящий обзор посвящен изменениям в биологии насекомых при антропогенном световом загрязнении. Насекомые с ночной активностью более подвержены прямому негативному влиянию света в ночное время суток, приводящему к падению их численности вследствие укорочения периодов питания и размножения. Дневные виды могут получать некоторые преимущества от более продолжительного активного периода. Наступление позволяющего пережить зиму состояния временного физиологического покоя – диапаузы – критически зависит от длительности дня, при этом удлинение светлого времени суток приводит к более позднему или неполному формированию этой защитной стадии как у дневных, так и у ночных насекомых. Мигрирующие насекомые наиболее подвержены влиянию точечных источников света, которые приводят к нарушению маршрутов их следования и массовой гибели. Непрямое световое загрязнение связано с применением материалов, поляризующих свет, таких как асфальтовые покрытия дорог и полимерные пленки, что связано с использованием насекомыми поляризованного света для обнаружения водных поверхностей. Несмотря на относительно недавнее почти повсеместное распространение искусственного света, некоторые насекомые уже демонстрируют приспособление к новым условиям. Действие светового загрязнения на насекомых остается малоизученным не только вследствие их огромного видового разнообразия, но и в связи с быстрым изменением применяемых источников света, их яркостью и спектральными характеристиками. Подбор параметров освещения может не только сгладить негативное действие ночного освещения на насекомых в природе, но и сконструировать специальные осветители в качестве нетоксичных средств борьбы с вредителями тепличных культур и запасов, а также синантропных насекомых в изолированных от окружающей среды помещениях.

Ключевые слова: насекомые; искусственное освещение; световое загрязнение.

ANTHROPOGENIC LIGHT POLLUTION: IMPACT ON INSECTS

M.I. Zhukovskaya*, I.Yu. Severina, Ye.S. Novikova

I.M. Sechenov Institute of Evolutionary Physiology and Biochemistry, Saint Petersburg, Russia

Email: mzhukovskaya@rambler.ru

The amounts and diversity of insects make them significant contributors to ecosystems stability. Human activities are associated with rapid changes in the lighting conditions of ecosystems. These changes produce diverse alterations to behavior, physiology and, ultimately, population sizes of insects. The present review addresses the changes in insects that occur upon anthropogenic light pollution. The insects that are active in nighttime are subject to direct negative impacts of light at night primarily because it shortens the foraging and reproduction periods and thus diminishes insect populations, whereas diurnal species may benefit somehow due to the lengthening of the periods of their activity. The physiological state that allows insects to survive during winter, the diapause, critically depends on daytime duration; therefore, longer periods of illumination may result in a delayed or incomplete diapause in both diurnal and nocturnal insects. Nocturnal migratory insects are subject to changes in point light sources, because such changes may interfere with migration routes and thus lead to massive losses of insects. Indirect light pollution cases are associated with the use of light polarizing materials, such as asphalt pavements and polymeric films, which interfere with insects' abilities to use light polarization for detecting of water surfaces. Although the almost ubiquitous light pollution is a relatively recent phenomenon, some insect species have already developed adaptations to it. However, the impact of light pollution on insects is still poorly studied not only because of their enormous diversity but also because of rapidly changing characteristics of artificial light sources, such as their luminosity and spectra. Proper choices of illumination parameters may not only ameliorate the negative impact of light at night on insects but also may help to develop illumination means of control of indoor pests and synanthropic insects.

Keywords: insects, artificial illumination, light pollution.

Введение

Рост численности народонаселения, сопровождающийся интенсификацией сельскохозяйственного производства, промышленности и туризма, оказывает существенное давление на экосистемы. Мы живем в эпоху шестого массового вымирания (пятое, произошедшее в меловой период примерно 66 млн лет назад, закончилось вымиранием порядка 75% видов [78]). Причины сокращения видового разнообразия и численности организмов не до конца понятны, однако ускоренное вымирание совпадает по времени с усилением антропогенного воздействия на природу. В то время как вопросам потепления климата и химического загрязнения уделяется большое внимание ученых и политиков, и для их решения вырабатываются меры контроля, в том числе по снижению промышленного загрязнения воды и воздуха, переработке и захоронению твердых бытовых отходов, по уменьшению автомобильных выхлопов, по ограничению изготовления пластиковых упаковок (Программа ООН по окружающей среде, <https://www.unep.org/>), серьезное отношение к световому загрязнению и его влиянию на сообщества живых организмов только начинает формироваться [45, 85, 88].

Световое загрязнение складывается в основном из освещения городских улиц, зданий и рекламных щитов. Значительная часть излучаемого света отражается вверх, что создает над городами так называемые «световые купола», достигающие высоты 60 км. Аэрозольные частицы, взвешенные в воздухе, усиливают эффект осветления неба за счет рассеяния излучаемого света [7]. Вне крупных городов также есть хорошо освещенные зоны – это теплицы, вышки связи, мосты, автомобильные и железнодорожные трассы. Переход на экономичное флюоресцентное и светодиодное освещение вызвал существенное увеличение светимости ночной поверхности Земли, регистрируемое искусственными спутниками, причем полученные значения, свидетельствующие о почти 50%-м увеличении за последние 25 лет, представляются недооцененными из-за слабой чувствительности камер спутников в коротковолновой области [93].

У человека световое загрязнение вызывает многочисленные проблемы со здоровьем – бессонницу, диабет, ожирение и растущий риск онкологических заболеваний, связанный со светозависимым подавлением синтеза мелатонина [20, 65, 67]. Некачественный сон, причиной которого может служить уличное освещение, ослабляет организм, увеличивая восприимчивость к вирусным инфекциям, и влияет на тяжесть протекания заболевания, в том числе и COVID-19 [19].

На животных световое загрязнение влияет по-разному, в зависимости от образа жизни – дневного, ночного и сумеречного. Животные с дневной активностью могут получать некоторые преимущества от удлинения

светлого периода из-за светового загрязнения, такие как продление периода пищедобывательной активности, более раннее размножение, увеличение числа потомков в выводке и поколений за сезон [49, 94]. Ночное освещение может «будить» дневных животных вследствие эффекта «маскинга» [83], в результате чего уменьшается время отдыха и его качество. Проснувшиеся ночью животные оказываются дезориентированы и рискуют оказаться в опасности. Возможно, основное неблагоприятное воздействие на дневных животных имеет не столько ночное освещение само по себе, сколько общее удлинение светлого периода, ведущее к неверной оценке сезонных изменений [30, 33].

Ночные животные испытывают негативное влияние искусственного освещения в основном ночью, хотя некоторые, например слизни, увеличивают свою численность на освещенных участках, предположительно вследствие уменьшения активности ночных хищников и увеличения количества мертвых насекомых, погибших из-за приближения к источникам света [55].

Поскольку свет – источник энергии для фотосинтеза, вопрос о влиянии светового загрязнения ночью на растения кажется естественным. Однако интенсивность искусственного освещения в среднем составляет всего 0,002% естественного дневного и не может вносить сколько-нибудь заметный вклад в продукцию органического вещества растениями; тем не менее, ночная подсветка влияет на биоритмы растений, что приводит к изменению в растительных сообществах и изменению их фенологии [54, 90]. Однако в непосредственной близости к фонарям, где интенсивность света существенно выше, деревьям достаточно света для фотосинтеза [3], что обеспечивает растениям некоторые преимущества для роста в городской среде.

Насекомые – самый многочисленный класс животных, играющий решающее значение в формировании и поддержании экосистем в качестве:

- кормовой базы для более крупных животных;
- опылителей цветковых растений;
- участников переработки биомассы;
- фактора формирования почв и даже ландшафтов;
- переносчиков паразитов и инфекций растений, животных и человека.

Наружное освещение может значительно сократить количество обитающих рядом насекомых [68, 96]. Недавние исследования показали, что в освещенных местах разнообразие насекомых и их численность быстро уменьшаются [56]. Насекомые являются важнейшими компонентами всех наземных пищевых сетей, и любые потери биомассы насекомых, вероятно, будут иметь широко распространенные экологические последствия.

Культивируемые насекомые: пчелы, тутовый шелкопряд, кошениль, лаковые червцы – давно исполь-

зуются в хозяйстве, причем пчелы, фуражирующие в открытой среде, попадают под непосредственное действие неблагоприятных факторов, возникающих из-за человеческой деятельности.

В то время как общая численность насекомых стремительно уменьшается [56, 76], вредители леса, сельскохозяйственных культур и продовольственных запасов демонстрируют вспышки численности [14, 15, 62, 89, 114].

Целью настоящей работы была систематизация имеющихся к настоящему времени данных о влиянии создаваемого человеком светового загрязнения на насекомых, занимающих разные экологические ниши.

Роль света в жизни насекомых

Свет используется насекомыми для ориентации в пространстве при поиске пищи, укрытий и партнеров, избегании хищников и при организации ритмов активности в соответствии со сменой дня и ночи. Естественные источники света: солнце, луна, зарницы и свет звезд в ночное время – имеют широкие, но несколько различающиеся спектры излучения, которые варьируют по интенсивности примерно на 8 порядков [101], при этом освещенность земной поверхности регулярно и закономерно изменяется. Солнечный свет имеет решающее значение для синхронизации циркадных ритмов с природным суточным циклом, что особенно необходимо в естественных условиях при широтных миграциях. Фотопериодическая реакция, обеспечивающая подстройку роста и развития насекомых к сезонным изменениям, а также наступление диапаузы, позволяющей пережить неблагоприятные условия, зависит от изменения длины дня и использует механизмы биологических часов [23, 32].

Насекомые способны определять разные характеристики света, такие как интенсивность [116], спектральный состав [1, 53, 66, 123], направление и степень поляризации [2, 38, 72, 118]. Диапазон длин волн света, воспринимаемого насекомыми, смещен в коротковолновую область. Большинство видов насекомых чувствительны к ультрафиолетовому (УФ) излучению [52, 79]. УФ свет используется насекомыми не только для поиска пищи и ориентации в пространстве, но также дает информацию о положении солнца относительно горизонта: вблизи горизонта наиболее резко падает интенсивность УФ излучения. Насекомые способны воспринимать направление поляризации света благодаря особой структуре своих фоторецепторов, в мембранах микроворсинок которых встроено большое количество молекул зрительного пигмента родопсина [2]. При ориентации по плоскости поляризации света насекомые могут определять положение Солнца на небе, даже когда оно скрыто облаками; например, так ориентируются медоносные пчелы *Apis mellifera* [44, 69]. Водные насекомые в полете обнару-

живают водоемы по частично поляризованному свету, отраженному от воды [97, 118], и часто оказываются на плоских гладких поверхностях сделанных человеком предметов, таких как крыши автомобилей, окна зданий, куски пластиковой пленки, разливы нефтепродуктов и масел [61]. Самцы стрекозы ориентируются по поляризованному свету, чтобы установить границы своей территории, в то время как самки – при поиске водной поверхности для яйцекладки [120]. Навозный жук формирует навозный шар и откатывает его от источника пищи, обычно следуя по прямой линии [22], для чего жуки используют комбинацию визуальных сигналов, включающих поляризованный свет [42]. Даже пустынные муравьи-жнецы *Veromessor pergandei*, фуражирующие в колонне, идущей по тропе, используют в дополнение к следовым феромонам и ориентации по наземным предметам поляризованный свет для навигации [43]. Удивительно, но ночной вид жука-скарабея *Scarabaeus zambesianus* использует для ориентации поляризационный паттерн ночного неба, который формируется отражением солнечного света от луны и оказывается в миллион раз тусклее дневного паттерна [26, 27]. Кроме того, жук может также использовать луну в качестве ориентира для определения прямого курса [28], и даже Млечный Путь используется в качестве ориентира жуками *Scarabaeus satyrus* [29].

Некоторые насекомые преодолевают значительные расстояния в поисках пищи и хоминге (возвращении в место постоянного обитания), или при сезонных миграциях [17]. Прямолинейный курс движения в выбранном направлении обеспечивается удерживанием изображения удаленных источников света, в том числе солнца или луны, в определенных участках глаза [6].

Световоспринимающие органы

Приспособление организмов к условиям естественного освещения привели к появлению разнообразных фоточувствительных структур. Наиболее сложные из них, глаза, адаптированы как к ночному, так и к дневному образу жизни в широком диапазоне интенсивности света [73]. Насекомые обладают двумя типами органов зрения – фасеточными (сложными) глазами и простыми глазками. Фасеточные глаза состоят из большого числа элементарных глазков-омматидиев, а зрительный образ формируется из множества точечных изображений, создаваемых отдельными омматидиями. Сложные глаза отвечают за ориентацию по зрительным стимулам и обеспечивают насекомых информацией о цвете, а также участвуют в организации суточных ритмов [1, 16]. У большинства насекомых на лобно-теменной поверхности головы расположены простые глазки-оцелли, а у некоторых личинок еще и стеммы по бокам головы. Морфологические структуры простых глазков и омматидиев в целом схожи: све-

топреломляющая линза, под которой расположен слой прозрачных клеток, а далее – фоторецепторы, отвечающие на свет [1, 6]. Глазки способны регистрировать как уровень общей освещенности, так и изменение этой освещенности [121], особенно в области крайне низких значений [81]. Оцелли играют важную роль в контроле полета насекомого: они передают в мозг информацию о положении головы относительно линии горизонта и других небесных ориентиров [102, 115], а также оказывают тоническое влияние на общий уровень возбуждения центральной нервной системы [80]. Глазки, по крайней мере у некоторых насекомых, обладают поляризационной чувствительностью [40, 82, 91, 108].

Многие насекомые перешли к ночному образу жизни, что снижает риск гибели от хищников и уменьшает конкуренцию за пищевые ресурсы. Зрение ночных насекомых хорошо приспособлено к условиям низкой освещенности, чувствительность к свету суперпозиционного глаза, характерного для многих насекомых, активных в темное время суток, выше на 2–3 порядка по сравнению с аппозиционным глазом дневных насекомых [116]. Особенности физиологических ответов отдельных фоторецепторных клеток на отдельные фотоны у ночных насекомых также вносят свой вклад в способность реагировать на очень слабые стимулы, при этом возможности адаптации фоторецепторов к яркому свету ограничены [58]. Такое увеличение чувствительности приводит к снижению спектральной чувствительности и пространственно-временного разрешения зрительного стимула, ограничивая возможности зрения в ночное время [64].

Реакции насекомых на свет в ночное время Привлечение на свет

Представители почти всех отрядов насекомых с разными разными особенностями образа жизни летят на свет. В большинстве своем это насекомые, активные ночью и в сумерки, но у источника света могут оказываться и типично дневные формы [16]. Источники ультрафиолетового излучения даже днем привлекают многих насекомых с дневной активностью в условиях пониженной освещенности под пологом леса [11]. Если активных дневных насекомых днем выпустить в комнату с занавешенными окнами и горящей лампой, то они полетят на свет этой лампы в точности так же, как и ночные насекомые в ночное время [16]. Снижение освещенности до сумеречной является препятствием для полета большинства дневных насекомых [16]. Ночные же насекомые способны к полету при очень низких освещенностях. Чувствительность фоторецепторов ночных насекомых, которые днем не прячутся в затененные места, днем снижается на порядки [5]. Около трети насекомых, приближающихся к уличному фонарю, погибают [37]. Мотыльки, лета-

ющие вокруг источников света, не реагируют на летучих мышей и становятся их легкой добычей [104].

Существует несколько теорий, объясняющих, почему насекомые летят на свет, некоторые из них описаны в обзоре [86]. Различные виды насекомых прилетают к свету по-разному, в зависимости от среды обитания, температуры, влажности, интенсивности освещения и скорости движения. Одна из гипотез, объясняющая прилет к источнику света, была предложена еще в 1917 году В. фон Будденброком [24]. Ночные насекомые ориентируются по естественным источникам света (луна). Для насекомого луна находится практически в бесконечности, поэтому лучи света от нее воспринимаются как параллельные. Пока насекомое находится под одним и тем же углом к лучам света, оно будет лететь по прямой. Источники искусственного света на относительно небольшом удалении испускают радиальное излучение, ориентируясь по которому насекомое все больше приближается к светильнику по логарифмической спирали. Эта гипотеза объясняет, почему прилетающие на свет насекомые вьются вокруг лампочки. По теории «открытого пространства» [5], в попытке выбраться из опасных ситуаций насекомые летят из более темных мест в освещенные, поскольку свет может служить признаком открытого пространства. В пользу этого свидетельствует и тот факт, что насекомых привлекает не только точечный источник света, но и просто освещенная зона, например светящийся экран (широко используемый энтомологами для отлова насекомых). Ни одна из гипотез пока не получила окончательного подтверждения, так что вопрос о причинах и механизмах привлечения насекомых светом остается открытым.

Насекомые, живущие в городах или в других освещаемых местах, со временем претерпевают эволюционные изменения, выражающиеся, в том числе, в изменении поведенческих реакций на свет. Так, привлекательность света становится значительно меньше для популяций горностаевой бересклетовой моли *Yponomeuta cagnagella*, живущих в освещенных местах [18].

Изменения в пищевом, половом и миграционном поведении

Повышение освещенности в ночное время может вызывать непосредственные ответы, дезорганизующие естественное поведение. Насекомые, которые кормятся в темное время суток, откладывают питание, ожидая достаточно темных условий [35]. Например, у четырех видов бабочек из семейств Noctuidae, Geometridae и Erebidae интенсивность питания была выше, когда особи находились в темноте, чем при воздействии искусственного освещения различного спектрального состава (красный, белый или зеленый свет), которое сокращало время питания на 63–82%

[74]. И наоборот, освещение может продлить пищедобывательную активность дневных и сумеречных насекомых [87]. Показано, что дневная оса-паразитид *Venturia canescens* при освещении ночью с интенсивностью 0,7 и 20 люкс, что соответствует свечению неба вблизи городов и свету уличных фонарей, соответственно, удлиняет фуражирный период, что приводит к увеличению количества потомков у особей, содержащихся в экспериментальных режимах, по сравнению с контролем (темнота ночью) [49, 94]. Повышение освещенности в сумеречное время нарушает световую коммуникацию у светляков *Photuris versicolor* [41], уменьшая количество вспышек примерно на 70%. Бабочки зимней пяденицы *Operophtera brumata* избегают освещенных мест ночью, при этом привлекательность полового феромона для самцов падает, приводя к существенному уменьшению процента спарившихся самок на освещенных местах [47, 48]. Свет в ночное время не только уменьшает продукцию половых феромонов у капустной совки *Mamestra brassica*, но и нарушает соотношение компонентов, вероятно уменьшая их привлекательность для самцов [46].

Локальные миграции вверх по течению ручья у самок поденок перед яйцекладкой направляются горизонтально поляризованными отражениями от воды [39], они нарушаются световым загрязнением, таким как мостовые лампы [106]. Роение поденок *Ephoron virgo* и некоторых других видов вдоль освещенных речных берегов и мостов описывается как «летний снег» [71, 109], потому что насекомые привлекаются в таких количествах, что земля вблизи огней покрыта ими толщиной в сантиметр. Хотя большинство насекомых использует воздушные потоки (ветер) для дальних перелетов [25, 51], появляются немногочисленные сведения о том, что искусственный свет может нарушать и дальние перелеты насекомых, например австралийская совка богонга (*Agrotis infusa*) отклоняется от своего маршрута ярким освещением вокруг Канберры, что приводит к накоплению мотыльков в общественных зданиях, где они блокируют воздухопроводы, замыкают электрические цепи и вызывают негативные реакции у местного населения [117]. Поскольку многие виды насекомых относятся к факультативным мигрантам, у которых часть популяции остается на месте, а другая часть мигрирует, световое загрязнение, вероятно, будет влиять не столько на численность насекомых, сколько на изменение пропорции мигрирующих особей.

Поляризованный свет и поляризующие антропогенные материалы

Экологическое воздействие антропогенных источников поляризованного света становится настолько значимым, что был предложен термин «поляризации-

онное световое загрязнение» [61]. Поляризованный свет привлекает как дневных, так и ночных насекомых, при этом его рукотворные источники часто оказываются более эффективными в привлечении насекомых, чем природные [59, 60, 70]. Искусственное освещение гладких темных поверхностей, таких как асфальт, имитирует поляризованный свет, отраженный от воды, в результате чего некоторые водные насекомые могут отложить яйца на мостах и автодорогах [36, 106]. Яйца, которые не попали в воду, должны рассматриваться как потери для популяции вида, значительность последствий которых пока не оценена.

Организация суточных ритмов и реакция «маскинга»

Вся жизнедеятельность насекомых периодична. Ритмы активности насекомых, как и других организмов, подстраиваются к чередованию дня и ночи. Внешними факторами, регулирующими ритмы, являются суточные и годовые колебания интенсивности света, температуры и др., при этом наиболее важным регулятором суточных и сезонных ритмов у большинства видов насекомых является свет [21]. Организация суточных ритмов связана со спектральными характеристиками светового сигнала. Так, у прусаков *Blattella germanica* УФ свет вызывает резкие изменения локомоторной активности, а зеленый организует наиболее устойчивый циркадный ритм активности [77]. Регулярное освещение в ночное время влияет на суточный ритм активности животных, а нерегулярное – вызывает непосредственные ответы, известные как «маскинг». Показано, что ночные животные становятся неактивными на свету в ночную фазу суточного цикла, а дневные – в дневную фазу при затемнении, показывая поведение, свойственное противоположной фазе суточного цикла при кратковременных изменениях освещенности [8, 9, 21, 83]. Насекомые имеют в своем суточном цикле неактивную фазу или снопоподобное состояние, которое, как и сон млекопитающих, характеризуется особой позой, гомеостазом и повышенным порогом реакции на сенсорные стимулы [57, 110, 111]. Длительные изменения светового режима, особенно постоянное освещение, приводит к исчезновению суточной ритмики и снижает общую жизнеспособность животных.

Фотопериодические реакции насекомых

Регуляция сезонных ритмов развития и наступления диапаузы, позволяющей пережить неблагоприятные условия, зависит от изменения длительности дня [12, 13] и непосредственно связана с механизмом биологических часов [23, 32]. Температурные условия развития насекомого вносят существенный вклад в подготовку к неблагоприятному периоду, как модифицируя фотопериодическую реакцию, так и непосред-

ственно индуцируя ее [4, 10]. Экспериментальных данных о влиянии светового загрязнения на формирование диапаузы у насекомых крайне мало. Поскольку современное искусственное освещение изменяет длительность дня, но не температуру, это может привести к экологическим несоответствиям. Например, питание ночной пчелы-плотника *Xylocopa tranquebarica* запускается сумерками и совпадает с открытием ночных цветков [100]. Освещение задерживает начало поиска пищи у этой пчелы, что может нарушить процесс опыления, особенно если открытие цветка происходит под воздействием температуры окружающей среды, а не света [34, 95]. Однако световому загрязнению часто сопутствует потепление климата, особенно в населенных пунктах и вблизи них, что приводит к более позднему наступлению диапаузы и уменьшению пропорции диапаузирующих особей (например, у комара *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae) [119] и мухи *Sarcophaga similis*, [84]), при этом не вошедшие в диапаузу особи имеют достаточно большие шансы выжить. Последствия светового загрязнения для численности популяций трудно рассчитать, однако следует быть готовым к появлению дополнительных поколений у некоторых видов, в том числе значимых для человека, и к вспышкам их численности.

Синантропные насекомые и искусственный свет

Приспособление синантропных насекомых к жизни вблизи и внутри построек проходила поэтапно, от кратковременного нахождения внутри или вблизи зданий до постоянного обитания, при котором весь жизненный цикл проходит в антропогенной среде. Облигатными синантропными насекомыми-паразитами являются, прежде всего, представители отряда вшей Anoplura, некоторые виды отряда блох Siphonaptera, а также постельный клоп *Cimex lectularius* L. (Hemiptera: Cimicidae). Насекомые-комменсалы сожительствуют с человеком, используя его жилища и постройки как оптимальные местообитания, питаясь присутствующими в зданиях органическими субстратами. Часть синантропных насекомых, например мухи [112] и муравьи [107], активны днем, однако большинство видов демонстрируют ночную или сумеречную активность, избегая прямого контакта с человеком. Такие насекомые, как тараканы *Blattella germanica* и домашние сверчки *Acheta domesticus*, имеют долгую историю жизни с человеком, постоянно вырабатывая новые адаптации [113] к изменяющимся условиям жизни в помещениях, в то время как другие, например сверчки *Gryllus bimaculatus*, лишь изредка заходят в дома, обитая в агроценозах, и иногда наносят существенный ущерб проросткам сельскохозяйственных культур [50].

Динамику численности популяций синантропных видов обычно связывают со степенью успешности их

контроля [99, 103]. Однако присутствие синантропных насекомых в последнее десятилетие значительно уменьшилось, в том числе в местах, где инсектициды не применялись активно (https://ru.wikipedia.org/wiki/Депопуляция_таракановых_в_странах_СНГ). Эти колебания численности совпали с массовым введением в эксплуатацию люминесцентных, а затем и светодиодных ламп, а также бытовой и промышленной техники, излучающей в широком электромагнитном диапазоне. Наши исследования свидетельствуют о возможном взаимодействии искусственного света, особенно «холодного», имеющего большую пропорцию коротковолнового излучения в своем спектре, с механизмами внутренних часов [8, 9, 124]. Рассогласование суточных ритмов приводит к затруднению внутривидовой коммуникации, нарушению питания и, возможно, более глубоким биохимическим нарушениям. Так, подавление или изменение синтеза мелатонина из-за искусственного освещения может влиять посредством каскадных эффектов на несколько постэмбриональных процессов, таких как линька или метаморфоз, и приводить к увеличению периода неполовозрелого роста [92] или нарушить ритмы локомоторной активности у тараканов [63]. По-видимому, скорость адаптации насекомых к таким изменениям недостаточна. Но современные требования по безопасности в помещениях, в которых постоянно находятся люди, ужесточаются, приближая условия в помещениях к естественным, что может привести к вспышкам численности синантропных насекомых.

Заключение

Световое загрязнение оказывает в целом негативное воздействие на насекомых, причем виды, ведущие ночной образ жизни, испытывают наиболее сильное воздействие. Однако это не означает, что для дневных насекомых освещение ночью неопасно. Оно может приводить к замедлению наступления диапаузы, позволяющей пережить холодное время года. Некоторые насекомые получают преимущества при продлении светлого периода, что приводит к увеличению численности. Световое загрязнение приводит к ускоряющейся эволюции вредных и синантропных насекомых, находящихся богатую кормовую базу, создаваемую людьми. Изменения их численности трудно предсказуемы и способны нанести большой ущерб. Вместе с тем, тщательное и подробное изучение реакций насекомых на свет позволяет создавать нетоксичные методы контроля насекомых, особенно внутри зданий, складов и теплиц.

Источник финансирования. Работа выполнена при финансовой поддержке госбюджета РФ, программы АААА-А18-118013090245-6 и № 075-0152-22-00.

Литература

Список русскоязычной литературы

1. Грибакин ФГ. Механизмы фоторецепции насекомых. Л.: Наука; 1981.
2. Грибакин ФГ, Поляновский АД, Уханов КЮ, Алексеев ЕН, Говардовский ВИ. Поляризованный сенсор насекомых: оптика, устройство, физиология. Сенсорные системы. 1998;12:389.
3. Липчанская ИИ, Довганюк АИ. Изучение влияния декоративной подсветки в городе на морфологические показатели древесных растений. Вестник ландшафтной архитектуры. 2018;(15):41-4.
4. Лопатина ЕБ, Кипятков ВЕ, Балашов СВ, Кучеров ДА. Взаимодействие фотопериода и температуры – новая форма сезонной регуляции роста и развития у насекомых, исследованная на примере жужелицы *Amara communis* (Coleoptera, Carabidae). Журн эволюц биохим физиол. 2011;47(6):491-503.
5. Мазохин-Поршняков ГА. Зрение насекомых. М.: Наука; 1965.
6. Мазохин-Поршняков ГА, Елизаров ЮА, Жантиев РД, Чернышов ВБ. Руководство по физиологии органов чувства насекомых. М.: МГУ; 1983.
7. Матвеев ЛТ, Вершель ЕА, Матвеев ЮЛ. Влияние антропогенных факторов на климат городов. Ученые записки РГГМУ. 2011;(17):41-50.
8. Новикова ЕС, Жуковская МИ. Реакция заморозки под действием яркого света у американского таракана, *Periplaneta americana*. Сенсорные системы. 2017;31(1):44-50.
9. Новикова ЕС, Северина ИЮ, Исавнина ИЛ, Жуковская МИ. Даунрегуляция ультрафиолет-чувствительного зрительного пигмента таракана уменьшает эффект маскировки при коротковолновом освещении. Сенсорные системы. 2021;35(1):22-9.
10. Резник СЯ. Экологические и эволюционные аспекты фототермической регуляции диапаузы у трихограмм. Журн эволюц биохим физиол. 2011;47(6):434-43.
11. Самков МН. Возможности сбора насекомых на искусственный свет в дневное время. Зоологич журн. 1989;68(4):110-3.
12. Саулич АХ, Волкович ТА. Экология фотопериодизма насекомых. СПб.: Изд-во СПбГУ; 2004.
13. Саулич АХ, Мусолин ДЛ. Летняя диапауза как особая сезонная адаптация насекомых: разнообразие форм проявления, механизмов контроля и экологическое значение. Энтомологическое обозрение. 2017;96(4):665-703.
14. Селиховкин АВ. Могут ли вспышки массового размножения насекомых-дендрофагов оказать

существенное влияние на состояние биосферы? Биосфера. 2009;1(1):072-81.

15. Фролов АН. Закономерности динамики численности вредителей и фитосанитарный прогноз. Вестник защиты растений. 2019;(3):4-33.
16. Чернышев ВБ. Экология насекомых. М.: Изд-во МГУ; 1996.

Общий список литературы/Reference List

1. Gribakin FG. [Mekhanizmy Fotoretseptsii Nasekomykh]. Leningrad: Nauka 1981. (In Russ.)
2. Gribakin FG, Polyanovskiy AD, Ukhanov KYu, Alekseev YeN, Govardovskiy VI. [Polarization sensor in insects: Optics, design and physiology]. Sensornye Sistemy. 1998;12:389. (In Russ.)
3. Lipchanskaya II, Dovganyuk AI. [Studies of the effects of decorative illumination in cities on the morphological characteristics of trees]. Vestnik Landshaftnoy Arkhitektury. 2018;(15):41-4. (In Russ.)
4. Lopatina YEB, Kipiatkov VYE, Balashov SV, Kucherov DA. [Interactions between photoperiod and temperature: A novel mode of seasonal regulation of growth and development in insects as exemplified with the carabus *Amara communis* (Coleoptera, Carabidae)]. Zhurn Evoliuts Biokhim Fiziol. 2011;47(6):491-503. (In Russ.)
5. Mazokhin-Porshnyakov GA. Zreniye Nasekomykh. Moscow: Nauka; 1965. (In Russ.)
6. Mazokhin-Porshnyakov GA, Yelizarov YuA, Zhantiev RD, Chernyshov VB. Rukovodstvo po Fiziologii Organov Chuvctva Nasekomykh. Moscow: MGU; 1983. (In Russ.)
7. Matveev LT, Bershel YEA, Matveev YuL. [The effects of anthropogenic factors on urban climate]. Uchenye Zapiski RGGMU. 2011;(17):41-50. (In Russ.)
8. Novikova YeS, Zhukovskaya MI. [The freezing response induced in American cockroaches *Periplaneta americana* by bright light]. Sensornye Sistemy. 2017;31(1):44-50. (In Russ.)
9. Novikova YeS, Severina IYu, Isavnina IL, Zhukovskaya MI. [Downregulation of the UV-sensitive visual pigment reduces the masking effect in cockroaches upon short-wave illumination]. Sensornye Sistemy. 2021;35(1):22-9. (In Russ.)
10. Reznik SYa. [Ecological and evolutionary aspects of the photo-thermal regulation of diapaus in trichogrammatids]. Zhurn Evolyuts Biohim Fiziol. 2011;47(6):434-43. (In Russ.)
11. Samkov MN. [Opportunities for insect collection using artificial light in daytime]. Zoologicheskii Zhurnal. 1989;68(4):110-3.

12. Saulich Akh, Volkovich TA. [Ekologiya Fotoperiodizma Nasekomykh]. Saint Peterwburg: SPbGU; 2004. (In Russ.)
13. Saulich AKh, Musolin DL. [Summertime diapause as a special seasonal adaptation in insects: Diversity of manifestations and control mechanisms and ecological significance]. Entomologicheskoye Obozreniye. 2017;96(4):665-703. (In Russ.)
14. Selikhovkin AV. [Can outbreaks of dendrophagous insects make a considerable impact on the Biosphere?]. Biosfera. 2009;1(1):072-81.
15. Frolov AN. [Regularities in the dynamics of pest quantities and the phytosanitary forecasting]. Vestnik Zashchity Rasteniy. 2019;(3):4-33.
16. Chernyshov VB. Ekologiya Nasekomykh. Moscow: MGU; 1996.
17. Able KP. Mechanisms of orientation, navigation and homing. In: Animal Migration, Orientation and Navigation. Academic Press; 1980. P. 283-373.
18. Altermatt F, Ebert D. Reduced flight-to-light behaviour of moth populations exposed to long-term urban light pollution. Biol Lett. 2016;12(4):e20160111.
19. Argentiero A, Cerqueti R, Maggi M. Outdoor light pollution and COVID-19: The Italian case. Environ Impact Assess Rev. 2021; 90:e106602.
20. Anisimov VN. Light pollution, reproductive function and cancer risk. NeuroEndocrinol Lett. 2006;27(1-2):35-52.
21. Aschoff J. Freerunning and entrained circadian rhythms. In: Biological Rhythms: Boston, MA: Springer; 1981. P. 81-93.
22. Baird E, Byrne M, Scholtz C, Warrant E, Dacke M. Bearing selection in ball-rolling dung beetles: is it constant? J Comp Physiol A. 2010;196:801-6.
23. Beer K, Helfrich-Förster C. Model and non-model insects in chronobiology. Front Behav Neurosci. 2020;14:221.
24. von Buddenbrock W. Die Lichtkompassbewegungen bei den Insekten, insbesondere den Schmetterlingsraupen. Sitzungsber Heidelb Akad Wiss Math. Naturwiss Kl. 1917;8:1-26.
25. Chapman JW, Nesbit RL, Burgin LE, Reynolds DR, Smith AD, Middleton DR, Hill JK. Flight orientation behaviors promote optimal migration trajectories in high-flying insects. Science. 2010;327:682-5.
26. Dacke M, Nordstrom P, Scholtz CH. Twilight orientation to polarised light in the crepuscular dung beetle *Scarabaeus zambesianus*. J Exp Biol. 2003;206:1535-43.
27. Dacke M, Nilsson DE, Scholtz CH, Byrne M, Warrant EJ. Insect orientation to polarized moonlight. Nature. 2003;424:33.
28. Dacke M, Byrne MJ, Scholtz CH, Warrant EJ. Lunar orientation in a beetle. Proc Biol Sci. 2004;271:361-5.
29. Dacke M, Baird E, Byrne M, Scholtz CH, Warrant EJ. Dung beetles use the Milky Way for orientation. Curr Biol. 2013;23(4):298-300.
30. Da Silva A, Valcu M, Kempenaers B. Light pollution alters the phenology of dawn and dusk singing in common European songbirds. Philos Trans R Soc B Biol Sci. 2015;370:e20140126.
31. Djuretic A, Kostic M. Actual energy savings when replacing high-pressure sodium with LED luminaires in street lighting. Energy. 2018;157:367-78.
32. Dolezel D. Photoperiodic time measurement in insects. Curr Opin Insect Sci. 2015;7:98-103.
33. Dominoni D, Quetting M, Partecke J. Artificial light at night advances avian reproductive physiology. Proc R Soc B. 2013;280:e20123017.
34. van Doorn WG, van Meeteren U. Flower opening and closure: a review. J Exp Bot. 2003;54:1801-12.
35. Dreisig H. The importance of illumination level in the daily onset of flight activity in nocturnal moths. Physiol Entomol. 1980;5(4):327-42.
36. Egri Á, Száz D, Farkas A, Pereszlényi Á, Horváth G, Kriska G. Method to improve the survival of night-swarming mayflies near bridges in areas of distracting light pollution. R Soc Open Sci. 2017;4(11):171166.
37. Eisenbeis G, Hänel A, McDonnell M, Hahs A, Breuste J. Light pollution and the impact of artificial night lighting on insects. In: Ecology of Cities and Towns. Cambridge University Press; 2009. P. 243-63.
38. El Jundi B, Foster JJ, Byrne MJ, Baird E, Dacke M. Spectral information as an orientation cue in dung beetles. Biol Lett. 2015;11(11):e20150656.
39. Farkas TE, Mononen T, Comeault AA, Nosil P. Observational evidence that maladaptive gene flow reduces patch occupancy in a wild insect metapopulation. Evolution. 2016;70:2879-88.
40. Fent K, Wehner R. Ocelli: a celestial compass in the desert ant *Cataglyphis*. Science. 1985;228:192-4.
41. Firebaugh A, Haynes KJ. Experimental tests of light-pollution impacts on nocturnal insect courtship and dispersal. Oecologia. 2016;182:1203-11.
42. Frantsevich L, Govardovski V, Gribakin F, Nikolajev G, Pichka V, Polanovsky A, Shevchenko V, Zolotov V. Astroorientation in *Lethrus* (Coleoptera, Scarabaeidae). J Comp Physiol. 1977;121:253-71.
43. Freas CA, Plowes NJ, Spetch ML. Not just going with the flow: foraging ants attend to polarised light even while on the pheromone trail. J Comp Physiol A. 2019;205:755-67.

44. von Frisch K. The Dance Language and Orientation of Bees. Cambridge, UK: Harvard University Press; 1993.
45. Gaston KJ, Visser ME, Hölker F. The biological impacts of artificial light at night: the research challenge. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci.* 2015;370(1667):e20140133.
46. Geffen van KG, van Grunsven RHA, van Ruijven J, Berendse F, Veenendaal EM. Artificial light at night causes diapause inhibition and sex-specific life history changes in a moth. *Ecol Evolut.* 2014;4:2082-9.
47. Geffen van KG et al. Artificial light at night inhibits mating in a Geometrid moth. *Insect Conserv Divers.* 2015;8(3):282-7.
48. Geffen van KG, van Eck E, de Boer RA, van Grunsven RH, Salis L, Berendse F, Veenendaal EM. Artificial night lighting disrupts sex pheromone in a noctuid moth. *Ecol Entomol.* 2015;40(4):401-8.
49. Gomes E, Rey B, Débias F, Amat I, Desouhant E. Dealing with host and food searching in a diurnal parasitoid: consequences of light at night at intra and trans generational levels. *Insect Conserv Divers.* 2021;14(2):235-46.
50. Govender P. Management of insect pests: Have the goalposts changed with certification? *The Southern African Forestry J.* 2002;195(1):39-45.
51. Greenslade AF, Chapman JW, Reynolds DR. High-altitude migration of Psylloidea (Hemiptera) over England. *Entomol Gazette.* 2021;72(3):189-98.
52. Gribakin FG, Vishnevskaya TM, Polyanskiy AD. Polarization and spectral sensitivity of single photoreceptors of the domestic cricket. *J Neurophysiol.* 1979;11(5):358-65.
53. Gribakin FG. Cellular basis of colour vision in the honey bee. *Nature.* 1969;223:639-41.
54. Grubisic M. Waters under artificial lights: does light pollution matter for aquatic primary producers? *Limnol Oceanogr Bull.* 2018;27(3):76-81.
55. Grunsven van RHA, Jähnichen D, Grubisic M, Hölker F. Slugs (Arionidae) benefit from nocturnal artificial illumination. *J Exp Zool A Ecol Integr Physiol.* 2018;329(8-9):429-433.
56. Hallmann CA, Sorg M, Jongejans E, Siepel H, Hofland N, Schwan H, Stenmans W, Müller A, Sumser H, Hörren T, Goulson D. More than 75 percent decline over 27 years in total flying insect biomass in protected areas. *PLoS One.* 2017;12(10):e0185809.
57. Hendricks JC, Sehgal A, Pack AI. The need for a simple animal model to understand sleep. *Prog Neurobiol.* 2000;61(4):339-51.
58. Honkanen A, Immonen E-V, Salmela I, Heimonen K, Weckstrom M. Insect photoreceptor adaptations to night vision. *Phil Trans R Soc B.* 2017;372:e20160077.
59. Horváth G, Zeil J. Kuwait oil lakes as insect traps. *Nature.* 1996;379:303-4.
60. Horváth G, Bernáth B, Molnár G. Dragonflies find crude oil visually more attractive than water: multiple-choice experiments on dragonfly polarotaxis. *Naturwissenschaften.* 1998;85:292-7.
61. Horváth G, Kriska G, Malik P, Robertson B. Polarized light pollution: a new kind of ecological photopollution. *Front Ecol Environ.* 2009;7(6):317-25.
62. Ivantsova ED, Pyzhev AI, Zander EV. Economic consequences of insect pests outbreaks in boreal forests: A literature review. *J Sib Fed Univ Humanit Soc Sci.* 2019;12(4):627-42.
63. Kamruzzaman ASM, Hiragaki S, Watari Y, Natsukawa T, Yasuhara A, Ichihara, N, Mohamed AA, Elgendy AM, Takeda M. Clock controlled arylalkylamine N-acetyltransferase (aaNAT) regulates circadian rhythms of locomotor activity in the American cockroach, *Periplaneta americana*, via melatonin/MT2like receptor. *J Pineal Res.* 2021;71(2):e12751.
64. Kelber A, Jonsson F, Wallén R, Warrant E, Kornfeldt T, Baird E. Hornets can fly at night without obvious adaptations of eyes and ocelli. *PLoS One.* 2011;6(7):e21892.
65. Kim YJ, Lee E, Lee HS, Kim M, Park MS. High prevalence of breast cancer in light polluted areas in urban and rural regions of South Korea: An ecological study on the treatment prevalence of female cancers based on National Health Insurance data. *Chronobiol Int.* 2015;32(5):657-67.
66. Kinoshita M, Arikawa K. Colour constancy in the swallowtail butterfly *Papilio Xuthus*. *J Exp Biol.* 2000;203:3521-30.
67. Kloog I, Haim A, Stevens RG, Portnov BA. Global co-distribution of light at night (LAN) and cancers of prostate, colon, and lung in men. *Chronobiol Int.* 2009;26(1):108-25.
68. Kolligs D. Ecological effects of artificial light sources on nocturnally active insects, in particular on butterflies (Lepidoptera). *Faunistisch-Oekologische Mitteilungen Supplement.* 2000;28:1-136.
69. Kraft P, Evangelista C, Dacke M, Labhart T, Srinivasan MV. Honeybee navigation: following routes using polarized-light cues. *Philos Trans R Soc B Biol Sci.* 2011;366(1565):703-8.
70. Kriska G, Horváth G and Andrikovics S. Why do mayflies lay their eggs en masse on dry asphalt roads? Water-imitating polarized light reflected from asphalt attracts Ephemeroptera. *J Exp Biol.* 1998;201:2273-86.

71. Kureck A, Fontes RJ. The life cycle and emergence of *Ephoron virgo*, a large potamal mayfly that has returned to the River Rhine. Arch Hydrobiol. Suppl (Large Rivers 10). 1996;113:319-23.
72. Labhart T, Meyer EP. Neural mechanisms in insect navigation: polarization compass and odometer. Curr Opin Neurobiol. 2002;12:707-14.
73. Land M F, Fernald RD. The evolution of eyes. Annu Rev Neurosci. 1992;15(1):1-29.
74. Langevelde van F, van Grunsven RH, Veenendaal EM, Fijen TP. Artificial night lighting inhibits feeding in moths. Biol Lett. 2017;13:e20160874.
75. Langevelde van F, Braamburg-Annegarn M, Huijgens ME, Groendijk R, Poitevin O, van Deijk JR, Wallis DeVries MF. Declines in moth populations stress the need for conserving dark nights. Glob Chang Biol. 2018;24(3):925-32.
76. Leather SR. “Ecological Armageddon” – more evidence for the drastic decline in insect numbers. Ann Appl Biol. 2017;172(1):1-3.
77. Leppla NC, Fisher WR. Total quality control in insect mass production for insect pest management I. J Appl Entomol. 1989;108(1-5):452-61.
78. Lyson TR, Miller IM, Bercovici AD, Weissenburger K, Fuentes AJ, Clyde WC, Hagadorn JW, Butrim MJ, Johnson KR, Fleming RF, Barclay RS. Exceptional continental record of biotic recovery after the Cretaceous–Paleogene mass extinction. Science. 2019;366:977-83.
79. Mensel R. Spectral sensitivity and colour vision in invertebrates. In: Autrum H, ed. Handbook of Sensory Physiology Vol. VII/6A: Invertebrate Photoreceptors. Berlin, Heidelberg, New York: Springer; 1979. P. 503-79.
80. Milde JJ, Homberg U. Ocellar interneurons in the honeybee. J Comp Physiol A. 1984;155(2):151-60.
81. Mizunami M. Functional diversity of neural organization in insect ocellar systems. Vision Res. 1995;35(4):443-52.
82. Mote MI, Wehner R. Functional characteristics of photoreceptors in the compound eye and ocellus of the desert ant, *Cataglyphis bicolor*. J Comp Physiol. 1980;137(1):63-71.
83. Mrosovsky N. Masking: history, definitions, and measurement. Chronobiol Int. 1999;16(4):415-29.
84. Mukai A, Yamaguchi K, Goto SG. Urban warming and artificial light alter dormancy in the flesh fly. R Soc Open Sci. 2021;8(7):210866.
85. Newbold T, Hudson LN, Hill SL, Contu S, Lysenko I, Senior RA, Börger L, Bennett DJ, Choimes A, Collen B, Day J. Global effects of land use on local terrestrial biodiversity. Nature. 2015;520:45-50.
86. Nowinszky L. The orientation of insects by light – major theories. In: Nowinszky L, ed. The Handbook of Light Trapping. Szombathely: Savaria University Press; 2003. P. 15-8.
87. Owens AC, Lewis SM. The impact of artificial light at night on nocturnal insects: a review and synthesis. Ecol Evol. 2018;8(22):11337-58.
88. Owens AC, Cochard P, Durrant J, Farnworth B, Perkin EK, Seymoure B. Light pollution is a driver of insect declines. Conserv Biol. 2020;241:e108259.
89. Peng W, Ma NL, Zhang D, Zhou Q, Yue X, Khoo SC, Yang H, Guan R, Chen H, Zhang X, Wang Y. A review of historical and recent locust outbreaks: Links to global warming, food security and mitigation strategies. Environ Res. 2020;191:e110046.
90. Raven JA, Cockell CS. Influence on photosynthesis of starlight, moonlight, planetlight, and light pollution (reflections on photosynthetically active radiation in the universe). Astrobiology. 2006;6:668-75.
91. Ribí W, Warrant E, Zeil J. The organization of honeybee ocelli: regional specializations and rhabdom arrangements. Arthropod Struct Dev. 2011;40(6):509-20.
92. Richter K, Peschke E, Peschke D. A neuroendocrine releasing effect of melatonin in the brain of an insect, *Periplaneta americana* (L.). J Pineal Res. 2000;28:129-35.
93. Sánchez de Miguel A, Bennie J, Rosenfeld E, Dzurjak S, Gaston KJ. First estimation of global trends in nocturnal power emissions reveals acceleration of light pollution. Remote Sens. 2021;13(16):3311.
94. Senzaki M, Barber JR, Phillips JN, Carter NH, Cooper CB, Ditmer MA, Fristrup KM, McClure CJ, Mennitt DJ, Tyrrell LP, Vukomanovic J. Sensory pollutants alter bird phenology and fitness across a continent. Nature. 2020;587:605-9.
95. Seymoure BM. Enlightening butterfly conservation efforts: the importance of natural lighting for butterfly behavioral ecology and conservation. Insects. 2018;9(1):22.
96. Scheibe M. Über den Einfluss von Straßenbeleuchtung auf aquatische Insekten (Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera, Diptera: Simuliidae, Chironomidae, Empididae). Natur und Landschaft. 2003;6:264-7.
97. Schwind R. Polarization vision in water insects and insects living on a moist substrate. J Comp Physiol A. 1991;169(5):531-40.
98. Shahzad G, Yang H, Ahmad AW, Lee C. Energy-efficient intelligent street lighting system using traffic-adaptive control. IEEE Sens J. 2016;16:5397-405.
99. Schal C. Relation among efficacy of insecticides, resistance levels, and sanitation in the control of

- the German cockroach (Diptera: Blattellidae). *J Econ Entomol.* 1988;81(2):536-44.
100. Somanathan H, Borges RM, Warrant EJ, Kelber A. Visual ecology of Indian carpenter bees I: light intensities and flight activity. *J Comp Physiol A.* 2008;194(1):97-107.
 101. Spitschan M, Aguirre GK, Brainard DH, Sweeney AM. Variation of outdoor illumination as a function of solar elevation and light pollution. *Sci Rep.* 2016;6(1):1-14.
 102. Stange G. The ocellar component of flight equilibrium control in dragonflies. *J Comp Physiol.* 1981;141(3):335-47.
 103. Stejskal V. 'Economic Injury Level' and preventive pest control. *J Pest Sci.* 2003;76(6):170-2.
 104. Svensson AM, Rydell J. Mercury vapour lamps interfere with the bat defence of tympanate moths (Operophter spp.; Geometridae). *Anim Behav.* 1998;55(1):223-6.
 105. Svensson AM, Eklöf J, Skals N, Rydell J. Light dependent shift in the anti-predator response of a pyralid moth. *Oikos.* 2003;101(2):239-46.
 106. Szaz D, Horvath G, Barta A, Robertson BA, Farkas A, Egri A, Kriska G. Lamp-lit bridges as dual light-traps for the night-swarmer mayfly, *Ephoron virgo*: interaction of polarized and unpolarized light pollution. *PLoS One.* 2015;10(3):e0121194.
 107. Sudd JH. The foraging method of Pharaoh's ant, *Monomorium pharaonis* (L.). *Anim Behav.* 1960;8(1-2):67-75.
 108. Taylor GJ, Ribí W, Bech M, Bodey AJ, Rau C, Steuwer A, Warrant EJ, Baird E. The dual function of orchid bee ocelli as revealed by X-ray microtomography. *Curr Biol.* 2016;26(10):1319-24.
 109. Tobias W. Sommernächtliches 'Schneetreiben' am Main. Zum Phänomen des Massenfluges von Eintagsfliegen. *Natur und Museum.* 1996;126(2):37-54.
 110. Tobler I. Effect of forced locomotion on the rest-activity cycle of the cockroach. *Behav Brain Res.* 1983;8:351-60.
 111. Tobler I, Neuner-Jehle M. 24-h variation of vigilance in the cockroach *Blaberus giganteus*. *J Sleep Res.* 1992;1(4):231-9.
 112. Uribe-MN, Wolff M, de Carvalho CJB. Synanthropy and ecological aspects of Muscidae (Diptera) in a tropical dry forest ecosystem in Colombia. *Revista Brasileira de Entomologia.* 2010;54(3):462-70.
 113. Wada-Katsumata A, Robertson HM, Silverman J, Schal C. Changes in the peripheral chemosensory system drive adaptive shifts in food preferences in insects. *Front Cell Neurosci.* 2018;281.
 114. Walter JA, Ives AR, Tooker JF, Johnson DM. Life history and habitat explain variation among insect pest populations subject to global change. *Ecosphere.* 2018;9(5):e02274.
 115. Warrant EJ, Kelber A, Wallén R, Weislo WT. Ocellar optics in nocturnal and diurnal bees and wasps. *Arthropod Struct Dev.* 2006;35(4):293-305.
 116. Warrant E, Dacke M. Vision and visual navigation in nocturnal insects. *Annu Rev Entomol.* 2011;56:239-54.
 117. Warrant E, Frost B, Green K, Mouritsen H, Dreyer D, Adden A, Heinze S. The Australian Bogong moth *Agrotis infusa*: a long-distance nocturnal navigator. *Front Behav Neurosci.* 2016;10:77.
 118. Wehner R. Polarization vision – a uniform sensory capacity? *J Exp Biol.* 2001;204(14):2589-96.
 119. Westby KM, Medley KA. Cold nights, city lights: artificial light at night reduces photoperiodically induced diapause in urban and rural populations of *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae). *J Med Entomol.* 2020;57(6):1694-99.
 120. Wildermuth H. Dragonflies recognize the water of rendezvous and oviposition sites by horizontally polarized light: a behavioural field test. *Naturwissenschaften.* 1998;85(6):297-302.
 121. Wilson M. The functional organisation of locust ocelli. *J Comp Physiol.* 1978;124(4):297-316.
 122. Wilson JF, Baker D, Cheney J, Cook M, Ellis M, Freestone R., Young H. A role for artificial nighttime lighting in long-term changes in populations of 100 widespread macro-moths in UK and Ireland: a citizen-science study. *Ann Appl Biol.* 2018;173:180-9.
 123. Yang EC, Lin HC, Hung YS. Patterns of chromatic information processing in the lobula of the honeybee, *Apis mellifera* L. *J Insect Physiol.* 2004;50(10):913-25.
 124. Zhukovskaya M, Novikova E, Saari P, Frolov RV. Behavioral responses to visual overstimulation in the cockroach *Periplaneta americana* L. *J Comp Physiol A.* 2017; 203(12):1007-15.

УЯЗВИМЫЕ ВИДЫ ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ НИЖНЕ-СВИРСКОГО ЗАПОВЕДНИКА

И.Ю. Попов^{1, 2*}, Д.А. Стариков²

¹ Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия;

² Нижне-Свирский государственный заповедник, Лодейное поле, Ленинградская область, Россия

* Эл. почта: igorioshapopov@mail.ru

Статья поступила в редакцию 27.05.2022; принята к печати 20.06.2022

Одной из наиболее эффективных мер по сохранению редких животных является создание особо охраняемых природных территорий и в первую очередь – заповедников. Ожидается, что из-за полного запрета деятельности человека в них сформируются надежные убежища для уязвимых видов. Одной из таких территорий является Нижне-Свирский заповедник, расположенный у восточного берега Ладожского озера. Он создан в 1980-м году, и с тех пор никакая хозяйственная деятельность на его территории не ведется. В заповеднике регистрировались 35 уязвимых видов позвоночных животных – 33 вида птиц, два вида млекопитающих. Эти виды или занесены в Красную книгу России, или же рассматриваются как угрожаемые или почти угрожаемые в Красном списке Международного союза охраны природы (МСОП). У водных границ заповедника происходит миграция лососевых и сиговых рыб, местные популяции которых считаются охраняемыми в России. По большей части зарегистрированные уязвимые животные только останавливаются ненадолго во время миграций на территории заповедника или изредка ее посещают. Только 8–10 видов обитают в нем относительно стабильно. Небольшое число уязвимых видов в условиях заповедного режима указывает на то, что создание заповедников может оказаться недостаточным для решения проблемы их сохранения. Обобщение материалов об уязвимых животных Нижне-Свирского заповедника выявило существенные противоречия между Красной книгой России и Красным списком МСОП: одни виды считаются в России редкими, а в Красном списке МСОП – не считаются, хотя на территории России располагается значительная часть их ареала; или наоборот: некоторые виды в России считаются обычными или даже охотничьими, а согласно Красному списку МСОП они внушают опасения. В нашем случае первый вариант часто относится к хищным птицам, а второй – к куликам и уткам.

Ключевые слова: заповедник, уязвимые виды, Красная книга, Красный список МСОП, позвоночные.

THREATENED VERTEBRATE SPECIES IN NIZHNE-SVIRSKY RESERVE

I.Yu. Popov^{1, 2*}, D.A. Starikov²

¹ Saint-Petersburg State University, Saint Petersburg, Russia;

² Nizhne-Svirsky State Reserve, Lodeynoye Pole, Leningrad Oblast, Russia

* Email: igorioshapopov@mail.ru

Establishment of protected areas is one of the most effective measures for the environment protection. The reserves, i.e. the areas where any human activity is not allowed, are especially effective. It is expected that they would become shelters for the threatened species. One of such areas is Nizhne-Svirsky Reserve at the eastern shore of Lake Ladoga. It was established in 1980, and since then no intervention in natural processes has been taking place there. Thirty-five threatened species of vertebrate animals have been registered in the reserve: 33 species of birds and two species of mammals. These species are either listed in the Red Book of Russia, or are considered as threatened or near-threatened in the Red List of the International Union for the Conservation of Nature (IUCN). At the water borders of the reserve, salmon and whitefish migrate, their local populations being rated as protected in Russia. Most of registered threatened animals stay in the reserve for short periods during migrations or visit it occasionally. Only 8–10 species live in it relatively constantly. The small number of vulnerable species under protected conditions indicates that the creation of reserves may not be sufficient to solve the problem of their conservation. Generalization of data related to threatened animals of the Nizhne-Svirsky Reserve reveals significant contradictions between the Red Book of Russia and the IUCN Red List: some species are considered threatened in Russia but not in the IUCN Red List, although a significant part of their range is located in Russia; or vice versa: some species in Russia are considered common or even game species, whereas according to the IUCN Red List, they raise concern. In the present case, the first option often relates to raptors, whereas the second one to waders and ducks.

Key words: reserve, threatened species, Red book, IUCN red list, vertebrates.

Введение

Антропогенный пресс на биосферу неуклонно возрастает. Все большее число видов переходит в категории уязвимых, редких и охраняемых¹. Одной из наиболее эффективных мер по их сохранению является создание особо охраняемых природных территорий, в том числе заповедников [25–27]. Ожидается, что из-за полного запрета деятельности человека они станут убежищами для уязвимых видов. Одним из них является Нижне-Свирский заповедник, расположенный у восточного берега Ладожского озера (рис. 1). Он охватывает значительную территорию – 42390 га. В прошлом на ней существовало два населенных пункта и велась разнообразная хозяйственная деятельность – в основном, вырубка леса, вылов рыбы и в небольшом объеме – сельское хозяйство. К 1980 году это было в значительной степени свернуто, а затем, в связи с созданием заповедника, практически полностью пре-

¹ Summary statistics. <https://www.iucnredlist.org/resources/summary-statistics>.

кращено. Считалось, что часть лугов следует поддерживать, то есть скашивать траву, но это выполнялось только в первые годы существования заповедника и не очень активно. С тех пор никакого вмешательства в естественные процессы в нем практически не происходит. Таким образом, не менее 40 лет на территории происходит самовосстановление природных комплексов. Этот срок уже достаточно большой, чтобы можно было дать оценку происходящему, в частности, в отношении сохранения редких и уязвимых видов. Позвоночные животные привлекают особое внимание в данном случае, поскольку для их существования требуется относительно большое пространство, и оно включает местообитания множества других организмов. В связи с этим позвоночные являются информативным биологическим индикатором. В настоящей работе представлена актуализация сведений об уязвимых позвоночных Нижне-Свирского заповедника, что дает основание обсудить общие проблемы их сохранения.

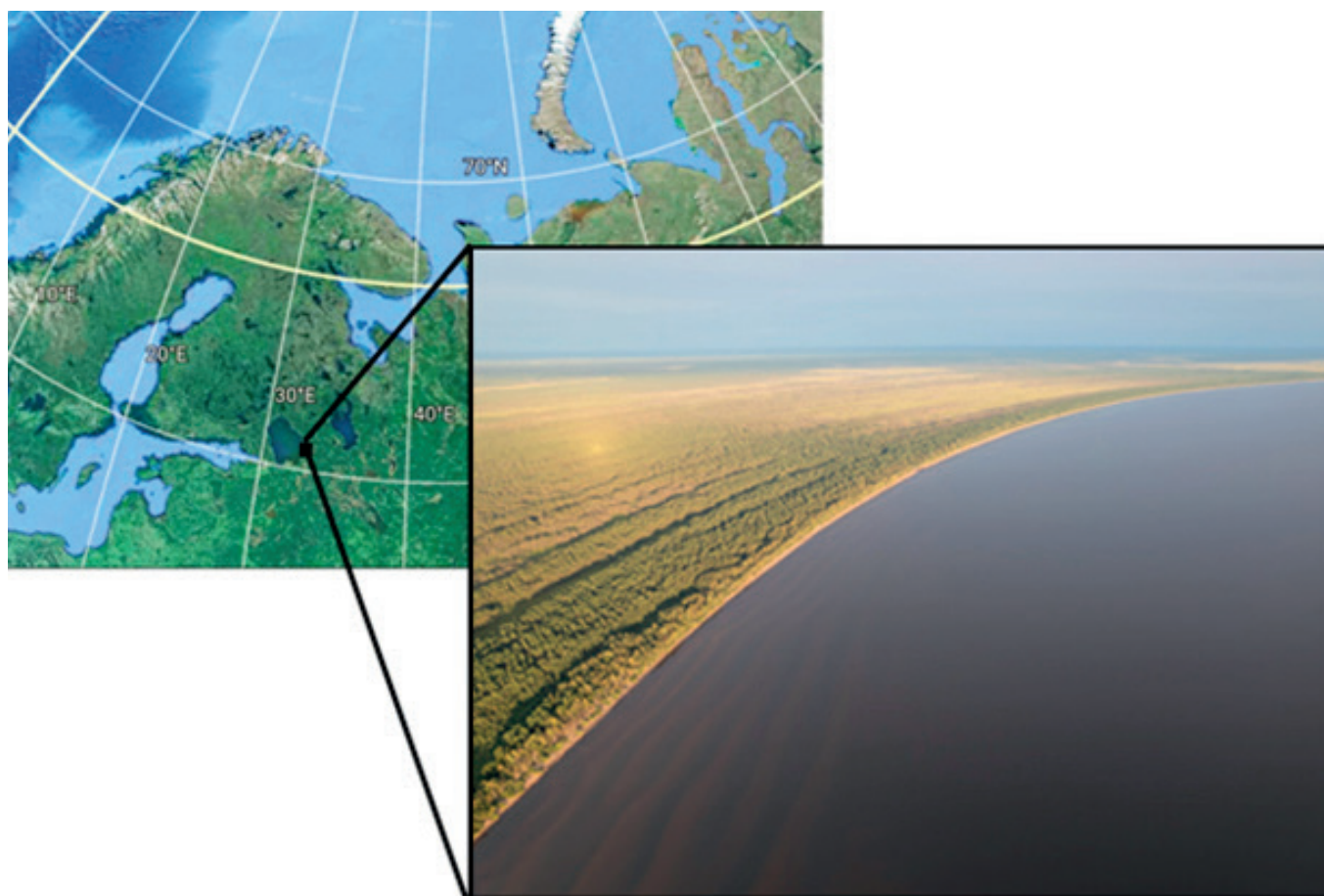


Рис. 1. Расположение Нижне-Свирского государственного природного заповедника

Методы

Для сбора сведений был проведен анализ материалов «Летописи природы» и других документов Нижне-Свирского заповедника, публикаций, а также результатов недавних наблюдений. На территории заповедника расположена Ладожская орнитологическая станция, которая служит базой для наблюдений птиц и других животных. Результаты работы станции также были использованы [6–15, 22, 23]. С 2018 года на территории заповедника установлены фотоловушки, которые регистрируют встречи млекопитающих. С 2012 года выполняются наблюдения за летучими мышами с помощью ультразвукового детектора.

В качестве уязвимых видов расценивались те, которые или занесены в Красную книгу Российской Федерации², или же отнесены к «угрожаемым» или «почти угрожаемым» в Красном списке Международного Союза охраны природы МСОП [17]. Региональные Красные книги в данном случае оказались недостаточно информативными. В процессе подготовки исследования выяснилось, что их много, и они противоречат друг другу. Заповедник расположен на территории, для которой создано, наверное, наибольшее число региональных Красных книг. Кроме Красной книги Ленинградской области [3], в которой расположен заповедник, были составлены Красная книга Восточной Финноскандии [21] и Красная книга Балтийского региона [20]. Заповедник расположен у границы с Республикой Карелия, для которой также составлена Красная книга [14]. Красные списки Хелком [18, 19], Красная книга Санкт-Петербурга [5] также связаны с оценкой местной природы. Но все эти книги между

² Приказ от 24 марта 2020 года № 162 «Об утверждении перечня объектов животного мира, занесенных в Красную книгу Российской Федерации». Министерство природных ресурсов и экологии Российской Федерации.

собой практически не скоординированы [1]. К тому же в них указано множество видов, которые уязвимы фактически не являются – например, относительно южные животные, которые быстро расселяются на север в недавнее время, притом что в основной части ареала они стабильно существуют в большом числе (еж *Erinaceus europeus*, жерех *Aspius aspius*, белоглазка *Ballerus sapa* и др.).

Результаты и обсуждение

Всего на территории заповедника было зарегистрировано 35 видов уязвимых позвоночных – 33 вида птиц (табл. 1) и два вида млекопитающих – прудовая ночница, *Myotis dasycneme* и кольчатая нерпа *Phoca hispida*, а точнее – ее местный подвид, ладожская нерпа *Ph. h. ladogensis*. Прудовая ночница была обнаружена только в 2021 году во время миграций (несколько особей наблюдались весной, одна особь была поймана на Ладожской орнитологической станции осенью). Ладожская нерпа встречается на дрейфующих льдинах во время линьки весной и, изредка, в летний период. Некоторые уязвимые виды птиц часто попадают в поле зрения – в особенности скопа и орлан-белохвост (рис. 2).

У водных границ заповедника происходит миграция рыб трех видов, местные популяции которых занесены в Красную книгу России, – сиг (*Coregonus lavaretus*) (свирский сиг), атлантический лосось (*Salmo salar*) (пресноводный лосось) и кумжа (*Salmo trutta*) (популяции бассейна Балтийского моря). Однако в самом заповеднике их нерестилища отсутствуют, так же как и места для продолжительного пребывания. В прошлом на территории заповедника обитала европейская норка (*Mustela lutreola*) – вид, который считается критически угрожаемым в Красном списке МСОП. С 1990-х годов достоверных сообщений



а



б

Рис. 2. Орлан-белохвост (а) и скопа (б) – уязвимые виды птиц, гнездящиеся на территории Нижне-Свирского заповедника

Уязвимые виды птиц, регистрировавшиеся на территории Нижне-Свирского заповедника

Вид	Категория Красного списка Международного союза охраны природы*, тенденции изменения численности	Включение в Красную книгу России	Годы наблюдений	Характер пребывания
Европейская чернозобая гагара <i>Gavia arctica arctica</i>	“least concern” уменьшается	+	1980–2020	Регулярно, на пролете
Красношейная поганка <i>Podiceps auritus</i>	“vulnerable” уменьшается	+	1980–1999	Нерегулярно, залеты
Черный аист <i>Ciconia nigra</i>	“least concern” неизвестно	+	1980–2016	Нерегулярно, залеты
Атлантическая черная казарка <i>Branta bernicla hrota</i>	“least concern” стабильна	+	1980–2020	Нерегулярно, на пролете
Пискулька <i>Anser erythropus</i>	“vulnerable” уменьшается	+	1980–1999	Нерегулярно, на пролете
Серый гусь <i>Anser anser</i>	“least concern” увеличивается	+	1980–2017	Нерегулярно, на пролете
Малый лебедь <i>Cygnus bewickii</i>	–	+	1980–2020	Регулярно, на пролете
Красноголовый нырок <i>Aythya ferina</i>	“vulnerable” уменьшается	–	1980–2005	Нерегулярно, на пролете
Турпан <i>Melanitta fusca</i>	“vulnerable” уменьшается	–	1980–2020	Нерегулярно, на пролете
Скопа <i>Pandion haliaetus</i>	“least concern” увеличивается	+	1980–2020	Регулярно, на пролете, гнездится до 5 пар
Степной лунь <i>Circus macrourus</i>	“near-threatened” уменьшается	+	2012–2019	Нерегулярно, залеты
Большой подорлик <i>Aquila clanga</i>	“vulnerable” уменьшается	+	1980–2020	Нерегулярно, залеты
Малый подорлик <i>Aquila pomarina</i>	“least concern” стабильна	+	2007–2020	Нерегулярно, залеты
Беркут <i>Aquila chrysaetos</i>	“least concern” стабильна	+	1980–2020	Регулярно, на пролете; до 2004 года гнездилась 1 пара
Орлан-белохвост <i>Haliaeetus albicilla</i>	“least concern” увеличивается	+	Регулярно 1980–2020	На пролете, гнездится до 5–6 пар
Кречет <i>Falco rusticolus</i>	“least concern” стабильна	+	1980–1994	Нерегулярно, залеты
Сапсан <i>Falco peregrinus</i>	“least concern” увеличивается	+	1980–2020	Нерегулярно, залеты

Вид	Категория Красного списка Международного союза охраны природы*, тенденции изменения численности	Включение в Красную книгу России	Годы наблюдений	Характер пребывания
Кобчик <i>Falco vespertinus</i>	“vulnerable” уменьшается	+	1980–2020	Нерегулярно, на пролете и на гнездовании
Среднерусская белая куропатка <i>Lagopus lagopus rossicus</i>	“least concern” стабильна	+	1980–2020	Регулярно, на гнездовании
Кулик-сорока <i>Haematopus ostralegus longipes</i>	“near-threatened” уменьшается	+	1980–2020	Регулярно, на пролете
Чернозобик балтийский <i>Calidris alpina schinzii</i>	“least concern” сокращается	+	1980–2020	Регулярно, на пролете
Большой кроншнеп <i>Numenius arquata</i>	“near-threatened” уменьшается	–	1980–2020	Регулярно, на пролете и на гнездовании
Большой веретенник <i>Limosa limosa</i>	“near-threatened” стабильна	–	1986–2020	Регулярно, на пролете и на гнездовании
Чибис <i>Vanellus vanellus</i>	“near-threatened” уменьшается	–	1980–2020	Регулярно, на пролете и на гнездовании
Клуша <i>Larus fuscus</i>	“least concern” увеличивается	+	1980–2017	Нерегулярно, залеты
Чеграва <i>Hydroprogne caspia</i>	“least concern” стабильна	+	1980-е	Нерегулярно, залеты
Малая крачка <i>Sterna albifrons</i>	“least concern” уменьшается	+	1980-е	Нерегулярно, залеты
Филин <i>Bubo bubo</i>	“least concern” увеличивается	+	1980–2014	Нерегулярно, кочевка
Обыкновенная горлица <i>Streptopelia turtur</i>	“vulnerable” уменьшается	+	Нерегулярно 1980–2020	На пролете/ гнездовании, не подтверждено в XXI веке
Верглевая камышевка <i>Acrocephalus paludicola</i>	“vulnerable” уменьшается	+	2006	Единственная регистрация, залет
Европейская белая лазоревка <i>Parus cyaneus cyaneus</i>	“least concern” уменьшается	+	1980–2000	Нерегулярно, залеты
Дубровник <i>Emberiza aureola</i>	“critically endangered” уменьшается	+	1980–2016	Нерегулярно, на пролете, до 2000 года – на пролете и на гнездовании
Овсянка-ремез <i>Emberiza rustica</i>	“vulnerable” уменьшается	+	1980–2020	Нерегулярно, на пролете и на гнездовании

* “Least concern” – вызывающий наименьшие опасения; “vulnerable” – уязвимый; “critically endangered” – находящийся на грани полного исчезновения; “near-threatened” – находящийся в состоянии, близком к угрожаемому¹.

³ <https://portals.iucn.org/library/sites/library/files/documents/RL-2001-001-Ru.pdf>

о регистрации этого вида неизвестно, притом что ее аналог и конкурент – американская норка (*Neovision vison*) – часто наблюдался.

По-видимому, практически все виды уязвимых млекопитающих и птиц, которых можно было бы ожидать на территории Нижне-Сви́рского заповедника, хоть как-то в нем регистрировались. Однако в подавляющем большинстве случаев эти регистрации относятся к редким залетам или непродолжительному пребыванию во время миграций. Из 35 видов всего 8–10 в нем обитают относительно стабильно, притом что половина из них – или в крайне незначительном числе, или не наблюдались в недавнее время. Таким образом, оказалось, что даже в условиях полного отсутствия антропогенного пресса большая часть видов, включенных в списки уязвимых, могут и не встречаться. Это можно отчасти объяснить тем, что ряд таких видов являются стенобионтными и малочисленными по естественным причинам; для их существования нужны специфические условия, которые на территории заповедника не сложились. Но очевидно, что большая часть уязвимых видов сделались таковыми из-за негативных антропогенных воздействий – прямого истребления и разрушения местообитаний. В нашем случае уязвимые виды, регистрировавшиеся в заповеднике, могут использовать его территорию только в определенные сезоны; в другое время они, очевидно, продолжают испытывать негативные воздействия. Существенно также, что несмотря на большую площадь заповедник все равно мал для многих животных. Особо охраняемые природные территории часто создаются в тех условиях, когда не возникает серьезного конфликта с хозяйственной деятельностью человека. В условиях Северо-Запада России наименее востребованным в хозяйственном смысле природным комплексом являются болота. Соответственно, большая часть особо охраняемых территорий – болота. Это хорошо прослеживается в Ленинградской области [2]. Заповедник во многом этому «правилу» подчиняется. Болота занимают половину его площади, и получается, что для «неболотных» видов места остается не так много. И наоборот – для «болотных» видов заповедник действительно представляет собой хорошее убежище. Оказалось, что в нем гнездятся кулики, которые все чаще переходят в разряд редких и уязвимых согласно оценкам МСОП.

Здесь уместно отметить, что выполненный анализ в очередной раз выявил существенные различия Красного списка МСОП и Красной книги России, так же как и необходимость их совершенствования. Эти два документа между собой очень мало связаны [24], и не

совсем ясно, какой эффективнее в природоохранном смысле. Одни виды считаются редкими в России, а в Красном списке МСОП они таковыми не считаются, хотя на территории России располагается значительная часть их ареала, или наоборот – некоторые виды в России считаются обычными или даже охотничьими, а согласно Красному списку МСОП они внушают опасения. В нашем случае первый вариант часто относится к хищным птицам, а второй – к куликам и водоплавающим птицам. При всем при этом категория Красного списка МСОП “least concern” (LC) не перестает вводить в заблуждение общественность. Если вид указан в Красном списке, то ожидается, что он уязвим и требует охраны, но в Красный список угрожаемых видов МСОП в новом тысячелетии вносят и виды «неугрожаемые», то есть его название не соответствует содержанию. Для «неугрожаемых» видов введена категория “least concern”, «наименьшие опасения» (серая крыса, домовая мышь, например, в нем также указаны в этом качестве). Читатели часто расценивают это так, как будто бы “least concern” – все равно внушающие опасения, хотя и меньшие, чем другие. Это проявляется даже в последней версии Красной книги России. В ней в ряде случаев для видов указана категория «НО», «наименьшие опасения», соответствующая “LC”. Категории «неоцененные», «недостаток данных» прибавляют подобные недоразумения. Категория “near-threatened”, «почти угрожаемые», тоже этому способствует. Когда идет речь о составлении списка, то важна определенность – считать вид угрожаемым или нет? Чтобы «окончательно» решить эту проблему, в руководстве по ведению Красного списка МСОП сказано, что даже если вид не вызывает опасений (относится к категории “least concern”), то он все равно может требовать охраны [16]. На том «круг замкнулся», то есть стало совсем трудно объяснить, какой список предъявить администрации, ответственной за сохранение видов.

Выводы

Небольшое число уязвимых видов в условиях заповедного режима указывает на то, что создание заповедников может оказаться недостаточным для решения проблемы их сохранения. Для этого нужны различные другие меры. Каждый уязвимый вид требует индивидуального подхода, исследований распространения и численности, выявления местообитаний и разработки соответствующих природоохранных мероприятий. Существующие базы данных по уязвимым видам – красные книги и красные списки – требуют координации и совершенствования методологии.

Литература

Список русскоязычной литературы

1. Кириллова ЮА. Анализ эффективности Красных книг и Красных списков на примере территории Санкт-Петербурга и Ленинградской области. Выпускная квалификационная работа магистра. СПб.: СПбГУ; 2017. 85 с.
2. Ковалев ДН, Носков ГА, Носкова МГ, Попов ИЮ, Рымкевич ТА. Концепция формирования региональных систем особо охраняемых природных территорий (на примере Санкт-Петербурга и Ленинградской области). Часть I. Экологические аспекты. Биосфера. 2012;4(2):393-428.
3. Красная книга Ленинградской области. Животные. СПб.: Папирус; 2018. 560 с.
4. Красная книга Республики Карелия. Петрозаводск: Карелия; 2007. 364 с.
5. Красная книга Санкт-Петербурга. СПб.: Дитон; 2018. 568 с.
6. Носков ГА, Зимин ВБ, Резвый СП. Миграции птиц на Ладожском озере. Сообщения Прибалтийской комиссии по изучению миграций птиц. 1975;8:3-51.
7. Носков ГА, Зимин ВБ, Резвый СП, Рымкевич ТА, Лапшин НВ, Головань ВИ. Птицы Ладожского орнитологического стационара и его окрестностей. Экология птиц Приладожья. Тр. Биол. НИИ. 1981;32:3-86.
8. Носков ГА, Смирнов ОП. Миграции птиц в Свирской губе Ладожского озера осенью 1997 года. Материалы по программе «Изучение состояния популяций мигрирующих птиц и тенденции их изменения в России». 1998;2:97-107.
9. Носков ГА, Антипин МА, Бабушкина ОВ, Бояринова ЮГ, Гагинская АР, Иовченко НП, Рымкевич ТА, Рычкова АЛ, Смирнов ОП, Стариков ДА, Филимонова НС. Летние и осенние миграции птиц в Свирской губе Ладожского озера. Изучение динамики популяций мигрирующих птиц и тенденций их изменений на Северо-Западе России. 2006;5:53-82.
10. Носков ГА, Рымкевич ТА, Гагинская АР. Ред. Миграции птиц Северо-Запада России. Нево-робьиные. СПб.: АНО ЛА «Профессионал»; 2016. 657 с.
11. Носков ГА, Лапшин НВ, Рымкевич ТА. Ред. Миграции птиц северо-запада России: воробьиные. СПб.: Реноме; 2020. 529 с.
12. Резвый СП. Свирская губа Ладожского озера. Матер. Первого Семинара по Программе «Изучение состояния популяций мигрирующих птиц и тенденции их изменений в России». М.-СПб. 1997:33-41.
13. Стариков ДА, Носков ГА, Бабушкина ОВ, Бояринова ЮГ, Гагинская АР, Иовченко НП, Рымкевич ТА, Рычкова АЛ, Филимонова НС. Результаты наблюдений за весенними миграциями птиц в окрестностях Ладожской орнитологической станции в 2005–2007 гг. Изучение динамики популяций мигрирующих птиц и тенденций их изменений на Северо-Западе России. 2009а;6:27-44.
14. Стариков ДА, Носков ГА, Бабушкина ОВ, Бояринова ЮГ, Гагинская АР, Иовченко НП, Рымкевич ТА, Рычкова АЛ, Филимонова НС. Результаты наблюдений за летними и осенними миграциями птиц в окрестностях Ладожской орнитологической станции в 2005–2007 гг. Изучение динамики популяций мигрирующих птиц и тенденций их изменений на Северо-Западе России. 2009б;6:49-70.

Общий список литературы/Reference List

1. Kirillova YA. [Analysis of the effectiveness of red books and red lists by the example of Saint-Petersburg and Laningradskaya oblast]. Ms thesis. SPb: SPbGU; 2017. 85 p. (In Russ.)
2. Kovalev DN, Noskov GA, Noskova MG, Popov IYu, Rymkevich TA. [Concept of formation of regional systems of protected areas (by the example of Saint-Petersburg and Leningradskaya oblast). Part I. Ecological aspects]. Biosfera. 2012;4(2):393-428. (In Russ.)
3. Krasnaya kniga Leningradskoy oblasti. Zhivotniye. SPb.: Papirus; 2018. 560 p. [Red book of Leningradskaya oblast. Animals]. (In Russ.)
4. Krasnaya kniga respubliky Karelia. Petrozavodsk: Karelia; 2007. 364 p. [Red book of Karelia]. (In Russ.)
5. Krasnaya kniga Sankt-Petersburga. SPb: Diton; 2018. 568 p. [Red book of Saint-Petersburg]. (In Russ.)
6. Noskov GA, Zimin VB, Rezvy SP. [Migrations of birds on Ladoga Lake]. Soobsheniya Prubaltiyskoy komissii po izuchniyu migratsiy ptiz. 1975;8:3-51. (In Russ.)

7. Noskov GA, Zimin VB, Rezvy SP, Rymkevich TA, Lapshin NV, Golovan VI. [Birds of Ladoga ornithological station and around it]. *Ecologia ptiz Priladozhiya. Trudy Biol. NII.* 1981;32:3-86. (In Russ.)
8. Noskov GA, Smirnov OP. [Migrations of birds in Svir bay of Ladoga Lake in autumn 1997]. *Mateialy po programme "Izucheniye sostoyaniya populatsiy migriruyushikh ptiz I tendentsiy ikh izmeneniya v Rossii"*. 1998;2:97-107. (In Russ.)
9. Noskov GA, Antipin MA, Babushkina OV, Boyarinova YG, Gaginskaya AR, Iovchenko NP, Rymkevich TA, Rychkova TA, Smirnov OP, Starikov DA, Filimonova NS. [Summer and autumn migrations of birds in Svir bay of Ladoga Lake]. *Izucheniye dinamiki populatsiy migriruyushikh ptiz I tendentsiy ikh izmeneniya na Severo-Zapade Rossii.* 2006;5:53-82. (In Russ.)
10. Noskov GA, Lapshin NV, Rymkevich TA, Eds. [Migrations of birds of Northwest Russia. Nonpasserins]. SPb: Professional; 2016. 657 p. (In Russ.)
11. Noskov GA, Lapshin NV, Rymkevich TA, Eds. [Migrations of birds of Northwest Russia. Passerins]. SPb: Renome; 2020. 529 p. (In Russ.)
12. Rezvy SP. [Svir bay of Ladoga Leke]. *Materialy Pervogo Seminara po programme "Izucheniye sostoyaniya populatsiy migriruyushikh ptiz i tendentsiy ikh izmeneniya v Rossii"*. M.-SPb. 1997:33-41. (In Russ.)
13. Starikov DA, Noskov GA, Babushkina OV, Boyarinova YG, Gaginskaya AR, Iovchenko NP, Rymkevich TA, Rychkova AL, Filimonova NS. [Results of observations of spring migrations of birds at the Ladoga ornithological station in 2005-2007]. *Izucheniye dinamiki populatsiy ptiz i tendentsiy ikh izmeneniy na Severo-Zapade Rossii.* 2009a;6:27-44. (In Russ.)
14. Starikov DA, Noskov GA, Babushkina OV, Boyarinova YG, Gaginskaya AR, Iovchenko NP, Rymkevich TA, Rychkova AL, Filimonova NS. [Results of observations of summer and autumn migrations of birds at the Ladoga ornithological station in 2005-2007]. *Izucheniye dinamiki populatsiy ptiz i tendentsiy ikh izmeneniy na Severo-Zapade Rossii.* 2009b;6:49-70. (In Russ.)
15. Gaginskaya AR, Luleeva DS, Noskov GA, Rymkevich TA, Fertikova KP, Smirnov OP. Spring bird migration in the Svir Bay of Lake Ladoga in 1999. *Study of the Status and Trends of Migratory Bird Populations in Russia.* 2001;3:45-50.
16. IUCN. IUCN Red List Categories and Criteria: Version 3.1. Second edition. Gland, Switzerland and Cambridge, UK: IUCN. 2012. iv + 32 p.
17. IUCN. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2021-3. 2022. <https://www.iucnredlist.org>
18. HELCOM lists of threatened and/ or declining species and biotopes/habitats in the Baltic Sea area. *Baltic Sea Environmental Proceedings, HELCOM.* Helsinki Commission. Helsinki, 2007; 113. 18 p.
19. HELCOM Red List of Baltic Sea species in danger of becoming extinct. *Baltic Sea Environmental Proceedings. HELCOM, Helsinki Commission.* Helsinki, 2013. 140. 106 p.
20. Ingelög T, Andersson R, Tjernberg M. Red Data Book of the Baltic Sea Region, Part I. List of Threatened Vascular Plants and Vertebrates. Uppsala: Swedish Threatened Species Unit, in cooperation with Institute of Biology, Riga, 1993. 95 p.
21. Kotiranta H. Ed. Red data book of East Fennoscandia. Helsinki Ministry of the Environment, Finnish Environment Institute, Botanical Museum, Finnish Museum of Natural History. 1998. 351 p.
22. Noskov GA, Smirnov OP, Rymkevich TA. Autumn bird migration in the Svir Bay of Lake Ladoga in 1998. *Study of the Status and Trends of Migratory Bird Populations in Russia.* 2001; 3: 39-43. (In Russ.)
23. Noskov GA, Rymkevich TA, Smirnov OP. Spring bird migrations in the Southern Ladoga area. *Study of the Status and Trends of Migratory Bird Populations in Russia.* 2002; 4: 29-42. (In Russ.)
24. Popov I, Fadeeva A, Palenova E, Shamilishvily G, Gorin K, Burdo A, Melchakova E, Trofimova Y, Sukristik V, Morova N, Kroo K, Kirillova Y. Effectiveness of "the IUCN red list of threatened species" application on a regional scale: Current state of the "red data books" of Russia. *Biological Communications.* 2017; 62 (1): 57-60.
25. Pringle RM. Upgrading protected areas to conserve wild biodiversity. *Nature.* 2017;546(7656):91-9.
26. Soutullo A. Extent of the Global Network of Terrestrial Protected Areas. *Conservation Biology.* 2010.24(2):362-3.
27. Watson J, Dudley N, Segan D, Hocking M. The performance and potential of protected areas. *Nature.* 2014;515:67-73.





Подписано в печать 29.06.2022.

Дата выхода в свет 19.07.2022 10:21.

Отпечатано в типографии ООО "Типография Лесник":

197374, Санкт-Петербург, ул. Сабировская, 37.

Тел.: +7 (812) 649-73-14.

Тираж 700 экз.

Цена свободная

Адрес издателя и редакции:

197110, Санкт-Петербург, Большая Разночинная ул., д. 28; тел./факс: (812) 415-41-61

Учредитель: Фонд научных исследований "XXI век"

Главный редактор: Розенберг Геннадий Самуилович