

2023

T. 15, № 2

МЕЖДИСЦИПЛИНАРНЫЙ НАУЧНЫЙ
И ПРИКЛАДНОЙ ЖУРНАЛ



БИОСФЕРА

ISSN 2077-1371 / www.21bs.ru

**МОДЕЛИРОВАНИЕ СРЕДНЕЙ
ВЫСОТЫ ДРЕВОСТОЕВ
ДВУХВОЙНЫХ СОСЕН
(ПОДРОД *PINUS* L.)
В КЛИМАТИЧЕСКИХ
ГРАДИЕНТАХ ЕВРАЗИИ**
В.А. Усольцев, И.С. Цепордей
*MODELING THE AVERAGE HEIGHT
OF STANDS OF TWO-NEEDED PINES
(SUBGENUS *PINUS* L.) IN CLIMATIC
GRADIENTS OF EURASIA*
V.A. Usoltsev, I.S. Tsepordey

**РЕКРЕАЦИОННОЕ ВОЗДЕЙСТВИЕ
НА ОСОБО ОХРАНЯЕМЫЕ
ПРИРОДНЫЕ ТЕРРИТОРИИ
РАЗЛИЧНЫХ КАТЕГОРИЙ**
В.Н. Большаков и соавт.
*RECREATIONAL IMPACT
ON SPECIAL PROTECTED AREAS
OF VARIOUS CATEGORIES*
V.N. Bolshakov et al.

**МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ
АСПЕКТЫ РАЗВИТИЯ СТРЕССА
У РЫБ В УСЛОВИЯХ ИЗМЕНЕНИЙ
КЛИМАТА И ИНТЕНСИФИКАЦИИ
АНТРОПОГЕННОЙ НАГРУЗКИ
НА ВОДОЕМЫ СРЕДНЕЙ
И НИЖНЕЙ ВОЛГИ**
А.К. Минеев
*MORPHOPHYSIOLOGICAL ASPECTS
OF STRESS DEVELOPMENT IN FISHES
UNDER CLIMATE CHANGES AND
INCREASING ANTHROPOGENIC LOAD
ON WATER BASINS IN MIDDLE
AND LOWER VOLGA REGIONS*
A.K. Mineev



©OTO: BERNHARD SCHLOR, FLICKR.COM

© 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 15, № 2

Санкт-Петербург
2023



BIOSPHERE

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

Vol. 15, No. 2

Saint Petersburg
2023

© «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. KORCHAGINA

ВЕРСТКА: Т.А. СЛАЩЕВА

LAYOUT: T.A. SLASCHEVA

КОРРЕКТОР: Н.А. НАТАРОВА

PROOFREADING: N.A. NATAROVA

АДМИН САЙТА:**И.В. ПЕРЕСКОКОВ**

SITE ADMIN:

I.V.PERESKOKOV

Е.В. Абакумов (С.-Петербург) E.V. Abakumov (Saint Petersburg)**Э.В. Баркова (Москва) E.V. Barkova (Moscow)****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)****В.В. Глупов (Новосибирск) V.V. Glupov (Novosibirsk)****М.Д. Голубовский (Окленд, США) M.D. Golubovsky (Oakland, CA, USA)****В.А. Драгавцев (С.-Петербург) V.A. Dragavtsev (Saint Petersburg)****Г.В. Жижин (С.-Петербург) G.V. Zhizhin (Saint Petersburg)****Т.Д. Зинченко (Тольятти) T.D. Zinchenko (Togliatti)****Г.А. Ивахненко (С.-Петербург) G.A. Ivakhnenko (Saint Petersburg)****Г.А. Исаченко (С.-Петербург) G.A. Isachenko (Saint Petersburg)****Л.М. Кавеленова (Самара) L.M. Kavelenova (Samara)****Н.А. Кашулин (Апатиты) N.A. Kashulin (Apatity)****М. Клявинш (Рига, Латвия) M. Klavins (Riga, Latvia)****С.В. Кривовичев (С.-Петербург) S.V. Krivovichev (Saint Petersburg)****Г.Р. Кудоярова (Уфа) G.R. Kudoyarova (Ufa)****А.Ю. Кулагин (Уфа) A.Yu. Kulagin (Ufa)****М.Д. Магомедов (Махачкала) M.D. Magomedov (Makhachkala)****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)****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)****А.Л. Рижинашвили (С.-Петербург) A.L. Rizhinashvili****Г.А. Софронов (С.-Петербург) G.A. Sofronov (Saint Petersburg)****В.М. Тарбаева (С.-Петербург) V.M. Tarbayeva (Saint Petersburg)****Ф.А. Темботова (Нальчик) F.A. Tembotova (Nalchik)****И.А. Тихонович (С.-Петербург) I.A. Tikhonovich (Saint Petersburg)****М.Д. Уфимцева (С.-Петербург) M.D. Ufimtseva (Saint Petersburg)****М.А. Филатов (Сургут) M.A. Filatov (Surgut)****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

ТЕОРИЯ / THEORY

83

МОДЕЛИРОВАНИЕ СРЕДНЕЙ ВЫСОТЫ ДРЕВОСТОЕВ ДВУХВОЙНЫХ СОСЕН (ПОДРОД PINUS L.) В КЛИМАТИЧЕСКИХ ГРАДИЕНТАХ ЕВРАЗИИ

В.А. Усольцев, И.С. Цепордей

MODELING THE AVERAGE HEIGHT OF STANDS OF TWO-NEEDED PINES (SUBGENUS PINUS L.) IN CLIMATIC GRADIENTS OF EURASIA
V.A. Usoltsev, I.S. Tsepordey

128

MORPHOPHYSIOLOGICAL ASPECTS OF STRESS DEVELOPMENT IN FISHES UNDER CLIMATE CHANGES AND INCREASING ANTHROPOGENIC LOAD ON WATER BASINS IN MIDDLE AND LOWER VOLGA REGIONS

A.K. Mineev

ОСОБЕННОСТИ ПОРАЖЕННОСТИ СТВОЛОВОЙ ГНИЛЬЮ БЕРЕЗНЯКОВ В ЛЕСАХ КРАСНОЯРСКОЙ ГРУППЫ РАЙОНОВ

А.И. Татаринцев, Н.П. Мельниченко

CHARACTERISTICS OF BIRCH WOODS DAMAGE CAUSED BY STEM ROT IN THE KRASNOYARSK GROUP OF TERRITORIES
A.I. Tatarintsev, N.P. Melnichenko

ПРАКТИКА / PRACTICE

138

ПЛЕЙСТОЦЕНОВЫЙ ПАРК И ПРИЧИНЫ ВЫМИРАНИЯ МАМОНТОВ

И.Ю. Попов

THE PLEISTOCENE PARK AND THE CAUSES OF MAMMOTH EXTINCTION
I.Yu. Popov

91

РЕКРЕАЦИОННОЕ ВОЗДЕЙСТВИЕ НА ОСОБО ОХРАНЯЕМЫЕ ПРИРОДНЫЕ ТЕРРИТОРИИ РАЗЛИЧНЫХ КАТЕГОРИЙ

В.Н. Большаков, А.В. Гилев, М.Г. Головатин, И.А. Кузнецова, Л.А. Пустовалова, Л.Н. Степанов

RECREATIONAL IMPACT ON SPECIAL PROTECTED AREAS OF VARIOUS CATEGORIES
V.N. Bolshakov, A.V. Gilev, M.G. Golovatin, I.A. Kuznetsova, L.A. Pustovalova, L.N. Stepanov

ЗДРАВООХРАНЕНИЕ / HEALTHCARE

146

ПРОЯВЛЕНИЯ АДАПТАЦИИ 14-ЛЕТНИХ ПОДРОСТКОВ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ИХ ПОЛА К ПРОЖИВАНИЮ В СРЕДНИХ ИЛИ СЕВЕРНЫХ ШИРОТАХ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ ПРИ ВЫСОКОМ УРОВНЕ ТЕХНОГЕННОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ

Д.А. Кузнецова, О.Ю. Беспятых, Е.Н. Сизова

MANIFESTATIONS OF ADAPTATION OF 14-YEAR-OLD ADOLESCENTS, DEPENDING ON THEIR GENDER, TO LIVING IN THE MIDDLE OR NORTHERN LATITUDES OF THE EUROPEAN PART OF RUSSIA FEATURING HIGH LEVELS OF TECHNOGENIC POLLUTION
D.A. Kuznetsova, O.Yu. Bespyatykh, E.N. Sizova

107

ВИДОВАЯ ИДЕНТИФИКАЦИЯ HETEROBASIDION ANNOSUM (FR.) ВРЕФ. В ОЧАГАХ УСЫХАНИЯ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ НА ТЕРРИТОРИИ НАЦИОНАЛЬНОГО ПАРКА «ШУШЕНСКИЙ БОР»

М.А. Шеллер, А.И. Татаринцев, Т.В. Сухих, А.А. Ибе, П.В. Михайлов
IDENTIFICATION OF THE FUNGAL SPECIES HETEROBASIDION ANNOSUM (FR.) BREF. IN THE FOCI OF DRYING OF PINUS SYLVESTRIS PINES IN SHUSHENSKIY BOR NATIONAL PARK
M.A. Sheller, A.I. Tatarintsev, T.V. Sukhikh, A.A. Ibe, P.V. Mikhaylov

РЕЦЕНЗИИ И ДИСКУССИИ / VIEWS AND REVIEWS

153

Рецензия на книгу: ЗДОРОВЬЕ НАСЕЛЕНИЯ И ЗДОРОВЬЕ СРЕДЫ: PRO ET CONTRA (ТОЛЬЯТТИ, 2021)

О.И. Линева

Book review:
POPULATION HEALTH VS. ENVIRONMENTAL HEALTH: PRO ET CONTRA.
(TOGLIATTI, 2021)
O.I. Lineva

111

МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ РАЗВИТИЯ СТРЕССА У РЫБ В УСЛОВИЯХ ИЗМЕНЕНИЙ КЛИМАТА И ИНТЕНСИФИКАЦИИ АНТРОПОГЕННОЙ НАГРУЗКИ НА ВОДОЕМЫ СРЕДНЕЙ И НИЖНЕЙ ВОЛГИ

А.К. Минеев

156

Рецензия на книгу:

Е.Ю. Дорохина, Д.Е. Кучер, С.Г. Харченко
ЭКОНОМИКА ЗАМКНУТЫХ ЦИКЛОВ:
ТЕНДЕНЦИИ И ПЕРСПЕКТИВЫ
(М.: МАКС Пресс, 2023)

Г.С. Розенберг

Book review:

Ye.Yu. Dorokhina, D.Ye. Kucher, S.G. Kharchenko

CIRCULAR ECONOMY:

TRENDS AND PROSPECTS

(MOSCOW: MAKS PRESS, 2023)

G.S. Rozenberg

159

СОБЫТИЯ И КОММЕНТАРИИ /
EVENTS AND COMMENTS

К ДЕВЯНОСТОЛЕТИЮ ПРОФЕССОРА Е.В. РОЗЕНГАРТА:
ПУТЬ ОТ ХИМИИ КРАСИТЕЛЕЙ К
СРАВНИТЕЛЬНОЙ ЭНЗИМОЛОГИИ
ХОЛИНЭСТЕРАЗ

М.Л. Фирсов, Н.Е. Басова, Г.А. Оганесян
To the 90th anniversary of Professor Ye.V. Rozengart:

THE WAY FROM DYE CHEMISTRY TO
COMPARATIVE BIOCHEMISTRY OF
CHOLINESTERASES

M.L. Firsov, N.E. Basova, G.A. Oganessian



МОДЕЛИРОВАНИЕ СРЕДНЕЙ ВЫСОТЫ ДРЕВОСТОЕВ ДВУХВОЙНЫХ СОСЕН (ПОДРОД *PINUS* L.) В КЛИМАТИЧЕСКИХ ГРАДИЕНТАХ ЕВРАЗИИ

В.А. Усольцев^{1, 2*}, И.С. Цепордей²

¹ Уральский государственный лесотехнический университет
и ² Ботанический сад УрО РАН, Екатеринбург, Россия

* Эл. почта: Usoltsev50@mail.ru

Статья поступила в редакцию 22.01.2023; принята к печати 22.05.2023

В связи с изменением климата и попытками его стабилизации путем включения динамики биомассы управляемых лесов в углеродный цикл возрастает роль легко измеряемых показателей, достаточно адекватно отражающих биологическую продуктивность древостоев. Известно, что из всех таксационных показателей наиболее тесно коррелирует с продуктивностью высота древостоя. Однако моделирование высоты древостоя в климатических градиентах выполняется сегодня лишь на региональных уровнях в узких диапазонах климатических переменных, учитываемых порознь при игнорировании их совместного эффекта, а также без учета возрастной и ценотической структуры древостоев. В итоге обнаруживается очень слабая связь высоты древостоя с климатическими переменными или ее полное отсутствие. Мы попытались выяснить, насколько возрастает информативность климатических переменных при объяснении варьирования средней высоты древостоев, если расширить диапазон климатических переменных до трансконтинентального уровня. С использованием материалов 2390 определений средней высоты естественных древостоев и культур двухвойных сосен (подрод *Pinus* L.) из авторской базы данных мы разработали модель изменения средней высоты в связи с территориально распределенными температурами и осадками на территории Евразии, значимую на уровне $p < 0,001$. Впервые выявлено действие закона лимитирующего фактора (закон Либиха-Шелфорда) на трансконтинентальном уровне: в регионах достаточного увлажнения в качестве фактора, лимитирующего рост древостоя, выступает недостаток тепла, а по мере продвижения в регионы недостаточного увлажнения происходит смена лимитирующего фактора, коим становится избыток тепла. Установлено, что таксационные показатели объясняют 86%, а климатические переменные – около 11% изменчивости высоты древостоя. При прочих равных условиях средняя высота культур сосны выше, чем естественных древостоев, на 5%. Применив к полученной модели принцип пространственно-временного замещения, мы показали, что при предполагаемом повышении январской температуры на 1 °C средняя высота древостоев в условиях достаточного увлажнения может повыситься на 1–3%, а в условиях недостаточного увлажнения – снизиться на 0,5–1,6%. Соответственно, в случае снижения среднегодовых осадков на 20 мм в районах недостаточного теплообеспечения средняя высота может увеличиться на 0,9–2,9%, а в регионах достаточного теплообеспечения – снизиться на 0,6–1,7%.

Ключевые слова: высота древесного полога, закон Эйхгорна, закон лимитирующего фактора Либиха-Шелфорда, градиенты температур и осадков, принцип пространственно-временного замещения.

MODELING THE AVERAGE HEIGHT OF STANDS OF TWO-NEEDED PINES (SUBGENUS *PINUS* L.) IN CLIMATIC GRADIENTS OF EURASIA

V.A. Usoltsev^{1, 2*}, I.S. Tsepordey²

¹ Ural State Forest Engineering University and ² Botanical Garden of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Yekaterinburg, Russia

* Email: Usoltsev50@mail.ru

Due to climate changes and the attempts to stabilize it by including the biomass of managed forests in the carbon cycle, the role of easily measurable indicators that adequately reflect the biological productivity of stands is increasing. It is known that, among taxation indicators, stand height correlates most tightly with productivity. However, modeling the height of a stand in climatic gradients is being carried out currently only at regional levels within narrow ranges of climatic variables, which are taken into account separately while ignoring their combined effect as well as the age and cenotic structure of stands. As a result, the apparent correlations between stand heights and climatic variables are weak or absent. We attempted to find out how much the ability of climatic variables to explain the variation in the average height of stands is increased when the range of climatic variables is expanded up to the transcontinental level. We used the results of 2390 measurements of the average height of natural stands and plantations of two-needled pines (subgenus *Pinus* L.) obtained from the original authors' database. A model of changes in the average tree height over geographically distributed temperatures and precipitation levels in Eurasia has been developed, its significance level

corresponding to $p < 0.001$. For the first time, the effect of the Liebig-Shelford law of limiting factor was revealed at the transcontinental level: in the regions of a sufficient moisture, the lack of heat is the limiting factor of stand growth, whereas upon the transition to the regions of insufficient moisture, the limiting factor changes to heat excess. It was found that taxation indicators and climatic variables explain 86% and about 11%, respectively, of stand height variability. Anything else being equal, the average height of pine plantations is 5% above that of the natural stands. By applying the principle of space-for-time substitution to the model, we showed that, with an expected increase in January temperature by 1 °C, the average height of stands can increase by 1–3% in conditions of sufficient moisture and decrease by 0.5–1.6% in conditions of insufficient moisture. Accordingly, in the case of a decrease in average annual precipitation by 20 mm, the average height may increase by 0.9–2.9% in the areas of insufficient heat supply and decrease by 0.6–1.7% in the areas of sufficient heat supply.

Keywords: tree stand height, Eichhorn law, the Liebig-Shelford law of limiting factor, temperature and precipitation gradients, the principle of space-for-time substitution.

Введение

Понимание последствий изменения климата для роста деревьев необходимо для точного прогнозирования динамики лесов в будущих сценариях изменения климата [12]. В связи с изменением климата и попытками его стабилизации путем включения динамики фитомассы управляемых лесов в углеродный цикл возрастает роль легко измеряемых показателей, достаточно адекватно отражающих биологическую продуктивность древостоев. Известно, что из всех таксационных показателей в наиболее тесной корреляционной связи с продуктивностью находится высота древостоя [3, 7, 8].

Более 100 лет назад Ф. Эйхгорном при анализе связи запаса древостоев пихты с их высотой в разных классах бонитета было установлено, что запас является функцией высоты независимо от возраста и класса бонитета и что одной определенной высоте для всех классов бонитета соответствует один и тот же запас древостоя [17]. Затем этот же вывод был подтвержден для бука [18], а также для ели и сосны [20], и эта общая закономерность получила известность как расширенный закон Эйхгорна [9, 36]. Однако позднее разными авторами было доказано, что закон Эйхгорна не является всеобщим и дает смещения как в лучших, так и в худших условиях произрастания [9, 21, 25].

Несмотря на интенсивное развитие методов дистанционного зондирования лесного покрова, сохраняются неопределенности при оценке высоты полога на уровне как отдельного древостоя [22], так и лесного региона [30]. Глобальная база данных [34] дает оценки высоты полога лесных экосистем с помощью спутникового лидара GLAS с разрешением 1 км², что на несколько порядков превышает размер наземных пробных площадей, и это существенно усложняет калибровку данных дистанционного зондирования. Показано, что названная база дает завышение оценок небольших высот и занижение больших высот полога [42]. Сопоставление оценок высоты полога с помощью имеющихся сегодня нескольких систем лидарного космического зондирования показывает наличие расхождений в оценках до 3 м [35]. Однако на уровне местообитания (пробной площади) определение вы-

сот деревьев и древостоя с необходимой точностью не представляет проблемы, особенно с использованием воздушного лидарного зондирования с применением БПЛА (дронов) [31], а также – наземного лидарного сканирования [29].

Исследования показали, что в результате глобального изменения климата рост деревьев в высоких широтах положительно связан с повышением температуры [14, 15, 24], в более низких широтах повышенный дефицит воды, связанный с увеличением температуры, приводит к снижению роста деревьев [10, 16, 26, 33], а в засушливых районах происходит их интенсивное отмирание [32]. Однако исследование роста деревьев в высоту, выполненное на 16 видах Северной Америки по данным инвентаризации 37 тыс. насаждений, заложенных в период с 1600 по 1968 год, напротив, показало снижение роста некоторых видов в более высоких широтах и горах, что, возможно, было связано с повышением не температуры, а осадков, а во внутренних районах – с засухами [28]. По-видимому, во многих случаях происходит как взаимовлияние, так и замещение одного климатического фактора другим [5].

По материалам 300 тыс. пробных площадей, заложенных на территории Европы в различных растительных сообществах, в том числе лесных, полученных в «Европейском архиве растительности» [13], были проанализированы в климатических градиентах Европы несколько характеристик растительных сообществ, в том числе высота древостоев. В результате было установлено полное отсутствие связи высоты древостоев с климатическими градиентами Европы [23]. Анализ связи высоты деревьев с климатическими показателями на территории мерзлотных лиственничных лесов северо-восточной Азии без учета варьирования возрастной и ценотической структуры древостоев показал, что названная связь с температурой объясняет от 0,5 до 16%, а связь с годовыми осадками – лишь 7% варьирования высоты деревьев [30].

Поскольку известно, что высота древостоев имеет положительную связь с возрастом и отрицательную – с их густотой [6], анализ связи высоты древостоев с климатическими градиентами необходимо выполнять с учетом варьирования возрастной и ценотической

структуры древостоев. В целом, на глобальном уровне характер увеличения или снижения темпов роста деревьев и древостоев в связи с изменением климата все еще неясен [28].

В большинстве упомянутые исследования были выполнены на том или ином региональном уровне в сравнительно узких диапазонах климатических градиентов, причем влияние климатических факторов оценивалось порознь, а при одновременном учете, например, температур и осадков не учитывалось их взаимодействие (взаимовлияние, совместный эффект) [44]. Классический регрессионный анализ предполагает наличие ортогональности независимых переменных. В модели наземной фитомассы лиственницы на территории Китая [44] предполагалась подобная ортогональность действия температур и осадков. В реальных же условиях ортогональность природой не соблюдается, и температура с осадками действуют на продуктивность во взаимной связи и аддитивно [40].

Известно, что основной характеристикой адекватности регрессионной модели эмпирическим данным является коэффициент детерминации, который, в свою очередь, определяется соотношением общей и остаточной дисперсий. При одной и той же остаточной дисперсии адекватность модели тем выше, чем больше общая дисперсия. Если в наших примерах общая дисперсия определяется величиной диапазона климатических градиентов, то, чем меньше названные диапазоны, тем больше размер общей дисперсии приближается к размеру остаточной, а коэффициент детерминации соответственно стремится к нулю.

Ввиду изложенного возникает вопрос: какой степени адекватности регрессионной модели, описывающей зависимость высоты древостоя от климатических факторов, можно достичь при расширении их диапазона до трансконтинентального уровня при учете их совместного действия, а также возрастной и ценотической изменчивости древостоев. Расширение района исследования до трансконтинентального уровня предполагает включение в наш анализ не одного древесного вида, а совокупности видов, викарирующих в пределах рода (подрода) на территории континента.

Соответственно, в работе были поставлены следующие задачи:

- разработать модели изменения средней высоты естественных древостоев и культур двухвойных сосен (подрод *Pinus* L.) в связи с территориально распределенными данными температур и осадков на территории Евразии с учетом варьирования таксационных показателей древостоев;
- установить вклад определяющих факторов в объяснение изменчивости средней высоты древостоев;
- показать возможные изменения средней высоты древостоев в связи с предполагаемыми сдвигами температур и осадков.

Материалы и методы исследования

Для реализации поставленных задач исследования из сформированной ранее базы данных в количестве 8450 определений [37] были отобраны 2390 пробных площадей с данными о таксационных показателях древостоев двухвойных сосен, викарирующих в пределах подрода *Pinus* L. на территории Евразии. Данные о таксационных показателях были получены путем перечислительной таксации, включая 1640 естественных древостоев и 750 культур. Основной массив исходной информации представлен сосной обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), данные о которой относятся в основном к территории России, Украины, Белоруссии и Северного Казахстана, в меньшей степени – к территории Северной и Западной Европы. Менее всего представлены *P. densiflora* S. & Z., *P. taeda* L., *P. thunbergii* Parl. в Японии, *P. nigra* Arn. в Великобритании и Болгарии и *P. tabuliformis* Carr. в Китае.

Положение пробных площадей по имеющимся координатам нанесено на карты-схемы территориального распределения средних температур января и среднегодовых осадков, и составлена матрица таксационных показателей древостоев, соотнесенных с климатическими показателями карт-схем [41]. Обоснование использования зимней, а не среднегодовой, температуры было дано ранее [38]. Обработка экспериментального материала выполнена по программе многофакторного регрессионного анализа Statgraphics-19 (<http://www.statgraphics.com/>).

Результаты и их обсуждение

На основании вышеизложенного в структуру регрессионной модели в качестве определяющих (объясняющих варьирование) факторов введены средняя температура января, средние годовые осадки, комбинированная переменная, опосредующая совместный эффект температур и осадков, а из таксационных показателей – возраст древостоя и его густота в качестве ценотического фактора, а также бинарная переменная [2], характеризующая принадлежность исходных данных к естественным древостоям или культурам. Мы применили, таким образом, структуру модели смешанного типа (mixed effect model), включающей в качестве определяющих факторов как численные, так и бинарные переменные [1, 18, 43]. Поскольку в природных системах преобладают нелинейные связи, а линейность является лишь частным случаем [4], нами применена степенная функция в логарифмической линейнизации с поправкой на ее ретрансформацию [27].

В результате регрессионного анализа исходных данных получена следующая регрессионная модель:

$$\begin{aligned} \ln H = & 10,9635 + 2,2521 \ln A - 0,2506(\ln A)^2 - \\ & - 0,2701 \ln N + 0,0435 X - 3,5594 \ln(T + 50) - \\ & - 2,2400 \ln P + 0,6091 [\ln(T + 50)(\ln P)]; \end{aligned} \quad (1)$$

adjR² = 0,805; SE = 0,28,

где H – средняя высота древостоя, м; A – возраст, лет; N – число деревьев, 1000/га; T – средняя температура января, °С; P – средние годовые осадки, мм; X – бинарная переменная, равная 0 для естественных древостоев и 1 – для культур; $[\ln(T + 50)(\ln P)]$ – комбинированная переменная, характеризующая совместное действие температур и осадков; $\text{adj}R^2$ – коэффициент детерминации, скорректированный на число переменных; SE – стандартная ошибка модели. Для коррекции свободного члена модели (1) введена поправка 0,041 [11]. Модель (1) действительна в диапазонах средней высоты от 1,5 до 36 м, возраста от 4 до 380 лет, густоты от 100 до 145000 деревьев на 1 га, температуры января от – 30 до +10 °С и осадков от 190 до 890 мм.

Все регрессионные коэффициенты модели, за исключением бинарной переменной X , значимы на уровне $p < 0,001$. О степени адекватности модели (1) можно судить по соотношению эмпирических и расчетных значений высоты древостоев (рис. 1). Распределение вкладов определяющих факторов в объяснение изменчивости средней высоты древостоев показано в табл. 1.

Табл. 1

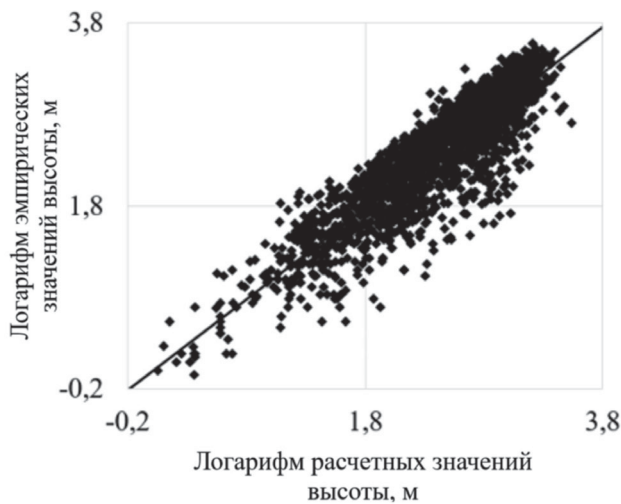


Рис. 1. Соотношение эмпирических и расчетных значений высоты древостоев согласно модели (1)

Вклад членов регрессии модели (1) в объяснение изменчивости средней высоты древостоев, %

Члены регрессии	Вклад членов регрессии в объяснение изменчивости средней высоты, %
$\ln A, (\ln A)^2$	57,6
$\ln N$	28,7
X	2,8
$\ln(T + 50)$	3,4
$\ln P$	3,8
$[\ln(T + 50)(\ln P)]$	3,7

Согласно табл. 1, наибольший вклад (86%) в объяснение изменчивости средней высоты древостоев вносят их таксационные показатели, характеризующие эдафические и ценогические условия произрастания, а вклад климатических переменных в совокупности составляет около 11%. При преобладающем вкладе таксационных показателей вполне объяснимо, почему при их игнорировании в структуре модели одни лишь климатические переменные объясняют от 0,5 до 16% изменчивости средней высоты [30]. Вклад происхождения древостоев в объяснение упомянутой изменчивости невелик (около 3%), тем не менее, бинарная переменная X значима на уровне $p < 0,01$ ($t = 3,1 > t_{99} = 2,58$). Положительный знак регрессионного коэффициента при бинарной переменной означает, что при прочих равных условиях средняя высота культур сосны выше, чем в естественных древостоях. Это превышение составляет около 5%.

Затем мы протабулировали модель (1) в диапазонах задаваемых температур от – 30 до +10 °С и осадков – от 190 до 890 мм при среднем возрасте 53 года и средней густоте 3,7 тыс. экз./га, и результат представили в виде 3D-поверхности пропеллерообразной формы (рис. 2). Рис. 2 построен для естественных сосняков, а для культур его конфигурация остается неизменной со сдвигом вверх по оси абсцисс на 5%. На рис. 2 можно видеть две оптимальных и две пессимальных ситуации. Оптимальные ситуации (наибольшие значения средней высоты) имеют место при максимальных осадках и максимальных температурах (16 м), а также при минимальных осадках и минимальных температурах (15 м). Пессимальные ситуации (наименьшие значения высоты) видим при максимальных осадках и минимальных температурах (9 м), а также при минимальных осадках и максимальных температурах (10 м).

Таким образом, нами установлено действие закона лимитирующего фактора Либиха-Шелфорда [5] на трансконтинентальном уровне: в регионах достаточного увлажнения лимитирующим рост фактором является недостаток тепла, а по мере продвижения в регионы недостаточного увлажнения происходит смена лимитирующего фактора, коим становится избыток тепла.

Далее, используя принцип пространственно-временного замещения, ранее реализованный нами на примерах моделей надземной биомассы деревьев и древостоев двухвойных сосен [39], мы показываем, насколько изменится средняя высота древостоев при предполагаемом увеличении средней январской температуры на 1 °С при неизменных осадках (рис. 3), и насколько изменится средняя высота при возможном снижении среднегодовых осадков на 20 мм при неизменной температуре (рис. 4).

Мы видим на рис. 3, что при повышении январской температуры на 1 °С при неизменных осадках средняя

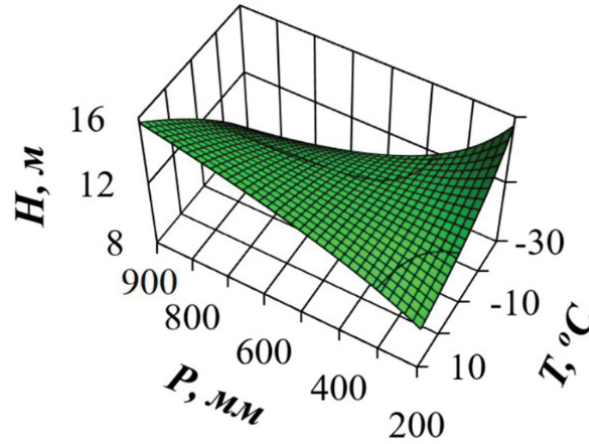


Рис. 2. Результат табулирования модели (1) по задаваемым значениям температур и осадков при средних значениях возраста 53 года и средней густоте 3,7 тыс. экз./га

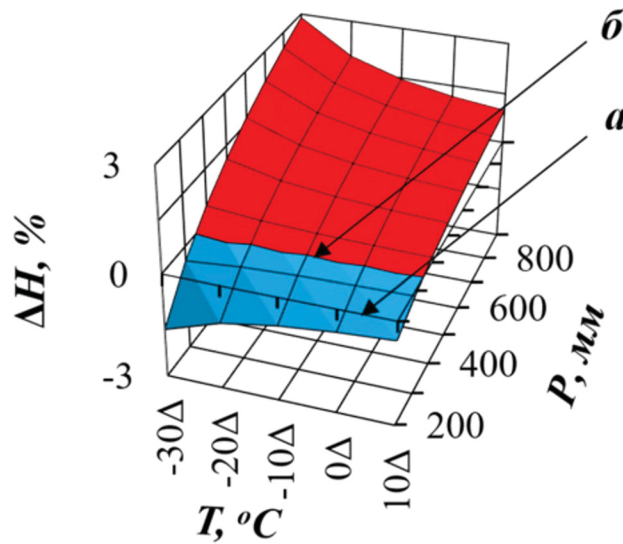


Рис. 3. Расчетное изменение средней высоты древостоев (ΔH , %) при предполагаемом увеличении среднеянварской температуры на 1 °С при неизменных осадках. Здесь и далее: *a* – плоскость нулевого приращения ΔH ; *б* – линия, на которой положительные приращения ΔH (красный цвет) сменяются отрицательными (синий цвет)

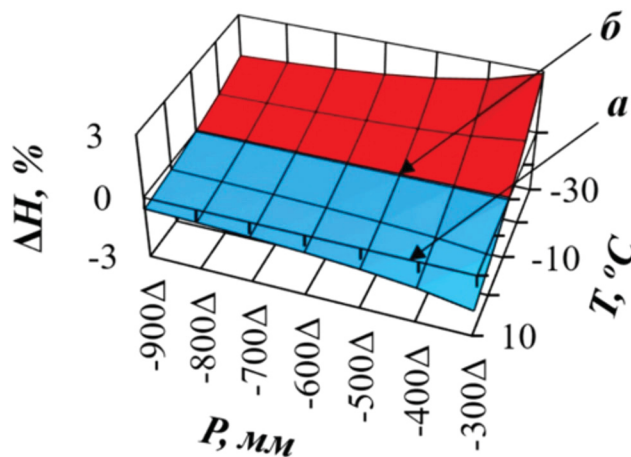


Рис. 4. Расчетное изменение средней высоты древостоев (ΔH , %) при предполагаемом снижении среднегодовых осадков на 20 мм при неизменной температуре

высота древостоев в условиях достаточного увлажнения повышается на 1–3%, а в условиях недостаточного увлажнения снижается на 0,5–1,6%. Соответственно, рис. 4 показывает, что в случае снижения среднегодовых осадков на 20 мм при неизменной температуре в районах недостаточного теплообеспечения средняя высота увеличивается на 0,9–2,9%, а в регионах достаточного теплообеспечения – снижается на 0,6–1,7%.

Заключение

Таким образом, в нашей работе устранены неопределенности, связанные с моделированием высоты древостоев в климатических градиентах на региональных уровнях. Расширив градиенты температур и осадков до трансконтинентального уровня с учетом совместного эффекта температур и осадков, а также возрастной и ценотической структуры древостоев, мы получили адекватную эмпирическую модель изменения средней высоты естественных древостоев и культур двухвойных сосен (подрод *Pinus* L.) в связи с территориально распределенными данными температур и осадков на территории Евразии.

Впервые выявлено действие закона лимитирующего фактора Либиха-Шелфорда на трансконтинентальном уровне: в регионах достаточного увлажнения в качестве фактора, лимитирующего рост древостоя, выступает недостаток тепла, а по мере продвижения в регионы недостаточного увлажнения происходит смена лимитирующего фактора, коим становится избыток тепла.

Установлено, что наибольший вклад (86%) в объяснение изменчивости средней высоты древостоев вносят их таксационные показатели, характеризующие эдафические и ценотические условия произрастания, а вклад климатических переменных в совокупности составляет около 11%. Вклад происхождения древостоев в объяснение упомянутой изменчивости составляет около 3%, и при прочих равных условиях средняя высота культур сосны выше, чем в естественных древостоях, на 5%.

На основе принципа пространственно-временного замещения показано, что при предполагаемом повышении январской температуры на 1 °С при неизменных осадках средняя высота древостоев в условиях достаточного увлажнения повышается на 1–3%, а в условиях недостаточного увлажнения снижается на 0,5–1,6%. Соответственно, в случае снижения среднегодовых осадков на 20 мм при неизменной температуре в районах недостаточного теплообеспечения средняя высота может увеличиться на 0,9–2,9%, а в регионах достаточного теплообеспечения – снизиться на 0,6–1,7%.

Темпоральные прогнозы изменения средней высоты сосняков имеют предварительный характер, поскольку неизвестно, насколько адаптационные способности видов двухвойных сосен, викарирующих в пределах Евразии, сложившиеся в течение тысячелетий в территориальных градиентах температур и осадков, сохранятся при нынешних быстротечных темпоральных изменениях климатических показателей.

Работа выполнена в рамках Государственного задания Ботанического сада УрО РАН.

Литература

Список русскоязычной литературы

1. Бубырь ДС, Клячкин ВН, Карпунина ИН. Использование бинарных переменных при регрессионном моделировании состояния технического объекта. Изв Самарск научн центра РАН. 2014;16(2):371-3.
2. Дрейпер Н, Смит Г. Прикладной регрессионный анализ. М.: Статистика; 1973.
3. Загребев ВВ, Брук БЛ, Загребева АИ. Единые бонитировочные шкалы для оценки продуктивности сосновых и еловых насаждений. Современное лесоустройство и таксация леса. Сб. научных трудов ВНИИЛМ. 1974;4:126-57.
4. Леонтьев НЛ. Техника статистических вычислений. М.: Лесная промышленность; 1966.
5. Розенберг ГС, Рянский ФН, Лазарева НВ и др. Общая и прикладная экология. Самара-Тольятти: Изд-во Самар. гос. эконом. ун-та; 2016.

6. Рубцов ВИ, Новосельцева АИ, Попов ВК и др. Биологическая продуктивность сосны в лесостепной зоне. М.: Наука; 1976.
7. Свалов НН. Методы составления таблиц классов бонитета. Лесное хозяйство. 1967;6:46-9.
8. Свалов НН. Прогнозирование роста древостоев. Методы учета и прогноза лесных ресурсов. Сер. «Лесоведение и лесоводство». Т. 2. М.: ВИНТИ; 1978.

Общий список литературы/Reference List

1. Bubyr DS, Kliachkin VN, Karpunina IN. [The use of binary variables in regression modeling of the state of a technical object]. Izvestiya Samarskogo Nauchnogo Tsentra Rossiyskoy Akademii Nauk. 2014;16(2):371-3. (In Russ.)
2. Draper N, Smith G. Prikladnoy Regressionnyy Analiz. Moscow: Statistika; 1973. (In Russ.)

3. Zagreyev VV, Brook BL, Zagreyeva AI. [Unified scales of site indices for assessing the productivity of pine and spruce plantations]. *Sovremennoe Lesoustroistvo i Taksatsiya Lesa*. 1974;4:126-57. (In Russ.)
4. Leontyev NL. *Tekhnika Statisticheskikh Vychisleniy*. Moscow: Lesnaya Promyshlennost; 1966. (In Russ.)
5. Rozenberg GS, Rianskiy FN, Lazareva NV et al. *Obshchaya i Prikladnaya Ekologia*. Samara-Togliatti: Izdatelstvo Samarskogo Gosudarstvennogo Ekonomicheskogo Universiteta; 2016. (In Russ.)
6. Rubtsov VI, Novoseltseva AI, Popov V et al. *Biologicheskaya Produktivnost Sosny v Lesostepnoy Zone*. Moscow: Nauka; 1976. (In Russ.)
7. Svalov NN. [Methods of compiling tables of site index classes]. *Lesnoye Khoziaystvo*. 1967;6:46-9. (In Russ.)
8. Svalov NN. [Forecasting the growth of stands. Methods of estimating and forecasting of forest resources]. In: *Seriya "Lesovedenie i Lesovodstvo"*. Tom 2. Moscow: VINITI; 1978. (In Russ.)
9. Assman E. Die Bedeutung des "erweiterten Eichhorn'schen Gesetzes" für die Kontrolle von Fichten Ertragstafeln. *Forstwissenschaftl Centralblt*. 1955;74:321-30.
10. Babst F, Poulter B, Trouet V et al. Site-and species-specific responses of forest growth to climate across the European continent. *Glob Ecol Biogeogr*. 2013;22:706-17.
11. Baskerville GL. Use of logarithmic regression in the estimation of plant biomass. *Can J Forest Res*. 1972;2(1):49-53.
12. Brecka AFJ, Shahi C, Chen HYH. Climate change impacts on boreal forest timber supply. *Forest Policy Econ*. 2018;92:11-21.
13. Chytrý M, Hennekens SM, Jimenez-Alfar B et al. European Vegetation Archive (EVA): an integrated database of European vegetation plots. *Appl Veg Sci*. 2016;19:173-80.
14. Cienciala E, Altman J, Dolezal J et al. Increased spruce tree growth in Central Europe since 1960s. *Sci Total Environ*. 2018;619-620:1637-47.
15. Devi N, Hagedorn F, Moiseev P et al. Expanding forests and changing growth forms of Siberian larch at the Polar Urals treeline during the 20th century. *Glob Change Biol*. 2008;14:1581-91.
16. Dietrich R, Bell FW, Silva LCR et al. Climatic sensitivity, water-use efficiency, and growth decline in boreal jack pine (*Pinus banksiana*) forests in Northern Ontario. *J Geophys Res Biogeosci*. 2016;121:2761-74.
17. Eichhorn F. *Ertragstafeln für die Weißtanne*. Berlin; 1902.
18. Eichhorn F. Beziehungen zwischen Bestandeshöhe und Bestandesmasse. *Allg Forst und Jagdz*. 1904;80:45-9.
19. Freese F. *Linear regression methods for forest research*. USDA Forest Service. Res. Paper FPL 17. Madison; 1964.
20. Gerhardt E. Über Bestandes-Wachstumsgesetze und ihre Anwendung zur Aufstellung von Ertragstafeln. *Allg Forst und Jagdz*. 1909;85:117-28.
21. Gerhardt E. Zur Ertragstafelfrage: Eine dreiteilige Fichtenertragstafel. *Allg Forst und Jagdz*. 1928;104:377-86.
22. Hunter MO, Keller M, Victoria D, Morton DC. Tree height and tropical forest biomass estimation. *Biogeosciences*. 2013;10:8385-99.
23. Kambach S, Sabatini FM, Attorre F et al. Climate-trait relationships exhibit strong habitat specificity in plant communities across Europe. *Nat Commun*. 2023;14:712.
24. Kremenetski CV, Sulerzhitsky LD, Hantemirov R. Holocene history of the northern range limits of some trees and shrubs in Russia. *Arct Antarct Alp Res*. 1998;30:317-33.
25. Magin R. Möglichkeiten der dynamischen Bonitierung im Hinblick auf die künftige Einheitsbewertung. *Allg Forst Zeitschr*. 1955;10:122-4.
26. Martin-Benito D, Pederson N, Köse N et al. Pervasive effects of drought on tree growth across a wide climatic gradient in the temperate forests of the Caucasus. *Glob Ecol Biogeogr*. 2018;27:1314-25.
27. Mascaro J, Litton CM, Hughes RF et al. Is logarithmic transformation necessary in allometry? Ten, one-hundred, one-thousand times yes. *Biol J Linn Soc Lond*. 2014;111:230-3.
28. Messaoud Y, Reid A, Tchebakova NM et al. The historical complexity of tree height growth dynamic associated with climate change in Western North America. *Forests*. 2022;13:Article 738.
29. Meunier F, Moorthy SMK, Peaucelle M et al. Using terrestrial laser scanning to constrain forest ecosystem structure and functions in the Ecosystem Demography model (ED2.2). *Geosci Model Dev*. 2022;15(12):4783-803.
30. Miesner T, Herzschuh U, Pestryakova LA et al. Forest structure and individual tree inventories of northeastern Siberia along climatic gradients. *Earth Syst Sci Data*. 2022;14:5695-716.
31. Neuville R, Bates JS, Jonard F. Estimating forest structure from UAV-mounted LiDAR point cloud using machine learning. *Remote Sens*. 2021;13:Article 352.
32. O'Brien MJ, Engelbrecht BMJ, Joswig J et al. A synthesis of tree functional traits related to drought-induced mortality in forests across climatic zones. *J Appl Ecol*. 2017;54:1669-86.

33. Sangines de Carcer P, Vitasse Y, Penuelas J et al. Vapor-pressure deficit and extreme climatic variables limit tree growth. *Glob Change Biol.* 2018;24:1108-22.
34. Simard M, Pinto N, Fisher JB et al. Mapping forest canopy height globally with space borne lidar. *J Geophys Res.* 2011;116:G04021.
35. Sothe C, Gonsamo A, Lourenço RB et al. Spatially continuous mapping of forest canopy height in Canada by combining GEDI and ICESat-2 with PALSAR and Sentinel. *Remote Sens.* 2022;14:5158.
36. Thomasius H. Untersuchungen über die Brauchbarkeit einiger Wachstumsgrößen von Bäumen und Beständen für die quantitative Standortsbeurteilung. *Arch Forstwes.* 1963;12(12):1267-323.
37. Usoltsev VA. Forest Biomass and Primary Production Database for Eurasia: Digital Version. The third edition, enlarged. Yekaterinburg: Ural State Forest Engineering University, 2020. Available at: https://elar.usfeu.ru/bitstream/123456789/9648/1/Base_v2.xlsx
38. Usoltsev VA, Merganičová K, Konôpka B et al. Fir (*Abies* spp.) stand biomass additive model for Eurasia sensitive to winter temperature and annual precipitation. *Cent Eur For J.* 2019;65:166-79.
39. Usoltsev V, Zukow W, Tsepordey I. Climatologically determined spatial and temporal changes in the biomass of *Pinus* sp. of Eurasia in the context of the law of the limiting factor. *Ecol Quest.* 2022;33(1):15-23.
40. Wilschut RA, De Long JR, Geisen S et al. Combined effects of warming and drought on plant biomass depend on plant woodiness and community type: a meta-analysis. *Proc R Soc B.* 2022;289:20221178.
41. World Weather Maps; 2007. Available at: <https://www.mapsofworld.com/referrals/weather>.
42. Yang W, Kondoh A. Evaluation of «the Simard et al. 2011 Global Canopy Height Map» in boreal forests. *Remote Sens.* 2020;12:1114.
43. Zeng WS. Developing tree biomass models for eight major tree species in China. In: Biomass volume estimation and valorization for energy. Chapter 1. Intech Publ.;2017;3-21.
44. Zeng WS, Duo HR, Lei XD et al. Individual tree biomass equations and growth models sensitive to climate variables for *Larix* spp. in China. *Eur J Forest Res.* 2017;136:233-49.



РЕКРЕАЦИОННОЕ ВОЗДЕЙСТВИЕ НА ОСОБО ОХРАНЯЕМЫЕ ПРИРОДНЫЕ ТЕРРИТОРИИ РАЗЛИЧНЫХ КАТЕГОРИЙ

**В.Н. Большаков, А.В. Гилев, М.Г. Головатин,
И.А. Кузнецова*, Л.А. Пустовалова, Л.Н. Степанов**

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург, Россия

Эл. почта: Kuznetsova@ipae.uran.ru

Статья поступила в редакцию 26.03.2023; принята к печати 17.05.2023

В статье представлены результаты исследования актуального состояния природных комплексов особо охраняемых природных территорий Свердловской области различных категорий (биосферный резерват, природные парки, заказники, лесные парки, памятники природы). В качестве биоиндикаторов использованы растительные сообщества, сообщества водных и наземных беспозвоночных, население птиц. На основе сравнительного анализа состояния природных комплексов на участках, подверженных рекреационной нагрузке, и на условно ненарушенных участках охраняемых территорий оценена степень рекреационного воздействия. Современная рекреационная нагрузка не является критичной для изученных особо охраняемых природных территорий.

Ключевые слова: экологический мониторинг, биоиндикация, растительные сообщества, макрозообентос, рыжие лесные муравьи, население птиц.

RECREATIONAL IMPACT ON SPECIAL PROTECTED AREAS OF VARIOUS CATEGORIES

**V.N. Bolshakov, A.V. Gilev, M.G. Golovatin, I.A. Kuznetsova*, L.A. Pustovalova,
L.N. Stepanov**

Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Yekaterinburg, Russia

E-mail: Kuznetsova@ipae.uran.ru

The paper presents the results of the evaluation of current conditions of the natural complexes of special protected areas referred to various categories (biosphere reserve, natural park, protected landscape, forest park, or natural monument) in Sverdlovsk Region. Plant communities, communities of aqueous and terrestrial invertebrates, bird populations were used as bioindicators. A comparative analysis of the state of natural complexes in areas under recreation load and conditionally undisturbed areas was carried out. Modern recreational load regimens are not critical for the studied specially protected natural areas.

Keywords: environmental monitoring, bioindication, plant communities, macrozoobenthos, *Formica rufa* ants, bird population.

Введение

В настоящее время для большинства особо охраняемых природных территорий приоритетным направлением деятельности становится развитие познавательного туризма, и как следствие этого одним из ведущих факторов антропогенного воздействия на их территориях становится рекреационная нагрузка.

В связи с необходимостью контроля рекреационной нагрузки и оценки ее воздействия на природные комплексы особо охраняемых природных территорий (ООПТ) Министерством природных ресурсов и экологии Свердловской области с 2012 года реализуется

ся областная программа комплексного экологического мониторинга состояния природной среды ООПТ Свердловской области. Основные положения определены Постановлением правительства Свердловской области от 03.08.2007 № 751-ПП «О порядке ведения мониторинга особо охраняемых природных территорий областного значения». Работы по оценке состояния природных комплексов охраняемых территорий осуществляются группой специалистов ИЭРиЖ УрО РАН в рамках гос. задания.

Экологический мониторинг предполагает многолетний ежегодный контроль состояния биоиндика-

торов на определенных площадях наблюдений, позволяющий судить о состоянии исследуемой территории: о биоразнообразии и межгодовой динамике состояния слагающих его сообществ. Оценка состояния участков ООПТ, подверженных антропогенному воздействию (в том числе – рекреационному), базируется на сравнении их состояния с состоянием биотопически соответствующих им ненарушенных участков. В качестве основных индикаторов состояния природной среды определены растительные сообщества, водные беспозвоночные, наземные беспозвоночные, население птиц и сообщества дереворазрушающих грибов, при этом наибольшее внимание уделяется растительности как одному из самых информативных компонентов системы экологического мониторинга. Наблюдения осуществляются с 2012 года, их фактические результаты ежегодно публикуются в соответствующих монографиях.

В данной публикации представлен обобщающий анализ результатов многолетних исследований, проведенных на ООПТ различных категорий: биосферный резерват (его охранный зона), природные парки, заказники, лесные парки, памятники природы. На основе полученных результатов разработаны рекомендации по сохранению природной среды охраняемых территорий, которые в полной мере могут быть актуальны для всех ООПТ.

1. Характеристика особо охраняемых природных территорий Свердловской области

Висимский государственный природный биосферный заповедник (далее – Висимский заповедник)

Территория заповедников, а тем более – биосферного резервата, закрыта для посещения туристами и отдыхающими, туристическая деятельность возможна только в охранных зонах ООПТ на специально отведенных рекреационных участках. Поскольку развитие туризма – дело относительно новое и перспективное, обустраиваются такие зоны с учетом современных требований и условий для поддержания оптимального природного баланса. Примером тому служит обустроенная в рамках эколого-туристического комплекса «Веселые горы» экологическая тропа. Пешеходный настил, идущий от входной группы комплекса, приподнят над напочвенным покровом, ступеньки на крутых подъемах чередуются со смотровыми площадками, тропа огибает стоящие на ее пути деревья и крупные камни. Гостевые домики также связаны настилами и имеют все необходимые для отдыха удобства. Оценка экологического состояния рекреационного участка проведена в период с 2016 по 2018 год, получены полноценные сведения о состоя-

нии индикаторных видов, групп видов и сообществ, характеризующие состояние природного комплекса рекреационной зоны как малонарушенное [21, 26].

Природные парки

Перед природными парками в их деятельности стоят две задачи: сохранение природных комплексов и создание надлежащих условий для полноценного и разнообразного отдыха населения. Решается эта, несомненно, конфликтная ситуация выделением специальных рекреационных зон. Наличие туристической инфраструктуры, налаженная наглядная информация о состоянии и деятельности ООПТ, о разработанных маршрутах, стоянках и смотровых площадках, постоянные рейды инспекторов, контролирующих состояние территории и поддерживающих чистоту и порядок на маршрутах, успешно обеспечивают концентрацию основных потоков посетителей в таких зонах и, вслед за этим – сохранение природных комплексов в целом.

Территория *природных парков «Олени ручьи», «Река Чусовая», «Бажовские места»,* расположенных в наиболее популярных местах Свердловской области, и до создания ООПТ активно посещалась туристами и отдыхающими. При придании им статуса охраняемых территорий и создании соответствующих учреждений проведена большая работа по благоустройству рекреационных зон, и положение охраняемой территории в целом существенно улучшилось. Нарушения природных комплексов в пределах обустроенных рекреационных зон, разумеется, есть и значительные, однако они локальны, и уже на расстоянии 100–150 метров от обустроенных площадок, троп и маршрутов не прослеживаются. Доказательством тому служат такие факты, как присутствие на контрольных (вне рекреации) участках всех обследованных охраняемых территорий высокого видового разнообразия растений, в том числе видов, включенных в Красную книгу Свердловской области [17]; высокое видовое богатство дереворазрушающих грибов, присутствие индикаторных групп животного населения (птиц и рыжих лесных муравьев). Лишь в отдельных случаях обнаруживается присутствие заносных видов, что, вероятно, связано не с рекреацией, а с естественным распространением их семян [3].

Государственные заказники

На территории Свердловской области в настоящее время существует более 50 охотничьих и ландшафтных заказников, общая площадь которых составляет более 900 тыс. га. Охрану этих территорий осуществляет ГБУ Свердловской области «Дирекция по охране государственных зоологических заказников и охотничьих животных в Свердловской области», штат службы охраны которого составляет лишь чуть больше

30 человек. Постоянные рейды инспекторов выявляют нарушения режима особой охраны заказников, такие как браконьерство, передвижение на авто- и мототранспорте. Создавать же какие-то условия для поддержания порядка на рекреационных участках у них просто не хватает ни сил, ни возможностей, и уникальные привлекательные природные объекты, несомненно, нуждающиеся в охране, остаются не защищенными от неконтролируемой рекреационной нагрузки.

Природно-минералогический заказник «Режевской» – исключение из вышесказанного, поскольку наряду с природными парками он имеет статус ГБУ, целевое финансирование, а значит, есть возможность реально создавать условия для поддержания оптимального состояния природной среды, определять особо выделенную рекреационную зону и вести комплексный экологический мониторинг на нарушенных и условно ненарушенных территориях. На территории заказника сохранились массивы хвойных лесов, низинные и верховые болота, в центральной его части расположены заброшенные карьеры, заполненные водой и превратившиеся в живописные озера. Окруженные рукотворными отвалами отработанных горных пород, зарастающими лесом, карьеры привлекают своей изумрудной красотой большое число туристов и отдыхающих. Геотехногенная система заказника, общей площадью более 600 га, является наглядной моделью естественных восстановительных процессов, и именно поэтому представляет собой интерес в плане слежения за протеканием восстановительных процессов.

Ландшафтные заказники «Озеро Куртугуз с охранный зоной» и «Черносточинский пруд с Уиковской Канавой и окружающими лесами» созданы в целях сохранения живописных водоемов с их богатой прибрежной растительностью. Самостоятельного статуса они не имеют, подконтрольны «Дирекции по охране гос. зоологических заказников и охотничьих животных в Свердловской области». Надо сказать, что на примере каких-то отдельных водоемов невозможно делать общие заключения о состоянии водных объектов ООПТ, каждый из них требует самостоятельного исследования, в том числе и с учетом состояния его водосбора. Тем не менее, определенные результаты получены. Так, воды рек, протекающих по охраняемым территориям, в большинстве своем относятся к категории «чистых» и «очень чистых», что свидетельствует о благополучии водотоков и их водосборных территорий. В непроточных или слабопроточных водоемах, озерах и прудах, водохранилищах поверхностные воды могут соответствовать категории «чистые» и «очень чистые», а на глубине трех-четырёх метров, несмотря на отсутствие видимых источников загрязнения, воды в большинстве случаев характеризуются как «грязные». Донный грунт таких водоемов заилен, что является естественным динамическим

процессом слабопроточных, а тем более непроточных водоемов.

Лесные парки

Лесные парки, состояние которых определено близостью к населенным пунктам, в настоящее время находятся в стадии создания полноценной рекреационной инфраструктуры. В связи с этим хочется пожелать при развитии рекреации на таких территориях сохранить нетронутыми (малонарушенными) участки, обеспечивающие поддержание существующего биоразнообразия, включая прибрежно-кустарниковую растительность – место гнездования различных видов птиц. Особо строго следует соблюдать рекомендации по озеленению территории, исключая категорически внесение агрессивных чужеродных видов растений. При соблюдении этих рекомендаций лесные парки имеют шанс и в дальнейшем оставаться лесными.

Шарташский лесной парк занимает особое положение в ряду лесных парков города Екатеринбурга. Его территория исторически интенсивно освоена в качестве ближайшего места отдыха населения города, особенно в западной, южной и северо-восточной частях лесного массива. В центре лесного парка находится памятник природы озеро Шарташ (замкнутый водоем), особенно уязвимый при длительной и все возрастающей антропогенной нагрузке. Вырубка лесов, застройка берегов, осушение болот, загрязнение берегов и прибрежных территорий отдыхающими несомненно нанесли озеру ощутимый ущерб. Надежду на сохранение водоема дает создание рекреационной инфраструктуры в наиболее посещаемых местах природного парка. Следует отметить, что в последние годы нередким среди водных обитателей становится рак – индикатор благополучного состояния водных экосистем, что поддерживает оптимизм в отношении дальнейшей судьбы озера.

Памятники природы

Памятники природы – наиболее незащищенные ООПТ, единственные в своем роде, невозполнимые, ценные в экологическом, научном, культурном и эстетическом отношении природные комплексы, а также объекты естественного или искусственного происхождения. На территории памятников природы не выделены зоны с различными режимами охраны и использования. В их границах запрещается всякая хозяйственная деятельность, угрожающая сохранению и состоянию охраняемых природных комплексов и отдельных видов животного и растительного мира. Реальная охрана и контроль состояния памятников природы – явление исключительное, хотя потребность в этом, несомненно, есть.

Памятник природы «Скалы Чертово городище» – гора высотой 347 м над уровнем моря и одноименный

скальный массив на ее вершине в 20 км к северо-западу от центра г. Екатеринбурга. Гора со всех сторон имеет пологие склоны и полностью покрыта лесом. Скалы на вершине – гранитные останцы с формами выветривания и комплексом скальной флоры. Скалы представляют собой складчатый каменный гребень высотой до 34 м из отдельных массивных башен, возвышающихся на сложенном из гранитных плит постаменте. Это геоморфологический, ботанический и археологический памятник природы, популярный объект туризма и активного отдыха, вызывающий особый интерес у скалолазов. Массовые посещения скалы Чертово Городище начались в конце XIX века, после открытия Уральской железной дороги, вблизи которой памятник природы и расположен. В 1980–1985 годах район скал был закрыт для посещения туристами, за это время был вывезен мусор, расчищены завалы, оборудован один из первых в СССР скалодромов, естественным образом восстановился травяной покров, подросли деревья. В настоящее время памятник природы доступен для посещения туристами; из элементов туристической и рекреационной инфраструктуры присутствует только одна беседка у подножия горы.

2. Оценка состояния основных биоиндикаторов на особо охраняемых природных территориях

Растительность

Это один из самых информативных компонентов системы экологического мониторинга, поскольку растения являются основной группой продуцентов органического вещества. Индикационная роль растительности основана на ее реакции в ответ на разные типы антропогенного воздействия. По состоянию растительности обосновано, надежно и однозначно можно судить о различных изменениях состояния экосистем. Для оценки реакции растительного покрова рассматриваемых ООПТ Свердловской области на рекреационное воздействие на их территории сформирована сеть площадей ботанического мониторинга. Наблюдения ведутся на постоянных пробных площадях двух типов: нарушенные, расположенные на наиболее привлекательных туристических маршрутах (сообщества смотровых площадок, стоянок, кордонов, троп и т. п.) и контрольные (типичные для района исследований растительные сообщества, расположенные в сходных биотопических условиях). За период наблюдений, начиная с 2012 года, на всех площадях фитомониторинга выявлен видовой состав сообществ с особым вниманием к охраняемым видам растений, определен уровень синантропизации и адвентизации растительности. Для каждой из рассматриваемых ООПТ созданы банки данных, содержащих геоботанические описания (208 описаний, выполненных по стандартным методикам) и повторные ландшафтные фотографии.

В результате наблюдений за состоянием флоры и растительности 2012–2022 годов на ООПТ разного ранга процессы естественной и антропогенной динамики растительного покрова можно охарактеризовать следующим образом. Растительным сообществам вне рекреационных зон свойственны высокое видовое разнообразие и сложная структура. Такое положение совершенно очевидно, учитывая то, что ООПТ зачастую организуют на территориях, включающих уникальные, богатые редкими видами растительные сообщества. На контрольных площадях всех изученных ООПТ антропогенная трансформация растительных сообществ невысока, участие синантропных видов (то есть видов, позиция которых в составе растительных сообществ усиливается при возрастании антропогенных нагрузок) незначительно (табл. 1). Преимущественно уровень синантропизации растительности резерватов определяется освоенностью района в целом, хозяйственной деятельностью человека до момента организации ООПТ. Изменения, происходящие в таких растительных сообществах, обусловлены природными режимами, а на отдельных участках связаны с естественной возрастной динамикой, восстановлением после пожаров, ветровалов и других нарушений.

Состояние растительного покрова на участках, подверженных антропогенному воздействию, при современных уровнях рекреационной нагрузки стабильно на протяжении всего периода наблюдений. На активно посещаемых участках сформировались производные синантропные сообщества. В этих сообществах отмечено увеличение числа синантропных видов при уменьшении числа индигенных видов (аборигенных видов естественных местообитаний). Усиление позиций антропотолерантных видов на интенсивно посещаемых участках ранее отмечено для ряда других охраняемых территорий [13, 18, 23, 28, 30, 35, 37]. В изученных нами сообществах синантропные виды составляют более трети от общего числа видов (табл. 1), что, согласно классификации П.Л. Горчаковского [12], соответствует сильной антропогенной трансформации сообществ. С учетом данных табл. 1, а также результатов наблюдений сотрудников Висимского заповедника, в ходе которых синантропные виды в сообществах в ядре Висимского заповедника не обнаружены, по типам ООПТ отмечаем увеличение доли синантропных видов в составе растительных сообществ в ряду: заповедник – природные парки – заказники и памятники природы – лесной парк. Уровень синантропизации растительных сообществ охранной зоны Висимского заповедника, в которой ведется рекреационная деятельность, сопоставим с ландшафтными заказниками и определяется в большей степени рубками леса, проводившимися до придания статуса ООПТ. Развитие и поддержание туристической инфраструктуры положительно сказывается на состо-

Фитоценологические параметры растительных сообществ мониторинговых площадей ООПТ Свердловской области, изученных в 2012–2022 годах, средние значения ($n = 3$)

Показатель	Висимский заповедник (охранная зона)	Природный парк «Оленья ручьи»	Природный парк «Река Чусовая»	Природный парк «Бажовские места»	Заказник «Режевской»	Заказник «Черноисточинский пруд с Ушковской канавой и окружающими лесами»	Заказник «Озеро Куртугуз» с охранной зоной	Шарташский лесной парк	Памятник природы «Скалы Чертово городище»
Общее число видов на 400 м ²	35,6 ± 1,5 45 ± 11,5	52 ± 7,5 34,6 ± 6,6	32 ± 9,1 40,7 ± 9,2	44 ± 5,3 42,3 ± 8,3	51 ± 4,6 42,6 ± 7,5	38,3 ± 9 30,7 ± 8	35,7 ± 9,3 38,7 ± 1,5	36,3 ± 5,7 38,7 ± 5,1	30 ± 2 29,6 ± 11
Индекс синантропизации, %	19,3 ± 5,9 31 ± 6,1	4,6 ± 4 36,3 ± 14,2	2 ± 1,7 40 ± 13,2	7,8 ± 2,4 32,8 ± 11,2	8,6 ± 4,1 46,6 ± 3,1	14,6 ± 0,7 52,7 ± 5,1	17,3 ± 4,6 45 ± 4	16,3 ± 8 50,3 ± 5,5	4,3 ± 1,5 44,3 ± 3,1
Число адвентивных видов на 400 м ²	0,7 ± 0,6 1,3 ± 0,6	0 0,7 ± 0,6	0,6 ± 1,2 0	0,6 ± 1,2 0	0 1	0,3 ± 0,6 0,6 ± 1,2	0,7 ± 0,6 1,6 ± 0,6	3,3 ± 1,5 5 ± 2,6	0 0,7 ± 0,6

Примечание: над чертой приведены данные по контрольным площадям, под чертой – по площадям, подверженным рекреации.

янии растительности территории. На всех исследованных ООПТ на нарушенных участках в настоящий момент сохраняется высокое видовое разнообразие (табл. 1), что свидетельствует об отсутствии критических нагрузок на растительный покров.

Оценка закономерностей и последствий внедрения чужеродных растений – это актуальное направление исследований природных резерватов [22, 29, 32, 36], поэтому процессам адвентизации на рассматриваемых ООПТ уделялось особое внимание.

В настоящее время для большинства изученных ООПТ в составе синантропной фракции характерно преобладание апофитов – представителей местной флоры, устойчивых к антропогенному воздействию (табл. 1), а участие инорайонных видов незначительно. Однако отмечено значительное число адвентивных видов в составе растительных сообществ Шарташского лесного парка: клен американский *Acer negundo* L., ирга колосистая *Amelanchier spicata* (Lam.) C. Koch, арония черноплодная *Aronia melanocarpa* (Michx) Elliot, облепиха крушиновидная *Hippophaë rhamnoides* L., икотник серый *Berteroa incana* (L.) DC., ячмень гривастый *Hordeum jubatum* L. и другие. Высокий уровень адвентизации как Шарташского лесного парка, так и других лесопарков города Екатеринбурга [4] объясняется насыщенностью древесного яруса чужеродными (заносными) видами, преимущественно внесенными в ходе озеленения исходных лесных массивов «зеленого пояса» нашего города. При дальнейшем благоустройстве ООПТ в черте города Екатеринбурга (лесопарков и лесных парков) необходимо исключить

из числа высаживаемых видов инвазивные (агрессивные) виды растений.

Донная фауна

В составе галечно-каменистых биотопов рек контролируемых ООПТ определены 194 вида и таксона более высокого ранга, относящиеся к 31 систематической группе. Видовое обилие и количественные показатели зообентоса определяют амфибиотические насекомые. Ведущую роль в создании численности и биомассы беспозвоночных животных, как правило, играют личинки ручейников (отр. Trichoptera), поденок (отр. Ephemeroptera), стрекоз (отр. Odonata), веснянок (отр. Plecoptera), мошек (сем. Simuliidae) и хирономид (сем. Chironomidae). Представители этих групп входят в состав доминирующих по биомассе комплексов.

Для оценки экологического состояния рек использованы широко применяемые в практике гидробиологических исследований показатели: относительная численность олигохет No/Nb (No – численность олигохет, Nb – численность всех организмов); индекс Пареле $D_1 = T/V$ (T – численность олигохет тубифицид, V – численность всего бентоса); биотический индекс Вудивисса (балльная оценка общего разнообразия донных беспозвоночных и наличия индикаторных групп), Бельгийский биотический индекс ВБИ (балльная оценка общего числа таксономических групп) [1, 2, 6, 24, 31, 33]. Величины индексов, рассчитанных на основе качественных и количественных показателей зообентоса, за время исследований изменялись незначительно и соответствовали 1–2 классам качества вод

Качество вод рек по гидробиологическим показателям

Класс качества	Степень загрязненности вод	№/№b	D ₁	Биотический индекс	ВВИ
Стандартные значения индексов					
1	Очень чистые	1–20	1–16	10	9–10
2	Чистые	21–35	17–33	7–9	7–8
3	Умеренно загрязненные	36–50	34–50	5–6	5–6
4	Загрязненные	51–65	51–67	4	3–4
5	Грязные	66–85	68–84	2–3	1–2
6	Очень грязные	86–100	85–100	0–1	0
Значения индексов, рассчитанных для исследуемых рек					
р. Серга Природный парк «Олени ручьи»	Очень чистые – чистые	0,1–11,3	0–11,3	8–10	8–10
р. Чусовая Природный парк «Река Чусовая»	Очень чистые – чистые	2,8–7,7	0–6,1	9–10	9–10
р. Реж Заказник «Режевской»	Очень чистые	0–6,5	0–6,5	9–10	10
р. Черная Природный парк «Бажовские места»	Очень чистые	0,3–5,6	0–0,8	9–10	9–10
р. Канава Заказник «Черноисточинский пруд с окружающими лесами»	Очень чистые – чистые	3,4–6,3	2,0–4,7	9	9

(табл. 2), что свидетельствует об отсутствии загрязнения водотоков.

Иное дело – замкнутые и слабопроточные водные системы (озера, утратившие питание старицы, пруды и водохранилища). Уменьшение проточности и водообмена, прогрев всей толщи воды, образование обширных мелководий, накопление биогенных веществ и органических соединений способствуют обильному развитию фитопланктона, вызывающего «цветение» воды, которое приводит к вторичному загрязнению водоемов продуктами распада. Отмирающие и разлагающиеся водоросли вызывают снижение содержания кислорода, появление токсинов, образование заморных зон, гибель гидробионтов – меняется весь комплекс гидрологических, гидрохимических и биологических характеристик. В данной статье мы рассматриваем особенности состояния макрозообентоса непроточного озера Шарташ – памятника природы, расположенного на ООПТ областного значения Шарташский лесной парк. Парк расположен в черте города, в связи с чем его территория и акватория озера подвержены значительной рекреационной нагрузке.

В составе донной фауны оз. Шарташ определено 216 видов и таксонов более высокого ранга, относящихся к 25 систематическим группам. Видовое обилие зообентоса определяют насекомые. Наибо-

лее разнообразно представлены хирономиды и моллюски – 63 и 46 видов соответственно. На песчано-каменистых биотопах прибрежных участков озера встречаются практически все отмеченные таксоны беспозвоночных животных. На оливковых илах пелагиали озера видовое разнообразие зообентоса низкое – зарегистрировано 14 таксонов организмов зообентоса. О бедности видового состава бентоса большей части открытой акватории водоема свидетельствуют также низкие значения индекса видового разнообразия Шеннона (табл. 3).

В настоящее время численность гидробионтов определяют олигохеты (доминирует *Tubifex tubifex* O.F. Mueller, 1774), биомассу донной фауны определяют хирономиды (ведущую роль играют личинки *Chironomus plumosus* Linnaeus, 1758). Сравнение данных, полученных в 2019 году, с материалами исследований, проведенных в конце 1990-х – начале 2000-х годов, показывает, что значительных изменений в составе, структуре и биомассе донной фауны илистых биотопов оз. Шарташ не произошло. Отклонения величины средней биомассы в отдельные годы от среднемноголетних значений за тот же фенологический период, превышающие 80–100%, могли быть вызваны какими-то неспецифическими возмущениями экосистемы (табл. 4). Следует отметить, что по-

Табл. 3

Значения индекса видового разнообразия Шеннона оз. Шарташ

Год	По численности		По биомассе	
	Среднее	Мин.-макс.	Среднее	Мин.-макс.
2000	1,26	0,48–2,30	0,81	0,38–1,70
2001	1,59	0,78–2,43	1,06	0,54–2,89
2019	1,86	1,51–2,72	0,81	0,53–1,22

Табл. 4

Динамика средней биомассы зообентоса илистых биотопов оз. Шарташ

Год	1934	1953	1961–1963	1994	1995	1998	1999	2000	2001	2019
Биомасса, г/м ²	47,01	47,9	51,4	20,53	20,29	21,08	36,30	28,69	39,14	38,29

Табл. 5

Показатели мониторинга оз. Шарташ по зообентосу

Показатель	Ед. изм.	Наблюдаемые значения, 2019 год	Ориентировочные критические уровни
Средняя биомасса	г/м ²	38,29	< 5 и > 45
Доминирующие группы	%	Олигохеты – 6,7 Хирономиды – 90,1	> 20 < 50–60
Доминирующие таксоны	%	<i>Ch. plumosus</i> – 88,4 <i>T. tubifex</i> – 4,2 род <i>Limnodrilus</i> – 2,5	< 30 > 50 > 10

лученные характеристики соответствуют состоянию большинства водохранилищ и озер Свердловской области, где видовое разнообразие зообентоса грунтов различной степени заиления пелагиали низкое, а количественные показатели беспозвоночных определяют полисапробные виды олигохет трубочников Tubificidae (*Limnodrilus hoffmeisteri* Claparede, 1862, *Tubifex tubifex*) и насекомых хирономид – *Chironomus plumosus*.

Биотический индекс Вудивисса, Бельгийский биотический индекс, индекс Пареле, относительная численность олигохет применяются, как правило, на водотоках. Величины этих индексов, рассчитанных для прибрежных участков озера, соответствуют классам 1–2 качества вод. На илистых биотопах пелагиали озера они соответствуют классам 4–6 качества вод – от загрязненных до очень грязных, что на наш взгляд обусловлено типом грунта, гидрологическими и гидрохимическими биологическими характеристиками глубоководных участков водоема.

Средняя биомасса зообентоса илистых биотопов, относительная биомасса хирономид и олигохет, относительная биомасса доминирующих видов (*C. plumosus*, *T. tubifex* и род *Limnodrilus*) соответствуют диапазону значений этих показателей, предложенных ранее (Отчет о НИР..., 2001) для мониторинга водоема

в качестве характеристик благополучного состояния донной фауны и стабильности экосистемы озера (табл. 5). Помимо этого, о благополучном состоянии озера в настоящее время убедительно свидетельствуют результаты проведенных исследований химического состава воды и сохранение популяции индикаторного вида длиннопалого рака (*Pontastacus leptodactylus* Eschscholtz, 1823) [5, 20].

Таким образом, результаты долгосрочных, хотя и нерегулярных, гидрологических исследований позволяют заключить, что донная фауна озера Шарташ в последние 25 лет находится в стабильном состоянии, а само озеро сохраняет трофический статус эвтрофного водоема, характеризующегося высокой биопродуктивностью.

Наземные беспозвоночные (на примере рыжих лесных муравьев Formica s. str.)

Это один из наиболее своеобразных и, на наш взгляд, наиболее удачных объектов мониторинга состояния природной среды на ООПТ. Муравьи как социальные насекомые обладают рядом уникальных свойств. Это многочисленность, большая длительность существования муравейников на одном месте, склонность к формированию обширных поселений, возможность многократной прижизненной оценки многих параметров. Рыжие лесные муравьи могут быть как целевой

группой мониторинга (будучи полезными насекомыми под охраной законов РФ, внесенными в Красную книгу Международного союза охраны природы и ряд региональных Красных книг), так и индикационной группой наземных беспозвоночных.

Следует отметить также высокое эстетическое значение и привлекательность муравейников, особенно крупных, для туристов и отдыхающих. Это не всегда полезно для муравьев, но придает особую атмосферу лесным угольям. Вид множества суетящихся на куполе и тропах рабочих муравьев всегда завораживает, заставляет остановиться, понаблюдать за их жизнью. Ко многим муравейникам вблизи лесных дорожек посетителями парков протоптаны тропы (рис. 1). Поэтому неслучайно, что рыжие лесные муравьи одними из первых реагируют на увеличение рекреационной нагрузки.

В настоящее время в России развернута программа «Мониторинг муравьев Формика», соответствующее методическое пособие выдержало 2-е издание [19]. В разных регионах страны проводятся исследования в рамках этой программы, что дает обширный материал для сравнения [7–9, 14–16, 27].

В 2022 году исполнилось 10 лет с тех пор, как на Среднем Урале ведется экологический мониторинг на территориях ООПТ, в том числе и поселений рыжих лесных муравьев. Результаты исследований опубликованы в ряде статей [3] и монографий [20, 21]. Подводя некоторые итоги, можно отметить следующее.

На всех обследованных ООПТ рыжие лесные муравьи присутствуют, и число их гнезд достаточно высоко (табл. 6). Муравьи *Formica s. str.* представлены 5 видами, на учетных маршрутах не отмечен только один, *F. truncorum*, внесенный в Красную книгу Свердловской области [17] (следует отметить, что на тер-

ритории Висимского заповедника и природного парка «Река Чусовая» он зарегистрирован). В природно-минералогическом заказнике «Режевском» и охранной зоне Висимского заповедника обнаружены обширные поселения рыжих лесных муравьев, состоящие из десятков гнезд. Муравьи присутствуют как на контрольных, так и на рекреационных участках. Единственное место, где рыжие лесные муравьи не отмечены, – это рекреационная зона Шарташского лесного парка с экстремально высокой нагрузкой.

На ряде рекреационных участков рыжие лесные муравьи испытывают определенное неблагоприятное воздействие, что выражается в меньшей численности и размерах гнезд по сравнению с контрольными муравейниками. В частности, это отмечалось в парках «Бажовские места», «Оленьи ручьи» и на памятнике природы «Чертово городище», на наиболее посещаемых участках, преимущественно на туристических стоянках. В качестве примера приведены данные по природному парку «Бажовские места», где имеется самый длительный ряд наблюдений (табл. 7). На участках с меньшей посещаемостью, транзитных маршрутах, где посетители не находятся длительное время, муравейники практически не отличаются от контрольных.

Многолетние наблюдения за динамикой поселений муравьев в рекреации и контроле показали, что в большинстве случаев отмечается стабильность или положительная динамика. Практически все муравейники, находившиеся под наблюдением, оставались живы и находились в стабильном состоянии, а на контрольных участках увеличивались в размерах, иногда существенно (табл. 7). На рис. 2 показана многолетняя динамика муравейников в парке «Бажовские места». Видно, что большинство гнезд, в том числе и на рекреационном участке, находятся в стабильном



Рис. 1. Муравейник, часто посещаемый туристами. Памятник природы «Чертово городище»

Табл. 6

**Рыжие лесные муравьи (*Formica s. str.*) на учетных маршрутах в различных ООПТ
(общее число гнезд)**

ООПТ	Маршрут	Вид муравьев				
		<i>F. rufa</i>	<i>F. polyctena</i>	<i>F. aquilonia</i>	<i>F. lugubris</i>	<i>F. pratensis</i>
Висимский заповедник	Рекреация			1	17	4
	Контроль			2	8	1
Природный парк «Бажовские места»	Рекреация	2				8
	Контроль		7			
Природный парк «Река Чусовая»	Рекреация	1		9		
	Контроль			5		
Природный парк «Оленьи ручьи»	Рекреация	1				
	Контроль			8		
Заказник «Режевской»	Рекреация			24		
	Контроль			20		
Шарташский лесопарк	Рекреация					
	Контроль			4		
Памятник природы «Чергово городище»	Рекреация	10				1
	Контроль			7		

Табл. 7

**Изменение средних размеров гнезд рыжих лесных муравьев на учетных маршрутах
в природном парке «Бажовские места» в 2012–2022 годах**

Тип маршрута	Год	Промеры гнезд			
		D (диаметр с валом)	d (диаметр купола)	H (высота с валом)	h (высота купола)
Контрольная территория	2012	172,2	115,5	63,8	41,0
	2013	192,8	122,5	68,5	45,3
	2014	194,2	124,5	65,3	42,0
	2015	203,3	119,2	69,5	47,0
	2016	223,3	130,2	66,0	43,0
	2019	209,2	105,8	75,5	44,7
	2022	222,5	117,0	70,8	44,2
Территория, подверженная рекреации	2012	107,8	67,0	41,8	20,0
	2013	125,1	70,4	39,7	19,0
	2014	114,0	71,9	35,4	16,4
	2015	103,7	67,7	34,0	19,9
	2016	95,7	72,0	36,0	24,3
	2019	92,9	53,3	34,4	19,2
	2022	105,3	62,5	36,2	16,7

состоянии, а самые крупные муравейники показали существенный рост.

В ряде случаев отмечалось сокращение числа муравейников и существенное уменьшение их размеров. Эти периоды были кратковременными, и они связаны с сочетанием рекреационной нагрузки и иных неблагоприятных факторов, в частности, обильных дождей 2014–2015 годов, которое привело к нарушению дорожной сети и движению посетителей по обочинам дорог, где располагались муравейники. В дальнейшем в этих поселениях происходили перестройки структуры, быстрый рост и восстановление комплексов практически до первоначального состояния, то есть восстановительные

возможности комплексов не были превышены. Стоит отметить при этом, что в данном случае благоустройство дорожек позволило бы существенно снизить неблагоприятное влияние посетителей парков на муравьев.

В целом же можно констатировать, что в большинстве случаев поселения рыжих лесных муравьев на территориях ООПТ не испытывают заметного негативного воздействия рекреационной нагрузки, за исключением некоторых наиболее посещаемых участков, где посетители находятся длительное время. Локальность воздействия и высокие восстановительные возможности муравьев позволяют надеяться, что при грамотном планировании и проведении меро-

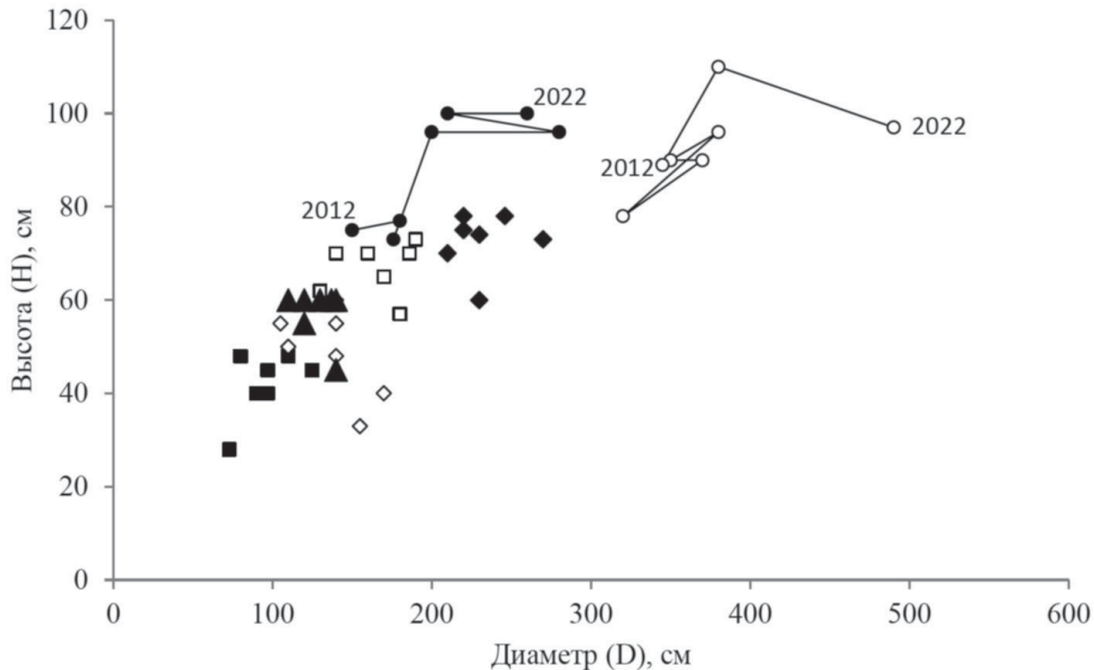


Рис. 2. Многолетняя динамика размеров муравейников в парке «Бажовские места»

приятный по благоустройству и этот неблагоприятный фактор будет сведен к минимуму.

Население птиц

В качестве объекта мониторинга орнитофауна имеет ряд выигрышных особенностей: значительное видовое разнообразие с хорошо разработанной систематикой, повсеместная встречаемость, «заметность» (птицы хорошо регистрируются по голосу или внешнему виду), чувствительность к изменениям, происходящим в биогеоценозе. У птиц реакция на разного рода воздействия практически сразу же отражается на их численности и, соответственно, на структуре орнитоценоза. При этом изменение численности видов может быть не прямым ответом на само воздействие, а опосредованным откликом на возникшие в биоценозе изменения, то есть носить кумулятивный характер. Основной фактор антропогенного воздействия на особо охраняемых территориях с режимом, разрешающим присутствие людей, это – рекреационная нагрузка.

Сведения о структуре орнитокомплексов на рассмотренных ООПТ были собраны в результате работы по учету птиц на маршрутах. Маршруты были организованы таким образом, чтобы охватить все основные типы местообитаний. Так как распределение птиц на местности и геоботаническое деление территории не совпадают буквально, при выделении основных типов местообитаний учитывали также топографические и гидрологические особенности местности. В соответствии с этим территорию делили на три части с со-

ответствующими для каждой из них растительными ассоциациями: пойма основного водотока (водоема), включая береговую полосу до 100 м, прилегающие к реке участки («терраса» – 100–400 м от реки) и местообитания, удаленные от реки. Для повышения качества и результативности учетов каждый маршрут был разделен на небольшие отрезки и пройден неоднократно (2–3 раза). В итоге результаты наблюдений однократного учета проверялись, точность учета увеличивалась, подтверждалось наличие ряда встреченных птиц. Учет проводили по голосовой активности и визуальным встречам птиц. Ширину учетной полосы определяли для каждого вида или группы близких видов путем выравнивания распределения глазомерной дальности обнаружения птиц учетчиком [10]. Поющие или беспокоящиеся особи предполагались как гнездящиеся и рассматривались как пара. К ним прибавляли число не поющих особей (сидящих, плавающих, летящих). Статистическую ошибку учета оценивали по формуле $SE = \sqrt{N}$, специально предложенной для учетных работ [25, 34].

Следует отметить, что орнитокомплекс, как и любой биотический комплекс, – это не статичное образование с постоянной структурой. В ежегодно меняющихся условиях среды меняется обилие, пространственное распределение видов, слагающих комплекс, то есть мы имеем дело с некоторым динамическим образованием, и это вполне естественное явление. Соответственно, для получения адекватного представления о нем требуется не кратковременная съемка, а

Доминирующие виды в орнитокомплексах природных парков Свердловской области
 Условные обозначения: типы местообитаний: 1 – пойма; 2 – прилегающие к водоему;
 3 – удаленные от водоема; доля в населении $\geq 10\%$: ** – ежегодно, * – в отдельные годы

Вид	Природные парки									Заказник «Режевской»		
	«Бажовские места»			«Река Чусовая»			«Оленьи ручьи»			1	2	3
	1	2	3	1	2	3	1	2	3			
Зяблик <i>Fringilla coelebs</i> (L., 1758)	**	**	**		**	**		**	**	**	**	**
Рябинник <i>Turdus pilaris</i> (L., 1758)	**	*			*							
Садовая славка <i>Sylvia borin</i> (Boddaert, 1783)	*	*										
Лесной конек <i>Anthus trivialis</i> (L., 1758)		*	**								**	
Зеленая пеночка <i>Phylloscopus trochiloides</i> (Sundevall, 1837)		*	*		**	**			*	**	**	**
Весничка <i>Phylloscopus trochilus</i> (L., 1758)		*	*			*				*	*	*
Мухоловка-пеструшка <i>Ficedula hypoleuca</i> (Pallas, 1764)		*	*			*			*			
Садовая камышевка <i>Acrocephalus dumetorum</i> (Blyth, 1849)				**			**			*		
Обыкновенная чечевица <i>Carpodacus erythrinus</i> (Pallas, 1770)				*			*					

продолжительное слежение, или мониторинг. Мониторинг в течение ряда лет позволяет ответить, каковы характер и масштабы естественной вариабельности структуры орнитокомплексов.

Из-за столь высокой изменчивости населения птиц может сложиться впечатление, что оно представляет собой некоторое аморфное образование и не имеет отчетливой структуры. Однако это не так. Система доминирования выглядит как вполне определенная последовательность видов, имеющих варьирующую по годам плотность, а соответственно и долю в населении. Список доминирующих видов в орнитокомплексах изученных природных парков представлен в табл. 8.

В одном и том же месте в разные годы аспект орнитокомплекса может меняться: один доминант сменяет другого, или их может быть несколько; и аналогичная картина – у субдоминантов. Но, несмотря на это, набор их вполне ограничен. Например, в природном парке «Бажовские места» в орнитокомплексе поймы реки в числе лидирующих видов рябинник, зяблик и садовая славка. Доля зяблика и садовой славки меняется в незначительных пределах (соответственно, 10–15 и 6–10%), а рябинника – весьма сильно (от 10 до 30%). В 2012 и 2013 годах доминировал зяблик (15%

населения), рябинник и садовая славка составляли, соответственно, 10 и 8% населения. В последующие годы доминантом стал рябинник (15–30% населения), а зяблик и садовая славка – субдоминантами (10–13 и 6–10%, соответственно).

Анализ структуры доминирования показывает, что на удалении от реки в природном парке «Река Чусовая» и природно-минералогическом заказнике «Режевской» орнитокомплексы сходны: доминанты – зяблик и зеленая пеночка. Сходство орнитокомплексов прослеживается также в поймах рек Чусовая (природный парк «Река Чусовая») и Серга (природный парк «Оленьи ручьи») – с доминированием садовой камышевки и чечевицы. Население остальных орнитокомплексов своеобразно и является конгломерацией за счет видоизменения крупных соседних орнитоценозов в локальных местных условиях. Например, орнитоценозы удаленных от поймы территорий в парках «Бажовские места» и «Оленьи ручьи» в целом похожи: доминирует зяблик, иногда зеленая пеночка и мухоловка-пеструшка. Однако в первом парке, кроме того, доминирует лесной конек, а во втором – его плотность сравнительно невелика.

Таким образом, в дальнейшем, при усилении рекреационной нагрузки, следует обращать внимание на те

изменения в структуре орнитоценозов, которые выходят за рамки установленной вариабельности. Соответственно, они будут свидетельствовать о начавшихся изменениях биоты.

На охраняемых природных территориях иных категорий, где рекреационная нагрузка не локализована, численность наземногнездящихся птиц обычно снижается, а доля птиц, использующих различного рода убежища (щели, ниши, дупла и т. п.), увеличивается. Постоянное присутствие людей отрицательно сказывается также на видах, гнездящихся на деревьях и кустарниках и отличающихся повышенной реакцией беспокойства (хищники, совы, некоторые дрозды и прочие). Так, в активно посещаемом людьми Шарташском лесном парке, в зеленой зоне г. Екатеринбурга, большинство населения птиц (64%) составили виды, устраивающие гнезда в малодоступных местах – на деревьях (3) или в убежищах (4) (рис. 3). Доли видов, гнездящихся на земле (1) и на кустарниках (2) варьируют в пределах, характерных для городских лесопарков [11].

Аналогичным образом эта закономерность проявляется на активно посещаемых людьми участках ООПТ, удаленных от города. Например, в природном парке «Бажовские места» (60 км от г. Екатеринбурга) в береговой зоне, активно используемой для отдыха, доля наземногнездящихся птиц составила 17%. На удалении от водоема, где люди появляются значительно реже, она заметно больше (31–41%). Скрытно гнездящихся птиц на берегу водохранилища было 16%, а на удалении от водоема – лишь 8%.

Структурные преобразования орнитокомплексов в настоящее время связаны не столько с высокой рекреационной нагрузкой, сколько с изменением местообитаний. Например, резкое снижение численности коньков (лесного и пятнистого) часто вызвано появлением густого травяно-кустарникового покрова (крапива, малина). С другой стороны, такие изменения приводят к росту численности славков и садовой камышевки. Увеличение доступности пищи (дождевые черви на дорожках) способствует высокой плотности дроздов-рябинников на участках рекреации.

Несмотря на то что реакция видов под влиянием рекреации достаточно определена, в большинстве случаев точное прогнозирование плотности видов можно сделать лишь для крайних уровней действия фактора: при очень слабом или полном отсутствии его действия, когда ценоз представляет собой коренное сообщество, и, наоборот, при очень сильном. Для адекватной оценки рекреационной нагрузки важно определить относительную степень развития «отрицательных» тенденций всего сообщества. Так как существуют естественные колебания численности, плотность видов удобно представлять в баллах – балльная оценка в некоторой степени нивелирует помехи. Следует учитывать, что разные виды имеют различную максимальную величину (ранг) доминирования. Например, редких и малочисленных видов никогда не бывает много. Присутствие их само по себе указывает на низкую рекреационную нагрузку. Если ее также оценить в баллах, то ее можно определить как 0 баллов. Снижение численности таких постоянно присутствовавших ранее

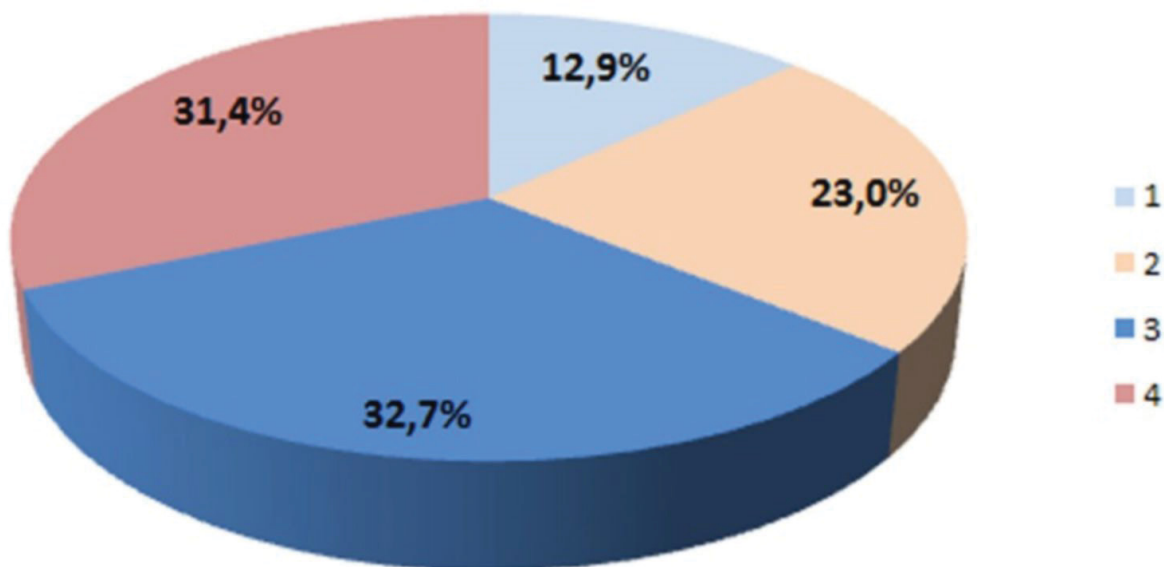


Рис. 3. Соотношение видов различных экологических групп птиц (%) в Шарташском лесном парке

Изменение степени рекреационной нагрузки на орнитокомплексы ООПТ (по 10-балльной шкале) в 2012–2016 годах

ООПТ	Часть территории		
	пойма	прилегающая к реке	удаленная от реки
Природный парк «Оленьи ручьи»	2,7–3,3	4,1–3,3	3,9–3,5
Природный парк «Река Чусовая»	3,9–3,9	2,8–4,2	3,8–3,7
Природный парк «Бажовские места»	1,8–3,9	3,4–3,0	2,8–3,9
Заказник «Режевской»	2,4–4,1	2,8–5,2	2,5–4,5

видов можно связать с усилением рекреационной нагрузки и оценить ее максимальным количеством баллов. Численность доминирующего вида очень редко опускается до минимума. Соответственно, снижение его численности наполовину говорит об очень высокой рекреационной нагрузке, равной 10 баллам. Сумму балльных оценок всех видов сравниваем с максимально возможным предполагаемым снижением численности при максимальной рекреационной нагрузке для соответствующего набора видов данной местности.

Понятно, что в реальных условиях снижение численности вида в том или ином месте не обязательно обусловлено исключительно только рекреационной нагрузкой, оно может быть вызвано какими-либо иными естественными причинами. Однако при обилии анализируемых видов вполне можно допустить, что полученные оценки отражают рекреационную нагрузку на ООПТ, хотя бы приблизительно. В некоторых обстоятельствах, как, например, высокий паводок или другие природные явления, когда происходит снижение локальной плотности сразу многих видов птиц, данный показатель может оказаться завышенным, что вносит определенные искажения в оценку рекреационной нагрузки.

Проведенные таким образом оценки степени рекреационной нагрузки на ООПТ, от начальной к конечной за ряд лет, представлены в табл. 9. Оценки показывают, что в целом за наблюдаемый период рекреационная нагрузка на орнитокомплексы невелика – в основном до 5,0 по десятибалльной шкале. Можно сказать, что орнитокомплексы представляют собой малонарушенные сообщества. Некоторое увеличение нагрузки отмечено в прибрежной зоне отдыха природного парка «Бажовские места», в террасной зоне на реке Чусовой (природный парк «Река Чусовая») и в заказнике «Режевском», который в последние годы стал активно осваиваться туристами.

Заключение

Общим для всех охраняемых природных территорий Свердловской области, независимо от их категории, является тот факт, что при практически любой степени рекреационной нагрузки негативное антропо-

генное влияние остается локальным. Размеры таких локусов в меньшей степени зависят от числа посетителей и в значительно большей – от наличия соответствующей рекреационной инфраструктуры. За пределами рекреационных локусов природные комплексы в целом сохраняют свой ненарушенный облик, хотя определенные динамические процессы имеют место и там. Прежде всего, это касается постепенного расселения привнесенных видов растений. Процессы эти неизбежны, в определенной степени сопоставимы с естественной динамикой экосистем, что следует учитывать при дальнейшем развитии рекреационного потенциала Свердловской области.

На рекреационных участках ООПТ различных категорий нарушения очевидны. Степень трансформации растительного покрова оценивается от умеренной до очень сильной. Однако общее биоразнообразие при существующей нагрузке не снижается, при этом меняется состав сообществ. Индигенные виды растений исчезают, их замещают синантропные виды. Численность наземногнездящихся птиц обычно снижается, а доля птиц, использующих различного рода убежища (щели, ниши, дупла и т. п.), увеличивается. Постоянное присутствие людей отрицательно сказывается на видах птиц, гнездящихся на деревьях и кустарниках и отличающихся повышенной реакцией беспокойства (хищники, совы, некоторые дрозды и прочие). Животные, имея возможность сдвинуть свои индивидуальные участки в границах естественного ареала, менее уязвимы и практически не страдают от присутствия человека. Так, рыжие лесные муравьи присутствуют как на контрольных, так и на рекреационных участках обследованных ООПТ. Исключением является только рекреационная зона Шарташского лесного парка с экстремально высокой нагрузкой. Состояние водных систем, несмотря на активное использование их в качестве рекреационного и туристического объекта (сплав, рыбалка, пляжный отдых), соответствует категории «чистые» и «очень чистые», о чем свидетельствуют количественные и качественные показатели макрозообентоса. Таким образом, существующая в настоящее время рекреационная нагрузка не является критичной для данных особо охраняемых природных территорий.

Литература

Список русскоязычной литературы

1. Андрушайтис ГП, Зандмане АК, Качалова ОЛ. Гидробионты – показатели загрязнения водотоков. В кн.: Научные основы контроля качества поверхностных вод по гидробиологическим показателям. Л.: Гидрометеиздат; 1977. С. 162-75.
2. Баканов АИ. Использование зообентоса для мониторинга пресноводных водоемов (обзор). Биология внутренних вод. 2000;(1):68-82.
3. Большаков ВН, Кузнецова ИА, Гилев АВ, Пустовалова ЛА, Подгаевская ЕН, Степанов ЛН. Роль ООПТ в решении природоохранных задач при развитии экологического туризма. Биосфера. 2019;11(2):87-102.
4. Веселкин ДВ, Коржиневская АА, Подгаевская ЕН. Состав и численность адвентивных и инвазивных кустарников и деревьев подлеска в лесопарках г. Екатеринбурга. Вестник Томского государственного ун-та сер Биол. 2018;(42):102-18.
5. Восстановление и экологическая реабилитация озера Шарташ, источника питьевого водоснабжения города Екатеринбурга, расположенного в муниципальном образовании «город Екатеринбург» Свердловской области. В кн.: Проектная документация: Перечень мероприятий по охране окружающей среды 1-НП/вода. 19 ПСД-0525-ООС. Екатеринбург, 2020. разд. 8.
6. Вудивисс Ф. Совместные англо-советские биологические исследования в Ноттингеме в 1977 г. В кн.: Научные основы контроля качества поверхностных вод по гидробиологическим показателям. Л.: Гидрометеиздат; 1977. С. 132-61.
7. Гилев АВ, Телеганова ВВ, Гордеева ТА. Первые результаты мониторинга комплекса рыжих лесных муравьев в национальном парке «Угра». В кн.: Природа и история Поугорья. Выпуск 8. Калуга: Национальный парк «Угра»; 2016. С. 90-5.
8. Гилев АВ, Телеганова ВВ. Некоторые итоги мониторинга комплекса рыжих лесных муравьев в национальном парке «Угра» в 2014-2020 гг. В кн.: Природа и история Поугорья. Выпуск 10. Калуга: Эйдос; 2021. С. 33-7.
9. Гилев АВ, Целищева ЛГ. Программа «Мониторинг муравьев формика» и роль системы ООПТ в ее реализации. В кн.: Научные исследования как основа охраны природных комплексов заповедников. Выпуск 2. Киров, 2014. С. 20-2.
10. Головатин МГ. Способ оценки плотности птиц при учетах на трансектах. Русс орнитологический журн. 2013;22:558-63.
11. Головатин МГ, Ляхов АГ. Орнитокомплексы лесопарков Екатеринбурга. Русс орнитологический журн. 2013;22:709-16.
12. Горчаковский ПЛ. Антропогенная трансформация и восстановление продуктивности луговых фитоценозов. Екатеринбург, 1999.
13. Горчаковский ПЛ, Золотарева НВ, Коротеева ЕВ, Подгаевская ЕН. Фиторазнообразие Ильменского заповедника в системе охраны и мониторинга. Екатеринбург: Изд-во Гощицкий; 2005.
14. Захаров АА. Муравьи в экологическом мониторинге. Лесной вестник. 2014;18(6):52-60.
15. Захаров АА, Захаров РА. Фенологические аспекты мониторинга муравейников *Formica s. str.* Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. 2018;29(4):86-110.
16. Захаров АА, Захаров РА, Федосеева ЕБ. Использование параметров гнезда рыжих лесных муравьев в мониторинге муравейников. Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. 2015;26(1):68-90.
17. Коротин НС, ред. Красная книга Свердловской области: животные, растения, грибы. Екатеринбург: ООО «Мир»; 2018.
18. Лукьянова ЮА. Динамика растительного покрова лесных ценозов национального парка «Нижняя Кама» в условиях рекреационного воздействия. Труды Мордовского государственного природного заповедника им П.Г. Смиловича. 2011;(9):72-82.
19. Захаров АА, ред. Мониторинг муравьев Формика. М.: КМК, 2019.
20. Кузнецова ИА, ред. Мониторинг особо охраняемых природных территорий различных категорий в Свердловской области. Изд-во Уральского университета; 2022.
21. Кузнецова ИА, ред. Мониторинг состояния биоты особо охраняемых природных территорий Свердловской области. Екатеринбург: Изд-во Уральского университета; 2017.
22. Морозова ОВ, Царевская НГ. Участие чужеродных видов сосудистых растений во флорах заповедников Европейской России. Известия РАН сер географ. 2010;(4):54-62.
23. Назаренко МН. Синантропизация флоры и растительности национальных парков «Зюраткуль» и «Таганай». Вестник Тамбовского государственного ун-та. 2009;14(2):436-40.

24. Абакумов ВА, ред. Руководство по методам гидробиологического анализа поверхностных вод и донных отложений. Л.: Гидрометеиздат; 1983.
25. Смирнов ВС. Методы учета численности млекопитающих. Предпосылки к их совершенствованию и оценке точности результатов учета. Свердловск, 1964.
26. Кузнецова ИА, ред. Экологический мониторинг состояния природных комплексов на территории Свердловской области. Екатеринбург: Изд-во Уральского университета; 2018.
27. Яковлев ИК, Маслов АА. Мониторинг поселений рыжих лесных муравьев (Hymenoptera, Formicidae) в Новосибирске и Новосибирской области: промежуточные итоги. Евразийский энтомологический журн. 2018;17(6):440-4.

Общий список литературы/Reference List

1. Andrushaytis GP, Zandmane AK, Kachalova OL. [Hydrobionts are indicators of watercourse pollution]. In: Nauchnye Osnovy Kontrolya Kachestva Poverkhnostnykh Vod po Gidrobiologicheskim Pokazatelyam. Leningrad Gidrometeoizdat; 1977. p. 162-75. (In Russ.)
2. Bakanov AI. [Use of zoobenthos for monitoring freshwater reservoirs (review)]. *Biologiya Vnutrennikh Vod.* 2000;(1):68-82. (In Russ.)
3. Bolshakov VN, Kuznetsova IA, Gilev AV, Pustovalova LA, Podgayevskaya YeN, Stepanov LN. [The role of special protected areas in solving of nature conservation problems associated with development of ecological tourism]. *Biosphera.* 2019;11(2):87-102. (In Russ.)
4. Veselkin DV, Korzhinevskaya AA, Podgayevskaya YeN. [The species composition and abundance of alien and invasive understory shrubs and trees in the urban forests of Yekaterinburg]. *Vestnik Tomskogo Gosudarstvennogo Universiteta ser Biol.* 2018;(42):102-18. (In Russ.)
5. Vosstanovleniye i Ekologicheskaya Reabilitatsiya Ozera Shartash, Istochnika Pityevogo Vodosnabzheniya Goroda Yekaterinburga Raspolozhennogo v Munitsipalnom Obrazovanii «Gorod Yekaterinburg» Sverdlovskoy Oblasti. In: *Proyektная Dokumentatsiya: Perechen Meropriyatiy po Okhrane Okruzhayushchey Sredy 1-NP/voda.* 19 PSD-0525-OOS. Yekaterinburg, 2020;(8). (In Russ.)
6. Vudiviss F. [Joint British-Soviet biological research in Nottingham in 1977]. In: *Nauchnye Osnovy Kontrolya Kachestva Poverkhnostnykh Vod po Gidrobiologicheskim Pokazatelyam.* Leningrad: Gidrometeoizdat; 1977. P. 132-61. (In Russ.)
7. Gilev AV, Teleganova VV, Gordeeva TA. [The first results of the observation of the complex of red wood ants in the “Ugra” park]. In: *Priroda i Istoriya Pougor’ya Vypusk 8.* Kaluga: Natsionalnyi Park «Ugra»; 2016. P. 90-5. (In Russ.)
8. Gilev AV, Teleganova VV. [Some results of the monitoring of the complex of red wood ants in the national park “Ugra” in 2014-2020]. In: *Priroda i Istoriya Pougor’ya Vypusk 10.* Kaluga: Eydos, 2021. P. 33-7. (In Russ.)
9. Gilev AV, Celishcheva LG. [The program “Monitoring of Formica ants” and the role of the protected area system in its implementation]. In: *Nauchnye Issledovaniya kak Osnova Okhrany Prirodnikh Kompleksov Zapovednikov.* Vypusk 2. Kirov; 2014. P. 20-2. (In Russ.)
10. Golovatin MG. [On estimation of bird population density by line transect method]. *Russkiy Ornitologicheskiy Zhurnal.* 2013;22(852):558-63. (In Russ.)
11. Golovatin MG, Lyakhov AG. [Ornitocomplexes of forest parks in Yekaterinburg]. *Russkiy Ornitologicheskiy Zhurnal.* 2013;22(858):709-16. (In Russ.)
12. Gorchakovskiy PL. *Antropogennaya Transformatsiya i Vosstanovleniye Produktivnosti Lugovykh Fitotsenozov.* Yekaterinburg; 1999. (In Russ.)
13. Gorchakovskiy PL, Zolotareva NV, Koroteeva YeV, Podgaevskaya YeN. *Fitoraznoobrazniye Ilmenskogo Zapovednika v Sisteme Okhrany i Monitoringa.* Yekaterinburg: Goshchickiy; 2005. (In Russ.)
14. Zakharov AA. [Ants in environmental monitoring]. *Lesnoy Vestnik.* 2014;18(6):52-60. (In Russ.)
15. Zakharov AA, Zakharov RA. [Phenological aspects of monitoring Formica s. str. anthills]. *Problemy Ekologicheskogo Monitoringa i Modelirovaniya Ekosistem.* 2018;29(4):86-110. (In Russ.)
16. Zakharov AA, Zakharov RA, Fedoseyeva YeB. [Using nest parameters of red forest ants in monitoring of anthills]. *Problemy Ekologicheskogo Monitoringa i Modelirovaniya Ekosistem.* 2015;26(1):68-90.
17. Korytin NS, ed. *Krasnaya Kniga Sverdlovskoy Oblasti Zhivotnye Rasteniya, Griby.* [Red Book of Sverdlovsk Region: Animals, Plants, and Mushrooms]. Yekaterinburg: OOO Mir; 2008. (In Russ.)
18. Lukynova YuA. [Vegetation dynamics of forests of the Nizhniaya Kama National Park under conditions of recreational impact]. *Trudi Mordovskogo Gosudarstvennogo Prirodnogo Zapovednika im P G Smidovicha.* 2011;(9):72-82. (In Russ.)
19. Zakharov AA, ed. *Monitoring Muravyev Formika.* Moscow: KMK; 2019. (In Russ.)
20. Kuznetsova IA, ed. *Monitoring Osobo Okhraniyemykh Prirodnikh Territoriy Razlichnykh Kategoriy v Sverdlovskoy Oblasti.* Yekaterinburg: Izdatelstvo Uralskogo Universiteta; 2022. (In Russ.)

21. Kuznetsova IA, ed. Monitoring Sostoyaniya Bioty Osobo Okhraniayemykh Prirodnikh Territoriy Sverdlovskoy Oblasti. Yekaterinburg: Izdatelstvo Uralskogo Universiteta: 2017. (In Russ.)
22. Morozova OV, Tsarevskaya NG. [Participation of Alien Vascular Plant Species in Floras of Natural Reserves of European Russia]. Izvestiya RAN Seriya Geograficheskaya. 2010;(4):54-62. (In Russ.)
23. Nazarenko MN. [Sinantropization of flora and vegetation of national parks “Zyuratkul” and “Taganay”]. Vestnik Tambovskogo Gosudarstvennogo Universiteta. 2009;14(2):436-40. (In Russ.)
24. Abakumov VA, ed. Rukovodstvo po Metodam Gidrobiologicheskogo Analiza Poverkhnostnykh Vod i Donnykh Otlozheniy. [Guidelines for Hydrobiological Analysis of Surface Water and Bottom Sediments]. Leningrad: Gidrometeoizdat; 1983. (In Russ.)
25. Smirnov VS. Metody Uchiota Chislennosti Mlekoopitayuschikh. Predposylki k Ikh Sovershenstvovaniyu i Otsenke Tochnosti Rezultatov Uchiota. Sverdlovsk, 1964. (In Russ.)
26. Kuznetsova IA, ed. Ekologicheskii Monitoring Sostoyaniya Prirodnikh Kompleksov na Territorii Sverdlovskoy Oblasti. Yekaterinburg: Izdatelstvo Uralskogo Universiteta; 2018. (In Russ.)
27. Yakovlev IK, Maslov AA. [Interim results of red wood ants (Hymenoptera, Formicidae) settlement monitoring in Novosibirsk city and Novosibirskaya Oblast]. Eurasian Entomol J. 2018;17(6):440-4.
28. Ballantyne M, Pickering CM. The impacts of trail infrastructure on vegetation and soils: current literature and future directions. J Environ Manage. 2015;164:53-64.
29. Bernard-Verdier M, Hulme PE. Alien plants can be associated with a decrease in local and regional native richness even when at low abundance. J Ecol. 2018;107:1343-54.
30. Conradi T, Strobl K, Wurfer A-L, Kollmann J. Impacts of visitor trampling on the taxonomic and functional community structure of calcareous grassland. Appl Veg Sci. 2015;18:359-67.
31. De Pauw N, Vanhooren G. Method for biological quality assessment of watercourses in Belgium. Hydrobiologia. 1983;46:153-68.
32. Foxcroft LC, Pysek P, Richardson DM, Genovesi P, Mac-Fadyen S. Plant invasion science in protected areas; progress and priorities. Biol Invasions. 2017;19(5):1353-78.
33. Goodnight CJ, Whitley LS. Oligochaetes as indicator of pollution In: Proc 15th Annual Ind Waste Conf. Pardue: Univ Ext. 1961;106:139-42.
34. Jarvinen O, Vaisanen RA. Confidence limits for estimates of population density in line transects. Ornis Scand. 1983;14:129-34.
35. Le C, Fukumori K, Hosaka T, Numata S, Hashim M, Kosaki T. The distribution of an invasive species, *Clidemia hirta* along roads and trails in Endau Rompin National Park. Malaysia Tropical Conservation Sci. 2018;1:1-9.
36. Starodubtseva EA, Grigoryevskaya AY, Lepeshkina LA, Lisova OS. Alien species in local floras of the Voronezh region Nature reserve fund (Russia). Nat Conser Res. 2017;2(4):53-77.
37. Wolf ID, Croft DB. Impacts of tourism hotspots on vegetation communities show a higher potential for self-propagation along roads than hiking trails. J Environ Manage. 2014;143: 173-85.



ВИДОВАЯ ИДЕНТИФИКАЦИЯ *HETEROBASIDION ANNOSUM* (FR.) BREF. В ОЧАГАХ УСЫХАНИЯ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ НА ТЕРРИТОРИИ НАЦИОНАЛЬНОГО ПАРКА «ШУШЕНСКИЙ БОР», М.А. Шеллер^{1*}, А.И. Татаринцев¹, Т.В. Сухих², А.А. Ибе², П.В. Михайлов¹

¹ Сибирский государственный университет науки и технологии имени академика М.Ф. Решетнева и

² Центр защиты леса Красноярского края, Красноярск, Россия

* Эл. почта: maralexsheller@mail.ru

Статья поступила в редакцию 30.03.2023; принята к печати 18.05.2023

Представлены результаты молекулярно-генетической идентификации корневого патогена в очагах усыхания древостоев сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) на территории национального парка «Шушенский бор» (Шушенский район Красноярского края). Образцы плодовых тел были отобраны с пораженных деревьев в шести кварталах Перовского лесничества, расположенного в пределах Минусинской котловины. Выявлено, что возбудителем корневой гнили в сосняках является макромицет *Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref., относящийся к комплексу *H. annosum* s. l. (корневая губка). Полученные результаты молекулярно-генетического анализа могут быть использованы в лесопатологическом мониторинге лесов Сибири.

Ключевые слова: *Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref., корневая гниль, Шушенский бор, молекулярно-генетический анализ, секвенирование.

IDENTIFICATION OF THE FUNGAL SPECIES *HETEROBASIDION ANNOSUM* (FR.) BREF. IN THE FOCI OF DRYING OF *PINUS SYLVESTRIS* PINES IN SHUSHENSKIY BOR NATIONAL PARK

M.A. Sheller^{1*}, A.I. Tatarintsev¹, T.V. Sukhikh², A.A. Ibe², P.V. Mikhaylov¹

¹ M.F. Reshetnev Siberian State University of Science and Technology

and ² Krasnoyarsk Regional Center of Forest Protection, Krasnoyarsk, Russia

* Email: maralexsheller@mail.ru

The molecular-genetic identification of the root pest found in the foci of drying of the pine *Pinus sylvestris* L. in the national park Shushenskiy Bor (Shushenskiy District of Krasnoyarsk Region, Russia) was carried out using samples collected from lesioned trees in six plots of Petrovskoye Forestry located in Minusinsk Depression. The causative agent of root rot was identified as the macromycete *Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref., referred to the complex *H. annosum* s. l. (root sponge). The results are useful for forest pathology monitoring in Siberia.

Keywords: *Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref., root sponge, Shushenskiy Bor, molecular genetic analysis, DNA sequencing.

Введение

Корневая губка (*Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref.) является одним из наиболее опасных фитопатогенных грибов, поражающих хвойные породы деревьев [1, 2, 8, 10]. Данный гриб вызывает пеструю ситовую гниль древесины корневой системы и комлевой части ствола. Патогенное воздействие корневой губки приводит к резкому ухудшению санитарного состояния насаждений и причиняет ущерб в виде снижения продуктивности древостоев, обесценивания древесины, дополнительных затрат на проведение санитарных рубок [2].

На территории России распространение и экология видов *Heterobasidion* изучались ограниченно, только в некоторых районах страны. Например, на Урале в смешанных насаждениях пихты сибирской и ели сибирской был идентифицирован фитопатогенный гриб *H. parviporum* [10]. На Алтае в насаждениях сосны обыкновенной был обнаружен *H. annosum* [3]. Позднее *H. annosum* был выявлен в сосновых борах Минусинской котловины (юг Красноярского края) в древостоях искусственного и естественного происхождения [3, 5]. Первоначально идентификация вида здесь была выполнена по морфологическим особенностям базиди-

ом, окончательно – с использованием метода скрещивания моноспоровых культур с гомокариотическими тестерами. В настоящее время этот район рассматривается как восточная граница распространения данного вида макромицета в Евразии.

В рамках продолжения изучения проблемы усыхания уникальных сосняков Минусинской котловины в 2022 году были проведены генетические исследования корневой губки по материалам, отобранным в сосняках Перовского лесничества Национального парка «Шушенский бор». Цель работы – уточнение видовой принадлежности возбудителя корневой гнили в древостоях сосны с помощью молекулярно-генетического анализа методом секвенирования ДНК.

Материалы и методы

В качестве материала для исследования послужили плодовые тела, обнаруженные на сосне обыкновенной (взрослые деревья с утраченной жизнеспособностью, погибший подрост) на территории Перовского лесничества в лесостепной части национального парка «Шушенский бор». Отбор образцов проводился из очагов усыхания в шести кварталах лесничества.

Первичная идентификация вида осуществлялась по морфологическим особенностям плодовых тел видов комплекса *H. annosum* [6, 8]. Для дальнейшей идентификации вида гриба был проведен молекулярно-генетический анализ образцов методом секвенирования ДНК. Метод основан на сочетании принципов полимеразной цепной реакции (ПЦР) с последующим секвенированием фрагментов. Проводимая на первом этапе ПЦР позволяет выявить полиморфизм в красных областях локуса (местах посадки праймеров) [4]. Далее проводится прямой анализ нуклеотидной последовательности с помощью секвенирования. Полученные при секвенировании нуклеотидные последовательности анализируемых образцов сравниваются с информацией по секвенированию данного региона рибосомальной ДНК в современных электронных генетических базах данных, открытых для прямого доступа.

Процедура молекулярно-генетической диагностики состояла из следующих стадий: выделение суммарной ДНК из анализируемого материала; амплификация локусов грибной ДНК методом ПЦР; расшифровка структуры амплифицированных локусов (секвенирование); сравнительный анализ в базе данных (идентификация). Выделение суммарной ДНК было выполнено СТАВ-методом [7]. ПЦР анализ был выполнен с применением готовой смеси «GenePak PCR Core» (ООО «Лаборатория Изоген») при следующих параметрах реакции: начальная денатурация – 4 мин при 96 °С, последующие 30 циклов – 1 мин при 96 °С, отжиг – 30 сек при 60 °С, элонгация – 2 мин при 72 °С, финальная элонгация – 10 мин при 72 °С, охлаждение –

5 мин при 4 °С. Для амплификации были использованы праймеры ITS1 (TCCGTAGGTGAACCTGCGG) и ITS4 (TCCTCCGCTTATTGATATGC) [11]. Электрофоретическое разделение продуктов амплификации проводили в горизонтальных камерах «Helicon» в однократном ТВЕ-буфере (трис-боратный электродный буфер) в 2% агарозном геле. Электрофорез проводили при комнатной температуре в течение 1 ч при параметрах тока – 90 В/60 мА. Визуализация продуктов электрофореза достигалась окрашиванием гелевых пластин в растворе бромистого этидия (0,5 мкг/мл) в течение 10 мин. Затем гель извлекался и промывался в дистиллированной воде для удаления остатков красителя. Фотодокументирование продуктов электрофореза достигалось за счет видеосканирования в УФ-свете специальной системой Gel-Imager. Для дальнейшей видовой идентификации грибов производили иссечение фрагмента геля, содержащего ДНК-фрагмент гриба. Очистка фрагментов ДНК от геля проводилась набором реагентов «Био-Силика» в соответствии с протоколом производителя (ООО «БиоСилика»). Секвенирование фрагментов ДНК осуществляли с помощью генетического анализатора ABI PRISM 310 (Applied Biosystems) на основании использования набора BigDye Terminator Sequence Kit v. 1.1, согласно методике компании-изготовителя. Анализ нуклеотидных последовательностей образцов производился с помощью программ Sequencing Analysis v. 6. Нуклеотидная структура секвенированных ампликонов была проанализирована с помощью программы BLAST в GenBank NCBI (The National Center for Biotechnology Information).

Результаты и обсуждение

По данным молекулярно-генетической диагностики в Перовском лесничестве в лесостепной части национального парка «Шушенский бор» в образцах из плодовых тел в очагах усыхания сосны обыкновенной (рис. 1) идентифицирован фитопатогенный гриб *H. annosum*.

Идентификация всех выявленных изолятов по базе данных NCBI показала их ближайшее сходство с данным видом – на 98–99% (табл. 1).

Нарушение санитарного состояния сосняков в межгорных котловинах на юге Средней Сибири к настоящему времени проявляется в групповом и куртинном усыхании древостоев (рис. 2).

Признаки этой проблемы в сосняках Шушенского бора, расположенного в южной части Минусинской котловины, обнаруживались с середины 1980-х годов, первоначально в отдельных его частях в виде единичного, реже группового патологического отпада деревьев. Причина усыхания была не ясна вплоть до начала следующего десятилетия, когда на свежем сухостое начали обнаруживать плодовые тела предположительно корневой губки, что позволило гово-



А

Б

В

Рис. 1. Плодовые тела (базидиомы) *H. apposum*: А – в основании ствола усохшего дерева; Б, В – на стволике (корневая шейка) погибшего подроста

Табл. 1

Результаты молекулярно-генетической идентификации *H. apposum* в образцах плодовых тел, отобранных в сосняках Перовского лесничества Национального парка «Шушенский бор»

Исходные данные образцов		Информация о гомологичных последовательностях в базе данных BLAST
Квартал взятия	Объект обнаружения	
19	Погибший подрост	JF411709.1
21	Сухостойное дерево (43 см*)	KC768081.1
21	Сильно ослабленное дерево (52 см)	JF411709.1
10	Усыхающее дерево (33 см)	MH859050.1
27	Погибший подрост	MH859050.1
14	Ветровальное дерево (39 см)	MH859050.1
8	Сухостойное дерево (51 см)	MH859050.1
8	Погибший подрост	MH859050.1

* Диаметр ствола на высоте 1,3 м.

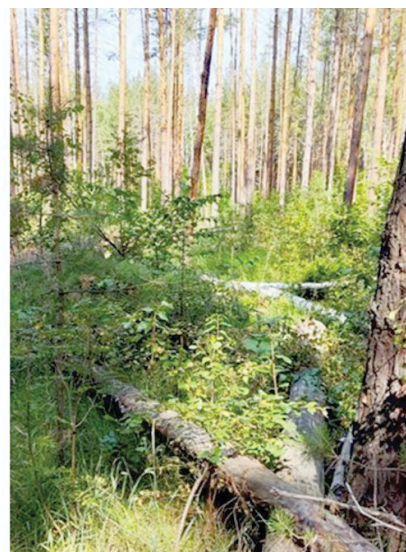
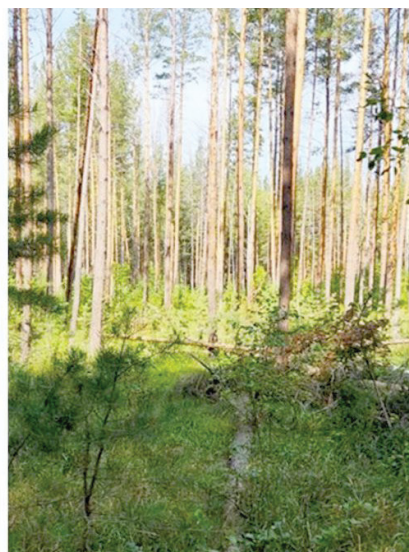


Рис. 2. Действующий очаг корневой губки в сосняках Перовского лесничества

рять о развитии очагов корневой гнили. Проведенные в 2014 году исследования с использованием классических методов показали, что наиболее вероятным возбудителем корневой гнили в сосняках Перовского лесничества является *H. annosum* (Fr.) Bref., относящийся к комплексу *H. annosum* s. l. (корневая губка) [5]. Присутствие данного фитопатогенного гриба в сосновых насаждениях Минусинской котловины подтверждено нами на основе проведения молекулярно-генетического анализа методом секвенирования ДНК патогена.

Заключение

Таким образом, по результатам обследования древостоев сосны обыкновенной в шести кварталах Перовского лесничества национального парка «Шушенский бор» были выявлены деревья, зараженные *H. annosum*. Проведенное исследование показало, что ДНК-анализ является современным и достоверным методом диагностики инфекционных болезней лесобразующих древесных растений, который должен повысить эффективность фитопатологических исследований в системе мониторинга состояния лесов.

Литература

Список русскоязычной литературы

1. Василяускас АП. Корневая губка и устойчивость экосистем хвойных лесов. Вильнюс: Мокслас; 1989.
2. Негруцкий СФ. Корневая губка. М.: Агропромиздат; 1986.
3. Павлов ИН, Корхонен К, Губарев ПВ, Черепнин ВЛ, Барабанова ОА, Миронов АГ, Агеев АА. Закономерности образования очагов *Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref. s. str. в географических культурах сосны обыкновенной (Минусинская котловина). Хвойные бореальной зоны. 2008;25(1-2):28-36.
4. Падутов ВЕ, Баранов ОЮ, Воропаев ЕВ. Методы молекулярно-генетического анализа. Мн.: Юнипол; 2007.
5. Татаринцев АИ, Каленская ОП, Бубликов АГ. К вопросу пораженности корневой гнилью сосняков минусинской котловины. Хвойные бореальной зоны. 2015;33(5-6):240-7.
6. Федоров НИ. Лесная фитопатология. Мн.: БГТУ; 2004.

Общий список литературы/Reference List

1. Vasilyauskas AP. Kornevaya Gubka i Ustoychivost Eksistem Khvoynykh Lesov. [Root Sponge and Ecosystem Stability of Coniferous Forests]. Vilnius: Mokslas; 1989. (In Russ.)
2. Negrut sky SF. Kornevaya Gubka. [Root sponge]. Moscow: Agropromizdat; 1986. (In Russ.)
3. Pavlov IN, Korhonen K, Gubarev PV, Cherepnin VL, Barabanova OA, Mironov AG, Ageev AA. [Regularities in the formation of disease foci of *Heterobasidion* root rot in provenance plantations of *Pinus sylvestris* in Minusinskaya hollow, Krasnoyarsk region]. *Khvoynye Borealnoy Zony*. 2008;25(1-2): 28-36. (In Russ.)
4. Padutov VE, Baranov OYu, Voropayev EV. *Metody Molekuliarno-Geeticheskogo Analiza*. [Methods of Molecular Genetic Analysis]. Minsk: Yunipol; 2007. (In Russ.)
5. Tatarintsev AI, Kalenskaya OP, Bublikov AG. [On the issue of root-rot infestation of pine forests of the Minusinsk basin]. *Khvoynye Borealnoy Zony*. 2015;33(5-6):240-7. (In Russ.)
6. Fedorov NI. *Lesnaya Fitopatologiya*. [Forest Phytopathology]. Minsk: BSTU; 2004. (In Russ.)
7. Doyle JJ, Doyle JL. Isolation of plant DNA from fresh tissue. *Focus*. 1990;12:13-5.
8. Korhonen K. Fungi belonging to the genera *Heterobasidion* and *Armillaria* in Eurasia. In: Storozhenko VG, Krutov VI, eds. *Fungal Communities in Forest Ecosystems*. Moscow-Petrozavodsk; 2004. Vol. 2, p. 89-113.
9. Korhonen K, Fedorov NI, La Porta N, Kovbasa NP. The S type of *Heterobasidion annosum* attacks *Abies sibirica* in the Ural region. *Eur J Forest Pathol*. 1997;(27):273-81.
10. Niemelä T., Korhonen K. Taxonomy of the genus *Heterobasidion*. In: Woodward S, Stenlid J, Karjalainen R, Hüttermann A, eds. *Heterobasidion annosum*. Biology, Ecology, Impact and Control. CAB International, 1998.
11. White TJ, Bruns T, Lee S, Taylor J. Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics. In: Innis MA, Gelfand DH, Sninsky JJ, White TJ, eds. *PCR Protocols: A Guide to Methods and Applications*. San Diego: Acad. Press; 1990. P. 315-22.

МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ РАЗВИТИЯ СТРЕССА У РЫБ В УСЛОВИЯХ ИЗМЕНЕНИЙ КЛИМАТА И ИНТЕНСИФИКАЦИИ АНТРОПОГЕННОЙ НАГРУЗКИ НА ВОДОЕМЫ СРЕДНЕЙ И НИЖНЕЙ ВОЛГИ

А.К. Минеев

Институт экологии Волжского бассейна РАН, Тольятти, Россия

Эл. почта: mineev7676@mail.ru

Статья поступила в редакцию 12.04.2003; принята к печати 22.05.2023

На основе результатов икhtiопатологических исследований в водоемах Средней и Нижней Волги выполнен сравнительный анализ заболеваний рыб, обитающих в крупных водохранилищах и их притоках, испытывающих различную степень антропогенной нагрузки. Используются данные многолетних исследований (1995–2020 годы) по заболеваниям рыб аборигенных и чужеродных видов в районах повышенной антропогенной нагрузки (крупные города Поволжья, объекты промышленной и транспортной инфраструктуры) и в водотоках с минимальным уровнем негативного воздействия. Сделана попытка разработать общие стандартные критерии развития стрессовых реакций у волжских рыб в условиях антропогенной нагрузки разной выраженности и схему развития стресса, обобщающую последовательность морфофизиологических ответов на стресс при разных уровнях негативного воздействия. Установлено, что развитие стресса у половозрелых рыб и их популяций из водоемов с различными гидрологическими режимами и уровнями антропогенной нагрузки соответствует единой последовательности стадий: резистентности организма → его истощения → деструкции или элиминации. Для молоди рыб тех же видов на ранних стадиях эмбрионального и личиночного развития, вследствие повышенной чувствительности к внешним неблагоприятным воздействиям, стадия деструкции наступает сразу после краткосрочной стадии резистентности, которая, возможно, совмещена с такой же краткосрочной стадией истощения. При этом стадия резистентности у личинок и мальков рыб характеризуется появлением многочисленных и разнообразных морфологических аномалий, приводящих к элиминации 99,9% особей на стадии деструкции. Предложена возможность использовать морфофизиологические показатели развития стресса у рыб разных возрастных групп для биоиндикации экологического состояния волжских водоемов.

Ключевые слова: антропогенная нагрузка, развитие стресса, биоиндикация.

MORPHOPHYSIOLOGICAL ASPECTS OF STRESS DEVELOPMENT IN FISHES UNDER CLIMATE CHANGES AND INCREASING ANTHROPOGENIC LOAD ON WATER BASINS IN MIDDLE AND LOWER VOLGA REGIONS

A.K. Mineev

Institute of Volga Basin Ecology, Togliatti, Russia

Email: mineev7676@mail.ru

Based on the results of ichthyopathological studies in the water basins of Middle and Lower Volga, a comparative analysis of the diseases of fish living in larger reservoirs and their tributaries under varying degrees of anthropogenic stress was performed. Data obtained in long-term studies (1995–2020) on diseases of native and alien fish species in areas of increased anthropogenic load (large cities of the Volga region and industrial and transport infrastructure facilities) and in watercourses where negative impact is minimal were compared. An attempt has been made to develop general standard criteria for assessing the development of stress reactions in Volga fishes under conditions of varying anthropogenic load and to develop a scheme of stress development summarizing the sequence of morphophysiological responses at different levels of negative impact. It has been established that the stages of stress development in mature fishes and their populations from reservoirs featuring different hydrological regimens and anthropogenic loads correspond to a standard sequence of stages: organism resistance → exhaustion → destruction or elimination. In juvenile fishes of a defined species at the early stages of embryonic and larval development, because of their high sensitivity to adverse external impacts, the stage of destruction occurs immediately after the short-term resistance stage, which may be combined with the similarly short-term exhaustion stage. At the same time, the resistance stage in fish larvae and fry is characterized by numerous and diverse morphological anomalies leading to the elimination of 99.9% of individuals at the destruction stage. The possibility of using morphophysiological indicators of stress development in fishes of different age groups for bioindication of the ecological conditions of the Volga reservoirs is proposed.

Keywords: anthropogenic load, stress development, bioindication.

Введение

Сохранение биологического разнообразия является одной из важнейших задач современности, при этом устойчивое функционирование популяций и сообществ невозможно без здоровых жизнеспособных особей, которые определяют качество других уровней биологической организации [23]. Воздействие различных неблагоприятных факторов, в том числе различных групп загрязняющих веществ, на водные экосистемы является стрессом для гидробионтов, и его следует изучать в контексте биологических ответов организма, в связи с чем выяснение закономерностей и причинно-следственных связей в развитии патологий разной выраженности и вопросы механизмов и дифференциации патологических процессов представляют несомненный интерес [23], и проблеме заболеваний животных в природных экосистемах уделяется пристальное внимание во всем мире [23, 38, 39, 44]. Качество вод – это совокупность свойств, сформированных химическими, физическими и биологическими процессами как на водоеме, так и в водосборе [31], и морфофункциональные изменения органов и тканей могут служить индикаторами эффектов загрязняющих веществ, степени и продолжительности загрязнения, особенно в условиях сублетальных и хронических воздействий [23]. В то же время разнообразные и в разной степени выраженные морфофизиологические нарушения являются адекватными показателями уровня стрессовых реакций и глубины внешнего стрессового воздействия как на отдельную особь, так и на популяцию в целом. Развитие стресса у рыб, как и у других животных, приводит к развитию в организме общего адаптационного синдрома [6], некоторые результаты изучения которого на примере ихтиофауны Средней и Нижней Волги и приводятся в данном исследовании.

Само понятие стресса введено Гансом Селье. **Стресс** представляет собой совокупность стереотипных физиологических реакций организма, которые возникают под действием неблагоприятных факторов окружающей среды. Эти реакции сопровождаются перестройкой защитных сил организма и характерны для всех живых существ [43]. Необходимо различать два типа стрессовой реакции: **физиологический стресс** (эустресс) – реакция организма, возникающая на воздействие, которое по своей силе не превышает адаптационные возможности организма, и **патологический стресс** (дистресс) – реакция на воздействие, способное привести организм к гибели. Какими бы ни были стрессовые воздействия на организм, ответные реакции на него имеют общие черты [34].

В соответствии с уровнями организации водных экосистем морфофункциональные изменения в организме рыб в условиях антропогенного воздействия, являющиеся результатом стрессовых воздействий, накапливаются на более высоких уровнях организации (по-

пуляция, сообщество) и становятся основой для их последующих преобразований [23]. Они выражаются, в частности, в изменении биохимического статуса и в патологических и компенсаторно-приспособительных реакциях, направленных на поддержание жизнедеятельности организма в ущерб пластическому росту и созреванию [23].

Целью данного исследования является обобщение данных, отражающих морфофизиологическое состояние рыб разных видов и возрастов в имеющих разную выраженность экологических условиях водных объектов Средней и Нижней Волги, и попытка создания общей стандартной схемы развития стресса у гидробионтов на разных уровнях организации.

Общие закономерности развития стресса у позвоночных животных

Стрессовые факторы воздействуют на организм позвоночных по стандартному принципу. Стрессоры, с одной стороны, вызывают ряд негативных процессов (повреждения и нарушения различных систем и органов особей), с другой – усиливают защитные функции, которые противодействуют нестабильности [25]. Как правило, в начальный период стресса эффекты повреждений и нарушений преобладают над адаптивными реакциями, вызывая тем самым снижение уровня резистентности организма (реакция тревоги по Селье). На стадии тревоги происходит первый контакт со стрессором. Причем, если величина отрицательных эффектов выходит за границы, совместимые с жизнью, то животное погибает в начальной фазе острого стресса. Если же степень негативных процессов не превышает допустимые пределы, то усилившиеся защитные реакции со временем ликвидируют нарушения, предавая организму повышенную устойчивость (стадия резистентности по Селье). Другими словами, стадия резистентности наступает, если сила действия стрессора сопоставима с возможностью адаптации [7]. Воздействие одновременно продолжительного и сильного стрессора вызывает истощение адаптивных ресурсов организма, приводя к преобладанию негативных симптомов над защитными реакциями (стадия истощения по Селье) [25]. На этой стадии при долговременном воздействии стрессора адаптационная энергия исчерпывается, вновь появляются признаки тревоги, но изменения необратимы, и организм погибает [7, 13].

Негативные процессы, происходящие на организменном уровне, неизбежно вызывают нарушения на уровне популяции. На примере сивых рыб из водоемов Субарктики, испытывающих влияние многолетнего комплексного загрязнения, выявлены общие закономерности развития токсикозов на основе клинических, патологоанатомических и гематологических показателей организма [30]. Установлено, что общая закономерность развития токсикоза рыб определяется взаи-

моделью патогенеза и эволюционно заложенных механизмов защиты организма и характеризуется четырьмя стадиями: I – контакт с фактором стресса, II – мобилизация организма, III – дестабилизация функций организма, IV – деградация [30]. Переход к необратимым изменениям и гибели организма характеризуется «критической точкой», разделяющей «норму» и «патологию» и методически устанавливающейся на основе гематологических показателей. При этом два основных фактора, определяющих адаптивные перестройки популяций в условиях токсичного загрязнения, – повышенная элиминация особей в стаде от токсикозов и дополнительная «энергетическая плата» на детоксикацию, а основной механизм адаптации – концентрация энергетических ресурсов на главную функцию организма – воспроизводство [30]. В связи с этим популяция приспособительно перестраивает стратегию жизненного цикла по двум направлениям в соответствии с общебиологическими законами саморегуляции численности: а) замедление темпа роста при интенсивном питании и запасании жиров, отсрочка созревания, пропуски нерестового сезона; б) переход на короткий цикл воспроизводства, раннее созревание и омоложение стада [30].

Приведенные тенденции подтверждаются исследованиями других авторов [35]. По их мнению, интенсификация энергетического обмена, обусловленная негативным изменением среды обитания, также ведет к увеличению скорости роста и более раннему созреванию сиговых, но снижению предельных размеров. Отмечаемое раннее созревание рыб, вероятно, является ответной реакцией популяции на сокращение продолжительности жизни в результате повышенной токсичности среды, а быстрое развитие особей и более раннее созревание сокращает энергетические затраты на образование половых продуктов и процессы детоксикации в условиях сублетального загрязнения [35].

Таким образом, в условиях токсического загрязнения адаптивную ценность приобретают перестройки популяций рыб, связанные, прежде всего, с сокращением более энергоемких функций (долгожительство, соматический рост, позднее созревание, многократность нереста), которые проявляются в сжимании структурных рядов – возрастного, размерного, нерестового [30].

Возникновение различных морфофункциональных нарушений у отдельных особей в условиях разноуровневого воздействия комплексных загрязнений имеет ряд закономерностей, одинаковых для рыб разных видов, экологических групп и возрастов.

Независимо от вида стресс-фактора общий адаптационный синдром у рыб характеризуется первичными и вторичными эффектами [41]. Первичные эффекты – это эндокринные изменения, которые у рыб выражены в увеличении адренокортикотропного гор-

мона, поступающего из гипофиза, и циркулирующих в крови катехоламинов (в основном адреналина) и кортикостероидов (главным образом кортизола) [42, 45]. Вторичными эффектами являются биохимические и количественные изменения среди клеток крови под действием гормонов: это увеличение содержания молочной кислоты, глюкозы, а также лейкопения, которая характеризуется лимфопенией, эозинопенией и нейтрофилией [8, 37, 40].

Длительное воздействие стрессовых факторов подавляет не только иммунные функции, но и механизмы функционирования некоторых гормонов. Волжские осетровые и костистые рыбы демонстрируют классическую схему реакции на острый стресс, характерную для позвоночных животных.

У осетровых при остром стрессе резко возрастает уровень кортизола и глюкозы в крови, что приводит к ингибированию половых гормонов (стероидов: тестостерона и прогестерона) и оказывает тормозящее действие на функцию половых желез [2]. При кумулятивном токсикозе происходят изменения в активности ферментов, что следует рассматривать в качестве первичной реакции биологически активных веществ, направленной на детоксикацию чужеродных соединений [14]. Однако при продолжительном воздействии стрессовых факторов (в том числе – комплексного загрязнения) происходит постепенное затухание активности ферментов, способствующих детоксикации (что соответствует стадии истощения по Селье: преобладание негативных симптомов над защитными реакциями). В этом случае сдвиги в биохимических процессах, направленные изначально на повышение резистентности организма в условиях стресса, приобретают негативный характер и провоцируют патологические изменения организма уже на клеточном и тканевом уровнях. Многочисленными исследованиями доказано, что подобные изменения носят неспецифический характер, так как аналогичны для большинства позвоночных животных.

Как проявление адаптации рыб к неблагоприятным условиям среды рассматривается изменение фракционного состава мышечных водорастворимых белков. Отмечено увеличение числа компонентов мышечных белков у подопытных карпов под влиянием сублетальных концентраций нефти, что считают конкретным проявлением биохимической адаптации к неблагоприятным условиям окружающей среды [16–18]. Подобные изменения зафиксированы как у половозрелых особей, так и у молоди рыб. Так, у мальков кутума (*Rutilus frisii kutum*) при воздействии различных концентраций нефти (от 0,05 до 1,0 мг/л) отмечены неспецифические изменения активности пептидаз, содержания общего белка и фракционного состава тканевых белков [20]. При хроническом воздействии нефти наблюдалось снижение интенсивности накопления

общего белка и содержания альбуминов, повышение доли гамма-глобулинов и активности пептидаз. Эти процессы рассматриваются как адаптивные реакции организма на изменившиеся условия среды, направленные на обеспечение выживаемости, роста и развития на ювенальном этапе онтогенеза [20].

Не вызывает сомнения тот факт, что негативное воздействие антропогенных факторов на рыб и в условиях волжских водоемов, в особенности водохранилищ, которые являются главными накопителями водных масс, вызывает определенные реакции и адаптивные перестройки организма: нарушения морфологических, патологоанатомических и гематологических показателей. Однако возникновение, развитие и последствия морфофизиологических нарушений, появляющихся в популяциях гидробионтов, подчинены ряду общих закономерностей, не зависящих от географических и эколого-гидрологических характеристик исследуемого водоема, видового и возрастного состава ихтиофауны.

Например, у половозрелых особей волжской стерляди в современных экологических условиях выявлен широкий спектр морфофункциональных отклонений в гонадах, почках и жабрах как на уровне защитно-приспособительных адаптивных реакций, так и на уровне патологических процессов (некрозы в жабрах и почках, тератогенез половых клеток) [21]. Показано, что при действии токсикантов в эпителии жабр развиваются различные адаптивные реакции на тканевом уровне – увеличение клеточных элементов (гиперплазия) как в первичном, так и во вторичном эпителии, рост числа железистых клеток, предохраняющих жабры от прямого воздействия токсических веществ, растворенных в воде [21]. В результате опосредованного воздействия внешней среды обнаружен также широкий спектр морфологических отклонений в развитии ооцитов разных стадий развития (прото- и трофоплазматического роста) у самок стерляди, разноуровневые морфофункциональные изменения в нефронах почек, сосудистые расстройства в системе кровообращения и органах кроветворения (анемия), нарушения жирового обмена в печени [21]. Аналогичные морфофункциональные нарушения, связанные, прежде всего, с характером распространения загрязняющих веществ по акватории, зафиксированы и у леща из водохранилищ Верхней Волги – Рыбинского и Горьковского [5].

По результатам ихтиопатологического исследования жабр, печени, почек и кишечника лещей сделан вывод об увеличении уровня заболеваемости рыб в местах повышенного загрязнения в 1,1–1,5 раза, в ряде случаев отмечены аномалии в строении ротового аппарата, искривления позвоночника, изменения в селезенке и гонадах, наличие абсцессов и язв на теле рыб [5]. Обнаруженные нарушения объяснялись как об-

щей реакцией систем организма на неблагоприятный фактор, так и с некоторым снижением резистентности организма вследствие увеличения заболеваний с патологическими изменениями в органах и тканях [5].

Отмечается, что на фоне сочетания большого количества загрязняющих веществ в Волге, в основном ксенобиотиков, морфофункциональные изменения в отдельно взятых органах стерляди [21] и леща [5] имеют неспецифический характер, сопровождаясь в некоторых случаях (на уровне половых клеток) тератогенным и канцерогенным эффектами [21]. При этом степень адаптивных реакций отдельных органов у рыб варьирует в соответствии с ежегодно меняющимся уровнем загрязнения волжской воды, что в свою очередь определяет и уровень регенерационных способностей исследованных органов [21]. Периоды частичного восстановления функций органов характеризуются снижением как количественных, так и качественных (виды патологий) показателей в половых клетках, однако полного восстановления до физиологической нормы не происходит. Наличие ооцитов с необратимыми нарушениями в преднерестовый период у 58,5% самок стерляди не только характеризует уровень современного естественного воспроизводства, но и в какой-то степени объясняет причины его снижения и происхождение разнообразных аномалий у предличинок и молоди стерляди из естественных водоемов [21].

Развитие стресса у массовых видов волжских рыб

Аналогичные результаты получены и в ходе наших исследований морфофизиологического состояния массовых аборигенных и чужеродных видов рыб из водоемов Средней и Нижней Волги. Как среди аборигенных карповых и окуневых рыб, так и среди чужеродных бычковых, основу популяций в Куйбышевском и Саратовском водохранилищах составляют особи с патологиями клеток крови (табл. 1).

Велика доля особей с нарушениями гематологических параметров (рис. 1) и гистопатологиями жабр (рис. 2а), печени (рис. 2б), гонад и миокарда. Ситуация в этом смысле значительно отличается в водотоках с минимальным уровнем антропогенного воздействия – в реках Нулга и Ува (Удмуртская республика) (рис. 2а, 2б). Встречаемость рыб массовых видов с гистопатологиями жабр и печени в разы меньше, среди многих видов такие патологии не обнаружены за весь период исследования.

При этом в водохранилищах доля рыб с нарушениями, которые можно характеризовать как адаптивные реакции (разрастание покровного эпителия ламелл, гиперплазия кубического эпителия желчных протоков печени, инкапсуляция новообразований), позволяющие организму перейти на новый уровень функ-

Табл. 1

Встречаемость половозрелых особей с различными численностями патологий эритроцитов в крови (на примере Саратовского водохранилища) [26]

Вид рыб	Число особей, экз.	Доля рыб без патологий эритроцитов, %	Доля рыб с патологиями эритроцитов, %	
			Особи с единственным типом патологии в кровяном русле	Особи с двумя и более типами патологий в кровяном русле
Плотва	423	26,95 ± 2,2	33,81 ± 2,3	39,24 ± 2,7
Лещ	294	20,41 ± 2,4	42,86 ± 2,9	36,73 ± 2,8
Густера	224	20,09 ± 2,7	36,61 ± 3,2	43,30 ± 3,3
Уклейка	307	20,19 ± 2,3	40,39 ± 2,8	39,41 ± 2,8
Окунь	278	24,82 ± 2,6	34,17 ± 2,9	41,01 ± 2,9
Щука	74	27,03 ± 5,2	35,14 ± 5,6	37,84 ± 5,7
Ротан-головешка	250	16,40 ± 2,4	37,20 ± 3,6	46,40 ± 3,2
Бычок-кругляк	282	26,59 ± 2,6	24,82 ± 2,6	48,58 ± 2,9
Бычок-головач	114	30,70 ± 4,3	23,68 ± 4,0	45,61 ± 4,7
Бычок-цуцик	63	11,11 ± 3,9	38,09 ± 6,2	50,79 ± 6,4
Общие данные по водохранилищу	2309	22,87 ± 0,8	35,08 ± 0,9	42,05 ± 1,0

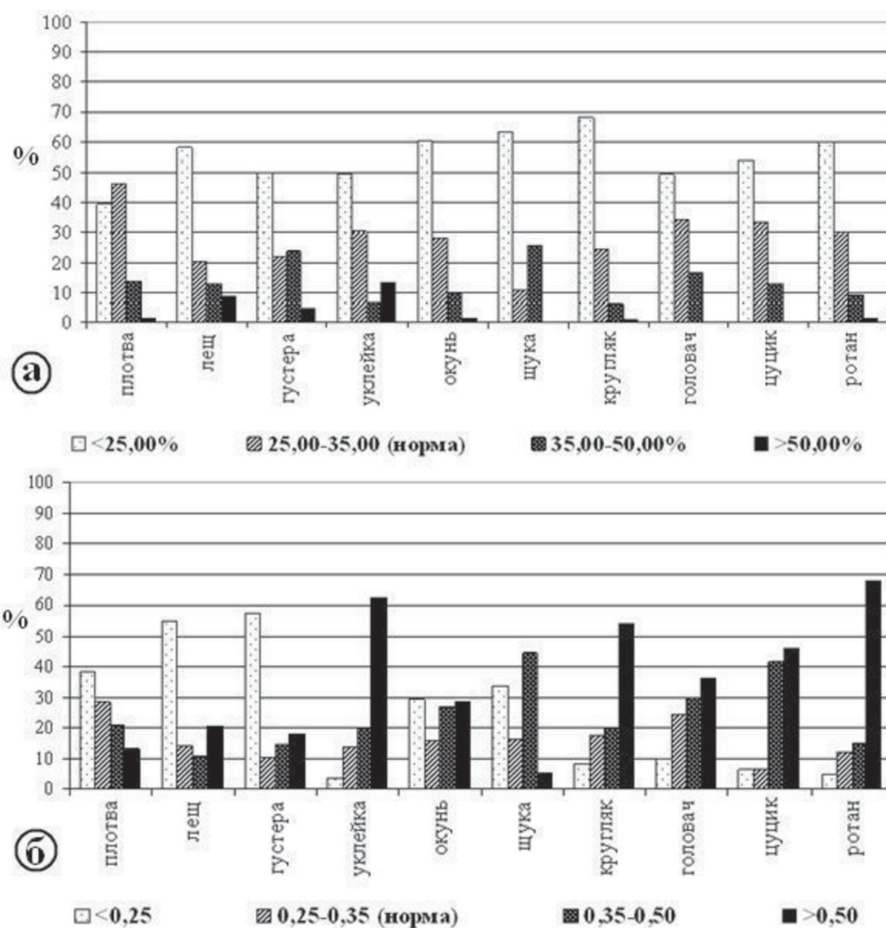


Рис. 1. Встречаемость особей обследованных видов рыб с различными гематологическими показателями: **а** – содержание лейкоцитов в крови (%); **б** – индекс сдвига лейкоцитов. (На примере Саратовского водохранилища [26, с изменениями])

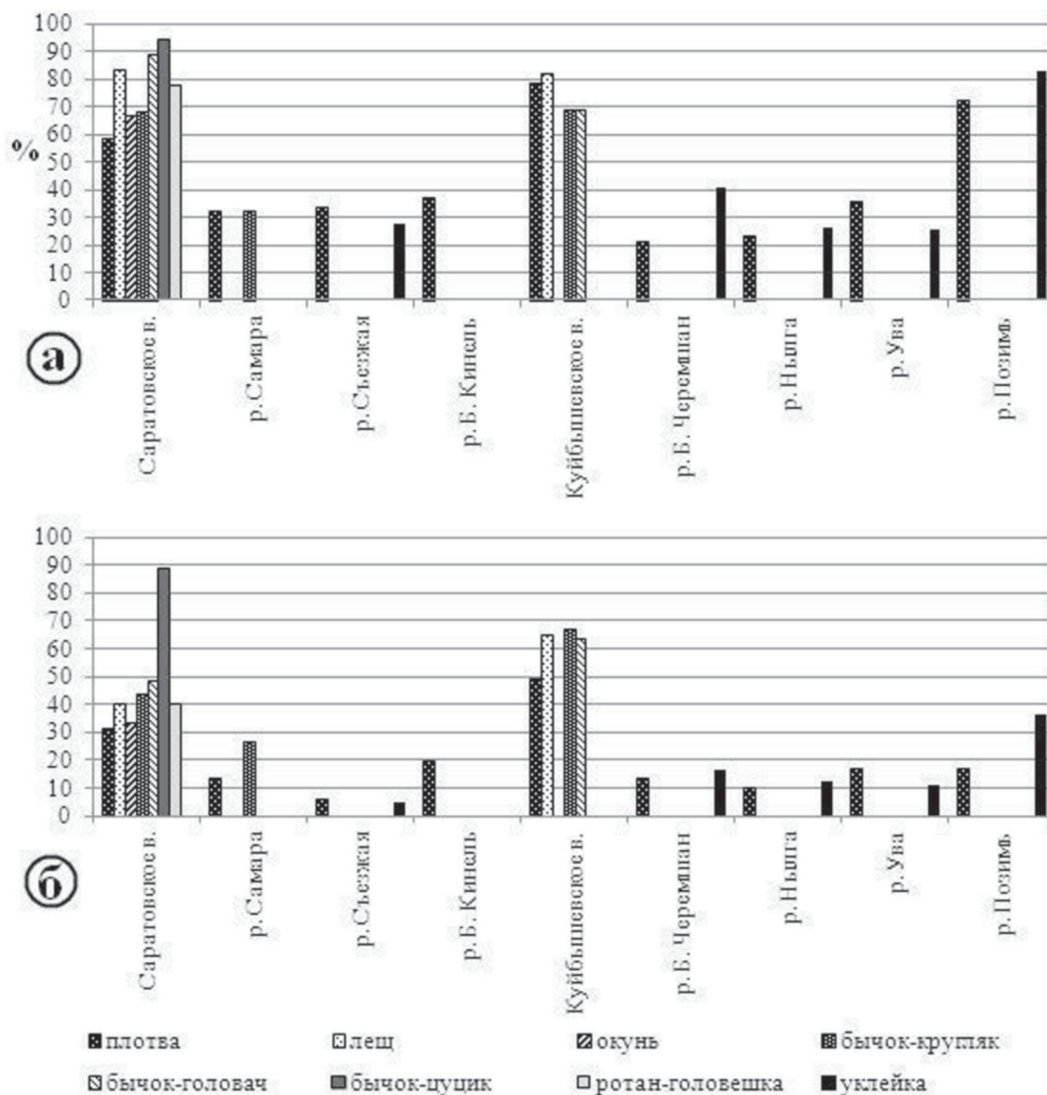


Рис. 2. Встречаемость особей с гистопатологиями жабр (а) печени (б) (%) среди обследованных видов рыб из водоемов и водотоков Средней и Нижней Волги [26, с изменениями]

ционирования и выжить в изменяющихся условиях среды обитания, относительно мала. В то же время наиболее частой встречаемостью отличались гематологические и гистопатологии, относящиеся к разряду необратимых, когда восстановление структуры и функции органа или ткани невозможно – липоидные дистрофии тканей органов, инфильтрации, некротические изменения, стерилизация гонад, различные новообразования (неоплазии), цитоллиз эритроцитов и т. д. Количество же рыб разных видов, не имеющих каких-либо морфофункциональных нарушений, в условиях Саратовского и Куйбышевского водохранилищ настолько мало, что не позволяет поддерживать достаточный уровень пополнения популяций качественным потомством. Об этом свидетельствует и высокий процент личинок и мальков рыб с морфологическими аномалиями, большинство из которых приводят к гибели

особей на ранних стадиях развития, в обследованных волжских водохранилищах (табл. 2, рис. 3).

В более благополучных в экологическом плане водоемах, какими являются некоторые притоки Куйбышевского и Саратовского водохранилищ, ситуация отличается кардинально – основу популяций исследованных видов рыб составляли особи, здоровые по морфологическим, гематологическим и гистологическим показателям. Морфофизиологические нарушения, встречающиеся у части рыб из данных водоемов, носили в основном адаптационный характер, а встречаемость рыб с необратимыми патологическими изменениями была минимальной.

В волжских водохранилищах морфофизиологические изменения ихтиофауны, по-видимому, уже вышли за границы интенсификации энергетического обмена (снижения предельных размеров и более раннего

**Встречаемость молоди рыб с нарушениями морфологии в исследованных водоемах и водотоках
[27, с изменениями]**

Водоем	Период исследования (годы)	Встречаемость аномальных особей, %
<i>Куйбышевское водохранилище</i>	1983–1986	17,7 ± 0,82
	1996–1998	31,5 ± 1,23
<i>Притоки Куйбышевского водохранилища</i>		
р. Ува	2011	3,0 ± 1,22
р. Нылга	2011	4,2 ± 1,57
р. Позимь	2011	22,5 ± 0,95
р. Большой Черемшан	2012	8,7 ± 0,93
<i>Саратовское водохранилище</i>	1995–2020	34,3 ± 0,31
<i>Притоки Саратовского водохранилища</i>		
р. Самара	2012, 2013	7,5 ± 0,66
р. Съезжая	2013	6,6 ± 0,56
р. Большой Кинель	2012	1,8 ± 0,63
р. Кутулук	2013	20,0 ± 3,52
р. Кондурча	2013	3,8 ± 1,31
р. Сок	1996, 1997, 2007, 2009, 2010	26,3 ± 1,17
р. Чапаевка	1995, 2009, 2013, 2014	18,5 ± 1,65
<i>Волгоградское водохранилище</i>	2011	16,1 ± 1,07
<i>Волго-Ахтубинская пойма</i>	1996, 1997, 1998	38,7 ± 0,39
Общее число обследованных особей, экз.	1983–2020	59184

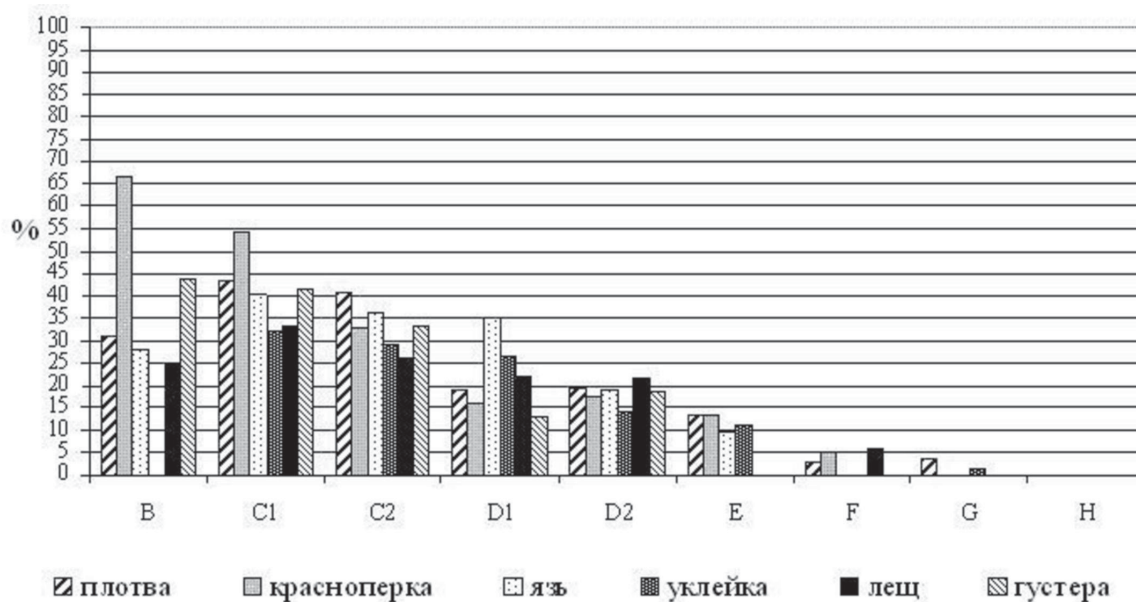


Рис. 3. Встречаемость аномальных особей среди шести видов рыб (на примере Саратовского водохранилища) на разных стадиях личиночного и малькового развития (%). На мальковой стадии Н аномальные особи отсутствуют по причине элиминации их на предыдущих стадиях развития [26, с изменениями]

созревания особей), так как основу популяций массовых видов рыб составляют особи с широким спектром морфофизиологических отклонений, которые уже нельзя назвать адаптационными клеточными и тканевыми реакциями. Такие нарушения, являющиеся зачастую необратимыми морфологическими аномалиями и морфофункциональными патологиями, обнаружены у рыб не только разных систематических, но и разных возрастных групп, что указывает на их неспецифический характер.

Динамику возникновения у волжских рыб адаптационных реакций и преобразования возникающих изменений в необратимые физиолого-патологические процессы можно наглядно представить в виде схемы (рис. 4), которая будет являться корректной как для водоемов с различным гидрологическим режимом и уровнем воздействия неблагоприятных факторов, так и для рыб разных систематических, экологических и возрастных групп.

В природных водоемах, не подверженных воздействию техногенных загрязнений и комплекса других неблагоприятных абиотических и биотических факторов, в популяциях рыб разных видов не наблюдается особей с какими-либо морфофизиологическими

нарушениями: все системы органов и ткани организма находятся в состоянии нормы. Морфологические аномалии могут обнаруживаться у молоди рыб, но доля аномальных особей в скоплениях личинок и мальков не должна при этом превышать 5,0%, что является последствием естественного мутагенеза и нормой для благополучных природных популяций [19].

В исследованных волжских водоемах нами практически не обнаружены популяции рыб с нормальным состоянием организма у доминирующего количества особей, так как не сохранились водоемы, не подверженные какому-либо антропогенному воздействию. Реками, наиболее близкими по своим гидрологическим показателям и уровню загрязнения к благополучным природным водоемам, согласно полученным нами результатам, оказались лишь Ува и Нылга – притоки Куйбышевского водохранилища 5-го порядка. Уровень антропогенного воздействия на данные водоемы минимален в силу их удаления от крупных населенных пунктов и промышленных объектов, однако и в этих малых реках условия обитания рыб не вполне соответствуют норме.

Согласно предложенной схеме, нормальное состояние водной среды может быть нарушено либо крат-



Рис. 4. Динамика развития стресса рыб в условиях негативных воздействий разной выраженности [27]

ковременным сублетальным воздействием загрязнителя (или комплекса загрязнителей), либо резким стрессовым воздействием токсикантов, в результате которого наступает быстрая интоксикация и последующая элиминация организма – стадия деструкции. В первом случае возникает лишь некоторое, иногда незначительное, ухудшение условий среды обитания.

Подобное ухудшение качества водной среды может иметь очаговый кратковременный характер и вызывать реакцию тревоги у взрослого организма, после чего происходит нормализация условий обитания и возврат состояния организма к норме. Однако даже при кратковременном сублетальном воздействии негативных факторов возникают многочисленные морфологические аномалии у молоди рыб, которые приводят, как правило, к ее элиминации в 99,9% случаев (рис. 3, 4). То есть негативное воздействие любого характера, оказываемое на личиночные и мальковые стадии развития рыб, в силу их повышенной чувствительности является в конечном итоге летальным и приводит к стадии деструкции, в отличие от половозрелых рыб.

Сублетальное воздействие негативных факторов среды может сохраняться длительное время, в результате чего организм половозрелой особи переходит от реакции тревоги к стадии возникновения обратимых адаптивных реакций – стадия резистентности организма.

Реакция тревоги, вызванная началом сублетального воздействия каких-либо неблагоприятных факторов среды, характеризуется усилением защитных реакций организма и временным характером происходящих физиологических адаптаций. При этом, как правило, у взрослых рыб не происходит заметных изменений морфогистологического состояния органов и тканей, а адаптационные процессы начинаются по большей части с биохимических реакций. Биохимическая адаптация рыб на начальных этапах загрязнения водной среды подтверждена исследованиями отечественных и зарубежных ученых. Так, экспериментально установлено, что при начале токсического стресса у рыб (в частности у лаврака – *Dicentrarchus labrax*) в плазме крови увеличивается содержание кортизола, который оказывает подавляющее действие на иммунную систему, и глюкозы, а также происходит параллельное снижение фагоцитарной активности в почках и цитотоксической активности эозинофильных гранулоцитов из перитонеальной полости [46]. Такая динамика кортизола, глюкозы и половых стероидов отмечена и у производителей волжских осетровых в условиях стрессовых воздействий. Осетровые, как и костистые рыбы, демонстрируют классическую схему реакции на острый стресс, характерную для всех позвоночных животных: повышение уровня кортизола и глюкозы в крови и подавление функций иммунитета и функции половых желез (подавление половых стероидов) [3].

В процессах изменения сопротивляемости организма при кумулятивном токсикозе происходят также изменения активности ферментов, которые следует рассматривать в качестве первичной реакции биологически активных веществ, направленной на детоксикацию чужеродных соединений [14]. Отмечались также общеизвестные для окуня и линя особенности динамики белкового компонента сыворотки крови и процессов лейкопоза в условиях естественного процесса эвтрофикации водоема и его химического загрязнения [24, 25], что указывает на неспецифический характер подобных реакций.

Для реакции тревоги организма на фоне сублетального воздействия токсикантов характерны также аналогичные для разных видов рыб гематологические адаптивные изменения: смещение лейкоцитарной формулы в сторону увеличения гранулоцитов, что свидетельствует о воспалительных процессах, и снижение числа лимфоцитов на фоне повышения базофилов, что указывает на повышение фагоцитарной активности и включение компенсаторных механизмов [22, 28]. Показано, что токсическая среда вызывает иммунный дефицит, и как следствие этого возникают воспалительные процессы [28], однако повышение молодых форм нейтрофилов и эозинофилов в организме, образующих циркулирующие иммунные комплексы антиген-антитело, обеспечивают при определенном уровне загрязнения детоксикационные процессы в организме рыб [22], что является адаптационной реакцией. Такие изменения в лейкоцитарной формуле при токсических стрессах, в частности – уменьшение относительного количества лимфоцитов на фоне увеличения доли нейтрофилов, определены как изменения неспецифического характера [2].

В случае сохранения и пролонгации сублетального воздействия загрязняющих веществ или других неблагоприятных факторов среды на организм рыб характерные для реакций тревоги организма физиологические изменения приводят уже к адаптационным гистологическим преобразованиям некоторых тканей и органов, что направлено на повышение резистентности организма. На данной стадии морфофизиологических преобразований обратимые адаптивные реакции все еще преобладают над нарушениями, способными перейти в фазу необратимых патологических процессов. Однако не все органы и ткани подвержены адаптивным преобразованиям в одинаковой степени. Наиболее серьезные изменения в условиях техногенного воздействия претерпевают жаберы, непосредственно контактирующие с токсикантом. На стадии резистентности организма (рис. 4) прежде всего происходит увеличение высоты жаберного эпителия, являющегося определяющим фактором гипертрофии филламентов [36]. Изначально гипертрофия имеет приспособительное значение, направлен-

ное на компенсацию функций поврежденного органа или системы, однако количество клеточных слоев, формирующих эпителий ламелл и филамента, строго регламентировано и зависит от экологии рыб [36].

Не менее реактивно в условиях сублетальных загрязнений реагируют изменением своей структуры почки, основной функцией которых является выведение продуктов метаболизма и вредных веществ из организма, а также печень – основной орган детоксикации. В то же время сердечная мышца и репродуктивные органы являются наиболее инертными по отношению к действию различного рода токсикантов структурами [36], следовательно, на стадии резистентности организма вероятность обнаружения адаптивных гистологических преобразований в данных органах минимальна. Параллельно с процессами гипертрофии покровной ткани жабр происходят процессы компенсаторно-адаптивного преобразования и других внутренних органов и тканей: гипертрофия кубического эпителия желчных протоков печени, утолщение стенок капилляров и более крупных кровеносных сосудов и т. д. Продолжается также повышение содержания гранулоцитов (нейтрофилов и эозинофилов) в белой крови и активизация их фагоцитарных функций.

На каспийских осетровых было показано, что адаптивная модификация в организме под влиянием токсических веществ может проявляться в двух формах. Первая характеризуется отсутствием патологических нарушений в печени рыб, и она сохраняется под контролем естественного отбора, а вторая проявляется деструктивными нарушениями в печени – «болезнями адаптации», которые по ряду признаков могут быть обратимыми [15]. При этом патоморфологические изменения отмечены не только в печени, но и в скелетных мышцах и гонадах осетровых рыб. Установлено, что все структурно-функциональные нарушения в организме рыб являлись следствием кумулятивного токсикоза – это снижение уровня аэробного и анаэробного видов обмена, накопление липидов и фосфолипидов в тканях [11]. Отмечена также тенденция к увеличению встречаемости рыб с небольшими изменениями в органах или без каких-либо изменений и снижение числа особей с умеренными нарушениями, что свидетельствует о перестройке в популяции осетровых за счет адаптивной модификации как ответной реакции организма на современные условия внешней среды [11].

Таким образом, большинство гистологических преобразований, обнаруживаемых у рыб на стадии формирования резистентности организма, такие как гипертрофия, гиперплазия, реорганизация, инкапсуляция, являются структурно-функциональными основами компенсаторно-приспособительных реакций, позволяющих организму перейти на новый уровень

функционирования и выжить в изменяющихся условиях среды обитания [36]. Однако в данных условиях организм вынужден компенсировать энергетические затраты, направленные на адаптивные преобразования. Как правило, в популяциях рыб это происходит за счет сокращения энергетических затрат на соматический рост, что приводит к сокращению размерно-возрастных параметров всей популяции, раннему половому созреванию особей, ухудшению качественно-количественных параметров половых продуктов, сокращению сроков нереста и плодовитости. То есть при длительном сублетальном воздействии неблагоприятных факторов на рыб происходит общее ухудшение состояния всей популяции, несмотря на все адаптационные изменения, направленные на ее выживание.

Тем не менее, все морфофизиологические адаптационные изменения, характерные для стадии резистентности в условиях сублетального воздействия неблагоприятных факторов, являются обратимыми, и при стабильной и длительной нормализации условий среды обитания организм возвращается к состоянию нормы. Однако при усилении негативного воздействия стрессоров на организм либо при их достаточно продолжительном сублетальном воздействии наступает стадия истощения, когда различные морфофизиологические преобразования становятся необратимыми. При этом происходит преобладание патологических симптомов над адаптивными реакциями.

В качестве основных типов гистологических преобразований отмечались такие патологии, как очаги зернисто-жировой и гидропической дистрофии печени, атрофия эпителия и увеличение просвета почечных канальцев, грануломатозные разрастания в селезенке рыб, которые могут либо быть отнесены к ситуативным изменениям адаптационного характера в случае умеренного воздействия неблагоприятных абиотических факторов среды, либо стать необратимыми при усилении хронического негативного воздействия [4].

На стадии истощения организма любые морфофизиологические изменения, произошедшие на стадии резистентности и имеющие адаптационный характер, усиливаются и приобретают ярко выраженную форму и необратимый характер, так как баланс между процессами регенерации и дегенерации тканей и органов сдвигается в сторону дегенерации. При этом дегенеративные и некротические нарушения затрагивают даже самые защищенные системы организма – половую, сердечно-сосудистую и мышечную. На примере мышечной ткани осетровых рыб было показано, что при нарушении процессов регенерации (обусловленном токсикологическими факторами) дегенеративные процессы в мышечной ткани необратимо нарастают, что снижает плавательную способ-

ность рыб и может приводить к их гибели [9]. Красные мышечные волокна разрушаются мононуклеарными клетками (лимфоцитами и макрофагами), которые активно мигрируют из мелких кровеносных и лимфатических сосудов, проникают между миоцитами, прикрепляются в сарколеме и лизируют сначала клеточную оболочку, а потом и все волокно [10]. Таким образом, развитие дегенеративных процессов в красных мышцах осуществляется по типу аутоиммунных реакций и вызвано резкими изменениями гематологических показателей у рыб, обитающих в водоемах с большим содержанием токсикантов [9]. По этому принципу развиваются необратимые некротические процессы и в других органах и тканях при длительном сублетальном или летальном воздействии загрязнителей на организм рыб.

Согласно результатам наших собственных исследований, популяции рыб из таких водоемов, как Куйбышевское и Саратовское водохранилища, являющихся главными резервуарами водосбора Средней и Нижней Волги, находятся на условной стадии истощения организма (рис. 4). Об этом свидетельствуют многочисленные и разнообразные гемато- и гистопатологии внутренних органов и тканей у половозрелых особей разных видов и экологических групп, а также широко распространенные у молоди рыб из данных водоемов морфологические аномалии, приводящие к массовой элиминации личинок и мальков рыб, особенно на ранних стадиях развития. В аналогичной экологической ситуации, соответствующей стадии истощения организма, оказались и популяции плотвы и уклейки из р. Позимь – притока Куйбышевского водохранилища третьего порядка, так как этот водоем находится под воздействием постоянных загрязнений бытовыми и промышленными стогами г. Ижевска. Как в обследованных водохранилищах, так и в р. Позимь доля здоровых рыб в популяциях минимальна, а основу ихтиоценоза составили особи с максимальным количеством типов патологий клеток крови и гистопатологий жабр, печени, гонад и миокарда. При этом среди обнаруженных морфофизиологических нарушений преобладали патологии, имеющие необратимый летальный характер, – липоидные дегенерации печени, гонад и миокарда, дисплазии (некрозы) тканей всех обследованных органов, инфильтрации клеток крови в ткани, развитие новообразований в обследованных органах и тканях, соединительнотканная и липоидная стерилизация гонад, преобладание в кровяном русле эритроцитов с различными типами патологий и т. д.

Однако встречаемость как аномальной молоди рыб, так и половозрелых особей с обнаруженными гемато- и гистопатологиями в Куйбышевском, Саратовском водохранилищах и их притоках имеет неоднородный характер и зависит прежде всего от уровня загрязнения отдельных участков водоемов, что позволяет

успешно использовать состояние морфофизиологических показателей отдельных особей и популяций рыб в качестве надежного биоиндикационного критерия экологического состояния водных объектов.

Применение морфофизиологических показателей стресса у рыб в биоиндикационных исследованиях

Состояние здоровья гидробионтов вообще, и рыб в частности, может служить обобщенным и надежным показателем степени экологического состояния водных экосистем [12]. Существует также множество методик, применяемых в биоиндикации для оценки общего экологического состояния водоема, основанных на анализе изменений морфофизиологических показателей гидробионтов в результате воздействия комплекса внешних стрессирующих факторов. Однако не существует единого универсального критерия для оценки всех антропогенных воздействий. Например, при оценках эвтрофирования водоемов наиболее ясную картину формируют изменения фитопланктонного сообщества, закисления вод – изменения зообентосного, токсичного загрязнения – нарушения в организме рыб [32].

В свою очередь, последствия воздействия стресса на организм рыб можно оценивать на разных уровнях организации – клеточном, тканевом, органном и организменном. В силу этого морфофизиологическое здоровье рыб и последствия воздействия стресса на организм являются адекватными и приемлемыми критериями как состояния отдельных особей и популяций в целом, так и экологического состояния исследуемого водоема. Соответственно, в настоящее время для биологической оценки используется широкий арсенал различных методических подходов: иммунологический, генетический, биохимический, физиологический, морфологический, морфогенетический, патологоанатомический, гистологический и др.

Однако многие методы, в особенности биохимические или физиологические, сложны и поэтому не могут быть массовыми при исследованиях на природных водоемах [32]. Предложенный Т.И. Моисенко с соавторами методический двухуровневый подход позволяет сочетать в оптимальном соотношении возможность получения массового материала и установления точного диагноза. Выделен первый *макроуровень* обследования индивидуумов, по которому заболевания выявляются на основе массового визуального обследования организмов, и предварительный диагноз устанавливается по клиническим и патологоанатомическим симптомам отравлений [32]. Второй, *микроуровень*, диагностики включает в себя гематологические, гистологические, биохимические, инструментальные физиологические и другие методы оценки воздействий стресса. Последние не могут быть массовыми в силу трудоемкости, но использу-

ются для уточнения диагноза и оценки последствий патологических изменений в организме рыб [32].

В использовании по отдельности того или иного метода для оценки воздействия стрессирующих факторов на рыб есть как свои особенности, так и определенные недостатки, поэтому и в наших исследованиях методы патолого-морфологического, патологоанатомического, гематологического и гистологического изучения рыб применялись в комплексе, что способствовало формированию наиболее полного представления о проявлении морфофизиологических последствий стресса в популяциях волжских рыб.

Для определения степени поражения организмов рыб в результате воздействия стрессирующих факторов, являющейся важным аспектом диагностики здо-

ровья особей в зоне загрязнения, нами применялся *обобщенный индекс заболеваний рыб – Z* [32], разработанный на основе обобщения различных балльных систем, предложенных ранее [1, 33, 29] для оценки состояния организма рыб на основе клинического и патологоанатомического обследования. При макродиагностике состояния рыб предлагается выделять 3 стадии заболевания [32], где (0 – здоровые особи):

1 – отклонения от нормы незначительные и не представляют угрозы для жизни организма, соответствующие реакции тревоги и стадии резистентности организма (эустресс);

2 – отклонения средней тяжести, характеризующие критическое состояние организма, соответствующие стадии истощения организма (дистресс);

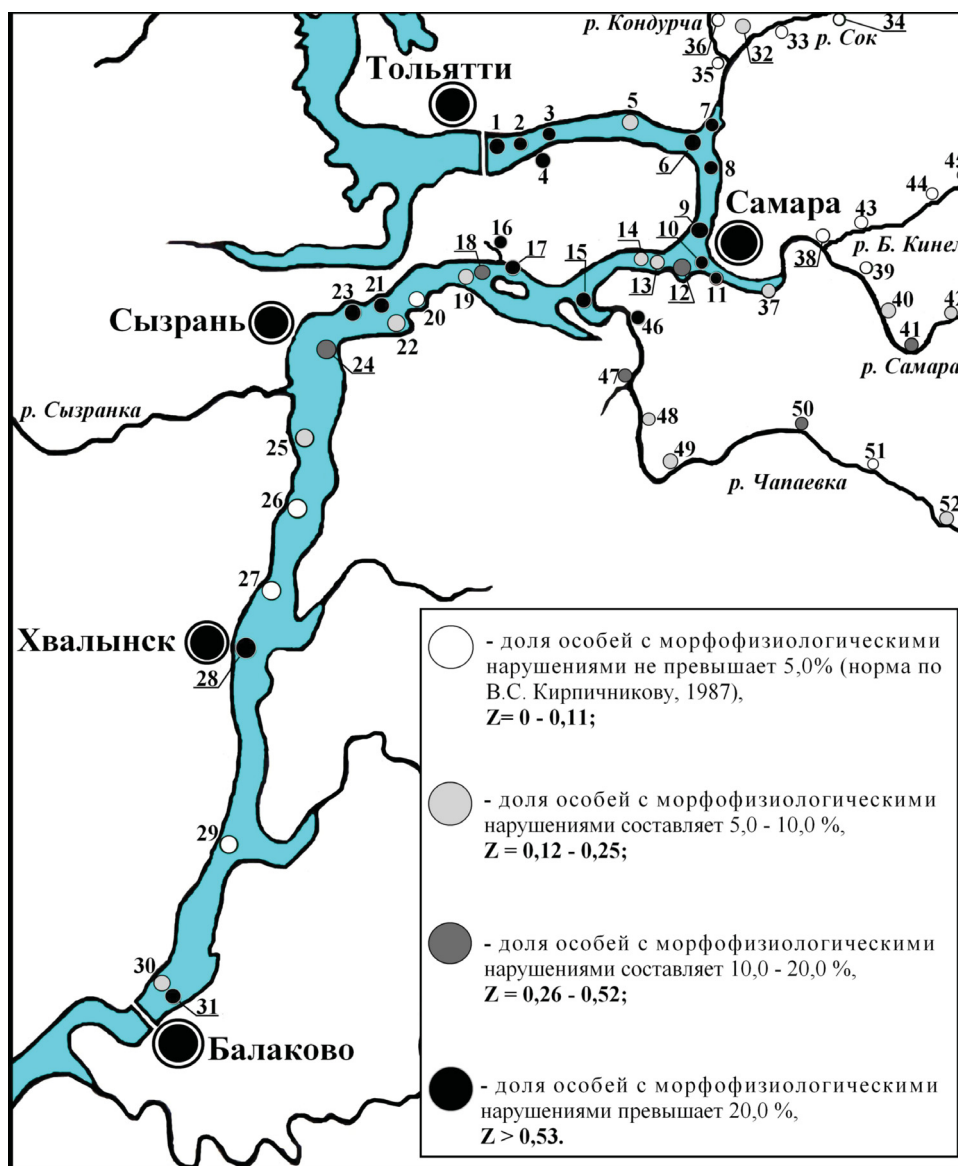


Рис. 5. Встречаемость особей с морфофизиологическими нарушениями (среди молоди и взрослых рыб) в участках Саратовского водохранилища и его притоках с разным уровнем антропогенной нагрузки [27, с изменениями]

3 – ярко выраженные симптомы интоксикации, свидетельствующие о неизбежной гибели организма, соответствующие стадии деструкции.

Общий индекс заболеваний рыб в конкретной зоне загрязнения определяется выражением:

$$Z = \frac{\Sigma(N_1 + 2N_2 + 3N_3)}{N_{tot}},$$

где: N_1, N_2, N_3 – соответственно число особей на 1-й, 2-й и 3-й стадиях заболеваний, N_{tot} – общее число исследованных рыб в локальной зоне загрязнения, включая здоровых особей, а усиливающие коэффициенты (1, 2 и 3) отражают степень тяжести интоксикации и, соответственно, морфофизиологических проявлений стрессовых реакций. Если в водоеме все рыбы не имеют признаков токсикозов, то $Z = 0$, чего в наших исследованиях не наблюдалось. Значение будет повышаться как при увеличении числа больных, так и при повышении тяжести заболевания [32].

В итоге, на основе величины Z установлено, что наибольших значений данный показатель достигает в наиболее загрязненных акваториях: вблизи крупных городов и населенных пунктов, объектов промышленной и транспортной инфраструктуры, где наиболее высок уровень техногенных загрязнений. Данная тенденция продемонстрирована на примере акватории Саратовского водохранилища (рис. 5). В других исследованных водоемах и водотоках: Куйбышевское водохранилище и его притоки, Волгоградское водохранилище, водоемы Волго-Ахтубинской поймы – величина индекса Z также соответствует уровню загрязнения отдельных акваторий и степени выраженности морфофизиологических показателей стрессовых реакций у рыб разных возрастных групп.

Незначительные отклонения от нормы, не представляющие существенной угрозы для жизни организма у взрослых рыб, и низкое (в пределах условной нормы, либо незначительно превышающее ее) содержание аномальной молодежи в пробах, фиксировалось нами в притоках Куйбышевского водохранилища реках Нылга и Ува, являющихся незагрязненным контролем. Подобная ситуация была характерна и для других притоков: реки Большой Кинель и Большой Черемшан (Саратовское и Куйбышевское водохранилища), а также для участков водохранилищ, удаленных от источников постоянного техногенного загрязнения: станции № 20, 26, 27, 29 (рис. 5). В этих районах Z не превышал 0,11, что соответствует низкой встречаемости особей с морфофизиологическими нарушениями среди молодежи и половозрелых рыб, а характер обнаруживаемых отклонений в изучаемых гемато- и гистологических параметрах был слабовыраженным и соответствовал стадии резистентности.

В то же время в районах таких крупных промышленных и транспортных центров, как Казань, Улья-

новск (Куйбышевское вод.), Тольятти, Самара, Сызрань, Хвалынский, Балаково (Саратовское вод.) (рис. 5), Ижевск, в устьевых участках рек Сок, Самара, Чапаевка, характеризующихся стабильно высоким уровнем загрязнения, значение *общего индекса заболеваний рыб в конкретной зоне загрязнения – Z*, превышало 0,53, что соответствовало высокой встречаемости аномальной молодежи рыб и половозрелых особей с морфофизиологическими нарушениями, соответствующими отклонениям средней тяжести и ярко выраженным симптомам интоксикации (стадия истощения организма – рис. 4).

Заключение

У рыб разных видов и возрастных групп из исследованных водоемов и водотоков Средней и Нижней Волги стрессовые реакции развиваются аналогичным образом в разных экологических условиях. Определяющим фактором степени их развития и тяжести стрессовых симптомов является лишь интенсивность внешнего негативного воздействия на отдельных особей и популяции в целом. При длительном воздействии сублетальных концентраций токсикантов или при кратковременном влиянии летальных доз загрязнений адаптивные реакции на уровне различных тканей организма перестают выполнять защитную функцию и приводят к дегенеративным изменениям в тканях и органах.

Любые неспецифические изменения, происходящие в организме рыб при кумулятивном токсикозе или других негативных воздействиях на начальных этапах имеют адаптивный характер, но при хроническом воздействии сублетальных стрессовых факторов или при усиленном их влиянии патологические изменения (дистресс) начинают преобладать над защитными реакциями (эустресс).

Для молодежи волжских рыб разных видов летальная величина воздействия неблагоприятных факторов значительно ниже, чем для взрослых особей. Другими словами, величина негативного воздействия, вызывающая у половозрелых рыб морфофизиологические нарушения, соответствующая стадии резистентности и реакции тревоги организма (рис. 4), у молодежи рыб соответствует стадии деструкции и вызывает элиминацию в 99,9% случаев.

В результате происходит стремительное ухудшение количественных и качественных показателей популяций обследованных видов рыб из водоемов и водотоков с высоким уровнем загрязнения и хроническим характером воздействия загрязнителей на ихтиофауну, какими являются Саратовское и Куйбышевское водохранилища, а также р. Позимь (Удмуртская республика).

В других обследованных притоках Куйбышевского и Саратовского водохранилищ доля здоровых особей

превосходит долю рыб с морфофизиологическими нарушениями. При этом большинство обнаруженных типов гистопатологий внутренних органов и тканей характерны для сублетального воздействия неблагоприятных факторов среды и физиологическому стрессу (эустресс) – реакции организма, возникающей на воздействие, которое по своей силе не превышает адаптационные возможности организма.

Таким образом, можно констатировать, что в таких реках, как Самара, Большой Кинель, Съезжая (притоки Саратовского водохранилища), Большой Черемшан, Ува и Нылга (притоки Куйбышевского и Нижнекамского водохранилищ), популяции рыб находятся по большей части в благополучном состоянии. В районах незначительных и непостоянных загрязне-

ний состояние обследованных особей соответствовало стадии резистентности или устойчивости, и лишь в некоторых случаях приближалось к пограничному состоянию стадии истощения.

Применение в разной степени выраженных морфофизиологических показателей стресса у рыб в качестве критериев биоиндикации показало, что встречаемость особей с морфофизиологическими нарушениями в водохранилищах Средней и Нижней Волги и их притоках с разным уровнем антропогенной нагрузки имеет явный очаговый характер и прямо зависит от степени загрязнения того или иного участка водоема. Это подтверждает надежность используемых показателей развития стресса для выявления участков водоемов с различающимся уровнем антропогенной нагрузки.

Литература

Список русскоязычной литературы

1. Аршаница НМ. Материалы ихтиотоксикологических исследований в бассейне Ладожского озера. Влияние загрязнений на экосистему Ладожского озера. Л.: ГосНИОРХ; 1988.
2. Балабанова ЛВ, Микряков ВР. Сравнительная характеристика действия нафталина и фенола на показатели белой крови карася *Carassius carassius* (L.). Биология внутренних вод. 2002;(2):100-2.
3. Баюнова ЛВ, Баранникова ИА, Дюбин ВИ, Семенкова ТБ. Гормональные характеристики осетровых в условиях стресса. В кн.: Тезисы докладов Международной конференции «Осетровые на рубеже 21 века». КаспНИИРХ; 2000. С. 122-3.
4. Бугаев ЛА, Рудницкая ОА, Сергеева СГ, Ниточка ОА, Засядько АС. Физиологическое состояние азовского судака. В кн.: Тезисы докладов международного семинара «Современные проблемы физиологии и экологии морских животных (рыбы, птицы, млекопитающие)». Ростов-на-Дону: Эверест; 2002. С. 18-21.
5. Васильев АС, Запруднова РА, Буйневич АВ. Мониторинг состояния популяций леща верхневолжских водохранилищ. В кн.: Материалы Всероссийской научно-практической конференции «Экологические проблемы уникальных природных и антропогенных ландшафтов». Ярославль: Ярославский гос. ун-т; 2004. С. 192-7.
6. Ведемейер ГА, Мейер ФП, Смит Л. Стресс и болезни рыб. М.: Легкая и пищевая промышленность; 1981.
7. Гуляева НВ. Ингибирование свободнорадикального окисления липидов в механизмах срочной и долговременной адаптации к стрессу. Биологические науки. 1989;(4):5-14.
8. Головина НА, Стрелков ЮА, Воронин ВН, Головин ПП, Евдокимова ЕБ, Юхименко ЛН. Ихтиопатология. М.: Мир; 2003.
9. Евгеньева ТП. Особенности гистофизиологии мышечной ткани рыб. В кн.: Материалы 2 Международной конференции по физиологии мышц и мышечной деятельности «Физиология мышц и мышечной деятельности». М.: Изд-во МГУ; 2003. С. 10-1.
10. Евгеньева ТП. Гистофизиологические аспекты адаптаций мышечной ткани рыб к антропогенным воздействиям. В кн.: Материалы Международной конференции «Современные проблемы физиологии и биохимии водных организмов». Петрозаводск: Изд-во КарНЦ; 2004. С. 44.
11. Журавлева ГФ. Морфофункциональные основы адаптивной модификации осетровых при эндоэкологическом токсикозе. Успехи современного естествознания. 2003;(3):68.
12. Захаров ВМ, Кларк ДМ. Биотест: Интегральная оценка здоровья водных экосистем и отдельных видов. М.: Московское отделение Международного фонда «Биотест»; 1993.
13. Зеличенко ЛИ, Порядин ГВ. Стресс и патология. Методическое пособие для самостоятельной работы студентов лечебного и педиатрического факультетов. М.: Российский государственный медицинский университет; 2009.

14. Земков ГВ, Журавлева ГФ. Кинетика патологических изменений при кумулятивном токсикозе в организме как критерий сопротивляемости популяции рыб. Успехи современного естествознания. 2004а;(1):41-7.
15. Земков ГВ, Журавлева ГФ. Теоретические аспекты эпигенного наследования в процессе регенерации в печени каспийских осетровых. Фундаментальные исследования. 2004;(3):32-4.
16. Каниева НА. Метаболические изменения в организме карпов под влиянием нефти. В кн.: Материалы 2 Международной научно-практической конференции «Человек и животные». Астрахань: Астраханский гос. технич. ун-т; 2004. С. 77-9.
17. Каниева НА. Перикисное окисление липидов и гистологическая организация печени карпа под влиянием нефти. В кн.: Материалы 2 Международной научно-практической конференции «Человек и животные». Астрахань: Астраханский гос. технич. ун-т; 2004. С. 74-6.
18. Каниева НА. Биохимические показатели адаптивных реакций в организме карпа под влиянием нефти. В кн.: Материалы 2 Международной заочной научной конференции «Проблема сохранения и рационального использования биоразнообразия Прикаспия и сопредельных регионов». Элиста: КГУ; 2004. С. 138-40.
19. Кирпичников ВС. Генетика и селекция рыб. Л.: Наука; 1987.
20. Курбанова ИК, Исуев АР, Габибов ММ. Влияние нефтяного загрязнения водной среды на некоторые показатели белкового обмена мальков кутума *Rutilus frisii kutum* (Cyprinidae). Вопросы ихтиологии. 2004;44(5):700-8.
21. Лепилина ИН, Романов АА. Гистоморфологические нарушения у волжской стерляди в современных экологических условиях. Экология. 2005;(2):157-60.
22. Ложичевская ТВ, Ружинская ЛП, Дорошева НГ, Рудницкая ОА. Физиологическое состояние пиленгаса в Азовском море. В кн. Тезисы докладов международного семинара «Современные проблемы физиологии и экологии морских животных (рыбы, птицы, млекопитающие)». Ростов-на-Дону: Эверест; 2002. С. 110-1.
23. Лукин АА, Лукина ЮН. Проблемы здоровья рыб во внутренних водоемах России. Труды ВНИРО. 2015;157:32-44.
24. Лугаськова НВ, Насыров РА. Адаптивные особенности системы крови окуня и линя в условиях загрязнения и эвтрофикации водоемов. Сибирский экологический журнал. 2001;8(6):735-9.
25. Мартемьянов ВИ. Стресс у рыб: защитные и повреждающие процессы. Биология внутренних вод. 2002;(4):3-13.
26. Минеев АК. Современное морфофизиологическое состояние массовых видов рыб в экологических условиях водоемов и водотоков бассейна Средней и Нижней Волги. Автореф... дисс. Тольятти: ООО «Полиар»; 2017.
27. Минеев АК. Морфологические нарушения у рыб Средней и Нижней Волги. Тольятти: Анна; 2020.
28. Михайлова ЛП. Основные результаты исследования состояния клеток крови *Salmo trutta* L.P. на фоне токсических воздействий. Южно-Российский вестник геологии, географии и глобальной энергии. 2004;(1):90-2.
29. Моисеенко ТИ. Теоретические основы нормирования антропогенных нагрузок на водоемы Субарктики. Апатиты: Изд-во Кольского научного центра РАН; 1997.
30. Моисеенко ТИ. Стратегия адаптивных ответов организмов и популяций рыб на антропогенный стресс. В кн.: Материалы Международной конференции и выездной научной секции Отделения общей биологии РАН «Биологические основы изучения, освоения и охраны животного и растительного мира, почвенного покрова Восточной Фенноскандии». Петрозаводск: Апатиты; 1999. С. 143.
31. Моисеенко ТИ. Методология оценки качества вод с позиций экологической парадигмы. Известия Российской академии наук. Серия географическая. 2009;(1):23-35.
32. Моисеенко ТИ, Гашев СН, Селюков АГ, Жигилева ОН, Алёшина ОА. Биологические методы оценки качества вод: Часть 1. Биоиндикация. Вестник Тюменского государственного университета. Экология и природопользование. 2010;(7):20-40.
33. Решетников ЮС. Метод экспертной оценки состояния особи и популяции сиговых рыб. В кн.: Биология и биотехника разведения сиговых рыб. СПб.: ГосНИОРХ; 1994. С. 115-8.
34. Селье Г. Стресс без дистресса. М.: Прогресс; 1979.
35. Терентьев ПМ, Кашулин НА. Адаптация рыб водоемов Кольского полуострова в условиях длительного аэротехногенного воздействия. В кн.: Материалы Международной конференции «Современные проблемы физиологии и биохимии водных организмов». Петрозаводск: КНЦ; 2004. С. 134-5.
36. Шарова ЮН, Лукин АА. Патологии рыб, развивающиеся в условиях техногенного воздействия, и стереотипность ответных реакций. В кн.: Материалы Международной конференции «Экологические проблемы северных регионов и пути их решения», Ч. 1». Апатиты: КНЦ РАН; 2004. С. 87-9.

Общий список литературы/Reference List

1. Arshanitsa NM. Materialy Ikhtiotoksikologicheskikh Issledovaniy v Basseyne Ladozhskogo Ozera. Vliyaniye Zagriazneniy na Ekosistemy Ladozhskogo Ozera. [Materials of Ichthyotoxicological Studies in the Lake Ladoga Basin. The Impact of Pollution on the Ecosystem of Lake Ladoga]. Leningrad: GosNIORKh; 1988. (In Russ.)
2. Balabanova LV, Mikryakov VR. [Comparative characteristics of the effects of naphthalene and phenol on the indices of white blood of crucian *Carassius carassius* (L.)]. *Biologiya Vnutrennikh Vod*. 2002;(2):100-2. (In Russ.)
3. Bayunova LV, Barannikova IA, Dyubin VI, Semenkova TB. [Hormonal characteristics of sturgeon under stress]. In: *Tezisy Dokladov Mezhdunarodnoy Konferentsiyi «Osetrovye na Rubezhe 21 veka»*. Astrakhan: KaspNIIRKh; 2000. P. 122-3. (In Russ.)
4. Bugayev LA, Rudnitskaya OA, Sergeeva SG, Nitochka OA, Zasiadko AS. [Physiological state of the Azov walleye]. In: *Tezisy Dokladov Mezhdunarodnogo Seminara «Sovremennye Problemy Fiziologii i Ekologii Morskikh Zhivotnykh (Ryby, Ptitsy, Mlekopitayushchiye)»*. Rostov-on-Don: Everest; 2002. P. 18-21. (In Russ.)
5. Vasilyev AS, Zaprudnova RA, Buynevich AB. [Monitoring of bream populations in Upper Volga Reservoirs]. In: *Materialy Vserossiyskoy Nauchno-Prakticheskoy Konferentsiyi «Ekologicheskiye Problemy Unikalnykh Prirodnikh i Antropogennykh Landshavtov»*. Yaroslavl: Yaroslavskiy Gosudarstvennyy Universitet; 2004. P. 192-7. (In Russ.)
6. Vedemeyer GA, Meyer FP, Smit L. *Stress i Bolezni Ryb*. Moscow: Liogkaya i Pischevaya Promychlenost; 1981. (In Russ.)
7. Gulyaeva NV. [Inhibition of free radical lipid oxidation in mechanisms of urgent and long-term adaptation to stress]. *Biologicheskkiye Nauki*. 1989;(4):5-14. (In Russ.)
8. Golovina NA, Strelkov YuA, Voronin VN, Golovin PP, Yevdokimova EB, Yukhhimenko LN. *Ikhtiopatologiya*. [Ichthyopathology]. Moscow: Mir; 2003. (In Russ.)
9. Yevgenyeva TP. [Features of histophysiology of fish muscle tissue]. In: *Materialy 2 Mezhdunarodnoy Konferentsii po Fiziologii Myshts i Myshechoy Deyatelnosti «Fiziologiya Myshts i Myshechoy Deyatelnosti»*. Moscow: Izdatelstvo MGU; 2003. P. 10-1. (In Russ.)
10. Yevgenyeva TP. [Histophysiological aspects of adaptations of fish muscle tissue to anthropogenic influences]. *Materialy Mezhdunarodnoy Konferentsii «Sovremennye Problemy Fiziologii i Biokhimii Vodnykh Jrganizmov»*. Petrozavodsk: Izdatelstvo KarNTs 2004. P. 176. (In Russ.)
11. Zhuravliova GF. [Morphofunctional basis of adaptive modification of sturgeon in endoecological toxicosis]. *Uspekhi Sovremennogo Yestestvoznaniya*. 2003;(3):68.
12. Zakharov VM, Klark DM. [Biotest: Integrated assessment of the health of aquatic ecosystems and individual species]. Moscow: Moskovskoye Otdeleniye Mezhdunarodnogo Fonda «Biotest»; 1993. (In Russ.)
13. Zelichenko LI, Poriadin GV. *Stress i Patologiya. Metodicheskoye Posobiye dlia Samostoyatelnoy Raboty Studentov Lechebnogo i Pediatricheskogo*. [Stress and pathology. Methodological Manual for Unsupervised Works of Students of Medical and Pediatric Faculties]. Moscow: Rossiyskiy Gosudarstvennyi Meditsynskiy Universitet; 2009. (In Russ.)
14. Zemkov GV, Zhuravleva GF. [Kinetics of pathological changes in the organism under cumulative toxicosis as a criterion of fish population resistance]. *Uspekhi Sovremennogo Yestestvoznaniya*. 2004;(1):41-7. (In Russ.)
15. Zemkov GV, Zhuravleva GF. [Theoretical aspects of epigenetic inheritance during liver regeneration in Caspian sturgeons]. *Fundamentalnye Issledovaniya*. 2004;(3):32-4. (In Russ.)
16. Kanieva NA. [Metabolic changes in the body of carp under the influence of oil]. *Materialy 2 Mezhdunarodnoy nauchno-prakticheskoy konferentsiyi «Chelovek i zhivotnyye»*; 2004 May 13-14; Astrakhan: Astrakhanskiy Gosudarstvennyy Tekhnicheskii Universitet; 2004a. p. 77-9. (In Russ.)
17. Kaniyeva NA. [Lipid peroxidation and histological organization of carp liver under the influence of oil]. In: *Materialy 2 Mezhdunarodnoy Nauchno-Prakticheskoy Konferentsiyi «Chelovek i Zhivotnyye»*. Astrakhan: Astrakhanskiy Gosudarstvennyy Tekhnicheskii Universitet; 2004. P. 74-6. (In Russ.)
18. Kaniyeva NA. [Biochemical parameters of adaptive reactions in the body of carp under the influence of oil]. In: *Materialy 2 Mezhdunarodnoy Zaachnoy Nauchnoy Konferentsiyi «Problema Sokhraneniya i Ratsyonalnogo Ispolzovaniya Bioraznoobraziya Pricaspiya i Sopredelnykh Regionov»*. Elista: KGU 2004. P. 138-40. (In Russ.)
19. Kirpichnikov VS. *Genetika i Selektsiya Ryb*. [Genetics and Breeding of Fishes]. Leningrad: Nauka; 1987. (In Russ.)
20. Kurbanova IK, Isuyev AR, Gabibov MM. [Effects of oil contamination of water environment on some characteristics of protein metabolism in *Kutum Rutilus frisii kutum* fry (Cyprinidae)]. *Voopy Ikhhtiologii*. 2004;44(5):700-8. (In Russ.)
21. Lepilina IN, Romanov AA. [Histomorphological abnormalities in sterlet from Volga river un-

- der present-day ecological conditions]. *Ekologiya*. 2005;(2):157-60. (In Russ.)
22. Lozhichevskaya TV, Ruzhinskaya LP, Dorosheva NG, Rudnitskaya OA. [Physiological state of so- iuy mullet in Azov Sea]. In: Tezisy Dokladov Mezhdunarodnogo Seminara «Sovremennye Problemy Fiziologii i Ekologii Morskikh Zhivotnykh (Ryby, Ptitsy, Mlekopitayushchie)». Rostov-on-Don: Everest; 2002. P. 110-1. (In Russ.)
 23. Lukin AA, Lukina YuN. [Health status of fish in inland waters of Russia]. *Trudy VNIRO*. 2015;157:32-44. (In Russ.)
 24. Lugaskova NV, Nasyrov RA. [Adaptive features of blood in perch and tench under pollution and eutrophication]. *Sibirskiy Ekologicheskiy Zhurnal*. 2001;8(6):735-9. (In Russ.)
 25. Martemyanov VI. [Stress in fish: Processes of adaptation and damage]. *Biologiya Vnutrennikh Vod*. 2002;(4):3-13. (In Russ.)
 26. Mineyev AK. *Sovremennoye Morfofiziologicheskoye Sostoyaniye Massovykh Vidov Ryb v Ekologicheskikh Usloviyakh Vofoyomov i Vodotokov Sredney i Nizhney Volgi*. [The Current Morphophysiological State of Mass Fish Species in the Ecological Conditions of Reservoirs and Watercourses of the Middle and Lower Volga Basin]. PhD Theses. Tolyatti: OOO «Poliar»; 2017. (In Russ.)
 27. Mineyev AK. [Morphological disorders in fish of the Middle and Lower Volga]. Tolyatti: Anna; 2020. (In Russ.)
 28. Mikhaylova LP. [The main results of the study of the state of blood cells in *Salmo trutta* L.P. under toxicity effects]. *Yuzhno-Rossiyskiy Vestnik Geologii, Geografii i Globalnoy Energii*. 2004;(1):90-2. (In Russ.)
 29. Moiseyenko TI. [Theoretical foundations of the normalization of anthropogenic loads on Subarctic reservoirs]. Apatity: Izdatelstvo KNTs RAN; 1997. (In Russ.)
 30. Moiseyenko TI. [Strategy of adaptive responses of organisms and fish populations to anthropogenic stress]. In: *Materialy Mezhdunarodnoy Konferentsyi i Vyezdnoy Nauchnoy Sektsyi Otdeleniya Obshchey Biologii RAN «Biologicheskiye Osnovy Izucheniya, Osvoyeniya i Okhrany Zhivotnogo i Rastitelnogo Mira, Pochnennogo Pokrova Vostochnoy Fennoskandii»*. Apatity; 1999. P. 282. (In Russ.)
 31. Moiseyenko TI. [Methodology of water quality evaluation from ecological paradigm standpoint]. *Izvestiya Rossiyskoy Akademii Nauk Seriya Geograficheskaya*. 2009;(1):23-35. (In Russ.)
 32. Moiseyenko TI, Gashev SN, Seliykov AG, Zhigileva ON, Alioshin OA. [Biological methods of waters quality estimation: Part 1. Bioindication]. *Vestnik Tyumenskogo Gosudarstvennogo Universiteta. Ekologiya i Prirodopolzovaniye*. 2010;(7):20-40. (In Russ.)
 33. Reshetnikov YuS. [A method of expert assessment of the conditions of whitefish individuals and populations]. In: *Biology and Biotechnics of Whitefish Breeding*. Saint-Petersburg: GosNIORKh; 1994. P. 115-8. (In Russ.)
 34. Selye G. *Stress bez Distressa*. Moscow: Progress; 1979. (In Russ.)
 35. Terentyev PM, Kachulin NA. [Adaptation of fish reservoirs of the Kola Peninsula in conditions of prolonged aerotechnogenic impact]. In: *Materialy Mezhdunarodnoy Konferentsyi «Sovremennye Problemy Fiziologii i Biokhimii Vodnykh Organizmov»*. Petrozavodsk: KNTs; 2004. P. 134-5. (In Russ.)
 36. Sharova YuN, Lukin AA. [Fish pathologies developing under technogenic impact and stereotypical responses]. In: *Materialy Mezhdunarodnoy Konferentsyi «Ekologicheskiye Problemy Severnykh Regionov i Puti ikh Resheniya»*. Apatity: KNTs RAN; 2004. P. 87-9. (In Russ.)
 37. Albrecht M-L. Die Bedeutung von stress-folgen fur den fisehorganismus. *Z. Binnenfischerei DDR*. 1977;(8):247-50.
 38. Avci A, Kaamaz M, Durak I. Peroxidation in muscle and liver tissues from fish in a contaminated river due to a petroleum refinery industry. *Ecotoxicol Environ Saf*. 2005;460:101-5.
 39. Diniz MS, Pereira R, Freitas AC. Evaluation of the sub-lethal toxicity of bleached kraft pulp mill effluent to *Carassius auratus* and *Dicentrarchus labrax*. *Water Air Soil Pollut*. 2011;217:35-45.
 40. Ellis AE. Stress and the modulation of defense mechanisms in fish. In: Pickering AD, ed. *Stress and Fish*. Academic press; 1981. P. 147-69.
 41. Maseaud MM, Maseaud EM, Donaldson F. Stress resulting from handling in fish primary and secondary effect. *Trans Amer Fish Soc*. 1977;106:201-12.
 42. Peters G. Zur interpretation des Begriffes «Stress» beim Fisch. *Du und Tier*. 1978;(8):19-20.
 43. Selye H. Stress and the general adaptation syndrome. *Brit Med J*. 1950;(1):1383-92.
 44. Simonato JD, Guedes CLB, Martinez CDR. Biochemical, physiological, and histological changes in the neotropical fish *Prochilodus lineatus* exposed to diesel oil. *Ecotoxicol Environ Saf*. 2008;69:112-20.
 45. Strange RA, Schreck CB, Golden JT. Corticoid stress response to handling and temperature in salmonides. *Trans Amer Fish Soc*. 1977;106:213-8.
 46. Wazzana M, Cammarata M, Cooper EL, Parrinello N. Confinement stress in sea bass (*Dicentrarchus labrax*) depresses peritoneal leukocyte cytotoxicity. *Aquaculture*. 2002;210(1-4):231-43.

ОСОБЕННОСТИ ПОРАЖЕННОСТИ СТВОЛОВОЙ ГНИЛЬЮ БЕРЕЗНЯКОВ В ЛЕСАХ КРАСНОЯРСКОЙ ГРУППЫ РАЙОНОВ

А.И. Татаринцев*, Н.П. Мельниченко

Сибирский государственный университет науки и технологий имени академика М.Ф. Решетнева,
Красноярск, Россия

* Эл. почта: lespat@mail.ru

Статья поступила в редакцию 22.02.2023; принята к печати 25.04.2023

Насаждения березы (*Betula pendula* Roth.) широко представлены в освоенных и большей частью нарушенных лесах Красноярской группы районов. Состояние и продуктивность березняков часто определяет деятельность ксилотрофных грибов, вызывающих гнилевые поражения деревьев. В работе изучены эколого-лесоводственные особенности пораженности березняков стволовой гнилью в лесах рассматриваемой территории. Проведены детальные лесопатологические обследования древостоев на пробных площадях; стволовую гниль диагностировали по комплексу макроскопических признаков с идентификацией ксилотрофных грибов по базидиомам. Выполнена интегральная оценка состояния древостоев. На стволах вегетирующих деревьев, пораженных гнилью, выявлены ксилотрофные грибы (вероятные возбудители): *Phellinus igniarius*, *Inonotus obliquus*, *Fomes fomentarius*, *Fomitopsis pinicola*, *Trametes versicolor*. Инфекция проникала спорами через механические и термические поранения на стволах и мицелиально-комлевым путем из материнских пней, оставшихся после рубки. Второй путь распространен в порослевых древостоях, что наряду с пониженным структурным иммунитетом определяет значимо большую их пораженность стволовой гнилью в сравнении с древостоями семенного происхождения. Достоверной связи распространенности гнили с лесотаксационными показателями древостоев не установлено по причине антропогенной нарушенности березняков (рубки, пожары, травмирование деревьев). При этом не установлена достоверная связь распространения гнили со стадией рекреационной дигрессии. В березняках стволовой гнилью поражаются деревья различных морфометрических параметров, обычно пропорционально их представленности в структуре древостоя. Прижизненное развитие гнили в стволе ослабляет деревья, что значимо проявляется в негативном изменении виталитетной структуры древостоя.

Ключевые слова: березняки, стволовая гниль, ксилотрофные грибы, происхождение древостоев, состояние деревьев.

CHARACTERISTICS OF BIRCH WOODS DAMAGE CAUSED BY STEM ROT IN THE KRASNOYARSK GROUP OF TERRITORIES

A.I. Tatarintsev*, N.P. Melnichenko

M.F. Reshetnev Siberian State University of Science and Technology, Krasnoyarsk, Russia

* Email: lespat@mail.ru

Birch (*Betula pendula* Roth.) woods are highly prevalent in managed and partly disturbed forests of the Krasnoyarsk group of territories. The condition and productivity of such woods are often impacted by xylophilic fungi, which cause rot lesioning of trees. In the present investigation, the ecological and silvicultural features of birch woods affected by stem rot in the above territories have been assessed. Stem rot rates in test plots were assessed by a complex of macroscopic indicators combined with identification of fungal species according to their basidiomes. An integral estimate of tree stand condition was made. The following xylophilic fungi were identified on tree stems affected by rot: *Phellinus igniarius*, *Inonotus obliquus*, *Fomes fomentarius*, *Fomitopsis pinicola*, and *Trametes versicolor*. Infection was likely caused by the penetration of their spores through mechanical and thermal lesions of stems and by the spread of mycelia from parent stubs left after lumbering. The second route is more prevalent in the coppice forests, than in the forests originating from seeds, the former featuring compromised immunity and thus a significantly higher level of lesioning by rot. No significant association of rot prevalence with forest inventory parameters was found probably because of interference by anthropogenic factors, such as lumbering, fires, and damages. However, there was found no significant correlation of rot prevalence with the degree of recreational digression. In birch woods, stem rot affects trees having different morphometric parameters, usually proportionally to their contribution to tree stand composition. Stem rot of living trees compromises their viability and negatively influences the vital structure of a tree stand.

Keywords: birch woods, stem rot, xylophilic fungi, tree stand origin, tree stand condition.

Введение

Леса березовой формации широко распространены на территории Российской Федерации [17]. По состо-

янию на начало 2022 года на землях лесного фонда страны березняки в совокупности с насаждениями осины занимают 152,6 млн га (22,1%), и отмечается

тенденция увеличения их площади¹. На территории Красноярского края (Средняя Сибирь) насаждения с преобладанием в составе древостоев березы, преимущественно *Betula pendula* Roth., составляют 15,8% лесопокрытой площади региона, уступая по этому показателю лишь лиственничникам². Значительная часть березняков сосредоточена в антропогенно освоенных лесах подтаежных и лесостепных ландшафтов Красноярской (центральной) группы районов. Представлены они чаще производными древостоями семенного и порослевого происхождения; в подтаежных лесах присутствуют и коренные березняки с хорошо развитым злаково-разнотравным покровом [12]. Наряду с насаждениями хвойных формаций березняки имеют ресурсное значение (древесина, продукты побочного пользования) и выполняют весьма важные и разносторонние экосистемные функции.

Состояние и продуктивность березняков нередко определяется, наряду с влиянием комплекса абиотических факторов среды, деятельностью насекомых-дендрофагов и дендропатогенных организмов [26]. Среди последних наибольшее воздействие на древостой и в целом лесную экосистему оказывают полупаразиты (факультативные сапротрофы, факультативные паразиты), инициирующие некрозно-раковые и гнилевые болезни деревьев [19, 22]. Развитие стволовых гнилей у сырораствующих деревьев вследствие воздействия ксилотрофных грибов, в частности в березняках, имеет известную экологическую целесообразность [2, 27]. Однако стволовые гнили приводят к потерям деловой древесины, накоплению гнилевого ветролома, ухудшению санитарной обстановки в насаждениях и снижению их экологических функций [1, 5, 10, 11, 13, 26, 28]. Имеются данные о снижении резистентности к насекомым-филлофагам у пораженных стволовой гнилью деревьев *B. pendula* [14, 16].

Несмотря на большой объем имеющейся в литературе отчетной и научной информации по разным аспектам поражения березняков стволовыми гнилями, эта проблема недостаточно изучена в лесах Красноярского края. В связи с этим цель настоящей работы – выявить некоторые эколого-лесоводственные особенности пораженности стволовой гнилью древостоев *B. pendula* на территории Красноярской группы районов.

Материалы и методы исследований

Объектами исследований явились березняки травяных типов на территории шести приближенных к

¹ О состоянии и об охране окружающей среды Российской Федерации в 2021 году. Государственный доклад. М.: Минприроды России; МГУ имени М.В. Ломоносова; 2022.

² Лесной план Красноярского края, утвержденный Указом Губернатора Красноярского края от 21.12.2018 № 332-уг (в ред. от 01.11.2019 № 300-уг).

г. Красноярску лесничеств, где их относительная площадь составляет от 17 (Мининское лесничество) до 47% (Балахтинское лесничество)³. В соответствии с принятым лесорастительным районированием изучаемые насаждения входят в состав Среднесибирского подтаежно-лесостепного района Лесостепной зоны и Алтае-Саянского горно-таежного района Южно-Сибирской горной зоны. Все березняки характеризуются определенной антропогенной нарушенностью вследствие рекреационного лесопользования, низовых пожаров, проводимых рубок. Последнее определяет значительное присутствие древостоев порослевого происхождения, в первую очередь в лесостепных колковых насаждениях.

В типичных для района исследований березняках выполнено детальное обследование древостоев на пробных площадях (ПП) числом 31, включая по лесничествам: Красноярское – 7, Мининское – 10, Емельяновское – 5, Маганское – 3, Большемурутинское – 3, Балахтинское – 3. На пробных площадях определяли основные лесоводственные показатели насаждений методами глазомерной и инструментальной таксации (табл. 1), дополнительно устанавливали стадию рекреационной нарушенности (дигрессии) березняков трансектным методом согласно ОСТ 56-100-95⁴. Деревья сплошным пересчетом распределяли по четырехсантиметровым ступеням толщины и общепринятым категориям состояния⁵: 1 – без признаков ослабления; 2 – ослабленные; 3 – сильно ослабленные; 4 – усыхающие; 5 – погибшие, в том числе свежий и старый сухостой, ветровал, бурелом. Пораженность деревьев стволовыми гнилями выявляли глазомерно по комплексу макропризнаков: плодовые тела ксилотрофных грибов, дупла, загнившие сучья; сухобочины, подгарты, пожарные подсушины, морозобойные трещины с признаками раневых гнилей, заходящих вглубь ствола. Видовую принадлежность обнаруженных плодовых тел грибов определяли, руководствуясь справочной литературой [21].

При дальнейшем количественном анализе рассматривается совокупное явление – «стволовая гниль» без дифференциации на возможные варианты стволовых гнилей в сырораствующих деревьях березы по возбудителям, особенностям проникновения грибной инфекции, локализации в стволе. По материалам проведенного обследования на каждой пробной площади

³ Лесохозяйственные регламенты лесничеств Красноярского края на период 2019–2028 гг. [Электронный ресурс]. Министерство лесного хозяйства Красноярского края; [дата обращения: 20.02.2023]. URL: http://mlx.krskstate.ru/npravdeet/gos_les_reestr/les_reglam.

⁴ ОСТ 56-100-95 «Методы и единицы измерения рекреационных нагрузок на лесные природные комплексы».

⁵ Правила санитарной безопасности в лесах: Утверждены постановлением правительства Российской Федерации от 9 декабря 2020 года № 2047.

Табл. 1

Характеристика насаждений (древостоев) на пробных площадях

ПП	Тип березняка	Преобладающее происхождение	Состав древостоя	Средние величины			Класс бонитета	Относительная полнота	Рекреационная дигрессия (стадия)
				возраст, лет	высота, м	диаметр, см			
<i>Тяежные (подтяежные) леса</i>									
1Т	Осочково-разнотравный	п*	10Б+Ос едС	55	17,0	17,7	3	0,8	II
2Т	Осочково-крупнотравный	с**	10Б едС, Л	75	22,5	23,7	2	0,6	III
3Т	Разнотравно-орляковый	с	10Б+С едОс, Л	60	21,0	21,3	2	0,7	I
4Т	Разнотравно-орляковый	с	8Б2С+Ос	75	28,0	29,4	1	0,8	I
5Т	Осочково-разнотравный	с	10Б едОс	84	21,0	24,2	3	0,7	I
6Т	Орляково-разнотравный	с	9Б1Ос+С	90	25,0	26,8	2	0,6	I
7Т	Орляково-крупнотравный	с	10Б едС, Ос	86	24,0	31,9	2	0,8	I
8Т	Разнотравный	п	10Б	90	22,5	32,8	3	0,5	IV
9Т	Орляково-разнотравный	с	10Б	85	27,5	30,8	1	0,7	I
10Т	Крупнотравно-орляковый	с	10Б едС	100	26,5	34,6	2	0,6	III
11Т	Разнотравный	п	10Б едОс	98	25,5	34,0	2	0,5	IV
12Т	Орляково-разнотравный	п	9Б1С	96	28,5	40,4	1	0,6	III
13Т	Орляково-крупнотравный	с	9Б1С едОс, П	101	28,0	31,4	1	0,6	I
14Т	Вейниково-разнотравный	с	8Б2С	91	25,0	32,4	2	0,7	I
15Т	Вейниково-разнотравный	с	8Б2С+Ос	86	24,5	26,2	2	0,7	I
16Т	Разнотравный	п	6Б4С	88	24,8	26,9	2	0,8	II
<i>Лесостепь</i>									
1Л	Осочково-разнотравный	п	10Б+Ос	81	22,0	29,0	3	0,8	II
2Л	Осочково-разнотравный	п	10Б	71	23,5	25,6	2	0,9	I
3Л	Разнотравный	п	10Б	81	23,0	22,8	2	0,7	III
4Л	Осочково-разнотравный	с	10Б	55	20,0	19,0	2	0,8	I
5Л	Осочковый	п	10Б	60	17,0	18,5	3	0,6	III
6Л	Осочково-крупнотравный	с	10Б+С	55	19,5	20,7	2	0,7	I
7Л	Разнотравный	п	10Б+Ос,С	66	21,5	22,1	2	0,6	II
8Л	Разнотравно-осочковый	п	9Б1С	65	24,5	25,3	1	0,7	I
9Л	Разнотравно-осочковый	п	9Б1С+Л,Е	65	18,5	21,3	3	0,7	I
10Л	Разнотравный	п	9Б1С едЛ,Е	60	18,0	21,2	3	0,7	I
11Л	Вейниково-разнотравный	п	9Б1С едОс	50	15,5	16,4	3	0,6	II
12Л	Злаково-разнотравный	п	10Б	50	15,5	15,4	3	0,5	I
13Л	Осочково-разнотравный	п	10Б+С	45	15,0	14,2	3	0,5	I
14Л	Разнотравный	п	10Б	45	17,5	17,0	2	0,6	II
15Л	Разнотравный	п	10Б едС	55	16,5	17,0	3	0,8	IV

* Порослевое; ** семенное.

определялась распространенность стволовой гнили (иначе пораженность древостоя) по формуле:

$$P = 100 \cdot n / N, \quad (1)$$

где: P – распространенность гнили, %; n – число пораженных деревьев, шт.; N – общее количество учтенных деревьев на ПП, шт.

Состояние древостоя и его части, пораженной стволовой гнилью, устанавливали через расчет среднего индекса состояния – K_{cp} ⁶:

⁶ Правила санитарной безопасности в лесах: Утверждены постановлением правительства Российской Федерации от 9 декабря 2020 года № 2047.

$$K_{cp} = (P_1 \times K_1 + P_2 \times K_2 + P_3 \times K_3 + P_4 \times K_4 + P_5 \times K_5) / 100 \quad (2)$$

где: P_i – доля стволового запаса каждой категории состояния деревьев, %; K_i – индекс категории состояния деревьев (1 – без признаков ослабления, 2 – ослабленные, 3 – сильно ослабленные, 4 – усыхающие, 5 – погибшие).

При $K_{cp} \leq 1,5$ совокупность деревьев в среднем не имеет видимых признаков ослабления; $1,5 < K_{cp} \leq 2,5$ – в среднем ослаблены; $2,5 < K_{cp} \leq 3,5$ – сильно ослаблены; $3,5 < K_{cp} \leq 4,5$ – усыхают; $K_{cp} > 4,5$ – погибли.

Выбор статистических критериев значимости различий (*t*-критерий) и корреляций (параметрический коэффициент корреляции Пирсона или непараметрический коэффициент корреляции Спирмена) основывался на проверке соответствия выборок нормальному распределению по критерию Колмогорова-Смирнова (d_{k-s}). При этом различия в распределении данных в эмпирических выборках от нормального распределения считаются недостоверными при значениях d_{k-s} , соответствующих $p > 0,05$. Соотношение эмпирических рядов распределения деревьев по ступеням толщины (диаметра стволов на высоте 1,3 м) оценивали по критерию λ [29]. Статистические расчеты проводили с помощью программ STATISTICA 10.

Результаты и обсуждение

При известном разнообразии видового состава ксилотрофной биотрофной комплексы в березняках [2, 8, 20, 24, 25] представители биотрофного комплекса, осуществляющие ксилотрофиз древесины в сырорастущих деревьях, представлены незначительно. В задачи наших исследований не входило установление всего комплекса ассоциированных с березой дереворазрушающих грибов; обнаружены на стволах вегетирующих деревьев были базидиомы следующих видов: *Fomes fomentarius* (L.) Fr., *Fomitopsis pinicola* (Sw.) P. Karst., *Trametes versicolor* (L.) Lloyd, *Phellinus igniarius* (L.) Quél., *Inonotus*

obliquus Pilát. (видовые таксоны приведены в соответствии с базой данных Index Fungorum). Плодовые тела первых трех видов отмечены исключительно на сухобочинах, что указывает на первоначальное развитие вызываемой ими стволовой гнили как раневой. Дереворазрушающие грибы стволового комплекса проникают в дерево с помощью базидиоспор через отмирающие сучья и сучковые раны (в первую очередь *P. igniarius* и *I. obliquus*), глубокие поранения на стволах (сухобочины, подгары, морозобойные трещины), у порослевых деревьев – преимущественно посредством мицелиального инокулюма из материнских пней. У живых деревьев гниль в поперечном направлении развивается предпочтительно в центральной части ствола, где, в отличие от заболони, отсутствуют физиолого-биохимические факторы устойчивости к прижизненному биоразрушению. Однако стволовая гниль раневого происхождения от вышеуказанных грибов (факультативных паразитов) нередко охватывает и заболонь, особенно у деревьев, сильно ослабленных пожаром, рекреационной нагрузкой.

Стволовая гниль встречается в березняках повсеместно. С учетом влияния происхождения древостоев на их качественное состояние [3, 5, 15, 18] полученные данные о распространенности гнили организованы в две выборки: первая – пробные площади с преобладанием деревьев семенного, вторая – порослевого происхождения (табл. 2). Распределение данных в каждой из указанных выборок не отличается от нормального распределения, что позволяет по отношению к ним использовать параметрические критерии статистического анализа. При этом совокупная выборка не соответствует нормальному распределению. Пораженность стволовой гнилью обследованных древостоев в среднем не превышает 8% при минимальном значении 0,7% (ПП 15Т), максимальном – 24,6% (ПП 8Л) (табл. 2). Варьирование распространенности гнили в березняках района исследований обусловлено влиянием комплекса факторов (эколого-лесоводственных,

Табл. 2

Распространенность стволовой гнили (P) в березняках (с анализом выборок на нормальность распределения по критерию d_{k-s})

ПП	P, %	ПП	P, %	ПП	P, %	ПП	P, %	ПП	P, %
<i>Семенные (n = 13)</i>		10Т	2,0	<i>Порослевые (n = 18)</i>		3Л	3,4	13Л	8,5
2Т	6,8	13Т	7,5	1Т	19,2	5Л	8,0	14Л	14,4
3Т	5,4	14Т	2,5	8Т	7,0	7Л	7,9	15Л	6,8
4Т	5,4	15Т	0,7	11Т	7,5	8Л	24,6	$d_{k-s} = 0,211 (p > 0,05)$	
5Т	8,2	4Л	3,6	12Т	11,2	9Л	10,0	<i>Совокупная выборка (n = 31)</i>	
6Т	4,8	6Л	3,2	16Т	12,6	10Л	6,8	<i>M ± m</i>	7,8 ± 0,9
7Т	9,1	$d_{k-s} = 0,100$		1Л	6,5	11Л	3,0	$d_{k-s} = 0,188$	
9Т	6,4	$(p > 0,05)$		2Л	8,5	12Л	11,2		

антропогенных) на систему дерево ↔ ксилотрофные грибы.

Сопоставление усредненных данных по древостоям разного происхождения и сравнительная оценка выборочных средних по *t*-критерию указывают на значимо большую пораженность стволовой гнилью насаждений с преобладанием деревьев порослевого происхождения (рис. 1).

Масштабы распространения стволовой гнили в таких березняках доходят до наличия очагов с пораженностью древостоя от слабой (распространенность гнили 10–20%) до средней (21–30%) степени (табл. 2). Это согласуется с данными других исследователей [5, 6, 15] и находит свое объяснение. Во-первых, в порослевых древостоях существует возможность многоканальной инвазии грибной инфекции: раневые пути, мицелиально-комлевой путь. Последний вариант, как отмечалось выше, для порослевых деревьев является преобладающим и обеспечивает клональное заражение стволов от материнского пня с молодого возраста. Во-вторых, у деревьев порослевого происхождения пониженный иммунный статус [15], что не позволяет им проявлять достаточную устойчивость к проникновению и распространению патогенов, в первую очередь поражающих ткани стволовой биомассы. Признаками этого являются старая материнская корневая система, часто с выраженным односторонним развитием, широкие годичные кольца с рыхлой ксилемой и иные [5]. Следует отметить, что преобладающая часть порослевых березняков расположена в лесостепной зоне, где в доступных для лесопользования древостоях (факторы доступности: примыкание к сельхозугодьям, близость населенных пунктов, наличие подъездных путей) на протяжении многих лет проводились рубки с дальнейшим вегетативным их возобновлением.

Для выяснения связи степени пораженности стволовой гнилью с лесоводственно-таксационными параметрами древостоев выполнен парный корреляционный анализ (табл. 3). Поскольку совокупная выборка не соответствует нормальному распределению (см. выше), анализ проведен с использованием непараметрического коэффициента Спирмена. В результате по всем вариантам группировки данных не выявлено значимой связи распространенности гнили с учетными показателями, в том числе наиболее ожидаемой – с возрастом древостоев *Betula pendula*. Многие исследователи отмечают повышение пораженности древостоев стволовыми гнилями по мере их взросления [4, 7, 9, 23], что обусловлено возрастным снижением структурного иммунитета в ксилеме стволов и появлением значительного количества естественных ворот инфекции – сучковых ран при отмирании нижних ветвей. В исследуемых березняках данная закономерность лимитирована вследствие значительной представленности порослевых древостоев и успешной первичной инвазии ксилотрофных грибов по причинам, таким как механическое и термическое травмирование стволов, не связанным с онтогенезом деревьев и возрастной динамикой древостоев. Таким образом, отсутствие достоверной связи пораженности березняков стволовой гнилью с лесотаксационными характеристиками указывает на антропогенную нарушенность насаждений района исследований.

В результате корреляционного анализа по всем вариантам выборок не установлено значимой связи распространенности стволовой гнили со стадиями рекреационной дигрессии (нарушенности) березняков (табл. 4). Но при этом нельзя вовсе отрицать негативное влияние лесной рекреации (особенно неорганизованных ее форм), прежде всего таких ее атрибутов, как механическое травмирование деревьев, незакон-

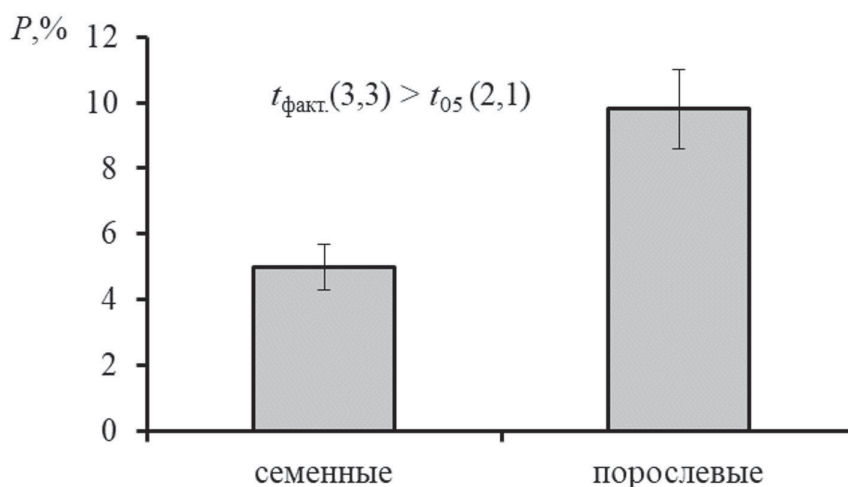


Рис. 1. Сравнительный анализ распространенности стволовой гнили (*P*) в березняках разного происхождения: диаграммы – средние значения; планки погрешностей – стандартные ошибки

Табл. 3

Матрицы корреляций лесотаксационных показателей древостоев и распространенности стволовой гнили (*P*): жирным шрифтом выделены значимые коэффициенты корреляции ($p < 0,05$)

Показатели	Доля березы в составе	Средний возраст	Средняя высота	Средний диаметр	Класс бонитета	Относительная полнота	<i>P</i>
<i>Семенное происхождение (коэффициенты корреляции Пирсона)</i>							
Доля березы в составе	1						
Средний возраст	-0,329	1					
Средняя высота	-0,498	0,756	1				
Средний диаметр	-0,329	0,864	0,848	1			
Класс бонитета	0,306	-0,161	-0,718	-0,392	1		
Относительная полнота	-0,078	-0,495	-0,217	-0,198	-0,030	1	
<i>P</i>	0,409	0,090	0,047	0,064	-0,059	0,088	1
<i>Порослевое происхождение (коэффициенты корреляции Пирсона)</i>							
Доля березы в составе	1						
Средний возраст	-0,267	1					
Средняя высота	-0,307	0,892	1				
Средний диаметр	-0,193	0,933	0,912	1			
Класс бонитета	0,254	-0,446	-0,780	-0,552	1		
Относительная полнота	-0,264	0,035	0,147	-0,020	-0,060	1	
<i>P</i>	-0,196	-0,147	0,139	-0,007	-0,432	0,161	1
<i>Совокупная выборка (коэффициенты корреляции Спирмена)</i>							
Доля березы в составе	1						
Средний возраст	-0,307	1					
Средняя высота	-0,400	0,874	1				
Средний диаметр	-0,269	0,943	0,912	1			
Класс бонитета	0,298	-0,461	-0,801	-0,548	1		
Относительная полнота	-0,121	-0,078	0,068	0,014	-0,092	1	
<i>P</i>	0,097	-0,201	-0,188	-0,160	0,098	-0,030	1

Табл. 4

Корреляция распространенности стволовой гнили со стадией рекреационной дигрессии насаждений

Анализируемая выборка	Коэффициент корреляции	<i>p</i>
Семенные березняки	-0,098*	> 0,05
Порослевые березняки	-0,342*	> 0,05
Совокупная выборка	0,117**	> 0,05

* По Пирсону, ** по Спирмену.

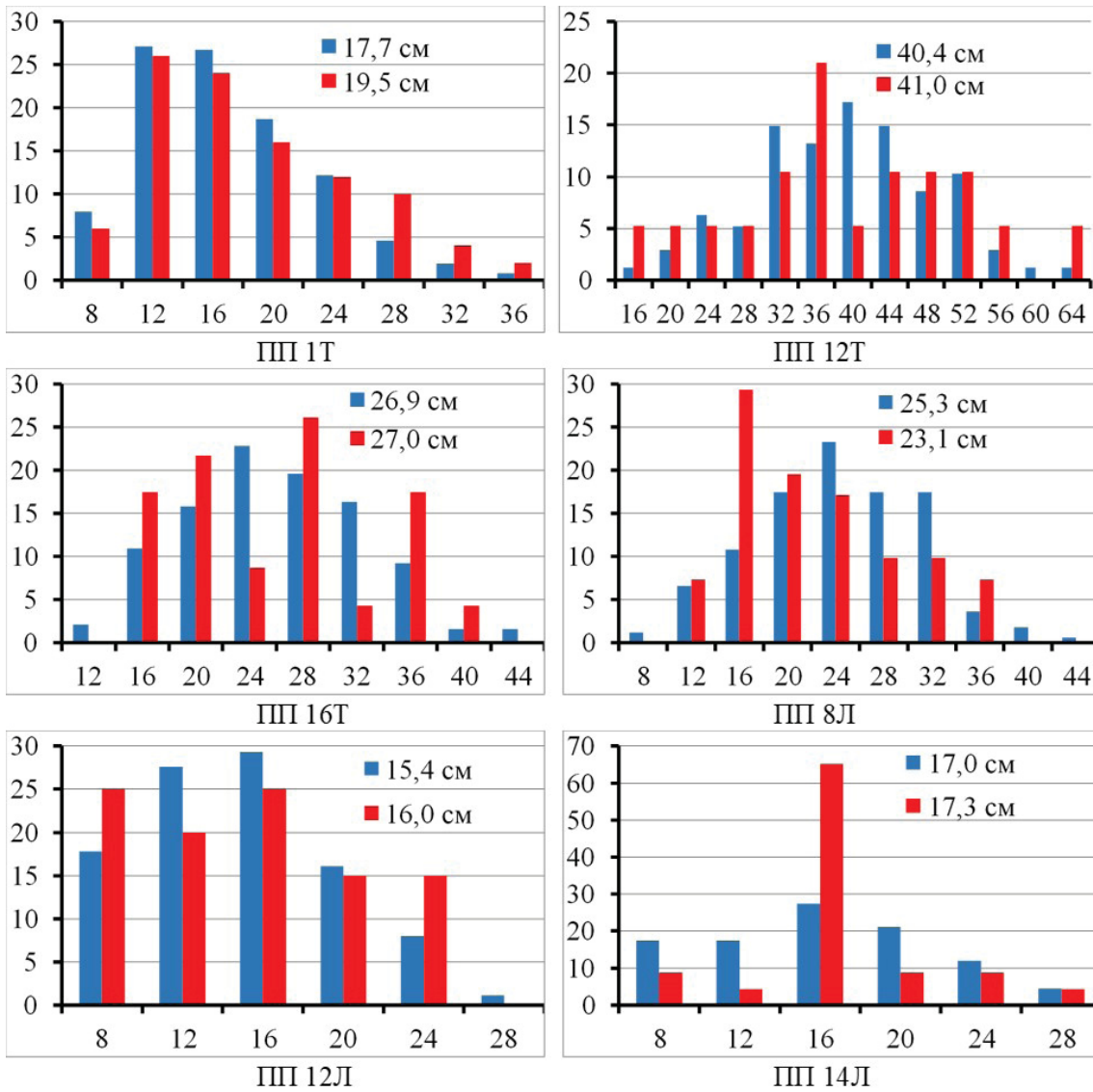


Рис. 2. Репрезентативные распределения по ступеням толщины и средние диаметры (см) деревьев в пределах древостоя (синий цвет) и его части, пораженной стволовой гнилью (красный цвет): по горизонтали – ступени толщины (см), по вертикали – относительное количество деревьев (%)

Табл. 5

Сравнительный анализ строения по диаметру древостоя и его части, пораженной стволовой гнилью (по данным диаграмм на рис. 2)

ПП	Анализ по критерию λ (при $\lambda_{05} = 1,36$)
1Т	$\lambda_{\text{расч.}} = 0,62 < \lambda_{05}$
12Т	$\lambda_{\text{расч.}} = 0,64 < \lambda_{05}$
16Т	$\lambda_{\text{расч.}} = 0,73 < \lambda_{05}$
8Л	$\lambda_{\text{расч.}} = 1,43 > \lambda_{05}$
12Л	$\lambda_{\text{расч.}} = 0,51 < \lambda_{05}$
14Л	$\lambda_{\text{расч.}} = 1,56 > \lambda_{05}$

Оценка влияния стволовой гнили на состояние березняков

Происхождение древостоев	K_{cp}^* (числитель: пораженная часть древостоя; знаменатель: весь древостой)	Анализ сравниваемых выборок на нормальность распределения: (значения критерия d_{k-s})	t -критерий для различий по K_{cp} ($t_{05} = 2,1$)
Семенное	$1,94 \pm 0,09 / 1,58 \pm 0,06$	$0,266 (p > 0,05) / 0,196 (p > 0,05)$	$3,3 > t_{05}$
Порослевое	$1,96 \pm 0,10 / 1,58 \pm 0,04$	$0,186 (p > 0,05) / 0,159 (p > 0,05)$	$3,4 > t_{05}$

* Средний индекс состояния, см. Материалы и методы.

ные рубки, антропогенные лесные пожары, на санитарное состояние насаждений и распространенность гнилевых поражений древостоев.

Поражению стволовой гнилью в дендроценозах *Betula pendula* подвержены деревья разного размера (диаметра). Сравнительный анализ рядов распределения деревьев по ступеням толщины, выполненный по данным пробных площадей с распространенностью гнили более 10% (очаговое поражение) с привлечением критерия λ , в большинстве случаев не выявил значимых различий в строении по диаметру всего древостоя и его части, пораженной стволовой гнилью (рис. 2, табл. 5). Средние диаметры древостоев в пределах сравниваемых частей ценопопуляций близки. Иначе говоря, стволовой гнилью обычно поражаются деревья, относящиеся к разным ступеням толщины, пропорционально доле их представленности в структуре ценопопуляции. Отклонения от этой закономерности (ПП 8Л, 14Л) вероятно обусловлены частой инвазией дереворазрушающих грибов через случайно возникающие на стволах механические поранения (морозобойные трещины, глубокие обдиры, затески).

Прижизненное поражение стволовой гнилью обычно не затрагивает физиологически активную водопроводящую заболонь и не является прямым фактором летализации деревьев. Тем не менее, распространение стволовой гнили в березняках приводит к негативному изменению виталитетной структуры древостоев вследствие ослабления деревьев, пораженных гнилью. Последнее одинаково значимо проявляется в древостоях как семенного, так и порослевого происхождения (табл. 6).

Развитие стволовой гнили в синергизме с бактериальной водяжкой, распространенной в березняках района исследований [30], тем более при присоединении корневой гнили (возбудитель – *Armillaria mellea* s.l.), приводит к сильному ослаблению и патологическому отпаду деревьев. Кроме того, на стадиях глубокого ксилолиза древесины ствола гниль повышает ветроломность деревьев и становится фактором ухудшения санитарной обстановки в насаждениях, приводя к накоплению гнилевого бурелома.

Заключение

В березняках Красноярской (центральной) группы районов стволовая гниль встречается повсеместно как результат неизбежного процесса прижизненной деструкции древесной биомассы, накапливаемой в древостоях. В качестве инициаторов стволовой гнили установлены *Phellinus igniarius*, *Inonotus obliquus*, *Fomes fomentarius*, *Fomitopsis pinicola*, *Trametes versicolor*, последние три вида – гнили раневого генеза.

Распространенность стволовой гнили значимо ниже в березняках с преобладанием деревьев семенного происхождения в сравнении с преимущественно порослевыми древостоями, в которых пораженность может превышать 20%. Это обусловлено пониженным структурным иммунитетом у порослевых деревьев и возможностью их активного заражения мицелиально-комлевым путем от материнских пней, начиная с молодого возраста. Раневые пути проникновения инфекции в стволы (механические и термические травмы, подгары) в основном связаны с антропогенной деятельностью. Отсутствие значимой связи распространенности стволовой гнили с лесотаксационными показателями – дополнительное проявление антропогенной нарушенности березняков. При этом достоверной связи распространения гнили со стадией рекреационной дигрессии не установлено.

В пределах дендроценозов отмечается тенденция поражения стволовой гнилью деревьев различного размера (диаметра) соответственно их представленности в структуре древостоя. Возможные отклонения от этого вероятно связаны с появлением на стволах случайных ворот инфекции. Развитие гнили в стволах ослабляет деревья, что значимо проявляется на ценогическом уровне вне зависимости от происхождения древостоев.

Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации по выполнению сотрудниками научной лаборатории «Защита леса» проекта «Фундаментальные основы защиты лесов от энтомо- и фитовредителей в Сибири» (№ FEFЕ-2020-0014).

Литература

Список русскоязычной литературы

1. Амосова ИБ, Евдокимов ВН. Закономерности распространения стволовой гнили березы повислой (*Betula pendula* Roth.) в таежных лесах Архангельской области. Экологические проблемы Арктики и северных территорий. 2012;(15):54-7.
2. Арефьев СП. Системный анализ биоты доразрушающих грибов. Новосибирск: Наука; 2010.
3. Атрохин ВГ. Лесоводство и дендрология. М.: Лесная промышленность; 1982.
4. Баландайкин МЭ. Детерминация частоты встречаемости *Inonotus obliquus* (Pers.) Pil. возрастом древостоя. Ученые записки Орловского государственного университета. Сер. Естественные, технические и медицинские науки. 2012;(3):322-6.
5. Баландайкин МЭ. Распространение макромицета *Inonotus obliquus* (Pers.) Pil. в березовых насаждениях различного происхождения. Вестник КраСГАУ. 2013;4(79):218-24.
6. Баландайкин МЭ. Сравнительный анализ березовых древостоев с различными морфологическими характеристиками по встречаемости макромицета *Inonotus obliquus* (Pers.: Fr.) Pilat. Естественные науки. 2014;1(46):7-16.
7. Богомолова ОИ. Некоторые особенности зараженности стволовыми гнилями *Quercus robur* L. на территории Оренбургской области. Известия Оренбургского государственного аграрного университета. 2013;4(42):224-6.
8. Ежов ОН. Афиллофоровые грибы Архангельской области. Екатеринбург: РИО УрО РАН; 2013.
9. Ежов ОН, Минкевич ИИ. Особенности распространения стволовой гнили сосны. Лесной журнал. 1998;(2-3):12-17.
10. Жуков АМ. Грибные болезни лесов Верхнего Приобья. Новосибирск: Наука; 1978.
11. Залесов СВ, Колтунов ЕВ. Корневые и стволовые гнили сосны обыкновенной (*Pinus silvestris* L.) и березы повислой (*Betula pendula* Roth.) в Нижне-Исетском лесопарке г. Екатеринбург. Аграрный вестник Урала. 2009;1(55):73-5.
12. Ильина ИС. Зональные закономерности растительного покрова Западно-Сибирской равнины. Известия ВГО. 1982;(5):376-86.
13. Кашин ДА, Фомина ОА. Лиственные породы юга Тюменской области: основные пороки, хозяйственная деятельность и способы повышения выхода из них деловой древесины. В кн.: Актуальные вопросы науки и хозяйства: новые вызовы и решения. Сб. матер. ЛIII Междунар. студенч. научно-практ. конф.; 2019. С. 596-601.
14. Колтунов ЕВ. Влияние стволовой гнили на состав и содержание фенольных соединений в листьях березы повислой (*Betula pendula* Roth.). Химия растительного сырья. 2019;(3):169-76.
15. Колтунов ЕВ. Стволовые гнили березы повислой (*Betula pendula* Roth.) в городских лесопарках и пригородных лесах г. Екатеринбурга и Свердловской обл. Современные проблемы науки и образования. 2016;(6):493.
16. Колтунов ЕВ, Яковлева МИ. Влияние стволовой гнили на состав и содержание фенольных соединений в листьях березы повислой (*Betula pendula* Roth.) в лесах Зауралья в условиях антропогенного воздействия. Современные проблемы науки и образования. 2015;(5):647.
17. Коропачинский ИЮ, Встовская ТН. Древесные растения Азиатской России. Новосибирск: СО РАН, филиал «Гео»; 2002.
18. Мартынов АН, Мельников ЕС, Ковязин ВФ, Аникин АС, Минаев ВН, Беляев НВ. Основы лесного хозяйства и таксация леса. СПб.: Лань; 2008.
19. Минкевич ИИ. Эпифитотология грибных болезней лесных пород. Л.: ЛТА; 1977.
20. Мухин ВА. Биота ксилотрофных базидиомицетов Западно-Сибирской равнины. Екатеринбург: УИФ «Наука»; 1993.
21. Ниемеля Т. Трутовые грибы Финляндии и прилегающей территории России. *Norrinia* 8; 2001.
22. Павлов ИН. Макромицеты бореальной зоны. Хвойные бореальной зоны. 2009;26(1):7-8.
23. Сафонов МА, Остапенко АВ. Влияние экологических факторов на распространение стволовых гнилей осины. Научная жизнь. 2017;(1):76-85.
24. Сафонов МА, Сафонова ТИ. Доразрушающие грибы, обитающие на древесине *Betula pendula* в Южном Приуралье (Оренбургская область). Вестник ОГУ. 2012;6(142):66-71.
25. Сафонова ТИ. Трофическая структура микобиоты березняков Южного Приуралья. Вестник ОГУ. 2011;16(135):211-3.
26. Синадский ЮВ. Береза. Ее вредители и болезни. М.: Наука; 1973.
27. Стороженко ВГ. Эволюционные принципы поведения доразрушающих грибов в лесных биогеоценозах. Тула: Гриф и К; 2014.
28. Татаринцев АИ. Лесопатологическое состояние березняков на территории Красноярской группы районов. В кн.: Материалы международной конференции «VII чтения памяти О.А. Катаева. Вредители и болезни древесных растений». СПб.: СПбГЛТУ; 2013. С. 92-3.

29. Фалалеев ЭН, Смольянов АС. Математическая статистика. Красноярск: Изд-во КГУ; 1981.

Общий список литературы/References

1. Amosova IB, Yevdokimov VN. [Regularities in the spreads of stem rot of silver birch (*Betula pendula* Roth.) in taigas of Arkhangelsk Oblast]. *Ekologicheskiye Problemy Arktiki i Severnykh Territoriy* 2012;15:54-7. (In Russ.)
2. Arefyev SP. *Sistemnyi Analiz Bioty Derevorazrushayuschikh Gribov*. Novosibirsk: Nauka; 2010. (In Russ.)
3. Atrokhin VG *Lesovodstvo i Dendrologiya*. Moscow: Lesnaya Promyshlennost; 1982. (In Russ.)
4. Balandaykin ME. [Determination of *Inonotus obliquus* (Pers.) prevalence by tree stand age]. *Uchenye Zapiski Orlovskogo Gosudarstvennogo Universiteta Ser Yestestvennye, Tekhnicheskiye i Meditsinskiye Nauki*. 2012;(3):322-6. (In Russ.)
5. Balandaykin ME. [Prevalence of the macromycete *Inonotus obliquus* (Pers.) in birch plantations of different origins]. *Vestnik KrasGAU*. 2013;4(79):218-24. (In Russ.)
6. Balandaykin ME. [A comparative analysis of the prevalence of the macromycete *Inonotus obliquus* (Pers.: Fr.) in birch tree stands having various morphological characteristics]. *Yestestvennye Nauki*. 2014;1(46):7-16. (In Russ.)
7. Bogomolova OI. [Characteristics of *Quercus robur* L. lesioning by stem rot in Orenburg Oblast]. *Izvestiya Orenburgskogo Gosudarstvennogo Agrarnogo Universiteta*. 2013;4(42):224-6. (In Russ.)
8. Yezhov ON. *Afilloforoye Griby Arkhangelskoy Oblasti*. Yekaterinburg: RIO UrO RAN; 2013. (In Russ.)
9. Yezhov ON, Minkevich II. [Characteristics of the prevalence of pine stem rot]. *Lesnoy Zhurnal*. 1998;(2-3):12-7. (In Russ.)
10. Zhukov AM. *Gribye Bolezni Lesov Verkhnego Priobya*. Novosibirsk: Nauka; 1978. (In Russ.)
11. Zalesov SV, Koltunov EYe. [Root and stem rots of the Scots pine (*Pinus silvestris* L.) and silver birch (*Betula pendula* Roth.) in the Nizhne-Issetkiy woodland park of Yekaterinburg]. *Agrarnyi Vestnik Urala*. 2009;1(55):73-5. (In Russ.)
12. Plyina IS. [Zonal regularities in the vegetation cover of West Siberian Plain]. *Izvestiya VGO*. 1982;(5):376-86. (In Russ.)
13. Kashin DA, Fomina OA. [Deciduous trees of the south of Tyumen Oblast: their main defects and exploitation modes and approaches to increasing their industrial wood yield]. In: *Aktualnye Voprosy Nauki i Khoziaystva: Novye Vyzovy i Resheniya*. Tyumen; 2019. P. 596-601. (In Russ.)
14. Koltunov YeV. [The influence of stem rot on the composition and content of phenolic compounds in the leaves of silver birch (*Betula pendula* Roth.)]. *Khimiya Rastitelnogo Syrya*. 2019;(3):169-76. (In Russ.)
15. Koltunov YeV. [Stem rots of silver birch (*Betula pendula* Roth.) in the city woodland parks and suburban forests of Yekaterinburg and Sverdlovskaya Oblast]. *Sovremennyye Problemy Nauki i Jbrzovaniya*. 2016;(6):493. (In Russ.)
16. Koltunov YeV, Yakovleva MI. [The influence of stem rot on the composition and content of phenolic compounds in the leaves of silver birch (*Betula pendula* Roth.) in trans-Urals forests under anthropogenic impact]. *Sovremennyye Problemy Nauki i Obrazovaniya*. 2015;(5):647. (In Russ.)
17. Koropachinskiy IYu, Vstovskaya TN. *Drevesnye Rasteniya Aziatskoy Rossii*. Novosibirsk: SO RAN; 2002. (In Russ.)
18. Martynov AN, Melnikov YeS, Kovyazin VF, Anikin AS, Minaev VN, Beliaev NV. *Osnovy Lesnogo Khoziaystva i Taksatsiya Lesa*. Saint Petersburg: Lan; 2008. (In Russ.)
19. Minkevich II. *Epifitotologiya Gribnykh Bolezney Lesnykh Porod*. Leningrad: LTA; 1977. (In Russ.)
20. Mukhin VA. *Biota Ksilotrofnykh Bazidiomitsetov Zapadno-Sibirskoy Ravniny*. Yekaterinburg: UIF Nauka; 1993. (In Russ.)
21. Niemelya T. *Trutovye Griby Finlyandii i Prilegayuschey Territorii Rossii*. Norrlinia 8; 2001. (In Russ.)
22. Pavlov IN. [Macromycetes of the boreal zone]. *Khvoynye Borealnoy Zony*. 2009;26(1):7-8. (In Russ.)
23. Safonov MA, Ostapenko AV. [The effects of ecological factors on the prevalence of aspen stem rots]. *Nauchnaya Zhizn*. 2017;(1):76-85. (In Russ.)
24. Safonov MA, Safonova TI. [Wood decaying fungi dwelling on *Betula pendula* wood in Southern Sub-Urals (Orenburg Oblast)]. *Vestnik OGU*. 2012;6(142):66-71. (In Russ.)
25. Safonova TI. [The trophic structure of microbiota in South Sub-Urals birch woods]. *Vestnik OGU*. 2011;16(135):211-3. (In Russ.)
26. Sinadskiy YuV. *Bereza. Yeyo Vrediteli i Bolezni*. Moscow: Nauka; 1973. (In Russ.)
27. Storozhenko VG. *Evolutsionnye Principy Povedeniya Derevorazrushayuschikh Gribov v Lesnykh Biogeotsenozakh*. Tula: Grif i K; 2014. (In Russ.)
28. Tatarintsev AI. [Forest pathology conditions of birch woods in the Krasnoyarsk group of territories]. In: *Materialy Mezhdunarodnoy Konferentsii «VII Chteniya Pamiati O.A. Katayeva. Vrediteli i Bolezni Drevesnykh Rasteniy»*. Saint Petersburg: SPbGLTU; 2013. P. 92-3. (In Russ.)
29. Falaleyev EN, Smolyanov AS. *Matematicheskaya Statistika*. Krasnoyarsk: KGU; 1981. (In Russ.)
30. Tatarintsev AI. Ecological-coenotic characteristics of the bacterial dropsy infection rate in birch forests in the southern part of Middle Siberia (Krasnoyarsk Group of Areas). *Contemp Probl Ecol*. 2014;7(2):221-7.

ПЛЕЙСТОЦЕНОВЫЙ ПАРК И ПРИЧИНЫ ВЫМИРАНИЯ МАМОНТОВ

И.Ю. Попов

Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия

Эл. почта: igorioshapopov@mail.ru

Статья поступила в редакцию 28.01.2023; принята к печати 20.04.2023

В дискуссиях о вымирании мамонтов обсуждаются три возможных объяснения: мамонты вымерли 1) из-за изменения климата; 2) истреблены людьми; 3) уничтожены совокупностью разных неблагоприятных факторов. Новый материал для дискуссии о мамонтах и сопутствовавшей им фауне представляет проект «Плейстоценовый парк» С.А. Зимова и его коллег. Парк располагается недалеко от устья Колымы и представляет собой огороженную территорию – «круг» диаметром 5 км, на которую завезены различные копытные. Ожидается, что в такой ситуации среда преобразуется: вместо лесов и болот сформируется открытое пространство, напоминающее тундростепь – местообитание мамонтовой фауны. Огораживание выполнено в 1997 году. В недавнее время (2018–2021) выполнены новые интродукции и новые исследования состояния парка, позволяющие подвести некоторые итоги: копытные выживают, среда преобразуется, но медленно. Результаты скорее поддерживают второе из названных объяснений, поскольку показывают возможность существования крупных травоядных на Севере после изменения климата, во время которого происходило вымирание мамонтов.

Ключевые слова: мамонтовая фауна, плейстоцен, копытные, исчезновение, восстановление, местообитание.

THE PLEISTOCENE PARK AND THE CAUSES OF MAMMOTH EXTINCTION

I.Yu. Popov

Saint-Petersburg State University, Saint Petersburg, Russia

Email: igorioshapopov@mail.ru

Three possible explanations of the extinction of mammoths are being discussed: mammoths have died out because of 1) climatic changes, 2) extermination by humans, and 3) a combination of unfortunate conditions. New materials concerning the discussion is provided by the Pleistocene Park project implemented by S.A. Zimov and coworkers. The Park, which is located near Kolyma mouth, is designed as a fenced round area about 5 km in diameter, where several hoofed mammal species are introduced. It is expected that under such conditions the area will be transformed from a complex of marshes and forests into an open space reminiscent of the tundra steppe once inhabited by mammoths. The area was fenced in 1997. Recently (2018–2021), new species were introduced there, and the area was assessed making it possible to conclude that the hoofed species survive there and the environment is being transformed, albeit slowly. These observations favor the second of the above explanation as far as they are consistent with that large animals in the North could survive climate changes associated with mammoth extinction.

Keywords: mammoths, Pleistocene, hoofed mammal species, extinction, restoration, habitat.

Введение

Проблема вымирания мамонтов и других крупных млекопитающих на Севере не перестает привлекать внимание исследователей [2, 6, 8, 14, 21]. Палеонтологические находки изображают картину изобилия разнообразных крупных животных в холодном климате, которое сравнимо с тем, что наблюдается в африканских саваннах в настоящее время. Сейчас фауна бо-реальной зоны крайне бедна, что кажется парадоксом, поскольку в прошлом климат был более холодным, а значит местные сообщества были менее продуктивными. Напрашивается мысль о том, что возможно ее обогащение. Она была отчасти реализована при создании Плейстоценового парка С.А. Зимовым и его коллегами [22]. Парк располагается недалеко от устья

Колымы и представляет собой огороженную территорию – «круг» диаметром 5 км, на которую завезены различные копытные. Ожидается, что в такой ситуации среда преобразуется: вместо лесов и болот сформируется открытое пространство, напоминающее тундростепь, – местообитание мамонтовой фауны. Плейстоценовый парк существует с 1997 года, проект далек от завершения (по сути, он «бесконечен»), но развивается. В недавнее время (2018–2021) выполнены новые интродукции и новые исследования [4, 15, 16, 22]. Обзор этих материалов позволяет подвести некоторые итоги, в том числе имеющие отношение к дискуссии о причинах вымирания мамонтов. Могут ли результаты выполнения проекта дать новую информацию об этом явлении? В настоящей работе результаты

наблюдений Парка и его окрестностей рассматриваются в качестве свидетельств для оценок различных объяснений вымирания мамонтов.

Объяснения вымирания мамонтов Изменение климата

Чаще всего вымирание мамонтов объясняли изменением климата. Считается, что из-за потепления и увлажнения тундростепь превратилась в болота и леса, новые условия оказались непригодными для мамонтов, и поэтому они вымерли. Это мнение лучше всего соответствует принятым в палеонтологии представлениям. В этой области уже давно прочно установилась традиция все случаи вымирания животных связывать исключительно с внешними воздействиями (метеоритами, вулканами и различными катаклизмами), то есть как будто бы сами живые организмы ни при каких обстоятельствах не могут вызывать масштабные изменения облика биосферы; иные объяснения предлагаются редко, и они мало популярны [1]. В случае мамонтов традиционного мнения придерживались классик отечественных исследований мамонтов Н.Н. Верещагин (1908–2008) и другие специалисты по этим животным [3, 9, 14]. По-видимому, это мнение большинства, хотя «голосование» проблематично из-за большого числа потенциальных участников. Однако известно, что периоды потеплений и похолоданий чередовались, и мамонты тем не менее выживали в разных условиях. В желудках мамонтов находят осоку и пушицу [10] – растения влажных лугов, чего и следовало ожидать, поскольку в таких условиях продуктивность может быть относительно высокой. Традиционному мнению противоречит также тот факт, что после плейстоцена сохранился участок «настоящей» тундростепи. Он обнаружился на острове Врангеля; на нем мамонты сохранились после вымирания на основной части ареала и дожили до исторического времени [20]. Есть и другие свидетельства сохранения мамонтов после рубежа плейстоцена-голоцена. Исследования ДНК в почве сдвинули момент вымирания на несколько тысяч лет ближе к современности [21]. Но этот вывод ставится под сомнение: дело может быть в длительной сохранности ДНК в холодном климате [13].

Истребление человеком

Менее распространено мнение, что мамонты были истреблены человеком. Первым его высказал Ж.-Б. Ламарк, а затем и некоторые его последователи [5, 19]. Оно все чаще поддерживается в новом тысячелетии [2, 6, 10, 12]. В превращении мамонтовой фауны и местообитаний трудно определить, что было причиной, а что следствием: появление открытых пространств стимулировало прогресс крупных травоядных, или, наоборот, травоядные создали тундростепь? Исчезновение тундростепи привело к исчезновению круп-

ных травоядных, или, наоборот, упадок травоядных уничтожил тундростепь? Если травоядных много, то они поедают и вытаптывают не только траву, которая может быстро вырасти заново, но и молодые деревья и кустарники, которые в такой ситуации плохо возобновляются и сокращаются в числе. А хоботные могут сваливать и большие деревья. Современные слоны часто этим занимаются. Вряд ли мамонты от них сильно отличались в этом отношении. Это означает, что не лес – враг мамонтов, а совсем наоборот. Время вымирания мамонтов и многих других крупных млекопитающих совпадает с временем экспансии человека. Эта корреляция уже описана в деталях [10, 12], и поэтому мнение о «переистреблении» (“overkill”) находит сторонников. Оно же положено и в основу проекта Плейстоценового парка. Главное возражение этому мнению сводится к тому, что люди в древности были малочисленны, плохо оснащены технически и поэтому не могли осуществить глобальное «побоище»; а также что часть мегафауны сохранилась до настоящего времени, несмотря на воздействие охотников [8]. Полемика по этим вопросам затруднительна, потому что данных об охотниках древности недостаточно, а по поводу сохранения части мегафауны по-разному интерпретируется одно и то же явление: с одной стороны, действительно часть мегафауны сохранилась, но с другой стороны, она сильно обеднена по сравнению с плейстоценом.

«Кризис»

При разных неувязках в существующих гипотезах часто предлагаются компромиссы. Сложилась «традиция» завершать труды о вымирании каких-либо животных так, как будто бы все обернулось против них – наложились друг на друга разные неблагоприятные воздействия. В случае мамонтов им и климат повредил, и люди их преследовали, а при сокращении численности начались близкородственные скрещивания, которые привели к вырождению. Слово «кризис» помогает таким интерпретациям, потому что скрывает неясности и, как будто бы, дает на все ответ: все стало плохо. В современных работах обычно даже при утверждении какого-то решающего фактора делаются подобные оговорки. В частности, в работе [14] сделан вывод о том, что человек нанес последний удар мамонтам, пострадавшим от климата. Возразить таким заключениям трудно, но, согласно классическим представлениям в экологии, состояние популяции в первую очередь определяет какой-то один главный или «лимитирующий» фактор. Эта идея исходит из практики сельского хозяйства: «Если растение требует дюжину веществ для своего формирования, то оно никогда не поправится, если из этого набора не хватает хотя бы одного, и будет плохо расти, пока не получит его в достаточном количестве» [18. S. 91]. Та-

ким же образом и при анализе уязвимых видов современности среди множества факторов негативных воздействий можно выявить какой-то один, который не может быть компенсирован снятием других. Например, для исчезающего вида европейской норки (*Mustela lutreola*) называют несколько факторов негативного воздействия: потеря местообитаний, чрезмерный промысел и воздействие вида-вселенца американской норки (*Neovison vison*) [11], однако в то же время известно, что европейские норки исчезают там, где появляются американские норки, хотя прямое истребление и потеря местообитаний действует одинаково на оба вида при том, что второй широко распространен и имеет высокую численность. Это означает, что лимитирующим фактором для европейской норки является воздействие вида-вселенца. Для другого вида кунных – калана (*Enhydra lutris*) – также существует несколько факторов негативного воздействия (рост активности морских хищников, болезни, подрыв кормовой базы, беспокойство и др.), но, по крайней мере на части ареала – на Курильских островах – лимитирует численность, скорее всего, отстрел браконьерами [17]. В обоих случаях произошел «кризис», включающий множество факторов, но такого объяснения было бы недостаточно для эффективной программы по сохранению. Таким же образом и объяснение вымирания мамонтов стечением обстоятельств недостаточно для полной характеристики этого явления. При всем при этом территория, которая была в распоряжении мамонтов, огромна. На ней есть разнообразные местообитания, участки с разным климатом, и поэтому крайне маловероятно, чтобы в разных точках ареала сложились бы сочетания сильных негативных воздействий.

Свидетельства из Плейстоценового парка и его окрестностей

В настоящее время в Плейстоценовом парке содержится несколько десятков лошадей, верблюдов, бизонов, яков, овец, один зубр и небольшое число овцебыков и северных оленей. Этих обитателей Парка подкармливают – в особенности зимой, но полностью «на довольствие» они не поставлены. По поведению они представляют собой нечто среднее между дикими и домашними животными. Некоторые из них как будто бы совсем одичали (в особенности овцы и северные олени). Полный перевод обитателей Парка на подножный корм проблематичен, потому что в естественных условиях для многих копытных необходимы миграции на большие расстояния между летними и зимними пастбищами, а в пределах огороженной территории это вряд ли возможно. Тем не менее факт выживания разнообразных копытных в течение многих лет свидетельствует в пользу концепции Парка. Из-за низкой численности копытных вопрос об ин-

тродукциях хищников не ставится, но в Парк иногда проникают местные медведи и волки, поэтому в этом отношении среда обитания копытных приближена к естественной.

Полного преобразования огороженной территории в тундростепь не произошло. На ней наблюдается разнообразие местообитаний: леса, кустарник, редколесья на месте сгоревших лесов, пойменные луга. На последних, в основном, и пасутся копытные, хотя заходят в ближайшие заросли кустарников и редколесья (рис. 1). Луга, вероятно, поддерживаются или даже увеличиваются за счет копытных. Но это проследить трудно. «Плейстоценовое преобразование» растительности хорошо наблюдается только на узкой полосе вдоль забора. По ней время от времени перемещаются люди для осмотра и ремонта забора, а копытные тоже «ходят по кругу». В результате из-за частого повреждения растительности по всему периметру Парка образовалась «дорога», поросшая травой, которая хорошо демонстрирует границу «плейстоценоголоцена» (рис. 2).

Лиственничные леса создают особенно серьезное препятствие для «плейстоценового преобразования». Копытные в них заходят неохотно. Часть этих лесов являются мертвопокровными и густыми – напоминают стену из столбов около 10 см в диаметре (рис. 3). Для мамонтовой фауны они бесполезны, но в то же время они занимают относительно сухие участки, которые, теоретически, в первую очередь должны бы заменяться на тундростепь. Особенность лиственницы состоит в том, что ее древесина крайне медленно разлагается и плохо горит. Поэтому даже после пожаров и ветровалов она продолжает препятствовать формированию тундростепи. На небольшом участке Парка (около 2 га) эта проблема была решена древним способом – подсечно-огневым земледелием: лиственницы были срублены и сожжены, и на этом месте образовалось пастбище – открытое пространство, покрытое травами, мхами, небольшими деревьями, кустарничками, а также сухими ветками и пнями. Копытные его постепенно осваивают, и на нем можно ожидать наибольшего успеха в плане преобразования растительности (рис. 4).

В окрестностях Парка наблюдаются не только такие же местообитания, но и некоторые другие. Далеко не вся окружающая территория представляет собой «сырость», покрытую лесом, болотом или кустарником. В отличие от Парка, на окружающей территории есть и небольшие горы, склоны которых вполне соответствуют представлениям о возможности сохранения плейстоценовой среды, потому что являются открытыми пространствами без избыточного увлажнения. Сходные участки имеются на побережье Восточно-Сибирского моря. Разнообразие местообитаний Парка и его окрестностей обращает внимание на то, что хотя



А



Б



В



Г

Рис. 1. Местообитания Плейстоценового парка и интродуцированные копытные. А – лиственный лес, редколесье; Б – кустарник, луг; В – редколесье на месте сгоревшего леса, зубр и яки; Г – пойменный луг, лошади



Рис. 2. Забор Плейстоценового парка – «граница плейстоцена-голоцена»



Рис. 3. Мертвопокровный лиственничный лес на территории Плейстоценового парка



А



Б

Рис. 4. Уничтожение лиственниц (А), яки на вырубке в Плейстоценовом парке (Б)



Рис. 5. Открытые сухие пространства вблизи поселка Черский: тундра на возвышенности, склоны гор



Рис. 6. «Термокарст» – провал грунта в результате таяния вечной мерзлоты, выход на поверхность доисторической почвы и рост трав на ней



Рис. 7. Якутская белка, окрестности поселка Черский

бы из-за различий рельефа в бореальной зоне формируются разные биотопы. Очевидно, что и в прошлом зона тундростепи была неоднородна, и поэтому использование усредненных показателей огромной территории, на которой обитали мамонты, следует интерпретировать с большой осторожностью. Это может оказаться сходным с вычислением средней температуры больных по больнице; тем не менее, как раз на таких усреднениях и моделировании в современных работах и основываются выводы о роли климата в вымирании мамонтов.

Плейстоценовый парк располагается в крайне малообитаемой местности. Ближайшим населенным пунктом является поселок Черский, в котором проживает около 3000 человек. Он расположен на расстоянии 30 км от парка. Вокруг него есть еще несколько небольших поселков. Можно было бы ожидать, что на окружающей территории многочисленны и разнообразны дикие животные. Однако по крайней мере крупные млекопитающие там крайне малочисленны. При любой возможности они истребляются местными жителями. Основным источником мяса для них является дичь. В мясных отделах магазинов поселка Черский представлено почти исключительно мясо лося. Завоз продуктов осуществляется редко, расстояние до «материка» велико, и поэтому активно используются местные источники питания. Несмотря на небольшое число населенных пунктов, обширные пространства вокруг контролируются и вовлекаются в хозяйственную деятельность – на берегах реки Колымы и ее притоков располагаются базы рыбаков и охотников, которые не упускают случая добыть любой возможный биологический ресурс. В таких условиях не то что мегафауна, а хоть какая-нибудь часть фауны, представляющая ценность в качестве пищи, уже на грани исчезновения.

Эти обстоятельства, с одной стороны, подтверждают перспективность теории Плейстоценового парка, а с другой стороны, показывают, что на практике крупномасштабные мероприятия в этом направлении имеют большой риск неудачи по той простой причине, что все интродуцированные крупные животные бу-

дут уничтожены. Сложившаяся ситуация косвенным образом подтверждает мнение об истреблении мамонтовой фауны людьми: если даже сейчас люди максимально интенсивно уничтожают объекты мегафауны, то ясно, что и в прошлом это происходило. Современные жители Севера кроме мяса из местных источников получают и множество других продуктов, но если дичь была основным источником пищи, то нет ничего удивительного в том, что он через несколько тысяч лет закончился. В настоящее время есть все основания попытаться компенсировать эти потери, тем более что потепление климата скорее способствует успеху интродукций южных видов на Севере. Свидетельства потепления обнаруживаются в большом числе и на территории Парка и его окрестностей: таяние вечной мерзлоты прогрессирует, все чаще наблюдаются провалы грунта – термокарст. Интересно, что при этом на поверхность выходит доисторическая почва – «чернозем», на котором в течение короткого времени бурно развивается травянистая растительность, очередной раз напоминая о плейстоцене (рис. 4). Еще одно дополнительное свидетельство потепления было получено в ходе наблюдений млекопитающих: у поселка Черский (то есть за Полярным кругом) была обнаружена якутская белка (*Sciurus vulgaris jacutensis*) (рис. 5), хотя, судя по сообщениям местных жителей и научных сотрудников, на протяжении последних десятилетий белки на этой территории не встречались.

Заключение

Результаты выполнения проекта «Плейстоценовый парк» демонстрируют возможность интродукций различных крупных копытных в Арктике, а значит, их существование после изменения климата, во время которого происходило вымирание мамонтов и сопутствующей мегафауны. Косвенным образом это поддерживает мнение о том, что мамонты и другие крупные животные были уничтожены человеком, а не климатическими факторами.

Благодарности. Работа выполнена при поддержке гранта Российского научного фонда № 23-24-00031.

Литература

Список русскоязычной литературы

1. Алексеев АС. Массовые вымирания в фанерозое. Автореф. дисс... докт. геол. наук. М.: МГУ; 1998.
2. Буровский АМ. Первая антропогенная перестройка биосферы. Биосфера. 2010;2:29-45.
3. Верещагин НК. Почему вымерли мамонты. Л.: Наука; 1979.
4. Зимов СА. Плейстоценовый парк в устье Колымы. Тихоокеанская география. 2022;1(9): 78-82.
5. Ламарк Ж-Б. Философия зоологии. Т. 1. М.: Наука; 1955. С. 171-734.
6. Назаретян АП. О пользе междисциплинарности, или отчего же вымерла мегафауна плейстоцена? Век глобализации. 2017;2:51-65.

7. Пучков ПВ. К спору о плейстоценовом кризисе и «дикарях»-звероборцах. Биосфера 2010;2:456-75.
8. Сапунов ВБ. Рецензия на статью А.М. Буровского «Первая антропогенная перестройка биосферы». Биосфера. 2010;2:182.
9. Тихонов АН. Мамонт. М.-СПб.: КМК; 2005. 90 с.

Общий список литературы/References

1. Alekseyev AS. Massovyie Vymiraniya v Fanerozoje. [Mass Extinctions in Phanerozoic]. PhD Thesis. Moscow: MGU; 1998. (In Russ.)
2. Burovsky AM. [The first anthropogenic transformation of the biosphere]. Biosfera. 2010; 2:29-45. (In Russ.)
3. Vereschagin NK. Pochemu Vymerli Mamonty. [Why Mammoths Became Extinct]. Leningrad: Nauka; 1979. (In Russ.)
4. Zimov SA. [Pleistocene part at the mouth of Kolyma]. Tikhookeanskaya Geografiya. 2022;1(9):78-82. (In Russ.)
5. Lamarck J.-B. Filosofiya Zoologii. Tom 1. [Philosophy of Zoology. Vol. 1]. Moscow: Nauka; 1955. P: 171-734. (In Russ.)
6. Nazaretian AP. [About the benefit of interdisciplinary studies or why the Pleistocene megafauna became extinct?] Vek Globalizatsii. 2017;2:51-65. (In Russ.)
7. Puchkov PV. [On the discussion about Pleistocene crisis and “savage” hunters]. Biosfera. 2010;23:456-75. (In Russ.)
8. Sapunov VB. Review of the article by A.M. Burovsky “The first anthropogenic transformation of the biosphere”. Biosfera. 2010; 2:182. (In Russ.)
9. Tikhonov AN. Mamont. [The Mammoth]. Moscow: KMK; 2005. (In Russ.)
10. Alroy J. A multispecies overkill simulation of the End-Pleistocene megafaunal mass extinction. Science 2001;292:1893-6.
11. Maran T, Skumatov D, Gomez A, Pödra M, Abramov AV, Dinets V. *Mustela lutreola*. In: The IUCN Red List of Threatened Species. 2016: e.T14018A45199861. DOI: 10.2305/IUCN.UK.2016-1.RLTS.T14018A45199861.en.
12. Martin PS. 1984. Prehistoric overkill: The global model. In: Martin PS, Klein RG, Eds. Quaternary Extinctions: A Prehistoric Revolution. Tucson: University of Arizona Press, 1984. P. 354-403.
13. Miller JH, Simpson C. When did mammoths go extinct? Nature 2022. 612, E1–E3. DOI: 10.1038/s41586-022-05416-3.
14. Nogués-Bravo D, Rodríguez J, Hortal J, Batra P, Araújo MB. Climate Change, Humans, and the Extinction of the Woolly Mammoth. PLoS Biol 2008;6(4):e79. DOI:10.1371/journal.pbio.0060079.
15. Anonymous. Pleistocene park. <https://pleistocenepark.ru>.
16. Popov I. The current state of Pleistocene Park (An experiment in the restoration of megafauna in a boreal environment). Holocene. 2020;30:1471-3.
17. Popov I, Scopin A. The historical and contemporary status of the sea otter *Enhydra lutris* population on Urup Island, southern Kuril Islands. Oryx. 2021;55:529-34.
18. Sprengel C. Von den Substanzen der Ackerkrume und des Untergrundes. J für Technische und Ökonomische Chemie. 1828;3:42-100.
19. Steinmann G. Die Geologischen Grundlagen der Abstammungslehre. Leipzig: Engelmann, 1908.
20. Vartanyan SL, Garutt VE, Sher AV. Holocene dwarf mammoths from Wrangel Island in the Siberian Arctic. Nature. 1993;362:337-40. DOI:10.1038/362337a0.
21. Wang Y, Pedersen MW, Alsos IG, De Sanctis B, Racimo F, Prohaska A, Coissac E, Owens HL, Merkel MKF, Fernandez-Guerra A, Rouillard A, Lammers Y, Alberti A, Denoëud F, Money D, Ruter AH, McColl H, Larsen NK, Cherezova AA, Edwards ME, Fedorov GB, Haile J, Orlando L, Vinner L, Korneliusson TS, Beilman DW, Bjørk AA, Cao J, Dockter Ch, Esdale J, Gusarova G, Kjeldsen KK, Mangerud J, Rasic JT, Skadhauge B, Svendsen JI, Tikhonov A, Wincker P, Xing Y, Zhang Y, Froese DG, Rahbek C, Bravo DN, Holden PB, Edwards NR, Durbin R, Meltzer DJ, Kjær KH, Möller P, Willerslev E. Late Quaternary dynamics of Arctic biota from ancient environmental genomics. Nature 2021;600:86-92.
22. Zimov SA, Zimov NS, Tikhonov AN, Chapin FS. Mammoth steppe: a high-productivity phenomenon. Quaternary Sci Rev. 2012;57:26-45.

ПРОЯВЛЕНИЯ АДАПТАЦИИ 14-ЛЕТНИХ ПОДРОСТКОВ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ИХ ПОЛА К ПРОЖИВАНИЮ В СРЕДНИХ ИЛИ СЕВЕРНЫХ ШИРОТАХ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ ПРИ ВЫСОКОМ УРОВНЕ ТЕХНОГЕННОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ

Д.А. Кузнецова*, **О.Ю. Беспятых***, **Е.Н. Сизова****

* Вятский государственный университет и ** Кировский государственный медицинский университет Минздрава России, г. Киров, Россия

Эл. почта: da_kuznetsova@vyatsu.ru

Статья поступила в редакцию 28.01.2003; принята к печати 24.05.2023

Проведен анализ проявлений адаптации 14-летних подростков к высокому уровню техногенного загрязнения в зависимости от географической широты места проживания и их пола. Для этого сравнили показатели физического развития, уровень здоровья и показатели красной и белой крови. Подростки с рождения проживали в одном из четырех населенных пунктов в средней широте или на Европейском Севере при высоком или низком уровне техногенного загрязнения. Установлено, что проявления адаптации 14-летних подростков к высокому уровню техногенного загрязнения сельских зон зависят от пола и выражаются в усилении эритропоэза и усилении иммунного надзора, а плата за адаптацию проявляется в изменении темпов физического развития, снижении уровня здоровья и снижении содержания моноцитов. Показано, что проявления адаптации 14-летних подростков к проживанию на Европейском Севере в условиях низкого уровня техногенного загрязнения включают усиление иммунного надзора, а платой за адаптацию является снижение количества эритроцитов у мальчиков.

Ключевые слова: адаптация, подростки, половые различия, техногенное загрязнение, Европейский Север, средние широты.

MANIFESTATIONS OF ADAPTATION OF 14-YEAR-OLD ADOLESCENTS, DEPENDING ON THEIR GENDER, TO LIVING IN THE MIDDLE OR NORTHERN LATITUDES OF THE EUROPEAN PART OF RUSSIA FEATURING HIGH LEVELS OF TECHNOGENIC POLLUTION

D.A. Kuznetsova*, **O.Yu. Bespyatykh***, **E.N. Sizova****

* Vyatka State University and ** Kirov State Medical University, Kirov, Russia

Email: da_kuznetsova@vyatsu.ru

An analysis of the mechanisms of adaptation of 14-year-old adolescents to a high level of technogenic pollution was carried out with account of gender and the latitude of the place of residence. We compared the indicators of physical development and health and the hematological parameters. From their birth, the adolescents lived in one of four settlements located at the middle latitudes or in the European North of Russia featuring high or low levels of technogenic pollution. It has been found that the mechanisms of adaptation of 14-year-old adolescents to a high level of technogenic pollution depend on gender and are expressed in increased erythropoietin level and immune surveillance, the price of adaptation being delayed physical development, compromised health, and decreases blood monocytes. The mechanism of adaptation of 14-year-old adolescents to living in the European North in conditions of low technogenic pollution include enhanced immune surveillance, the price of adaptation being decreased blood erythrocytes in boys.

Keywords: adaptation, adolescents, sex differences, industrial pollution, European North, middle latitudes.

Введение

Техногенное загрязнение атмосферного воздуха населенных пунктов и его влияние на организм чело-

века на протяжении многих лет остается актуальной проблемой. Многие авторы рассматривали данный вопрос в своих исследованиях, однако мы заметили, что

большинство исследований проводилось для жителей средних широт [1, 2] и лишь незначительная часть затрагивала жителей Европейского Севера России [3, 4]. Все эти исследования проводились по различным методикам, авторы рассматривали разные показатели, а исследуемые были разного пола и относились к разным возрастным группам. Все это привело к тому, что в настоящий момент нет четкого представления о проявлениях адаптации детей и подростков к проживанию в условиях высокого уровня техногенного загрязнения на различных географических широтах с учетом их пола и возраста.

Адаптация пришлого населения к неблагоприятным климатогеографическим факторам Европейского Севера (низкие температуры, сильные ветра, продолжительность светового дня и ночи и т. п.) также изучается давно [5–7]. Принято считать, что приспособление человека к этим условиям происходит постепенно и занимает 15–20 лет. Этот период условно можно разделить на три фазы: начало, фаза перестройки динамического стереотипа и завершающая фаза устойчивой акклиматизации [5–7].

Формирование «структурного следа адаптации» к условиям проживания на Севере (в том числе Европейской части) по данным авторов [3–7] можно наблюдать в различных физиологических процессах.

Показатели 14-летних подростков могут являться индикаторами, характеризующими завершающую фазу процесса адаптации. Поэтому сравнение одно-возрастных детей и подростков (с учетом их пола), проживающих на различных (по географической широте и по уровню техногенного загрязнения) территориях позволяет оценить проявления адаптации и плату за нее.

Цель данной работы заключалась в изучении зависимости проявлений адаптации 14-летних подростков с учетом их пола к проживанию в средних или северных широтах Европейской части России при высоком уровне техногенного загрязнения.

Материалы и методы

Были обследованы 754 подростка 14 лет. Из них 320 проживали в г. Кирове (162 девочек и 158 мальчиков), 163 – в г. Яранске (80 девочек и 83 мальчиков), 221 – в г. Ухте (107 девочек и 114 мальчиков) и 50 – в пос. Седью (25 девочек и 25 мальчиков). Обязательным условием при выборе было постоянное с момента рождения проживание подростка в средних широтах (Киров и Яранск) или на территории Европейского Севера (Ухта и Седью).

Для выбранных населенных пунктов были проанализированы ежегодные региональные доклады по Кировской области и Республике Коми «О состоянии окружающей природной среды», выбраны основные загрязняющие вещества атмосферного возду-

ха (табл. 1) и проанализированы их концентрации за 5 лет. Результаты были выражены в $\text{мг}/\text{м}^3$, рассчитаны как среднее и ошибка среднего ($M \pm m$) и переведены в проценты от соответствующей ПДК.

Также для каждого населенного пункта были выбраны и оценены 16 климатогеографических показателей (табл. 2), сведения о которых были получены из ежегодных Региональных докладов «О состоянии окружающей природной среды» по Кировской области и по Республике Коми за 14 лет (то есть с момента рождения и до момента обследования подростков). Результаты по числовым показателям были рассчитаны как среднее и ошибка среднего ($M \pm m$) и выражены в соответствующих единицах измерения.

Помимо этого, для всех населенных пунктов были выбраны и оценены 6 демографических показателей (число родившихся, умерших, умерших до года, национальный состав), 7 социально-экономических показателей (число зарегистрированных безработных, относительные стоимости коммунальных услуг и 1 м^2 жилья и основного набора продуктов питания по отношению к средней заработной плате) и 11 показателей уровня медицинского обслуживания (объем стационарной помощи больничных учреждений, уровень госпитализации детского населения, обеспеченность больничными койками, обеспеченность врачами, число работающих лиц в городе и пригороде, укомплектованность врачами-педиатрами в городе и пригороде, относительная стоимость единицы скорой, амбулаторной и стационарной помощи). Все данные были получены из опубликованных официальных источников.

У обследуемых подростков были собраны данные для оценки физического развития (масса и длина тела, показатели артериального давления), уровня здоровья (группа здоровья) и гематологические показатели (количество эритроцитов, концентрация гемоглобина, содержание гемоглобина в одном эритроците, СОЭ, количество и вид лейкоцитов). Перечисленные показатели были получены при диспансеризации подростков, проведенной в соответствии с общепринятой процедурой в поликлиниках по месту жительства. Были рассчитаны массо-ростовой индекс (масса тела/длина тела, $\text{кг}/\text{см}$), индекс Кетле (масса тела/квадрат длины тела, $\text{кг}/\text{м}^2$) и индекс Рорера (масса тела/куб длины тела, $\text{кг}/\text{м}^3$).

Результаты исследования подвергнуты статистическому анализу. Распределения всех показателей, судя по критерию Шапиро-Уилка, были нормальными, в связи с чем результаты исследования выражали в виде среднего арифметического и его ошибки ($M \pm m$) [8]. Различия количественных показателей оценивали по *t*-критерию Стьюдента, а качественных показателей – по Хи-квадрат. Во всех случаях их считали статистически значимыми при $p < 0,05$ [8].

Статистическую обработку результатов проводили с использованием программы MS Excel.

Результаты и обсуждение

Обоснование выбора населенных пунктов

На основании анализа 46 показателей нами установлено, что г. Киров отличается от г. Яранск по уровню техногенного загрязнения (табл. 1) – в Кирове концентрации взвешенных веществ, диоксида серы, оксида углерода и азота не превышали ПДК, а концентрации формальдегида и бенз(а)пирена составляли 2,0 и 1,9 ПДК соответственно. В Яранске концентрации всех перечисленных веществ находились в пределах ПДК. В Кирове при сравнении с Яранском статистически значимо ($p < 0,05$) выше концентрации взвешенных веществ (в 6,5 раза), диоксида серы (в 2,0 раза), оксида углерода (в 3,3 раза), оксида азота (в 55 раз), формальдегида (в 60 раз) и бенз(а)пирена (в 19 раз). Климатогеографические, социально-экономические, демографические параметры и показатели уровня медицинского обслуживания не различались ($p > 0,05$). В целом эти данные указывают на то, что сравнение Кирова и Яранска позволяет оценивать влияние высокого уровня техногенного загрязнения на подростков, проживающих от момента рождения в средней широте.

Установлено, что г. Ухта отличается от пос. Седью по уровню техногенного загрязнения (табл. 1) – в Ухте концентрации основных загрязняющих веществ нахо-

дились в пределах ПДК, а концентрация бенз(а)пирена превышала ПДК в 1,4 раза. В Седью концентрации всех перечисленных показателей находились в пределах ПДК. В Ухте в сравнении с Седью выше концентрации взвешенных веществ (в 1,3 раза), диоксида серы (в 10 раз), оксида углерода (в 71 раз), оксида азота (в 39 раз), формальдегида (в 20 раз) и бенз(а)пирена (в 14 раз). В то же время Ухта статистически значимо не отличается от Седью по климатогеографическим, демографическим, социально-экономическим параметрам и показателям уровня медицинского обслуживания, большинство из которых близки к средним показателям по России. В целом, эти данные указывают на то, что сравнение Ухты и Седью позволяет оценивать влияние высокого уровня техногенного загрязнения на подростков, проживающих с момента рождения на Европейском Севере.

На основании анализа 46 показателей установлено, что Седью (северные широты, низкий уровень техногенного загрязнения) отличается от Яранска (средние широты, низкий уровень техногенного загрязнения) только по концентрации диоксида серы (ниже в 9 раз), различия остальных 5 показателей были статистически незначимы (табл. 1). В то же время Седью отличается ($p < 0,05$) от Яранска по климатогеографическим показателям (табл. 2) – в Седью статистически значимо выше широтность (на 3°), среднее число дней со снежным покровом больше примерно на 26 дней, глубина промерзания почвы больше примерно на 1 м,

Табл. 1

Среднее количество выбросов в атмосферу ($M \pm m$) в исследуемых населенных пунктах

Загрязняющие вещества		ПДК	Седью	Яранск	Киров	Ухта	$p < 0,05^{**}$
Взвешенные вещества	мг/м ³	0,150	0,031 ± 0,001	0,016 ± 0,001	0,100 ± 0,001	0,040 ± 0,001	К/Я
	%*	100	20,8	10,3	66,7	26,6	
Диоксид серы	мг/м	0,050	0,0001 ± 0,001	0,001 ± 0,001	0,002 ± 0,001	0,001 ± 0,001	К/Я
	%	100	0,2	1,8	3,6	2,0	У/С
Оксид углерода	мг/м ³	3,000	0,013 ± 0,001	0,380 ± 0,001	1,260 ± 0,08	0,960 ± 0,08	К/Я
	%	100	0,5	12,7	42,0	32,0	У/С
Оксид азота	мг/м ³	0,060	0,0001 ± 0,001	0,0004 ± 0,001	0,022 ± 0,001	0,039 ± 0,01	К/Я
	%	100	0,2	0,7	36,7	65,0	У/С
Формальдегид	мг/м ³	0,003	0,0001 ± 0,001	0,0001 ± 0,001	0,006 ± 0,001	0,002 ± 0,01	К/Я
	%	100	3,3	3,3	200,0	66,7	У/С
Бенз(а)пирен	мг/м ³	0,1	0,01 ± 0,01	0,02 ± 0,01	0,19 ± 0,20	0,14 ± 0,05	К/Я
	х10 ⁻³	100	10,0	20,0	190,0	140,0	У/С

Примечания: *% – относительно ПДК; ** Указаны пары со значимыми различиями: п. Седью (С) и г. Яранск (Я), Киров (К), Ухта (У).

средняя скорость ветра выше на 0,3 м/с, продолжительность светового дня в июле больше на 2 часа, но ниже среднегодовая температура (на 3 °С), среднемесячная температура зимних месяцев (примерно на 3 °С) и среднемесячная температура летних месяцев (примерно на 5 °С).

В то же время Седью статистически значимо не отличался от Яранска по климатогеографическим, демографическим, социально-экономическим параметрам и показателям уровня медицинского обслуживания, большинство из которых близки к средним значениям по России. Поэтому сравнение этих населенных пунктов позволяет оценивать влияние проживания в условиях Европейского Севера при низком уровне техногенного загрязнения на организм подростка.

Таким образом, описанная нами модель сравнения четырех населенных пунктов дает возможность оценить влияние проживания при высоком уровне техно-

ногенного загрязнения на организм 14-летних подростков в зависимости от географической широты места проживания, а также влияния климатогеографических факторов Европейского Севера при низком уровне техногенного загрязнения.

Влияние техногенного загрязнения на показатели физического развития, здоровья и гематологические показатели подростков в зависимости от их места проживания и пола

Проанализированные 22 показателя 14-летних подростков, проживающих на разных географических широтах при разном уровне техногенного загрязнения, были нами разделены на две группы – неменяющиеся и меняющиеся, причем последние можно поделить на независимые и зависимые от пола (табл. 3).

Так, для проживающих в условиях Европейского Севера в сравнении с проживающими в средних широтах при низком уровне техногенного загрязнения

Табл. 2

Климатогеографические показатели (M ± m) исследуемых населенных пунктов

Климатогеографические показатели	Ухта	Седью	Киров	Яранска
Широтность	63°34'00" с. ш.	63°33'00" с. ш.	58°36'00" с. ш.	57°18'11" с. ш.
Тип климата	Умеренно-континентальный			
Тип природной зоны	Тайга			
Среднегодовая температура, °С	-1,1 ± 0,02	-1,1 ± 0,01	+2,2 ± 0,02	+2,2 ± 0,03
Среднемесячная температура летних месяцев, °С	+13,7 ± 0,54	+13,5 ± 0,71	+18,3 ± 0,41	+19,1 ± 0,6
Среднемесячная температура зимних месяцев, °С	-15,0 ± 0,6	-15,7 ± 0,3	-12,28 ± 0,7	-10,8 ± 0,4
Среднемноголетнее количество осадков, мм	700,3 ± 25,4	700,2 ± 30,4	500,0 ± 14,5	600,10 ± 18,4
Среднее число дней со снежным покровом	189,8 ± 6,0	190,5 ± 3,5	175,1 ± 5,1	162,3 ± 4,2
Глубина промерзания почвы, м	2,0 ± 0,01	2,0 ± 0,02	1,7 ± 0,01	0,9 ± 0,01
Многолетняя мерзлота	Отсутствует	Отсутствует	Отсутствует	Отсутствует
Средняя скорость ветра, м/с	4,1 ± 0,02	4,1 ± 0,01	3,7 ± 0,01	3,8 ± 0,01
Среднее атмосферное давление, мм рт. ст.	748,0 ± 0,05	748,0 ± 0,06	747,0 ± 0,02	747,0 ± 0,03
Преобладающее направление ветра: – в январе, – в июле	Юго-западное Северное	Юго-западное Северное	Южное Северное	Южное Северное
Продолжительность светового дня: – в январе, – в июле	336,5 ± 0,4 1167,4 ± 0,5	336,5 ± 0,4 1167,4 ± 0,5	423,5 ± 0,3 1140,64 ± 0,3	44,06 ± 0,3 1140,5 ± 0,3

меняющимися являются количество эритроцитов (зависит от пола: только у мальчиков) и абсолютное количество лимфоцитов (не зависит от пола: у девочек и у мальчиков), остальные показатели относятся к неменяющимся.

Для проживающих в средних широтах в сравнении с проживающими в Европейском Севере при высоком уровне техногенного загрязнения к меняющимся показателям относятся: длина тела только у мальчиков,

масса тела и массо-ростовой индекс только у девочек, артериальное давление – систолическое (САД), диастолическое (ДАД) у девочек и мальчиков и среднее АД у мальчиков, число подростков, относящихся к группам здоровья II и III у девочек, количество эритроцитов и концентрация гемоглобина у девочек и мальчиков, СОЭ у девочек и мальчиков, количество лейкоцитов у девочек и мальчиков, относительное содержание лимфоцитов у мальчиков, абсолютное содержание лимфо-

Табл. 3

Различия по показателям состояния организма 14-летних подростков, проживающих на разных географических широтах при разных уровнях техногенного загрязнения

Показатель	Европейский Север в сравнении со средними широтами при низком уровне техногенного загрязнения		Высокий уровень техногенного загрязнения в сравнении с низким на средних широтах		Высокий уровень техногенного загрязнения в сравнении с низким на Европейском Севере	
	Д	М	Д	М	Д	М
Длина тела	—	—	—	↑ 2%	↓ 2%	—
Масса тела	—	—	↓ 8%	—	↑ 9%	—
Массо-ростовой индекс	—	—	↓ 9%	—	↑ 11%	↓ 17%
Индекс Кетле	—	—	—	—	—	—
Индекс Рорера	—	—	—	—	—	—
Систолическое АД	—	—	↓ 14%	↓ 5%	—	—
Диастолическое АД	—	—	↓ 5%	↓ 6%	—	—
Пульсовое давление	—	—	—	—	—	—
Среднее АД	—	—	—	↓ 5%	—	—
I группа здоровья	—	—	—	—	↓ 16%	↓ 13%
II группа здоровья	—	—	↑ 26%	—	↑ 28%	↑ 25%
III группа здоровья	—	—	↓ 21%	—	—	—
IV и V группы здоровья	—	—	—	—	—	—
Количество эритроцитов	—	↓ 14%	↑ 6%	↑ 6%	—	↑ 21%
Концентрация гемоглобина	—	—	↑ 6%	↑ 9%	↑ 7%	↑ 17%
Содержание гемоглобина в эритроците	—	—	—	—	↑ 4%	—
СОЭ	—	—	↓ 113%	↓ 98%	—	—
Количество лейкоцитов	—	—	↑ 13%	↑ 8%	—	—
Содержание лимфоцитов, %	—	—	—	↑ 12	↑ 9%	↑ 7%
Содержание лимфоцитов, кл/л	↑ 20%	↑ 28%	↑ 44%	↑ 59%	↑ 30%	—
Содержание моноцитов, %	—	—	↓ 4%	↓ 3%	—	—
Содержание моноцитов, кл/л	—	—	↓ 52%	↓ 52%	—	—

Примечания: Д – девочки; М – мальчики; ↑ – показатели выше ($p < 0,05$); ↓ – показатели ниже ($p < 0,05$);

— различия отсутствуют ($p > 0,05$); затемненные ячейки – показатели, зависящие от пола; темные ячейки – показатели, не зависящие от пола.

цитов у девочек и мальчиков, относительное и абсолютное содержание моноцитов у девочек и мальчиков, остальные показатели относятся к неменяющимся.

Для проживающих в Европейском Севере в сравнении с проживающими в средних широтах при высоком уровне техногенного загрязнения к меняющимся показателям относятся: длина и масса тела у девочек, массо-ростовой индекс у девочек и мальчиков, число подростков, относящихся к группам здоровья I и II у девочек и мальчиков, количество эритроцитов у мальчиков, концентрация гемоглобина у девочек и мальчиков, содержание гемоглобина в эритроците только у девочек, относительное содержание лимфоцитов у девочек и мальчиков, абсолютное содержание лимфоцитов только у девочек, остальные показатели относятся к неменяющимся.

Заключение

Исследование показало, что 14-летние подростки, постоянно проживающие с момента рождения на территориях с высоким уровнем техногенного загрязнения, отличаются по ряду показателей от сверстников, проживающих на тех же широтах, но при низком уровне техногенного загрязнения. Выявленные отличия позволяют нам заключить, что изменение темпов физического развития (их повышение на Европейском Севере и снижение в средних широтах) можно рассматривать как результат влияния техногенного загрязнения на темпы полового созревания. Повышение содержания эритроцитов и рост концентрации гемоглобина можно расценивать как отражение повышения интенсивности эритропоэза, обусловленное развитием техногенной гипоксии. Повышение содержания лейкоцитов и лимфоцитов (абсолютное и/или относительное) можно рассматривать как отражение напряжения иммунного надзора (в результате повре-

ждения тканей под влиянием присутствия в атмосферном воздухе высокого содержания загрязняющих веществ, в том числе канцерогенов). Все это отражает формирование проявлений адаптации и в определенной степени плату за адаптацию.

Выводы

1. Проявления адаптации подростков к высокому уровню техногенного загрязнения зависят от географической широты места проживания. Так у подростков Европейского Севера наблюдаются повышение эритропоэза в виде роста продукции нормохромных эритроцитов (мальчики) или гиперхромных эритроцитов (девочки) и усиление иммунного надзора за счет увеличения продукции лимфоцитов, в то время как у подростков средних широт усиление эритропоэза происходит в виде повышения продукции нормохромных эритроцитов и у девочек, и у мальчиков, а усиление иммунного надзора также происходит за счет роста числа лимфоцитов.

2. Плата за адаптацию к высокому уровню техногенного загрязнения тоже зависит от места проживания. Для подростков Европейского Севера характерно ускорение темпов физического развития у девочек и снижение уровня здоровья у девочек и мальчиков, а для подростков средних широт характерны задержка физического развития и снижение содержания моноцитов у девочек и мальчиков.

3. Для каждой местности (Европейский Север с высоким и низким уровнем техногенного загрязнения и средние широты с высоким и низким уровнем техногенного загрязнения) выявляется свой набор половых различий, а проявления адаптации подростка к высокому уровню техногенного загрязнения зависят от пола исследуемого и от географической широты места проживания с момента рождения.

Литература

Список русскоязычной литературы

1. Хрипач ЛВ, Новиков СМ, Зыкова ВН. Аprobация системы биохимических и иммунологических показателей состояния здоровья населения у обследуемых жителей Москвы, подвергающихся воздействию загрязнений атмосферного воздуха. Гигиена и санитария. 2012;(5):30-4.
2. Чумакова ОЛ, Глебов ВВ. Воздействие антропогенных факторов мегаполиса на адаптацию детей и подростков. Успехи современного естествознания. 2013;(8):60-1.
3. Лебедева ТБ, Баранов АН. Антропогенное влияние металлополлютантов на развитие девочек и девушек. Экология человека. 2003;(5): 29-32.
4. Солонин ЮГ, Бойко ЕР, Варламова НГ. Влияние широты проживания в условиях севера на организм подростков. Физиологи человека. 2012; 38(2):107-12.
5. Агаджанян НА, Жвавий НФ, Ананьев ВН. Адаптация человека к условиям Крайнего Севера: эколого-физиологические механизмы. М.; 1998.

6. Деряпа НР, Неверова НП, Барбашева ЗИ. Экологическая физиология человека. Часть II. Адаптация человека к различным климатогеографическим условиям. Л.; 1980.
7. Коган АБ. Экологическая физиология человека. Ростов-на-Дону; 1990.
8. Гланц С. Медико-биологическая статистика. М.; 1998.
4. Solonin YuG, Boyko YeR, Varlamova NG. [The influence of the latitude of residence in the north on adolescent organism]. *Fiziologiya Cheloveka*. 2012;38(2):107-12. (In Russ.)
5. Agadzhanian NA, Zhvavyi NF, Ananyev VN. *Adaptatsiya Cheloveka k Usloviyam Kraynego Severa^ Ekologo-Fiziologicheskkiye Mekhanizmy*. [Human Adaptation to the Conditions of the Far North: Ecological and Physiological Mechanisms]. Moscow; 1998. (In Russ.)

Общий список литературы/References

1. Khripach LV, Novikov SM, Zykova VN. [Approbation of a system of biochemical and immunological indicators of health conditions in examined residents of Moscow exposed to atmospheric air pollution]. *Gigiyena i Sanitariya*. 2012;(5):30-4. (In Russ.)
2. Chumakova OL, Glebov VV. [The impact of anthropogenic factors of a metropolis on the adaptation of children and adolescents]. *Uspekhi Sovremennogo Yestesstvoznaniya*. 2013; (8):60-61. (In Russ.)
3. Lebedeva TB., Baranov AN. [Anthropogenic influence of metal pollutants on the development of female infants and adolescents]. *Ekologiya Cheloveka*. 2003;(5):29-32. (In Russ.)
6. Deriapa NR, Neverova NP, Barbasheva ZI. *Ekologicheskaya Fiziologiya Cheloveka. Chast II. Adaptatsiya Cheloveka k Razlichnym Klimatogeograficheskim Usloviyam*. [Ecological human physiology. Part II. Human adaptation to various climatic and geographical conditions]. Leningrad; 1980. (In Russ.)
7. Kogan AB. *Ekologicheskaya Fiziologiya Cheloveka*. [Ecological Human Physiology]. Rostov-on-Don; 1990. (In Russ.)
8. Glantz S. *Mediko-Biologicheskaya Statistika*. [Medico-Biological Statistics]. Moscow; 1998. (In Russ.)



РЕЦЕНЗИЯ НА КНИГУ:**ЗДОРОВЬЕ НАСЕЛЕНИЯ
И ЗДОРОВЬЕ СРЕДЫ: PRO ET CONTRA**

(Тольятти, 2021)

**POPULATION HEALTH VS.
ENVIRONMENTAL HEALTH:****PRO ET CONTRA**

(Togliatti, 2021)

Монография, подготовленная коллективом авторов под редакцией Г.С. Розенберга, Р.С. Кузнецовой, Н.В. Костиной и Н.В. Лазаревой, издана Институтом экологии Волжского бассейна РАН (Тольятти) в 2021 году. Ее актуальность обусловлена сложностью демографической ситуации в Российской Федерации: критическое снижение рождаемости, недостаточное снижение общей смертности, незначительное увеличение продолжительности жизни, а также рост профессиональных заболеваний. Анализ мирового опыта по оценке влияния различных факторов на показатели здоровья населения на популяционном уровне четко демонстрирует, что здоровье определяется социально-экономическими факторами, образом жизни граждан, условиями внешней среды, доступностью и качеством оказания медицинской помощи, которая напрямую зависит от уровня финансирования и эффективности работы системы здравоохранения. Роль всех перечисленных детерминантов здоровья может изменяться в зависимости от региона проживания и политической ситуации в стране. В связи с чрезвычайной актуальностью изучения непосредственной зависимости здоровья населения от качества окружающей среды издание своевременно и в определенной мере восполняет дефицит данных, основанных на принципах доказательной медицины.

Монография состоит из введения, 9 глав собственных научных исследований, заключения и списка литературы. Во введении четко изложена концепция здоровья населения и связь этой животрепещущей проблемы со здоровьем среды. Неоценимая значимость этой проблемы подчеркивается данными ВОЗ о вкладе состояния окружающей среды в здоровье населения, который составляет 18–22%; при этом наибольший вклад (50–52%) вносит образ жизни (национальные особенности, привычки и т. п.); вклад биологического фактора (генетика) оценивается в 20–22%, а роль медицины – в 7–12%.

Весьма ценно, что содержание монографии соответствует теоретическим воззрениям современного нового направления медицинской науки – экологической медицины, которая находится на стыке медицины и экологии (глава 1). Первая глава посвящена изложению фундаментальных основ рассматриваемой проблемы. В указанном блоке в логической последовательности представлены четкие определения экологической ме-

ЗДОРОВЬЕ НАСЕЛЕНИЯ**И ЗДОРОВЬЕ СРЕДЫ:****PRO ET CONTRA**

дицины и медицинской экологии, их объекта, предмета, сферы вопросов и задач. Представляют интерес исторический аспект возникновения этих дисциплин, приведенная авторами модель здоровья, а также идея медико-экологического картографирования в условиях развития компьютерных технологий, что полностью соответствует задачам национального проекта «Цифровизация здравоохранения».

Оригинальность материала, представленного во второй главе, обусловлена не только четким определением отдельных терминов и понятий «здоровья среды» и болезней цивилизации, но и необходимостью использования метода флуктуирующей асимметрии при оценке тех или иных воздействий с приведением как убедительных, так и дискуссионных литературных данных соответственно заявленному «pro et contra». Предложенные авторами методы интегральной оценки здоровья среды могут способствовать профилактике экологически обусловленной патологии.

В третьей главе уделяется внимание проблемам региональной экологии и сценариям изменения экологической обстановки при различных вариантах

социально-экономического развития региона для принятия управленческих решений. На основе надежной информации и собственных данных авторы подчеркивают особенности влияния окружающей среды в России, в Самарском регионе, в Республике Башкортостан и на отдельных промышленных предприятиях на состояние здоровья населения, общую заболеваемость и смертность, развитие заболеваний различных органов и систем организма.

Четвертая и пятая главы дополняют представления об оценке экономического развития и демографических показателей России в сравнении с другими странами при учете их рейтинга международного влияния, а также медико-географического экологически ориентированного районирования отдельных регионов России. Вызывает интерес возможность изучения распространенности заболеваний органов дыхания, кроветворения, системы кровообращения, аллергических заболеваний, туберкулеза, онкологических заболеваний, инфекций, в том числе COVID-19 и т. д., с использованием корреляционно-регрессивного анализа.

Особую значимость представляет глава 6 с подробной оценкой состояния здоровья населения Самарской области, которая является экологически неблагоприятной территорией. Авторами приведены общая первичная заболеваемость и структура смертности в городах Самарской области за 10 лет, представлена таблица загрязняющих химических веществ, которые могут нарушать репродуктивное здоровье населения и способствуют развитию целого ряда инфекционных заболеваний, в том числе социально значимых (вирусные гепатиты, туберкулез, ВИЧ). Выявлено йододефицитное состояние, зависящее от природных и антропогенных факторов, которое должны учитывать врачи всех специальностей для проведения йодной профилактики особенно при прегравидарной подготовке. Очень подробно коллектив авторов описывает экологическое неблагополучие в городах Самарской области с акцентом на г. Тольятти. Опираясь на собственные исследования, авторы подчеркивают экологические аспекты распространенности хронического синусита, развития аллергических заболеваний немедленного типа, заболеваний системы кровообращения, злокачественных новообразований, профессиональных заболеваний, заболеваний с временной утратой трудоспособности и т. д. Проведен сравнительный анализ соответствующих показателей по полу, возрасту и региону проживания (Тольятти, Сибай, Сургут, Шенталинский район, Средняя полоса России). С нашей точки зрения, проведенный анализ психофизиологического статуса, мнемических способностей, продуктивности внимания, интегральных и временных показателей сердечно-сосудистой и вегетативной нервной системы учащихся 5–10-х классов позволит педиатрам и узким специалистам, а также педагогам провести своевре-

менно лечебно-профилактические мероприятия и не допустить развития стойкой патологии.

Специфичность развития профессиональной патологии в зависимости от стажа работы, пола и возраста работающих убедительно представлена в главе 8. Частота и структура развития заболеваний органов и систем подтверждена убедительными современными статистическими исследованиями. Было бы интересно установить связь развития первичной декомпенсации, адаптации и стойкой декомпенсации состояния рабочих в зависимости от специфики воздействия вредных факторов (ксенобиотика, шум, вибрация и т. д.), а также влияние вредных профессиональных факторов с частотой развития осложнений беременности, что позволило бы провести профилактические мероприятия и гигиеническое нормирование условий труда на государственном уровне. Авторы уделяют особое внимание анализу значимости экологических воздействий, основанной на принципе антропоцентризма и экологического нормирования (глава 9), что является ключевой проблемой в формировании экологической безопасности. Гибридизация системы показателей устойчивого развития послужила выделению экономики здоровья и здравоохранения в отдельную часть экономической науки с достижением эффекта «декаплинга». Авторы предлагают нам пути достижения устойчивого развития, что подчеркнуто как в главе 9, так и в заключении. Завершает монографию весьма представительный библиографический список.

В итоге рецензирования представленной монографии хочется обратить особое внимание на своевременность ее издания в связи с государственной значимостью тех проблем, которым она посвящена. Основными задачами демографической политики РФ на период до 2025 года являются преодоление депопуляции, повышение рождаемости, снижение смертности, в том числе материнской и младенческой не менее чем в 2 раза. В 2018 году были утверждены национальные проекты «Демография» и «Здравоохранение», направленные на достижение главной государственной задачи – сохранение населения, здоровье и благополучие нации.

Вторым кардинальным фактором снижения заболеваемости и смертности является Концепция «4П» медицины будущего. Концепция была предложена в 2003 году американским биологом и биотехнологом Лероем Худом (Leroy Edward Hood) – сторонником системного междисциплинарного подхода, который основал НИИ системной биологии в 2000 году в Ситлел, штат Вашингтон, а в 2010 году – Институт 4П-медицины. В Институте разработаны технологии, позволяющие преобразовать массив данных о геноме, транскриптоме и протеоме пациента в выводы о состоянии здоровья и рисках, что лежит в основе персонализированной медицины. Кроме того, ведется

поиск специфических маркеров болезней, изучаются возможности стратификации пациентов на основе их генетических профилей, разрабатываются таргетные терапевтические препараты. Итак, концепция 4П-медицины включает прогнозирование, профилактику, персонализацию и партисипативность.

1-е «П» – ПРЕДИКЦИЯ (ПРОГНОЗИРОВАНИЕ) – выявление у человека склонности к болезни играет основополагающую роль в концепции будущего. Решающее значение имеют современные методы диагностики, изучение факторов риска и маркеров заболевания, что позволяет выявить патологию на самых ранних стадиях и предпринять профилактические меры.

2-е «П» – ПРЕВЕНЦИЯ (ПРОФИЛАКТИКА) – непосредственно вытекает из предыдущего принципа, дает возможность выявлять не саму болезнь, а предшествующее ей состояние, провести профилактические мероприятия, в том числе гигиеническое нормирование и рациональное трудоустройство.

3-е «П» – ПЕРСОНАЛИЗАЦИЯ терапии, то есть выбор лечения с учетом генотипических характеристик больного, разработка таргетных лекарственных средств, создание генетической карты репродуктивного здоровья с интерпретацией результатов и конкретных рекомендаций, основанных на методах доказательной медицины, а также на научных исследованиях с хорошо представленной доказательной базой.

4-е «П» – ПАРТИСИПАТИВНОСТЬ (ПРИЧАСТНОСТЬ) – заинтересованность, вовлеченность человека в заботу о собственном здоровье. Медицина будущего нацелена на поддержание здоровья вместо сфокусированности на лечении, на комплексную оценку состояния организма и персонализированный

подход к терапии взамен универсальных препаратов.

Рецензируемая монография полностью вписывается в реализацию задач медицины будущего, стоящих перед социумом на современном этапе.

Таким образом, монография «Здоровье населения и здоровье среды: pro et contra» является уникальным руководством, объективно отражающим современное состояние и перспективы развития медицины окружающей среды и профессиональной патологии. Ее следует рекомендовать экологами, организаторам здравоохранения, демографам, эпидемиологам, врачам всех специальностей, преимущественно гигиенистам и профпатологам. Следует также выделить следующие немаловажные аспекты монографии: подробность изложения материала, доступность и легкость его восприятия, а также энциклопедические знания авторов монографии, которые ссылаются на высказывания ученых и философов из разных эпох и разных стран, что может быть полезно для специалистов различного уровня подготовки. Вышеизложенное позволяет рекомендовать монографию также в качестве дополнительной литературы к курсам эпидемиологии, гигиены, экологии, профпатологии на дипломном и последипломном уровнях.

О.И. Линева, доктор медицинских наук, профессор кафедры акушерства и гинекологии Института педиатрии Самарского государственного медицинского университета Минздрава России, Почетный профессор СамГМУ, Заслуженный врач РФ, академик Российской академии медико-технических наук, член-корр. Российской экологической академии.



РЕЦЕНЗИЯ НА КНИГУ:

Е.Ю. Дорохина, Д.Е. Кучер,
С.Г. Харченко

**ЭКОНОМИКА ЗАМКНУТЫХ ЦИКЛОВ:
ТЕНДЕНЦИИ И ПЕРСПЕКТИВЫ.**

М.: МАКС Пресс, 2023. 128 с.

Ye.Yu. Dorokhina, D.Ye. Kucher,
S.G. Kharchenko

**CIRCULAR ECONOMY: TRENDS AND
PROSPECTS.**

М.: MAKS Press, 2023. 128 p.

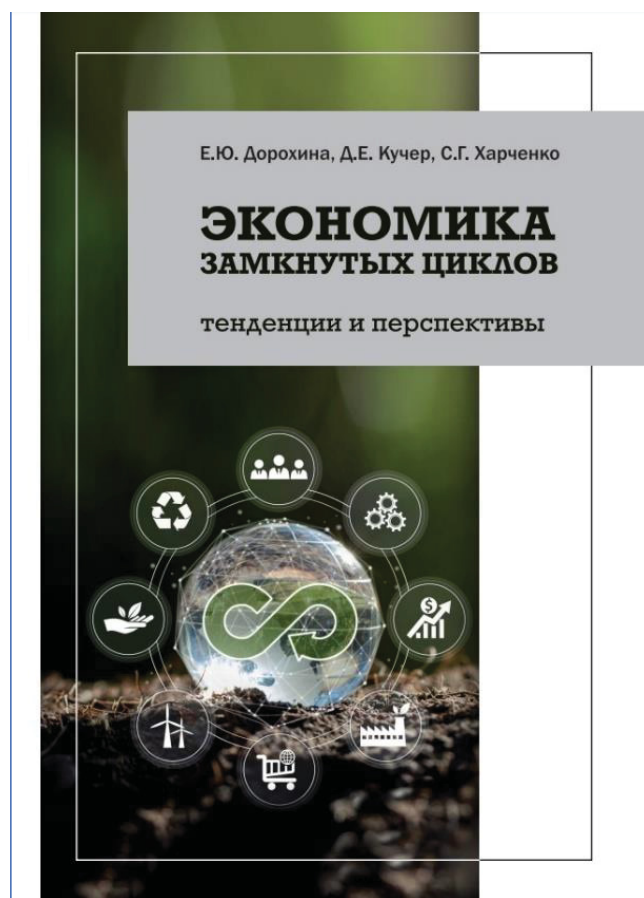
Примите ритм природы. Ее секрет – терпение.
Adopt the pace of nature: her secret is patience.
Ральф Эмерсон (Ralph Waldo Emerson; 1883
[19, p. 155])

«Зеленая» экономика как специфическое направление в экономической науке, призванное снижать экологические риски и дефициты, сформировалась в конце XX века [1, 2, 10–12, 21 и др.]. В ее рамках в качестве одного из возможных механизмов реализации уже с начала XXI века стало развиваться еще одно экономическое течение – «экономика замкнутого цикла» («циркулярная экономика» [*circular economy*], «циклическая» или «циклическая экономика» [*cyclic economy, closed-loop economy*]) – то есть экономика, основанная на возобновлении ресурсов и выступающая альтернативой традиционной «линейной» экономики (создание, пользование, захоронение отходов [17, 20]). Именно этому направлению и посвящена рецензируемая монография.

В кратком двухстраничном «Введении» авторы приводят такое определение: «Под “экономикой замкнутых циклов” мы понимаем экономику, в которой максимально эффективно используются ресурсы и максимально часто применяются замкнутые циклы» (с. 7). В книге исследуются основные тренды и задачи перехода нашей страны к экономике замкнутых циклов.

В первой главе – «Концепция экономики замкнутых циклов» – обсуждены представления о природоподобных технологиях (о них достаточно часто и по-своему говорят М.В. Ковальчук и О.С. Нарайкин [8, 9 и др.]¹)

¹ Похоже, впервые понятие «природоподобные технологии» на высшем уровне прозвучало (об этом говорят и авторы рецензируемой монографии, с. 9) 28 сентября 2015 года в выступлении В.В. Путина на 70-й сессии Генассамблеи ООН. В частности, он сказал: «Нам нужны качественно иные подходы. Речь должна идти о внедрении принципиально новых природоподобных технологий, которые не наносят урон окружающему миру, а существуют с ним в гармонии и позволяют восстановить нарушенный человеком баланс между биосферой и техносферой. Это действительно вызов планетарного масштаба» (цит. по: Сайт президента России <http://www.kremlin.ru/events/president/news/50385>).



как воплощения природоподобной экономики и рассмотрены модели двойственности материальных и энергетических потоков. Здесь представляют интерес размышления авторов об основных чертах обмена веществ в природе (циклы энергии и вещества, их организация и утилизация). Так, например, они подробно останавливаются на том, каким образом живые системы получают энергию из окружающей среды (биосинтез), и констатируют, что «практически вся энергия, используемая на Земле, включая практическую деятельность человека, это энергия, запасенная фототрофами» (с. 11). Этот вывод не противоречит представлениям В.И. Вернадского [4, с. 45, 51]: «Живые организмы являются функцией биосферы и теснейшим образом материально и энергетически с ней связаны, являются огромной геологической силой, ее определяющей. <...> Мы имеем дело с веществом, создаваемым и перерабатываемым жизнью, то есть живыми организмами, с биогенным веществом, источником чрезвычайно мощной потенциальной энергии».

К сожалению, авторы не касаются вопросов преддистории природоподобных технологий, а она весьма занята и позволяет по-другому взглянуть на эти представления. Не вдаваясь в подробности, отмечу только, что природоподобные технологии «стоят на плечах» так называемых конвергентных НБИКС-тех-

нологий (Н – это нано-, Б – био-, И – инфо-, К – когнитивные, С – социальные и гуманитарные технологии [7]). Нетрудно заметить, что речь идет о создании социо-эколого-экономических систем (СЭЭС) разного масштаба. Однако следует заметить, что НБИКС-технологии для СЭЭС – это явно организменные (дискретные) представления, дискуссия о которых (им противостояли континуальные, непрерывные взгляды) велась с конца XIX века (Ф. Клементс [Frederic Edward Clements], Л.Г. Раменский, Г. Глизон [Henry Allan Gleason], Р. Уиттекер [Robert Harding Whittaker] и др.; см. [13]). Даже известный фантаст Артур Конан-Дойл в 1928 году написал повесть «When the World Screamed» – «Когда Земля вскрикнула» (1928), в которой вся Земля представлялась как единый организм (кстати, «Солярис» Станислава Лема о том же). Не буду здесь обсуждать «за» и «против» этих представлений (это требует специальной развернутой публикации), замечу только, что я придерживаюсь континуально-дискретной точки зрения (с превалянием непрерывности); но раз авторы выбрали дискретное видение СЭЭС (материальный и энергетический метаболизм, замкнутость и эффективность циклов вещества и энергии [включая утилизацию отходов], эволюционность развития [время – это энергия; с. 37], промышленный симбиоз и пр.), то и обсуждение монографии буду вести с их позиций.

Во второй главе «Замкнутый цикл как форма хозяйствования в рамках промышленной экологии» обсуждается понятие «экопромышленной системы (сети)» (рис. 14 на с. 44), «экопромышленный парк» (ЭПП; «сообщество фирм по производству и обслуживанию, увеличивающее экологические и экономические показатели путем сотрудничества в области управления экологическими проблемами и проблемами ресурсов» [с. 45]) как форма устойчивого промышленного развития региона и системный переход к промышленной экологии. Подчеркивается, что критическим фактором для экопромышленного парка является форма кооперации между участвующими фирмами и их экологическим воздействием на окружающую среду. Интересна и такая мысль авторов (с. 46): «С ростом зрелости сети, как и в экологии, растет интеграция, она может доходить до институализации отношений сырьевого и энергетического обмена»; продолжая их экологические аналогии, можно говорить о том, что в этом случае экопромышленная система достигает климаксового состояния.

Чуть задержусь на системном переходе к промышленной экологии (раздел 2.3). Классическая (биологическая) экология определяется как наука о взаимодействии организмов между собой и с окружающей средой. Что предлагают авторы? В качестве организмов у них фигурируют «участники» экопромышленной системы (фирмы), взаимодействия между ними

основаны на доверии и кооперации; взаимодействия «участников» со средой – это все вещественно-энергетические циклы СЭЭС (ресурсы). При этом понятие «системный» отличается неоднозначностью, – это, прежде всего, непротиворечивость, управляемость (согласованность, пропорциональность, последовательность), устойчивость и т. п. Такого рода требования мы вправе предъявлять и к экологической, и к экономической теориям, и ко всей теории СЭЭС. В частности, управление экопромышленным парком «включает нечто большее, чем формирование необходимой инфраструктуры. Как правило, при переходе к ЭПП необходимы инвестиции в новую или реорганизуемую инфраструктуру, которые могут проводиться только тогда, когда можно оценить виды и объемы обменных процессов» (с. 55). Роль управления в экопромышленной системе существенно выше, чем в естественной, природной экосистеме, так как «сырье, которое до сих пор свободно покупалось на глобальных рынках, должно приобретаться в ЭПП у одного или нескольких партнеров по кооперации в том количестве, в котором оно производится. <...> У покупателя могут возникать ситуации избыточного или недостаточного снабжения» (с. 56). Недостаточность ресурсов, как и избыток потребления товаров и услуг, – аналог экологического принципа Либиха – Шелфорда [14]. Так что параллели между классической и промышленной экологией просматриваются.

В главе «Подходы к измерению устойчивости» рассматриваются домены (области человеческой деятельности, имеющие похожие ресурсы, информацию или проблемы) и индикаторы устойчивого развития. Авторы заостряют внимание на ограничениях классического трехдоменного определения устойчивого развития (экономика, экология и социальная сфера; с. 65) и предлагают дополнить ее целым рядом новых (технология, политика, культура и пр.). Мне кажется, что здесь следует вести речь не о дополнении (расширении) списка основных доменов, как областей деятельности человека, а об иерархии доменов. И основное внимание должно быть направлено на соотношение этих доменов. Когда принимались в 1992 году базовые документы по устойчивому развитию (саммит в Рио-де-Жанейро), экономика, экология и социальная сфера предполагались равно значимыми. Прошедшие 30 лет и малая эффективность концепции устойчивого развития связана, прежде всего, с ростом «экономического» блока и вниманием по остаточному принципу к блоку «экологическому». Об этом много и аргументировано пишет В.М. Захаров [1, 2, 6].

В разделе об измерении устойчивого развития (раздел 3.2) авторы сосредоточили свое внимание только на одной методике – EcoSTEPSM [18], которая позволяет наглядно (используя круговую диаграмму) представить образ устойчивого развития СЭЭС по пяти пара-

метрам (**Ecology, Socio-Culture, Technology, Economy, Public-Policy**). Еще одним достоинством этой методики является малая (или почти отсутствующая) зависимость от конкретного вида индекса устойчивого развития, число которых продолжает быстро расти [3, 15]. К сожалению, авторы не привели примера, способного продемонстрировать работоспособность этого метода.

Четвертая глава «Влияние антропогенного метаболизма на окружающую среду» содержит полезную информацию о направлениях влияния антропогенного метаболизма на экологическое многообразие (замечу, в экологии принято говорить о «биоразнообразии») и глобализации и изменениях окружающей среды. Справедливо подчеркивается, что «глобализация экономических процессов ускоряет глобализацию их экологических последствий» (с. 78). Здесь лишь укажу авторам (для возможного использования в дальнейшем) на нашу работу [16], в которой обсуждаются экологические последствия глобальных проектов преобразования природы в России.

В главе 5 «Бизнес-модели экономики замкнутых циклов как механизм достижения устойчивого развития» рассмотрены предпосылки формирования и некоторые практические реализации бизнес-моделей экономики замкнутых циклов (модели каршеринга, продажи, услуг, аренды, лизинга и пр.). На мой взгляд, это одна из наиболее интересных глав книги. Здесь обсуждаются (с разной степенью подробности) модели услуг на примере компании Philips (производство электрических лампочек и осветительного оборудования; продукт «Свет как сервис» – Light as a Service [LaaS]), компаний Bosch&Siemens и Turntoo (домашняя техника – стиральные машины, сушилки, холодильники предоставляются в аренду в рамках совместного пилотного проекта), как услуга предлагаются шины компании Michelin. «В целом модель услуг подходит для продуктов, требующих высоких начальных инвестиций и оптимального планирования, повышающего энергоэффективность. Пример Philips показывает привлекательность модели для производителей энергосберегающих продуктов. Она дает предприятию возможность предложить связанный с продуктом пакет услуг» (с. 89).

Завершает монографию глава «Проблемы и пути развития экономики замкнутых циклов»; здесь обсуждаются глобальные проблемы обращения с отходами, предпосылки использования модели экономики замкнутого цикла, задачи трансформации экономики Российской Федерации и примеры внедрения замкнутых циклов в России. Так, среди предпосылок выделяются (с. 94–95): специфика энергобаланса страны (высокая доля гидроэнергетики), значительная площадь лесов, вносящих огромный вклад в обеспечение устойчивости биосферы, господдержка внедрения энергосберегающих и ресурсосберегающих

технологий (в 2018 году принят Национальный проект «Экология»), мировое лидерство в области снижения объемов сжигания попутного нефтяного газа. Среди задач перехода к экономике замкнутого цикла в России авторы выделяют следующие: повышение уровня повторного использования коммунально-бытовых отходов к 2030 году до 70%; повышение уровня повторного использования упаковки до 80%; запрет на захоронения на полигонах любых перерабатываемых и биологически разлагаемых отходов. Как и любые планы, их можно критиковать или одобрять; но я всегда был уверен в том, что их реализация зависит всего от двух факторов и финансирование – на втором месте; на первом – желание (воля) выполнить такой план. В общем, «наши цели ясны, задачи определены, за работу, товарищи!».

Но здесь (по результатам глав 5 и 6) возникает ряд важных, скорее философских (политико-управленческих?) проблем: какого рода технологии (прежде всего, в энергетике) необходимы для достижения устойчивого развития? – традиционные «грязные», линейные (по аналогии с «линейной» экономикой) или экологически чистые, природоподобные, «зеленые» (являются зависимым компонентом природной среды)? Являются ли конвергентные НБИКС-технологии современной «вершиной» прогресса? Кроме того, не будем забывать и о том, что неисчерпаемая энергия – не значит бесплатная; если все правильно оценить, вполне возможен вариант «пили, ели, веселились; подсчитали – прослезились»...

Правда, во всех этих вариантах мы никуда не уйдем от проблемы обращения с отходами – какой бы «природоподобной» ни была технология, у нее всегда будут «продукты жизнедеятельности». И с этой точки зрения новой работе коллектива авторов под редакцией проф. Е.Ю. Дорохиной и аффилированной с Институтом экологии Российского университета дружбы народов я бы поставил высокую оценку. Правда, иногда авторы слишком увлекаются «красивостью» биологической терминологии (с. 42): «Эмбриональную клетку экопромышленного развития можно увидеть в промышленном симбиозе (ПС), представляющем собой двустороннюю интеграцию предприятий». По мне, так лучше привести подтверждающую цитату или афоризм (например, «Без дела не хаживай, землю уваживай!») [5, с. 16]). Повторюсь, все это несколько не умоляет важности характеристики преимуществ и последствия развития экономики замкнутых циклов, которая дана в рецензируемой монографии. Можно смело констатировать, что книга нацелена на сохранение биоразнообразия в целом, обеспечение социальной справедливости и благополучия общества за счет снижения рисков деградации среды в результате негативного антропогенного воздействия и эффективного использования природных ресурсов.

Литература

Список русскоязычной литературы

1. Бобылев СН, Захаров ВМ. «Зеленая» экономика и модернизация. Эколого-экономические основы устойчивого развития. На пути к устойчивому развитию России. 2012;(60):1-90. <http://www.ecopolicy.ru/upload/File/Bulletins/B60.pdf>.
2. Бобылев СН, Захаров ВМ. Экология и экономика. «Зеленая» экономика. Человек и природа. М.: Департамент природопользования и охраны окружающей среды города Москвы; 2015.
3. Бобылев СН, Зубаревич НВ, Соловьева СВ, Власов ЮС. Устойчивое развитие: Методология и методики измерения: учеб. пособие. М.: Экономика; 2011.
4. Вернадский ВИ. Химическое строение биосферы Земли и ее окружения. М.: Наука; 1987.
5. Гросс П, Счастливцева Е. Пословицы и поговорки дореволюционного и советского времен. 2004. http://zhurnal.lib.ru/p/pawel_g/poslowicyipogoworkidorewoljucionnogoisowetskogowremen.shtml.
6. Захаров ВМ, Трофимов ИЕ. Устойчивое развитие: экология и экономика: учебное пособие. М.: Московский ун-т им. С.Ю. Витте; Центр устойчивого развития и здоровья среды ИБР РАН; 2021.
7. Ковальчук МВ. Конвергенция наук и технологий – прорыв в будущее. Российские нанотехнологии. 2011;6(1-2):13-23. <http://nrcki.ru/files/pdf/1461850844.pdf>.
8. Ковальчук МВ, Нарайкин ОС. Науки и технологии, объединяйтесь! В мире науки. 2011;(9):23-7.
9. Ковальчук МВ, Нарайкин ОС. Природоподобные технологии – новые возможности и новые угрозы. Индекс безопасности. 2016;22(3-4):103-108. <http://onr-russia.ru/sites/default/files/nbiks.pdf>.
10. Кожевникова ТМ, Тер-Акопов СГ. «Зеленая экономика» как одно из направлений устойчивого развития. Социально-экономические явления и процессы. 2013;(3):78-82.
11. Кудинова ГЭ, Розенберг АГ, Розенберг ГС, Кудинова НА. «Пределы роста», устойчивое развитие, «зеленая» экономика – новые тренды цивилизационного развития. В кн.: Инновационные подходы к обеспечению устойчивого развития социо-эколого-экономических систем: материалы II Международной конференции, Самара-Тольятти, 20-21 мая 2015 г. Самара: Изд-во Самар. гос. экон. ун-та; 2015:50-6.
12. Лебедев ЮВ. Формирование научной базы «зеленой» экономики. Изв Самар НЦ РАН. 2015;17(5/2):495-9.
13. Миркин БМ, Наумова ЛГ, Соломещ АИ. Современная наука о растительности. М.: Логос; 2001.
14. Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир; 1975.
15. Розенберг ГС, Гелашвили ДБ, Евланов ИА, Зибарев АГ, Зибарев СС, Зинченко ТД, Иванов МН, Костина НГ, Кудинова ГЭ, Кузнецова РС, Курина ЕМ, Лифиренко ДВ, Лифиренко НГ, Носкова ОЛ, Пыршева МВ, Родимов ИО, Розенберг АГ, Саксонов СВ, Сенатор СА, Фирулина ИИ, Хасаев ГР, Шиманчик ИП, Шитиков ВК, Юрина ВС. Устойчивое развитие Волжского бассейна: миф – утопия – реальность... Тольятти: Кассандра; 2012.
16. Розенберг ГС, Саксонов СВ, Сенатор СА. Глобальные и региональные аспекты преобразования природы в России: взгляд эколога. Век глобализации. 2019;(1):112-33.
17. Шакирова АВ, Никулина СН. Экономика замкнутого цикла в России. В кн.: Наука России: цели и задачи / Сборник научных трудов по материалам XVII международной научной конференции (Екатеринбург, 10 октября 2019 года). Ч. 2. Самара: Л-Журнал; 2019. С. 15-21.

Общий список литературы/References

1. Bobylev SN, Zakharov VM. [“Green” economy and modernization. Ecological and economic foundations of sustainable development]. Na Puti k Ustoychivomu Razvitiyu Rossii 2012;(60):1-90. <http://www.ecopolicy.ru/upload/File/Bulletins/B60.pdf>. (In Russ.)
2. Bobylev SN, Zakharov VM. Ekologiya i Ekonomika “Zelenaya: Ekonomika Chelovek i Priroda”. [Ecology and Economics. “Green” Economy. Human and Nature]. Moscow: Department of Nature Management and Environmental Protection of the City of Moscow; 2015. (In Russ.)
3. Bobylev SN, Zubarevich NV, Solovieva SV, Vlasov YuS. Ustoychivoye Razvitiye: Metodologiya i Metodiki Izmereniya. [Sustainable Development: Methodology and Methods of Measurement]. Moscow: Ekonomika; 2011. (In Russ.)
4. Vernadsky VI. Khimicheskoye Stroyeniye Biosfery Zemli i Yeyo Okruzheniya. Moscow: Nauka; 1987.
5. Gross P, Schastlivtseva Ye. Poslovitsy i Pogovorki Dorevoliutsionnogo i Sovetrskogo Vremeni; 2004. http://zhurnal.lib.ru/p/pawel_g/poslowicyipogoworkidorewoljucionnogoisowetskogowremen.shtml.

- ipogoworkidorewoljucionnogoisowetskogowrem en.shtml. (In Russ.)
- Zakharov VM, Trofimov IE. Ustoychivoye Razvitiye: Ekologiya i Ekonomika. [Sustainable Development: Ecology and Economy]. Moscow: S.Yu. Vitte Moscow University, Center for Sustainable Development and Environmental Health; 2021. (In Russ.)
 - Kovalchuk MV. [Convergence of sciences and technologies – a breakthrough into the future]. Rossiyskiye Nanotekhnologii. 2011;6(1-2):13-23. <http://nrcki.ru/files/pdf/1461850844.pdf>. (In Russ.)
 - Kovalchuk MV, Naraykin OS. [Science and technology, unite!]. V Mire Nauki. 2011;(9):23-7. (In Russ.)
 - Kovalchuk MV, Naraikin OS. [Nature-like technologies – new opportunities and new threats]. Indeks Bezopasnosti. 2016;22(3-4):103-108. <http://onr-russia.ru/sites/default/files/nbiks.pdf>. (In Russ.)
 - Kozhevnikova TM, Ter-Akopov SG. [“Green economy” as one of the directions of sustainable development]. Sotsialno-Ekonomicheskiye Yavleniya i Protsessy. 2013;(3):78-82. (In Russ.)
 - Kudinova GE, Rosenberg AG, Rosenberg GS, Kudinova NA. [“Limits to growth”, sustainable development, “green” economy – new trends in civilizational development]. In: Innovatironnye Podkhody k Obespecheniyu Ustoychivogo Razvitiya Sotsio-Ekologo-Ekonomicheskikh Sistem. Samara: Publ House Samara State Economy Univ; 2015. P. 50-6. (In Russ.)
 - Lebedev YuV. [Formation of the scientific base of the “green” economy]. Izvestiya Samarskogo Nauchnogo Tsentra RAN. 2015;17(5/2):495-9. (In Russ.)
 - Mirkin BM, Naumova LG, Solomesh AI. Sovremennaya Nauka o Rastitelnosti [Modern Science of Vegetation]. Moscow: Logos; 2001.
 - Odum Yu. Osnovy Ekologii. Moscow: Mir; 1975. (In Russ.)
 - Rozenberg GS, Gelashvili DB, Evlanov IA, Zibarev AG, Zibarev SS, Zinchenko TD, Ivanov MN, Kostina NG, Kudinova GE, Kuznetsova RS, Kurina EM, Lifirenko DV, Lifirenko NG, Noskova OL, Pysheva MV, Rodimov IO, Rozenberg AG, Saxonov SV, Senator SA, Firulina II, Khasaev GR, Shimanchik IP, Shitikov VK, Yurina VS. Ustoychivoye Razvitiye Volzhskogo Basseyna: Mif – Utopiya – Realnost... [Sustainable Development of the Volga Basin: Myth – Utopia – Reality...]. Togliatti: Kassandra; 2012. (In Russ.)
 - Rozenberg GS, Saksonov SV, Senator SA. [Global and regional aspects of the transformation of nature in Russia: an ecologist's view]. Vek Globalizatsii. 2019;(1):112-33. (In Russ.)
 - Shakirova AV, Nikulina SN. [Circular economy in Russia]. In: Nauka v Rossii Tseli i Zadachi. Samara: L-Zhurnal; 2019. P. 15-21. (In Russ.)
 - EcoSTEPTool, 2004. Flatwater Metroplex Report. Omaha; Lincoln (Nebraska, USA): Joslyn Castle Institute for Sustainable Communities (JISC); 2004. www.ecospheres.com.
 - Emerson RW. Education. The Complete Works of Ralph Waldo Emerson. Boston, N.-Y.: Houghton, Mifflin and Co.; 1903-1906. Vol. 10, P. 123-60.
 - Heshmati A. A review of the circular economy and its implementation. Int J Green Econ. 2017;11(3/4):251-88.
 - Söderholm P. The green economy transition: the challenges of technological change for sustainability. Sustain Earth. 2020;3(6). <https://doi.org/10.1186/s42055-020-00029-y>.

*Г.С. Розенберг,
член-корр. РАН*



К ДЕВЯНОСТОЛЕТИЮ ПРОФЕССОРА Е. В. РОЗЕНГАРТА: ПУТЬ ОТ ХИМИИ КРАСИТЕЛЕЙ К СРАВНИТЕЛЬНОЙ ЭНЗИМОЛОГИИ ХОЛИНЭСТЕРАЗ

М.Л. Фирсов, Н.Е. Басова*, Г.А. Оганесян

Институт эволюционной физиологии и биохимии им. И.М. Сеченова РАН, Санкт-Петербург, Россия

* Эл. почта: basovnat@mail.ru

Изложены основные этапы жизни и научной биографии профессора Евгения Викторовича Розенгарта – одного из основоположников отечественной сравнительной энзимологии ферментного семейства холинэстераз позвоночных и беспозвоночных.

Ключевые слова: сравнительная энзимология, холинэстеразы, гидробионты, кальмары.

TO THE 90TH ANNIVERSARY OF PROFESSOR YE.V. ROZENGART: THE WAY FROM DYE CHEMISTRY TO COMPARATIVE BIOCHEMISTRY OF CHOLINESTERASES

M.L. Firsov, N.E. Basova*, G.A. Oganesyanyan

I.M. Sechenov Institute of Evolutionary Physiology and Biochemistry of the Russian Academy of Sciences, Saint Petersburg, Russia

* Email: basovnat@mail.ru

The milestones in the life and scientific biography of Professor Yevgeny Viktorovich Rozengart, Russian pioneer in the comparative enzymology of vertebrate and invertebrate choline esterases, are outlined.

Keywords: comparative enzymology, choline esterases, hydrobionts, squids.

Мы живем в век перемен – технологических, социокультурных, геополитических. И стал редким явлением многолетний и плодотворный труд в одной области знаний, в одном коллективе, а ведь это очень ценно и важно. В этом году исполняется 90 лет крупному специалисту в области сравнительной энзимологии холинэстераз позвоночных и беспозвоночных, главному научному сотруднику Института эволюционной физиологии и биохимии им. И.М. Сеченова РАН, доктору биологических наук профессору Евгению Викторовичу Розенгарту, для которого за 65 лет работы Институт стал вторым домом [7].

Евгений Викторович родился в 1933 году в городе Днепропетровске в семье врачей Виктора Иосифовича и Веры Исааковны Розенгартов.

Отец, Виктор Иосифович, уже в 24 года выбрал научную стезю – дипломированный врач, кандидат медицинских наук и один из пионеров сравнительного исследования биоэнергетики мышечного сокращения у птиц и млекопитающих [6]. Мать, Вера Исааковна, осталась верна клятве Гипократа и стала прекрасным хирургом-гинекологом. Семья была большая и



Евгений Викторович Розенгарт



Вера Исааковна, Женя и Виктор Иосифович Розенгарты,
1937 год

дружная: тети и дяди, бабушки и дедушки, а главной и на всю жизнь самой любимой стала «главбабушка» Анна Савельевна Браславская, настоящая хозяйка и добрый ангел их семьи. Но счастливое детство закончилось 22 июня 1941 года. Восемилетний Женя вместе с мамой в составе военно-санитарного эшелона оказался в Сталинграде. Всю Сталинградскую битву пробыл он по сути на передовой, в военно-санитарном госпитале. Вера Исааковна стала теперь военным хирургом и делала сложнейшие операции под бомбежками. Эта собранность и стойкость остались с ней на всю ее жизнь – уже в мирное время во время операции в больнице на Лиговском проспекте от строительных работ по прокладке метро рухнул кусок потолка, все медсестры отпрянули в стороны, и лишь Вера Исааковна осталась на месте и прикрыла собой «операционное поле». А в сталинградском госпитале Женя стирал бинты, писал для раненых их письма, читал им вслух книги. Потом в 1943 году была эвакуация в Нижний Тагил, недолгое возвращение в Днепропетровск и переезд в Ленинград, где после Финской войны и 900 дней блокады остался его отец, майор медицинской службы, начальник военно-санитарного поезда ВСП 319 Виктор Иосифович Розенгарт.

В Ленинграде Евгений Викторович поступил в Мужскую среднюю школу № 206. В ней и в химическом кружке Дворца пионеров и школьников начался его путь в химию. Он уже тогда твердо решил, что будет поступать в Технологический институт имени Ленсовета, на кафедру красителей. Больше всего его привлекали проблемы сложного органического синтеза, в том числе лекарственных веществ. Поступив в 1950 году в Технологический институт, Евгений Викторович на 4-м курсе оказался на кафедре химической технологии органических красителей и фототропных соединений.



Женя Розенгарт с бабушкой Анной Савельевной, Ленинград,
1950 год

Ее состав был чрезвычайно сильным: возглавлял ее Борис Александрович Порай-Кошиц, преподавателями были Лев Соломонович Эфрос, Оскар Федорович Гинзбург, Макс Соломонович Динабург – большие профессионалы и очень яркие лекторы. Кафедра давала настоящее фундаментальное образование в области органической химии, которое сохранилось и по сей день – многие коллеги приходят к Евгению Викторовичу за химическими советами.

Окончив курс и блестяще сдав экзамены, Евгений Викторович в 1955 году получил второе по значимости на кафедре распределение в город Тамбов на анилинокрасочный завод. Этот период стал большой школой жизни для юного выпускника – в 22 года на огромном заводе без опыта работы на предприятии сразу мастер смены, а потом очень быстро начальник смены. Но и здесь Евгению Викторовичу очень повезло с окружавшими его людьми, да и он тоже смог расположить их к себе отзывчивостью, добротой, открытостью. Рабочие помогали освоить азы производственной деятельности, не оставляли в сложных ситуациях. Но и Евгений Викторович не перекладывал ответственность на других. Так, отправившись зимой за очередной партией реагентов для синтеза на грузовом составе, он отморозил ноги и попал в больницу, но сделал все сам. Через год он стал исполняющим обязанности технолога цеха по синтезу азокрасителей. Работа нравилась, ему прочили хорошую карьеру на заводе, но мечталось о научных исследованиях. Вернувшись в 1957 году в Ленинград, Евгений Викторович попал в институт синтетического каучука ВНИИСК, где, по примечательному совпадению, тоже занимался, хотя и не красителями, но все равно красками – он и коллеги первыми в нашей стране получили латексные краски.



Сотрудники ВНИИСК на первомайской демонстрации в 1957 году, Е.В. Розенгарт первый слева

И все-таки его тянуло к фундаментальной науке. В мае 1958 года Евгения Викторовича приняли на работу в организованный академиком Л.А. Орбели Институт эволюционной физиологии, в биохимическую лабораторию. Он был одним из последних сотрудников, с кем лично проводил беседу Леон Абгарович Орбели (в декабре 1958 года его не стало). С той поры в трудовой книжке Е.В. Розенгарта больше нет никакой другой записи – он служит науке 65 лет, пройдя путь от старшего лаборанта до главного научного сотрудника. В 1965 году он стал кандидатом химических наук, в 1977 году – доктором биологических наук, а в 1991 году ему было присвоено ученое звание профессора. Его путь в Институте был довольно сложным: сначала он синтезировал красители для аналитических методов определения боевых отравляющих веществ, потом стал работать с одной из мишеней их действия, очень важным ферментом нейромедиаторного обмена холинэстеразой. Изучая этот фермент в эволюционном аспекте, он неоднократно ездил в экспедиции на Дальний Восток, добывая материал для эволюционных исследований – различных кальмаров и других гидробионтов. Это и стало темой его научной жизни.

Лаборатория химии биологически активных веществ, в которую в 1963 году пришел Евгений Викторович, была во многом связана с химической тематикой. Заведовал ею крупный химик, дважды лауреат Государственной премии СССР Александр Павлович Бресткин. Исследования в лаборатории касались самых разных аспектов действия холинэстераз: субстратная специфичность, механизмы обратимого и необратимого торможения ферментативной активности, разработка методов выделения и очистки препаратов холинэстераз из разных источников, внедрение этих методов в промышленное производство, исследова-



В лаборатории химии биологически активных веществ в 1960-х годах. Е.В. Розенгарт справа

дование свойств холинэстераз у животных, стоящих на разных уровнях эволюционного развития [3].

Евгению Викторовичу принадлежит приоритет в изучении гидрофобных эффекторов ряда гидролитических ферментов, в установлении межвидовых различий в свойствах фосфатаз и холинэстераз морских гидробионтов, в использовании метода молекулярной механики при изучении конформационно-функциональных отношений лигандов активных центров холинэстераз. Вторым магистральным направлением является сравнительная энзимология холинэстераз (ХЭ). Итоги этих исследований были собраны вместе с Сергеем Николаевичем Моралевым воедино в 500-страничной монографии «Comparative Enzymology of Cholinesterases» [8]. Всё это результаты работ очень большого коллектива исследователей из разных городов и весей нашей страны во главе с биохимиками Сеченовского института, которые использовали весь арсенал синтезированных химиками холинэстеразных лигандов – субстратов, обратимых ингибиторов самой различной природы и необратимых фосфорорганических ингибиторов [1, 8]. Характерной чертой этих исследований является использование метода субстратно-ингибиторного анализа для оценки реакционной способности ХЭ разных животных [1, 8].

Результаты сравнительно-энзимологических исследований ХЭ разных органов и тканей относятся к самым различным представителям животного мира [1, 8]. Большая группа позвоночных включает наземных и морских млекопитающих, несколько видов птиц и рыб. Многочисленная группа представителей насекомых объединяет 35 видов, в том числе 5 видов мух, 15 видов тлей. Были обследованы энзимологические свойства ХЭ 25 видов моллюсков, в том числе 10 видов кальмаров, многие из которых имели различные



В.И. Розенгарт и Е.В. Розенгарт на Съезде нейрохимиков (Ленинград, 1961 год)

зоны обитания в Атлантическом, Тихом и Индийском океанах. Особенно подробно изучены свойства ХЭ двух промысловых видов дальневосточных кальмаров *Todarodes pacificus* [9] и *Berryteuthis magister* [10]. Особую научную ценность представили работы В.И. Розенгарта и Е.В. Розенгарта по сравнительному изучению различных аспектов субстратной и ингибиторной специфичности ХЭ млекопитающих и фермента зрительных ганглиев тихоокеанского кальмара *Todarodes pacificus* с использованием специально синтезированным рядом ацилхолиновых субстратов [12].

Анализ огромного экспериментального материала позволил сделать ряд важных общеэнзимологических выводов. Во-первых, сформированы понятия о реакционной способности ХЭ на основе количественных характеристик их взаимодействия с субстратами и ингибиторами. Во-вторых, благодаря тесному содружеству с химиками-синтетиками удалось выявить большое число высокоспецифичных субстратов, обратимых ингибиторов и необратимых фосфорорганических ингибиторов, с помощью которых была установлена гетерогенность холинэстеразной активности в органах и тканях ряда представителей животного мира. В-третьих, были установлены выраженные тканевая и видовая специфичности этого семейства ферментов: органы и ткани одного и того же животного, а также одни и те же ткани самых разных животных могут содержать ХЭ с самыми различными энзимологическими свойствами. В-четвертых, на примере ряда насекомых и моллюсков показано, что даже представители одного семейства животных имеют разные ХЭ [11]. Результатом всех этих исследова-



В лаборатории молекулярной эндокринологии и нейрохимии Е.В. Розенгарт с дочерью Н.Е. Басовой, 2020 год

ний стала большая и разветвленная школа учеников и соратников Евгения Викторовича, «холинэстеразный клуб» простирается от Тарту до Владивостока, от Петрозаводска до Ташкента и Ашхабада. Под его руководством защищены 18 кандидатских и 5 докторских диссертаций.

Эти теоретические исследования позволили осуществить ряд практических разработок. Так, было налажено промышленное производство нескольких специфических субстратов и ингибиторов холинэстераз. На предприятиях медицинской промышленности изготовлены холинэстеразные препараты из различных органов и тканей животных [1]. Был предложен принципиально новый энзимологический способ таксономической идентификации океанических головоногих моллюсков [4].

С 2011 года Е.В. Розенгарт возглавил лабораторию сравнительной биохимии беспозвоночных, а с конца 2015 года по настоящее время он работает в должности главного научного сотрудника в лаборатории молекулярной эндокринологии и нейрохимии (зав. д.б.н. А.О. Шпаков). Он является автором более 400 научных работ в отечественных и зарубежных изданиях, в том числе 7 монографий и 17 авторских свидетельств на изобретения. В 2021 году за многолетний плодотворный труд Е.В. Розенгарт был награжден почетной грамотой Минобрнауки России.

Евгений Викторович также является председателем Исторической комиссии Института, с 2015 года проводит институтские семинары «Вехи истории ИЭФБ РАН», продолжает координировать Галерею памяти выдающихся ученых Института, поддерживая традиции Института, заложенные Л.А. Орбели.



Евгений Викторович с супругой Татьяной Константиновной и внуком Ильей, 2017 год

На протяжении всех лет работы в ИЭФБ Евгений Викторович помогает в формировании библиотечного фонда Института. Он обладает поистине энциклопедическими знаниями во многих областях, всегда интересуется новинками не только научной литературы, любит классическую музыку и старается не пропустить художественные выставки, много путешествовал. Как популяризатор науки, многие годы он читал лекции в обществе «Знание» для школьных учителей, а в прошлом году в серии «Шедевры научно-популярной литературы» вышла его книга о ферментах [5]. Евгений Викторович – веселый, добрый и отзывчивый человек, неиссякаемый источник новых анекдот-



Евгений Викторович с супругой и внуком Михаилом в Эрмитаже, 2022 год

тов и веселых историй, что помогает окружающим его людям сохранять оптимизм. Чувство юмора, а главное самоиронии – великолепное семейное качество Розенгартов, распространившееся даже и на внуков Евгения Викторовича.

Авторы желают Евгению Викторовичу продолжения плодотворной работы и заканчивают свой очерк цитатой из любимого им Козьмы Прутковка: «Если хочешь быть счастливым, будь им!» [2].

Работа выполнена в рамках государственного задания № 075-00967-23-00.

Литература

Список русскоязычной литературы

1. Бресткин АП, Кузнецова ЛП, Моралёв СН, Розенгарт ЕВ, Эпштейн ЛМ. Холинэстеразы наземных животных и гидробионтов. Владивосток; 1997.
2. Прутков К. Плоды раздумий. М.: Рипол-Классик; 2021.
3. Розенгарт ЕВ. Химия высоких давлений, барофизиологическая химия, сравнительная энзимология холинэстераз (К 100-летию со дня рождения А.П. Бресткина). Журн эвол биохим физиол. 2012;48(4):317-22.
4. Розенгарт ЕВ, Басова НЕ. Сравнительная энзимология холинэстераз лежит в основе биохимического метода таксономии кальмаров. Журн эвол биохим физиол. 2005;41: 490-9.
5. Розенгарт ВИ, Розенгарт ЕВ. Ферменты – двигатели жизни. М.: ЛЕНАНД; 2022.
6. Розенгарт ВИ. Влияние тренировки на содержание аденозинтрифосфорной кислоты в мышцах кроликов, голубей и кур. Биохимия. 1937;11:657-64.
7. Фирсов МЛ, Шпаков АО, ред. Институт эволюционной физиологии и биохимии им. И. М. Сеченова Российской академии наук: страницы истории. СПб.: Изд-во Политехн. ун-та; 2016.

Общий список литературы/Reference List

1. Brestkin AP, Kuznetsova LP, Moraliyov SN, Rozengart EV, Epshteyn LM. *Kholinesterazy Nazemnykh Zhivotnykh i Gidrobiontov*. Vladivostok; 1997. (In Russ.)
2. Prutkov K. [Plody Razdumij]. Moscow: Ripol-Klassik; 2021. (In Russ.)
3. Rozengart EV. [The high-pressure chemistry, barophysiological chemistry, and comparative enzymology of cholinesterases]. *Zhurn Evol Biokhim Fiziol*. 2012;48(4):317-22. (In Russ.)
4. Rozengart EV, Basova NE. [Comparative enzymology of cholinesterases underlies the biochemical method of squid taxonomy]. *Zhurn Evol Biokhim Fiziol*. 2005;41:490-9. (In Russ.)
5. Rozengart VI, Rozengart EV. *Fermenty – Dvigateli Zhizni*. Moscow: LENAND; 2022. (In Russ.)
6. Rozengart VI. [The influence of training on the content of adenosinetriphosphoric acid in rabbitm dove, and chicken muscles]. *Biokhimiya*. 1937;11:657-64. (In Russ.)
7. Firsov ML, Shpakov AO, eds. *Institut Evoliutsionnoy Fiziologii i Biokhimii im. I. M. Sechenova Rossiyskoy Akademii Nauk: Stranitsy Istorii*. [Sechenov Institute of Evolutionary Physiology and Biochemistry of the Russian Academy of Sciences: Pages of its History]. Saint Petersburg: SPbPU; 2016. (In Russ.)
8. Moralev SN, Rozengart EV. *Comparative Enzymology of Cholinesterases*. La Jolla. Ca; 2007.
9. Rozengart EV, Basova NE. Comparative enzymological study of cholinesterase of the pacific squid *Todarodes pacificus*. *J Evol Biochem Physiol*. 2010;46:1-18.
10. Rozengart EV, Basova NE. Comparative enzymological study of cholinesterases from optic ganglia of the commander squid *Berryteuthis magister* individuals inhabiting different zones of the species area. *J Evol Biochem Physiol*. 2010;46(5):429-41.
11. Rozengart EV, Basova NE, Moralev SN, Lushchekina SV, Masson P, Varfolomeev SD. Research on cholinesterases in the Soviet Union and Russia: A historical perspective. *Chem-Biol Interactions*. 2013;203(1):3-9.
12. Turpaev TM, Abashkina LI, Brestkin AP, Brick IL, Grigorjeva GM, Pevzner DL, Rozengart VI, Rozengart EV, Sakharov DA. Cholinesterase of squid optical ganglia. *Eur J Biochem*. 1968;6:55-9.





Подписано в печать **05.07.2023.**

Дата выхода в свет **15.07.2023**

Отпечатано в ИП Лесник

197110, Санкт-Петербург, Чкаловский пр., д. 15 Лит 3 пом. 101-103

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**