

**2023**

**Т. 15, № 3**

**МЕЖДИСЦИПЛИНАРНЫЙ НАУЧНЫЙ  
И ПРИКЛАДНОЙ ЖУРНАЛ**



# БИОСФЕРА

ISSN 2077-1371 / [www.21bs.ru](http://www.21bs.ru)

**ФОСФОР В БИОСФЕРЕ  
И ДЛЯ ЧЕЛОВЕЧЕСТВА: НА ПОРОГЕ  
ГЛОБАЛЬНОГО ГОЛОДА**

**А.П. Дегтярёв**

*PHOSPHORUS IN THE BIOSPHERE  
AND FOR THE HUMANKIND:  
ON A THRESHOLD OF GLOBAL FAMINE  
A.P. Degtiarev*

**ПОДХОДЫ К ПРОВЕДЕНИЮ  
ИССЛЕДОВАНИЙ ОБЪЕКТОВ  
НАКОПЛЕННОГО  
ЭКОЛОГИЧЕСКОГО ВРЕДА**

**Л.П. Капелькина, Т.В. Бардина**

*APPROACHES TO EXAMINING  
OF OBJECTS OF ACCUMULATED  
ENVIRONMENTAL DAMAGE  
L.P. Kapelkina, T.V. Bardina*

**ТОКСИНЫ ЯДА АФРИКАНСКИХ  
МАМБ (*DENDROASPIS SP.*)**

**КАК АЛЛЕЛОХИМИЧЕСКИЕ АГЕНТЫ**

**Д.Б. Гелашвили, Е.Б. Романова**

*TOXINS FROM THE VENOMS  
OF AFRICAN MAMBAS (*DENDROASPIS SP.*)  
AS ALLELOCHEMICAL AGENTS  
D.B. Gelashvili, Ye.B. Romanova*

**АНТРОПОГЕННОЕ ВЛИЯНИЕ  
НА БАЙКАЛЬСКУЮ НЕРПУ  
(*PUSA SIBIRICA GM.*)**

**В БЕРЕГОВОЙ ПЕРИОД ЕЕ ЖИЗНИ  
(ПО МАТЕРИАЛАМ 2022 ГОДА)**

**А.Б. Купчинский, М.Е. Овдин,  
Е.А. Петров**

*ANTHROPOGENIC IMPACTS ON THE  
COASTAL LIFE PERIOD OF THE BAIKAL  
SEAL (*PUSA SIBIRICA GM.*) REVEALED  
DURING FIELD STUDIES IN 2022*

*A.B. Kupchinsky, M.Ye. Ovdin, E.A. Petrov*

16+



ФОТО: PAUL MARTIN, 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, № 3**

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. 3**

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. Golubovskiy (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. Rzhinashvili****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**

167

**ФОСФОР В БИОСФЕРЕ И ДЛЯ ЧЕЛОВЕЧЕСТВА:  
НА ПОРОГЕ ГЛОБАЛЬНОГО ГОЛОДА**

**А.П. Дегтярёв**

PHOSPHORUS IN THE BIOSPHERE AND FOR THE  
HUMANKIND: ON A THRESHOLD OF GLOBAL FAMINE

*A.P. Degtiarev*

**ПРАКТИКА / PRACTICE**

184

**ПОДХОДЫ К ПРОВЕДЕНИЮ ИССЛЕДОВАНИЙ  
ОБЪЕКТОВ НАКОПЛЕННОГО ЭКОЛОГИЧЕСКОГО  
ВРЕДА**

**Л.П. Капелькина, Т.В. Бардина**

APPROACHES TO EXAMINING OF OBJECTS  
OF ACCUMULATED ENVIRONMENTAL DAMAGE

*L.P. Kapelkina, T.V. Bardina*

193

**ФИТОПАТОГЕННЫЕ БАКТЕРИИ РОДОВ  
DICKEYA И PECTOBACTERIUM: ОСОБЕННОСТИ  
ПАТОГЕННОГО ПРОЦЕССА И ВОЗМОЖНЫЕ  
МЕТОДЫ ЗАЩИТЫ КАРТОФЕЛЯ**

**М.Д. Ерохова, М.А. Кузнецова**

PHYTOPATHOGENIC BACTERIA OF THE GENERA  
DICKEYA AND PECTOBACTERIUM: CHARACTERISTICS  
OF PATHOGENESIS AND APPROACHES TO PROTECTING  
POTATO CROPS THEREFROM

*M.D. Yerokhova, M.A. Kuznetsova*

204

**ДИСТАНЦИОННОЕ ИЗУЧЕНИЕ И КАРТИРОВАНИЕ  
ДНА МОРСКИХ МЕЛКОВОДИЙ**

**К.М. Петров, А.С. Унагаев**

REMOTE STUDIES AND MAPPING OF THE SHALLOW  
SEABED

*K.M. Petrov, A.S. Unagaev*

220

**СОСТОЯНИЕ УРОВНЯ ПЛОДОРОДИЯ ПОЧВ  
ПРЕДБАЙКАЛЯ**

**И.А. Белозерцева, Н.А. Зверева,**

**Н.А. Скосырский, А.В. Козин**

SOIL FERTILITY CONDITIONS IN THE PRE-BAIKAL  
REGION

*I.A. Belozertseva, N.A. Zvereva, N.A. Skosyrsky,  
A.V. Kozin*

**ПРИРОДА / NATURE**

229

**ТОКСИНЫ ЯДА АФРИКАНСКИХ МАМБ  
(DENDROASPIS SP.) КАК АЛЛЕЛОХИМИЧЕСКИЕ  
АГЕНТЫ**

**Д.Б. Гелашвили, Е.Б. Романова**

TOXINS FROM THE VENOMS OF AFRICAN MAMBAS  
(DENDROASPIS SP.) AS ALLELOCHEMICAL AGENTS

*D.B. Gelashvili, Ye.B. Romanova*

246

**СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ СТРУКТУРЫ  
СООБЩЕСТВА ЦИАНОБАКТЕРИЙ УЧАСТКА  
РАВНИННОГО ВОДОХРАНИЛИЩА  
ПО РЕЗУЛЬТАТАМ МИКРОСКОПИЧЕСКОГО  
УЧЕТА И 16S-МЕТАБАРКОДИРОВАНИЯ**

**М.В. Уманская, М.Ю. Горбунов, Е.С. Краснова,  
Н.Г. Тарасова**

MICROSCOPIC EXAMINATION AND 16S  
METABARCODING FOR COMPARATIVE ANALYSIS  
OF CYANOBACTERIA COMMUNITY STRUCTURE  
IN A PLAINLAND RESERVOIR

*M.V. Umanskaya, M.Yu. Gorbunov, Ye.S. Crasnova,  
N.G. Tarasova*

261

**АНТРОПОГЕННОЕ ВЛИЯНИЕ НА БАЙКАЛЬСКУЮ  
НЕРПУ (PUSA SIBIRICA GM.) В БЕРЕГОВОЙ  
ПЕРИОД ЕЕ ЖИЗНИ (ПО МАТЕРИАЛАМ  
2022 ГОДА)**

**А.Б. Купчинский, М.Е. Овдин, Е.А. Петров**

ANTHROPOGENIC IMPACTS ON THE COASTAL LIFE  
PERIOD OF THE BAIKAL SEAL (PUSA SIBIRICA GM.)  
REVEALED DURING FIELD STUDIES IN 2022

*A.B. Kupchinsky, M.Ye. Ovdin, E.A. Petrov*

285

**СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА ИЗМЕНЕНИЙ  
СОДЕРЖАНИЯ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИХ  
ПИГМЕНТОВ В ЛИСТЬЯХ БЕРЕЗЫ ПОВИСЛОЙ  
BETULA PENDULA ROTH В УСЛОВИЯХ  
СТЕРЛИТАМАКСКОГО ПРОМЫШЛЕННОГО  
ЦЕНТРА**

**Р.Х. Гиниятуллин, О.В. Тагирова, Р.С. Иванов,  
А.Ю. Кулагин**

SEASONAL DYNAMICS OF CHANGES IN THE CONTENT  
OF PHOTOSYNTHETIC PIGMENTS IN LEAVES OF THE  
BIRCH *BETULA PENDULA* ROTH IN THE CONDITIONS OF THE  
STERLITAMAK INDUSTRIAL CENTER

*R.H. Giniyatullin, O.V. Tagirova, R.S. Ivanov,  
A.Yu. Kulagin*

**СОБЫТИЯ И КОММЕНТАРИИ /**  
**EVENTS AND COMMENTS**

292

**ИТОГИ МЕЖДУНАРОДНОЙ НАУЧНО-ПРАКТИЧЕСКОЙ КОНФЕРЕНЦИИ «БИОЛОГИЗАЦИЯ ЗЕМЛЕПОЛЬЗОВАНИЯ: ПОЧВА, ТЕХНОЛОГИИ, ПРОДУКЦИЯ», МОСКВА, 28-31 АВГУСТА 2023 Г.**

**М.В. Дабахов, Е.В. Федосеева**

A RESUME OF THE INTERNATIONAL CONFERENCE "BIOLOGIZATION OF LAND USE: SOIL, TECHNOLOGY, AND PRODUCTION". Moscow, 28-31 August 2023  
*M.V. Dabakhov, Ye.V. Fedoseyeva*

**ИСПРАВЛЕНИЯ И ДОПОЛНЕНИЯ /**  
**CORRECTIONS AND AMENDMENTS**

297

**Дополнение к статье:**

Шеллер МА, Татаринцев АИ, Сухих ТВ, Ибе АА, Михайлов ПВ. **Видовая идентификация *Heterobasidion annosum* (fr.) Bref. в очагах усыхания сосны обыкновенной на территории Национального парка «Шушенский бор».**

Биосфера. 2023;15(2);107-10.

DOI: 10.24855/biosfera.v15i2.805.

**Amendment to the paper:**

*Sheller MA, Tatarintsev AI, Sukhikh TV, Ibe AA, Mikhaylov PV.* Identification of the fungal species *Heterobasidion annosum* (fr.) Bref. in the foci of drying of *Pinus Sylvestris* pines in Shushenskiy Bor national park. *Biosfera*. 2023;15(2);107-10.

DOI: 10.24855/biosfera.v15i2.805.

**Тематические подборки публикаций в журнале "Биосфера" за 2009-2003 гг.:**  
*The thematic selections of the papers published with Biosfera in 2009-2003 are available at*  
<http://21bs.ru/index.php/bio/pages/view/thematic-collections>



# ФОСФОР В БИОСФЕРЕ И ДЛЯ ЧЕЛОВЕЧЕСТВА: НА ПОРОГЕ ГЛОБАЛЬНОГО ГОЛОДА

**А.П. Дегтярёв**

Институт геохимии и аналитической химии им. В.И. Вернадского РАН, Москва, Россия

Эл. почта: *degtyarev\_a@mail.ru*

Статья поступила в редакцию 23.06.2023; принята к печати 04.08.2023

Биомасса как биосферы в целом, так и отдельных биоценозов в значительной степени лимитируется доступным фосфором. В настоящей статье приведены аргументы, позволяющие считать, что почвы появились в процессе эволюции как механизм удержания фосфатов от рассеивания за пределы сообществ наземных растений и редуцентов, а биогеохимическая роль лигнина состоит в том, чтобы служить основой для образования гумуса с функцией буферизации в нем фосфата. Вводятся понятия о слое и времени мобилизации элементов. Современные формы аграрного производства основаны на форсированном внесении удобрений и получении урожайности, намного превышающей фоновую. При этом внесенный фосфор на суше не накапливается ни в одном масштабном процессе и безвозвратно теряется в морских осадках. Через 80–200 лет после исчерпания фосфорных месторождений урожайность упадет до фоновой, что может привести к гибели от голода  $\frac{3}{4}$  населения Земли. Численность населения, способного прокормиться без минеральных удобрений, составляет 2–2,5 млрд чел. Теоретически можно избежать «фосфорной катастрофы», если обеспечить радикальный переход на новые формы хозяйствования, при которых потери фосфора сведутся к минимуму.

*Ключевые слова:* фосфор в биосфере, фосфорные удобрения, глобальный голод, рациональное землепользование, плодородие почв.

## PHOSPHORUS IN THE BIOSPHERE AND FOR THE HUMANKIND: ON A THRESHOLD OF GLOBAL FAMINE

**A.P. Degtyarev**

V.I. Vernadsky Institute of Geochemistry and Analytical Chemistry of the Russian Academy of Sciences,  
Moscow, Russia

E-mail: *degtyarev\_a@mail.ru*

Phosphorus availability is a significant limiting factor of the biomass in the biosphere and its specific biocenoses. In the present paper, arguments are put forward to believe that soils have emerged in the course of evolution as a means of phosphorus sequestration making it possible to prevent phosphorus dissipation beyond terrestrial plant and decomposer communities, and the biogeochemical role of lignin is to be a base of humus formation, which buffers phosphates. The concept of element mobilization layers and periods is introduced. The current agricultural techniques are based on forced application of fertilizers in order to make crop yields much above background. As a result, the applied phosphorus is not accumulated terrestrially due to any of large-scale process and is irreversibly lost in the marine sediments. In about 80–200 years, after phosphorus deposits will be exhausted, crop yields will decrease to the background values, which may lead to dying out of ca.  $\frac{3}{4}$  of the human population because of famine. Global population size sustainable without mineral fertilizers is about 2 to 2.5 billion. Theoretically, the “phosphorus catastrophe” may be avoided due to a radical transition to novel agricultural techniques, which can minimize the losses of phosphorus.

*Keywords:* phosphorus, biosphere, phosphorus fertilizers, global famine, rational agriculture, soil fertility.

### Фосфор как лимитирующий фактор массы живого вещества

Геохимии фосфора в экосфере посвящен обширный пласт литературы, изложить который даже кратко здесь нет возможности. Отметим лишь, что современная геохимия фосфора подробно описывает резервуары фосфора в разных средах, потоки фосфора между континентами и океаном, внутриконтинентальные [3] и внутриконтинентальные циклы фосфора, подробно излагает процессы фосфатонакопления в океане [29]. Очень хорошо изучены «малые» внутриландшафтные циклы фосфора как в природных, так

и в сельскохозяйственных ландшафтах [38]. Огромный массив литературы, как отечественной, так и зарубежной, посвящен применению фосфорных удобрений, плодородию почв [38], истощению почвенных ресурсов [31], глобальным вопросам продуктового обеспечения [35]. Обзор той части литературы, которая наиболее близка к теме данной статьи, будет дан в конце изложения.

Уникальность геохимической роли фосфора заключается в том, что, будучи важнейшим биогенным элементом, без которого жизнь невозможна, он находится в ограниченном доступе практически во

всех средах биосферы. Тогда как кислород, водород, углерод и азот находятся во всех биосферных средах в биологически неисчерпаемом количестве, фосфор является одним из главных лимитирующих факторов биомассы как в отдельно взятых экосистемах, так и в биосфере в целом.

Чтобы понять, почему роль фосфора столь уникальна, интересно сравнить его с серой, еще одним столь же важным биогенным элементом, который, тем не менее, лимитирующей роли в биосфере никогда не играет. Кларки серы (0,14% вес.) и фосфора (0,07% вес.) в верхней части земной коры соотносятся как 2 : 1. Примерно то же соотношение мы видим в растительности суши: кларк S в растениях по разным оценкам от 3,4 до 4,8% вес. кларк P – 2% вес. S : P = от 1,7 : 1 до 2,4 : 1. То же самое мы видим и для морской биоты. Известное весовое соотношение главных биогенных элементов (соотношение Редфилда) для морских фотосинтетиков колеблется по разным оценкам S : P от 0,7 : 1 до 3,5 : 1. Несмотря на то что кларки и биофильность [12] этих элементов очень близки, сера никогда, кроме очень специфических случаев, не бывает лимитирующим фактором в биологическом круговороте.

Причина здесь в растворимости фосфатов и сульфатов. Среднее содержание сульфатной серы в морской воде 890 мг/л, неорганического фосфора 0,05 мг/л, что дает разницу более чем в четыре порядка. Основной высаживающий катион для обоих анионов – Ca<sup>2+</sup>. В океане кальций высаживает фосфат, поддерживая его крайне низкую концентрацию в воде, но не высаживает гипс (предельная растворимость гипса в морской воде составляет 2,7 г/л). Кроме того, фосфат удаляется из воды соосаждением с гидроксидами железа. Низкие концентрации фосфата в морской воде делают фосфор лимитирующим элементом, а серу – биологически избыточной по отношению к живому веществу океана. Ангидритовые и гипсовые толщи могут быть только эвапоритами<sup>2</sup>, а фосфориты, как океанического генезиса, так и платформенного, эвапоритами не бывают, а могут быть лишь хемогенным или биохемогенным морским осадком. Прямым следствием разницы в морских концентрациях является тот факт, что сера является циклирующей солью, а фосфат – нет. Поток фосфора с океана на сушу с осадками слабее потока серы в той же пропорции, что и их концентрации в морской воде, то есть на четыре с лишним порядка. Следовательно, наземные экосистемы получают фосфор только при дезинтеграции подпочвен-

ных пород, а серу – еще и как циклирующую соль с дождевыми водами и из подпочвенных пород. Причем поступление серы из подпочвенных пород благодаря более высокому кларку и в кристаллических, и в осадочных породах идет приблизительно в два раза более интенсивно, чем в случае фосфора.

Особенность циклирующих солей в том, что их перенос из океана на сушу зависит от удаленности конкретной территории от океана. Но никакой зависимости удельной биомассы наземных ценозов от поступления циклирующих солей (= удаленности от океана) не известно. Следовательно, поступление серы как циклирующей соли в наземные экосистемы не играет решающей роли. Даже без поступления циклирующей серы она не окажется дефицитным элементом. То же можно сказать и про другие биофильные элементы. Это касается и калия, имеющего высокий кларк и в магматических, и в осадочных породах. Примером наличия указанной зависимости может служить йод, дефицитный в удаленных от океана регионах, но этот пример касается в основном высших животных.

Таким образом, единственным значимым источником поступления фосфора в наземные экосистемы является подпочвенная дезинтеграция подстилающих пород.

### Фосфор как лимитирующий фактор почвообразования

Важно задаться вопросом: что такое почва с биогеохимической точки зрения? Точка зрения, что почва – это промежуточное звено между материнскими породами и живым веществом суши, или что это среда разложения мертвой органики редуцентами, верна, но не достаточна.

Первые растения вышли на сушу в силурийском периоде. Понятно, что почвы в их современном виде появились не сразу. На сегодняшний день самые древние гуминовые вещества зафиксированы в отложениях среднего карбона Подмосковья [15]. Не любая разлагающаяся растительная органика является почвой. Чем же отличается почва от просто гниющей органики? Ответ: гумусом. Литература, посвященная роли гумусовых веществ в функционировании современных экосистем, обширна, однако даже в таких работах, как [21, 22, 18], нет точного ответа на вопрос: в чем биогеохимическая роль лигнина как предшественника в процессах гумусообразования, и какова его роль в эволюции наземных фитоценозов? Роль почв в концентрировании фосфора хорошо известна, но нет ответа на вопрос: почему без лигнина фитоценоз не может существовать в принципе? Нами выдвигается идея, что главная эволюционная причина появления почв – острое противоречие между растениями и редуцентами. Между ними существует

<sup>2</sup> **Эвапориты** (от лат. *evaporare* — испаряю) — минералы и химические осадки, выпавшие из пересыщенных растворов. Представляют собой продукты испарения воды путем ее постепенного сгущения в полузамкнутых и замкнутых водоемах под воздействием солнечной радиации. Эвапориты могут быть как жидкими (седиментационные рассолы), так и твердыми (осадки минералов).



конкуренция за органическое вещество. Редуценты стремятся *полностью и максимально быстро* разложить мертвую органику, извлекая из нее энергию (полное разложение до  $\text{CO}_2$  и  $\text{H}_2\text{O}$ ), а часть потратить для построения своих тканей. Еще В.И. Вернадский высказал мысль, что живое вещество (= трофическая цепь) стремится к максимально возможному увеличению своей биомассы. Именно так действует и отдельный сегмент живого вещества – трофическая цепочка редуцентов: максимально использовать мертвую органику как источник энергии и вещества. Иначе говоря – максимально полно разложить мертвые растительные ткани. И если биомасса редуцентов возрастает без ограничения, то и скорость разложения мертвого субстрата возрастает неограниченно. *Редуценты не способны сами ограничить свою биомассу, нужен внешний ограничивающий фактор.*

Почвенные грибы расщепляют органику не полностью, довольствуясь расщеплением крупных молекул на фрагменты или простые органические соединения [14]. Бактерии довершают дело, полностью разлагая эти соединения до воды, углекислоты и молекулярного азота.

Система устойчива в том случае, если запас мертвой органики непрерывно пополняется за счет фотосинтетиков. Если пополнение прекратится, то редуценты очень быстро минерализуют всю органику «до нуля» и перестанут существовать сами. Экосистема самоуничтожится из-за энергетических потерь. Но что же мешает растениям вновь и вновь создавать органику? На выходе редуценты дают воду, углекислоту и молекулярный азот. Однако в остатке будут еще фосфаты, сульфаты и макрокатионы. Проблема растений при разложении органики редуцентами «до нуля» в том, что и макроионы (в том числе фосфаты), и микроэлементы при этом оказываются в легкоподвижном виде в грунтовой воде и легко выносятся за пределы наземных ландшафтов в речную сеть и далее в океан. Верхний слой грунта, из которого растения берут фосфор, быстро истощается и по фосфору, и по другим минеральным солям. Фотосинтетики в отсутствие минеральных солей не могут создать новую органику, и система как целое самоуничтожается.

Таким образом, жизненная стратегия растений обратна стратегии редуцентов и состоит в том, чтобы органика не уничтожалась «до нуля», а сохранялась в некотором количестве как резервуар фосфора и других солей. Известно много примеров того, что растения извлекают из почвы или среды готовые органические молекулы, используя их для построения тканей. Крайними примерами тут служат бесхлорофилловые растения-паразиты, строящие свои ткани целиком за счет готовых «внешних» органических веществ, и, с другой стороны, растения, выращенные методами гидропоники, то есть без участия почвы и внешних

источников органики. В целом растения, имея налаженный механизм фотосинтеза, не нуждаются во внешнем поступлении органических веществ. Тем не менее, растения оказываются конкурентами почвенных редуцентов за органическое вещество как буфер для хранения минеральных солей, прежде всего фосфата. Сформулируем нашу идею так: *эволюционный ответ растений на давление редуцентов состоит в том, чтобы сделать почву трудноразложимой для любых редуцентов, но при этом так, чтобы она оставалась резервуаром для извлечения фосфата.* Именно эту функцию выполняет лигнин, трудноразложимый для редуцентов почв. Наиболее трудноразложимое, консервативное ядро лигниновой макромолекулы содержит многочисленные бензольные ядра, несущие в качестве заместителей гидроксильные, метоксильные ( $-\text{OCH}_3$ ) и карбоксильные группы [21]. Они, особенно гидроксильные группы, и могут связывать фосфатные группы через кислородный мостик.

Важнейшая функция почвы, а именно ее гумусовой части, – это фиксация микроэлементов и минеральных солей в полуподвижную форму. Гумус – это как раз и есть комплекс на основе лигниновых производных, фиксирующий и органику, и фосфаты, и биологически важные металлы. Лигнин в живых тканях не выполняет никакой необходимой функции. В морских растениях его вообще нет. Из этого можно было бы предположить в нем опорную функцию. Но лигнин, в отличие от целлюлозы, не образует длинных полимерных цепей, значит, он не обладает какими-то особыми свойствами, улучшающими опорную функцию тканей. Эту функцию выполняет целлюлоза. Тем не менее, древесная ткань состоит из комбинации целлюлозы и лигнина. Лигнин здесь является лишь нефункциональным наполнителем. Его функция проявляется уже после гибели растения. Все это подтверждает тезис о том, что *лигнин – это эволюционный ответ* высших сухопутных растений на работу почвенных редуцентов, именно он отличает современные почвы от первых аналогов почв в среднем палеозое. Процесс гумификации происходит в почве в процессе полимеризации разлагаемой редуцентами ароматической органики. И именно не гидролизующий лигнин образует те «кирпичики», из которых формируются сложные гуминовые комплексы [22]. Морские растения такого эволюционного «лигнинового ответа» не дали и не могли дать. Это можно видеть на морских побережьях, заваленных метровыми слоями гниющей ламинарии. При этом никакой почвы такая гниющая органика не образует и образовать не может: ее разложение редуцентами происходит «до нуля», полностью.

Подытожим: безлигниновое наземное фитосообщество быстро деградирует по следующей схеме: при первичном заселении растения извлекают фосфор из

подстилающих пород → при отмирании растения редуценты минерализуют органику → высвободившиеся соли выносятся из системы → повторение цикла быстро истощает доступные запасы фосфора в подпочвенных породах → общая биомасса экосистемы быстро деградирует → восстановление экосистемы становится возможным только после эрозии и сноса истощенного верхнего слоя пород.

Безлигнинная растительность суши, по нашему мнению, могла существовать только в отдельных специфических условиях. Это те ландшафтные условия, в которых преобладают процессы геохимической аккумуляции фосфатов. В таких ландшафтах наличие лигнина не играет роли: фосфат и так не выносятся из системы. Это болота, лагуны, замкнутые котловины без промывного режима в подстилающих породах. Как раз такой и представляется первая наземная растительность среднего и позднего палеозоя. Заселение наземными растениями водоразделов в то время было невозможно как раз по причине «фосфорного дефицита», а не из-за удаленности от «привычной» водной среды.

Современные наземные экосистемы гораздо более эффективны, чем морские. Если в среде открытого моря концентрация и «буферизация» фосфора невозможна нигде, а жизнь концентрируется в местах выхода восходящих, богатых фосфором течений (апвеллингов), то, в соответствии с принципом Вернадского о максимизации количества живого вещества, наземные экосистемы достигли гораздо большей эффективности. Это выражается и в цифрах:  $738 \times 10^{15} \text{ г С}_{\text{орг}}$  в растениях суши против  $1,7 \times 10^{15} \text{ г С}_{\text{орг}}$  во всей биоте моря [6] (при том, что площадь суши – это лишь треть поверхности Земли). Поскольку и там, и там главным лимитирующим фактором биомассы является фосфор (наряду с биодоступным азотом), это соотношение по сути дела показывает, сколько фосфора могут удерживать экосистемы моря и суши. Лишь в арктических зонах суши и океана и пустынных регионах суши лимитирующими факторами являются физические параметры среды (температура, увлажненность).

Итак, наша идея о роли лигнина имеет следствием интересный вывод, упущенный из виду в палеонтологии: *основной проблемой при заселении растениями суши был «фосфорный дефицит»*, преодоленный лишь с появлением лигниновых почв как эволюционного ответа на давление редуцентов.

Уместен вопрос: почему именно лигнин? Ведь существует множество трудноразложимых органических веществ. Из этого вытекает и второй вопрос: какими свойствами должно обладать органическое вещество, буферизирующее фосфор? Далеко не любое трудноразложимое вещество годится. Если мы возьмем современный хвойный лес как пример фитосообщества с большой удельной фитомассой на едини-

цу площади, то лигнин в живых тканях составляет 15–20% массы. Остальные 80–85% – это обычная быстросложимая органика. И выигрыш только от плохой разложимости был бы невелик: скорость деградации экосообществ замедлилась бы на 1/7, но итог был бы тот же. Значит, лигнин концентрирует не только собственный фосфор растения (его в чистом лигнине нет, но есть в клетках, его синтезирующих), но и весь тот фосфор, который высвобождается в процессе разложения остальной органики. Именно это мы и видим: еще в первой половине XX века выяснилось, что фосфор концентрируется именно в гумусовой компоненте почв. Это отмечал еще академик В.Р. Вильямс в 1940-х годах: «Концентрация фосфора в почве является наиболее твердым признаком, позволяющим отличить почвенные образования от горной породы» [4]. Причем концентрация фосфора увеличивается в 5–7 раз по сравнению с кларком для растений суши, что как раз и соответствует полному или почти полному захвату высвобождающегося фосфора. Значит, мы можем констатировать: *функция почвы состоит не просто в захвате свободных фосфатов из почвенных растворов, но в захвате по возможности полному*. Там, где захват не полный, произойдет более или менее быстрая деградация сообщества. Предельная удельная биомасса на единицу площади в природных экосистемах как раз и определяется нормой потерь фосфора этой системой. Чем меньше потери, тем больше удельная биомасса. Конечно же, надо сделать ту поправку, что предельная биомасса может не достигаться, если преобладают другие лимитирующие факторы (температура, влажность, освещенность).

Поскольку гумификация органики в почве – это процесс складирования органики и минеральных веществ в интересах именно растений, растения должны как-то управлять этими запасами. Представляется логичным, что для складирования эволюционно выбраны вещества, меняющие свою растворимость в зависимости от кислотности среды. В кислой среде гуминовые кислоты не растворимы. Корневые выделения растений (уксусная и другие органические кислоты) подавляют миграцию гумусовых кислот, делая их неподвижными [21]. Период весеннего увлажнения снимает кислотность и, вкупе с прекращением выделений кислот в почву растениями, вызовет преобразование и высвобождение части гумуса и изъятие его корневой системой растений.

Таким образом, гумус является важнейшим промежуточным резервуаром фосфора для живой растительной биомассы. Какова степень складирования минерально-органических запасов почвами? По-видимому, избыточная, а иногда даже сильно избыточная. Проиллюстрируем разные степени этой избыточности. Возьмем экосообщество с очень высокой удельной биомассой на единицу площади – экватор-

риальный лес. Общеизвестно, что удельная биомасса такого леса ( $45 \text{ кг/м}^2$ ) лимитируется солнечным светом, а не запасами органики или минеральных веществ (фосфатов в том числе) в почвах. В экваториальном лесу насчитывают до 8–10 вертикальных ярусов, улавливающих свет до такой степени, что освещенность на уровне почвы составляет 0,2% от исходной. Круговорот органики в экваториальном лесу идет очень быстро, опад минерализуется быстро, фосфор и минеральные соли вовлекаются в короткий цикл максимально полно. Поэтому отношение удельной живой растительной массы к удельному количеству гумуса высокое, в предельном случае полноценной почвы может вообще не быть, присутствует лишь быстро разлагаемая подстилка. Тем не менее, фосфор не теряется благодаря присутствию лигнина в опаде.

Примером сильной избыточности почвенных запасов являются наши степные черноземы. Гумусовый слой достигает там двух и более метров при очень небольшой удельной биомассе наружных частей растений (порядка  $2,3 \text{ кг/м}^2$ ). При этом солнечный свет не является лимитирующим фактором (широколиственные леса на той же широте при той же освещенности могли бы дать биомассу в  $30 \text{ кг/м}^2$ ). Лимитирующим фактором в данном случае является увлажнение. Но, как бы то ни было, мы видим двухметровый гумусовый слой складированных запасов органики и минеральных веществ. Существенным моментом тут является то, что гумус образуется не только и не столько благодаря опадению наружных частей растений, а за счет отмирания корней. Благодаря такой мощной и глубоко простирающейся корневой системе фосфор мобилизуется из более мощного слоя коренных пород, следовательно, общие запасы фосфора в почвенном слое в несколько раз выше, чем, к примеру, в широколиственных лесах. Но при этом эти запасы распределены по большему слою почвы, и гумус в среднем беднее фосфором, чем гумус широколиственных лесов. Таким образом, в данном примере мы видим максимальную избыточность запасов фосфора и минеральных солей.

### Слой и время мобилизации

Как было сказано выше, основной источник фосфора в природных наземных экосистемах – это подпочвенная дезинтеграция пород. И тут для правильного понимания приходится ввести новые понятия – «слой и время мобилизации элемента». Эти две важнейшие величины показывают, с какой скоростью тот или иной элемент из подпочвенных пород вовлекается в экосистему, включающую не только живое вещество, но и почву как буфер этого элемента. Первая величина показывает тот слой свежих, не выщелоченных пород, который при полном извлечении обеспечит экосистему данным элементом. Вторая величина сопряжена

с первой и показывает время, за которое происходит полная дезинтеграция такого слоя. В табл. 1 приведены данные по мобилизации элементов из подпочвенных пород в почву и живую фитомассу. Выбран регион Среднерусской полосы (лиственные леса на бурых почвах) с равнинным рельефом, исключая интенсивную эрозию. Поэтому считаем, что вовлечение элементов в биологические процессы происходит исключительно за счет подпочвенной дезинтеграции пород. Зная кларки элементов в растениях [23] (колонка 2), вычисляем для них запас ряда элементов на единицу площади для высокопродуктивной экосистемы лиственного леса ( $30 \text{ кг}$  фитомассы на  $1 \text{ м}^2$  [26]): (колонка 3). Зная количественные соотношения элементов в гумусовой части почв [5, 33] (колонка 4), вычисляем запасы элементов для типичной бурой почвы (колонка 5), считая запас органического углерода в ней  $15 \text{ кг/м}^2$ . Колонка 7 показывает, во сколько раз связанный в гумусе запас элемента превышает его запас в живых растениях. Это отношение выражает «степень буферизации» элемента почвой. Слой мобилизации (колонка 9) показывает, из какого слоя подпочвенных пород при соответствующих кларках [11] надо полностью извлечь весь запас элемента, чтобы обеспечить наличное содержание этого элемента в гумусовой части почвы + в растениях (для подсчета в колонке 8 взял кларк для смеси глины и песка в пропорции 1 : 1).

Понятия «слой мобилизации» и «время мобилизации» до настоящего времени не применялись в биогеохимии. Вместо них традиционно используются различные коэффициенты накопления. По своей сути «слой мобилизации», как и коэффициент биологического поглощения, показывает степень накопления того или иного элемента относительно субстрата. Но  $K_B$  – это отношение, а «слой мобилизации» считается в абсолютных значениях (см. табл. 1). И, что более важно, «слой мобилизации» считает запас в почве + живом веществе относительно подстилающих пород. При таком подходе запасы почвы вместе с запасами в живом веществе считаются единым резервуаром вовлеченных в биологический цикл количеств элемента, тогда как при оперировании показателем  $K_B$  почвенные запасы либо вообще не учитываются (если  $K_B$  рассчитывается относительно подстилающих пород), либо противопоставляются запасам в живом веществе (если  $K_B$  рассчитывается относительно почвы). Такой подход неудовлетворителен, поскольку маскирует функционирование почвы и живого растительного вещества как единого целого.

Последняя колонка в таблице показывает время мобилизации (обратно пропорциональное слою мобилизации) при подпочвенной денудации  $20 \text{ мм/1000 лет}$ , оцененной с учетом твердого и растворенного выноса стоком рек, деленного на площадь их водосбора (подробнее об этом в следующем разделе). Сходные

**Запасы и мобилизация элементов из подпочвенных пород в почву и живую фитомассу для типичного природного ландшафта среднерусской полосы, лиственного леса на каштановых почвах (Исходные данные для вычислений взяты из [5, 11, 23, 26, 33])**

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Элемент	Кларк в растениях, мкг/г	Растения (лес с биомассой 30 кг/м <sup>2</sup> ), запас элемента, г/м <sup>2</sup>	Кларк в почвах, мкг/г	Отношение элемента к углероду в гумусе	Запас элемента в темно-каштановых почвах при запасах углерода 15000 г/м <sup>2</sup>	Отношение запаса в почвах к запасу в растениях	Кларк в смеси 1 ч. глина + 1 ч. песок, %	Слой мобилизации из породы, см	Время мобилизации, тыс. лет
<b>Биогенные элементы с источником поступления из подпочвенных пород</b>									
Ca	15000	450	13700	0,685	10275	23	2,5	15	1,8
K	11000	330	13600	0,68	10200	31	2,25	17	2,0
S	4800	144	850	0,0425	637,5	4	0,27	9	1,0
Mg	3200	96	6300	0,315	4725	49	1,38	13	1,5
P	2000	60	800	0,04	600	10	0,07	32	3,8
Mn	240	7,2	850	0,0425	637,5	89	0,08	30	3,5
Fe	200	6	38000	1,9	28500	4750	3,96	27	3,2
Zn	50	1,5	60	0,003	45	30	0,0052	32	3,8
Cu	10	0,3	25	0,00125	18,75	63	0,0034	20	2,4
Mo	0,6	0,018	1,2	0,00006	0,9	50	0,00015	22	2,6
<b>Биогенные элементы, поступающие из атмосферы или как циклирующие соли</b>									
C	454000	13620	20000	1	15000	1,1	1,2	46*	5,5*
Cl	2000	60	100	0,005	75	1,3	0,072	4*	0,5*
Na	1200	36	6300	0,315	4725	131	1,2	15*	1,7*
Br	4	0,12	5	0,00025	3,75	31	0,0053	3*	0,3*
<b>Элементы, проявляющие биогенные свойства в некоторых таксонах растений суши</b>									
Si	3000	90	33000	1,65	24750	275	29	3	0,4
B	25	0,75	10	0,0005	7,5	10	0,006	5	0,6
Ni	2	0,06	40	0,002	30	500	0,0039	28	3,4
Cr	1,8	0,054	200	0,01	150	2778	0,0066	84	10,0
Co	0,5	0,015	8	0,0004	6	400	0,0016	14	1,7
Se	0,05	0,0015	0,4	0,00002	0,3	200	0,000023	48	5,8
<b>Элементы без выраженной биохимической функции</b>									
Al	300	9	71000	3,55	53250	5917	7,4	27	3,2
Sr	40	1,2	300	0,015	225	188	0,024	35	4,1
Ti	32	0,96	4600	0,23	3450	3594	0,42	30	3,6
Ba	22	0,66	500	0,025	375	568	0,042	33	3,9
F	3,5	0,105	200	0,01	150	1429	0,046	12	1,4
V	1,5	0,045	100	0,005	75	1667	0,0097	29	3,4
<b>Элементы с токсическим действием при высоких концентрациях</b>									
Hg	0,012	0,00036	0,06	0,000003	0,045	125	0,0000069	24	2,9
Bi	0,06	0,0018	0,2	0,00001	0,15	83	0,000029	19	2,3
Ag	0,03	0,0009	0,05	0,0000025	0,0375	42	0,00001	14	1,7
Cd	0,5	0,015	0,35	0,0000175	0,2625	18	0,000087	11	1,3
Sn	0,25	0,0075	4	0,0002	3	400	0,00035	32	3,8
Sb	0,005	0,00015	1	0,00005	0,75	5000	0,00018	15	1,8
Pb	2,5	0,075	12	0,0006	9	120	0,0014	24	2,8
As	0,12	0,0036	6	0,0003	4,5	1250	0,00082	20	2,4

\* Для «циклирующих» солей мобилизация из пород не является показательной.

результаты по скорости денудации дают и другие авторы, например [7], для равнинных территорий Северной Америки.

Из таблицы видно, что время мобилизации ни для одного элемента не превышает 10 тыс. лет. А это как раз максимально возможное время существования почв после отступления последнего ледника (10,5 тыс. лет). Максимальное время мобилизации – у хрома, который ведет себя как остаточный элемент, зафиксированный в трудноразложимом хромите. Подавляющее большинство элементов укладывается в более узкие рамки – 3,8 тыс. лет. У биогенных элементов время мобилизации и не может быть близким к 10 тыс. лет, поскольку происходит непрерывная потеря элементов системой. Степень этой потери как раз и можно оценить, сравнивая время мобилизации со временем существования почв на данной территории (10 тыс. лет). Нам все это принципиально важно с точки зрения биогеохимии фосфора, чтобы оценить фоновую скорость вовлечения фосфора в наземные экосистемы. Для фосфора потери составили около 60% всего вовлеченного за это время фосфора:  $(1 - (3800/10000)) \times 100\%$ . Для сравнения, у серы потери составили 90%.

Для самопроверки можно вычислить среднестатистические потери фосфора почвами и сравнить их с натурными наблюдениями. Для взятого нами ландшафта наблюдаемые потери составят около  $1000 \text{ г Р/м}^2$  за 10 тыс. лет (60% от вовлеченного за это время), что равно  $0,1 \text{ г/(год} \times \text{м}^2)$  [16].

Среди главных биогенных элементов (за исключением циклирующих и атмосферных) у фосфора самый мощный «слой мобилизации» и, что то же самое, самое длинное «время мобилизации». Это подтверждает нашу мысль, что фосфор наиболее эффективно удерживается системой. А тот факт, что у фосфора и серы самые высокие отношение запаса в живом веществе к запасу в гумусе (соответственно 10 и 4), прямо говорит о том, что эти элементы наиболее полно извлекаются живым веществом из гумуса. Однако надо еще учесть, что сульфаты в почве гораздо лучше растворимы, чем фосфаты, поэтому сера хуже задерживается в гумусе и вымывается почвенными водами. Поэтому не серу, а именно фосфор надо считать лимитирующим фактором.

### **Цикл фосфора в агроландшафтах**

Главнейшая особенность геохимического цикла фосфора в агроландшафтах состоит в его разомкнутости. Отторжение фосфора с урожаем по последствиям равнозначно потерям фосфора с грунтовыми водами. Это известно со времен подсечного земледелия, когда почвы быстро истощались после примерно десятилетнего использования. Более развитая система земледелия предусматривала возвращение части изъятого

фосфора и азота с навозом сельскохозяйственных животных, а калийные удобрения получали сжиганием леса и получением поташа. Урожайность при этом была невысокой. В XX веке, примерно с 1940-х годов, перешли к форсированному земледелию, при котором потери фосфора восполняли фосфатными удобрениями, вначале в виде торфа, а после чисто минеральными. Избыточное внесение фосфора тут же приводит к тому, что удельная биомасса (урожайность) возрастает, и лимитирующими факторами становятся вместе с фосфором также калий, азот и сера. Сера в списке дефицитных элементов никогда не упоминается по той причине, что сульфат входит в состав ряда калийных и аммонийных удобрений (сульфат калия, сульфат аммония); и о том, что сера при форсированном земледелии тоже дефицитный элемент, просто «забыли». Все остальные главные биогенные элементы (С, Н, О) продолжают оставаться в статусе «неисчерпаемых». Благодаря этой триаде: НКР (на самом деле НКРPS) урожайность может быть огромной. При этом благодаря гидропонике в сочетании с искусственным освещением, лимитирующим фактором становится максимально возможная скорость роста растений. Количество минеральных удобрений, вносимых под агрокультуры, возросло в десятки раз. Если в 1980-х годах в СССР вносилось порядка  $20 \text{ кг/га}$  (сумма НКР в расчете на действующие вещества), то в Нидерландах в 2010-х годах –  $570 \text{ кг/га}$  [19].

Страны очень неравномерно используют минеральные удобрения. Так на 2020 год население Африки (1,38 млрд чел.) практически совпадало с населением Китая (1,41 млрд чел.). При этом использование минеральных удобрений различается в 7 раз в пользу КНР (58 млн т. в год против 8 млн т [30]). Это означает, что в Китае пахотной земли меньше, чем в Африке, они вынуждены форсировать урожай, внося гигантские количества удобрений. Но также это означает ускоренное истощение африканских почв [31], опустынивание, потенциальный голод. Африканский континент, имея крупнейшие месторождения фосфатов в Марокко, только добывает их, переработка происходит в странах-импортерах в Европе и США. В результате из-за транспортного плеча цена на удобрения в Африке в 2–6 раз выше, чем в Европе [31], что для бедных стран катастрофично.

На проблему нехватки удобрений накладывается тяжелейшая проблема эрозии почв. Среднемировая величина потерь фосфора на сельхозугодиях из-за эрозии гумусового слоя –  $5,9 \text{ кг Р/га}$  в год (Австралия – 0,9; Европа – 1,2; Бразилия, Индонезия, Центр. Америка, Индия – 5–10; Китай, Эфиопия – 20) [31]. Тяжелая ситуация в Китае связана с особенностью почв, заложённых на легко размываемых лёссах.

Но даже если рассматривать благополучные регионы, вся система держится на интенсивном использо-

вании минеральных удобрений. Если ресурсы азота можно смело считать неисчерпаемыми (для производства аммиака нужны азот воздуха и метан), а ресурсы калия и серы достаточно велики, то запасы фосфора катастрофически малы. В 2011 году запасы крупнейших месторождений фосфоритов в Марокко были пересчитаны в сторону увеличения сразу в четыре раза [36, 37, 42]. До этого они оценивались в 35% мировых запасов. Теперь считается, что в Марокко сосредоточено 70% мировых запасов фосфоритов. Мировые запасы после пересчета составили 65000 млн т. руды. Общие мировые ресурсы стали 290000 млн т., включая и упомянутые запасы. Сразу же встал вопрос о корректности такого пересчета: ведь от результата зависит время исчерпания ресурса. Оценки такого исчерпания в разных источниках колебались от 50 лет до тысячелетий. Наиболее подробно вопрос разобран в [36]. Авторы статьи обнаружили в первоисточниках множество нестыковок. Для многих стран перепутаны тонны и кубические метры (разница в 2 раза), тонны руды перепутаны с тоннами так называемого «улучшенного концентрата», что дает разницу в 2–3 раза. Не учтен «коэффициент извлечения» руды, который в среднем в мире составляет 82%, а для марокканских месторождений принят как 95%. Главной же причиной появления новых цифр стало то, что все ресурсы (не рентабельные ныне, но могущие стать рентабельными в будущем) переписаны в запасы (рентабельные при существующих экономических условиях). Само по себе такое отождествление можно принять и согласиться с приведенными выше оценками запасов. После ряда пересчетов в [36] предложены три сценария исчерпания мировых запасов. Самый оптимистичный, предполагающий радикальное улучшение технологий добычи, улучшение землепользования по всему миру, нулевые техногенные потери, дает цифру 261 год (отсчет от 2011 года) при текущем уровне добычи в 350 млн т. руды. Средний сценарий (умеренный прогресс в технологиях и хозяйствовании) дал 215 лет. И самый пессимистичный, но и самый вероятный (оставить все системы хозяйствования без изменений) дал 137 лет, что соответствует 2148 году.

Существует также понятие «извлекаемые запасы», куда входят залежи, которые технически можно извлечь, но это не будет рентабельно даже в очень дальней перспективе. В качестве примера [36] приводит крупнейшее (7600 млн т. руды) месторождение Западное в США, рабочие залежи которого находятся на глубинах 305–9000 м. Также авторы пессимистично настроены к тезису об открытии новых месторождений в будущем: осадочный чехол планеты в поисках нефти пробурен очень густо, и новые открытия крайне маловероятны.

Однако даже сценарий, при котором исчерпание фосфора произойдет в середине XXII века, кажется

нам слишком оптимистичным. Приведем свои соображения. По прогнозу ООН население мира достигнет к 2100 году 10,5–11 млрд чел. И если считать, что добыча пропорциональна численности населения, то время исчерпания сократится примерно до 100 лет. Второй немаловажный факт состоит в том, что КНР полностью исчерпает свои ресурсы к 2041 году, США – к 2056, а Россия – к 2076 году [30]. С этого времени Марокко (+ оккупированная им с 1975 года Западная Сахара) будет единолично владеть практически всеми запасами доступного фосфора на планете. В таких публикациях, как [31], прямо указывается на жесткую политическую (= военную) борьбу за фосфатные ресурсы как вероятную реальность. В такой ситуации та часть мира, которая не будет допущена к ресурсам, окажется за гранью голода. Но даже если предположить, что мировая торговля фосфатами не будет ограничена, вступает в силу третье соображение. Причиной глобального голода может быть не полное отсутствие ресурса, а цена на него. Кратковременное повышение цен на фосфаты в 2008 году на 400% тут же вызвало голод в нескольких провинциях Индии с человеческими жертвами [35]. Тот же сценарий, только для большей части мира представляется практически неизбежным по мере возрастания монополии на сырье, при исчерпании нефтяных запасов в мире (= стоимость перевозки), при переходе к более бедным рудам.

В России на данный момент все фосфоритные месторождения переведены в резерв, обрабатываются только апатиты Кольского п-ова [10, 20, 30]. Запасы апатитов в мире невелики. Других источников фосфора нет. Особенность фосфора в том, что он очень равномерно распределен по всем типам осадочных, магматических и метаморфических пород и очень редко концентрируется. При кларке в 0,07–0,08% масштабная добыча его путем обогащения из каких-либо пород, кроме апатитов и фосфоритов, представляется нереальной.

В настоящее время человечество с большой скоростью бездумно рассеивает те небольшие запасы фосфатов, которые имеются. Общая схема рассеивания: добыча и внесение в почву в виде удобрений → потери в речную сеть с дождевыми водами; отторгнутый с урожаем фосфор перемещается в город и после очистки сточных вод также попадает в речную сеть → фосфор попадает в мировой океан, где на какое-то время увеличивает морскую биопродуктивность в устьях рек → с отмершей органикой падает в толщу океанической воды, минерализуется и частично рассеивается по водной массе океана, частично высаживается кальцием, теряясь в морских осадках. Не высаженная часть возвратится на поверхность в зонах апвеллинга после большого круговорота морской воды через 10–20 тыс. лет. Таким образом, всего лишь

через 60–80 лет человечество столкнется с тяжелой проблемой.

Известно, что современные речные воды в среднем по миру выносят в океан в два раза больше фосфора, чем в первой половине XX века: 31 млн т/год против 17 млн т/год [24]. Нет сомнений, что избыточные 14 млн т/год – это техногенная составляющая, примерно равная природной, что хорошо согласуется с оценкой техногенного вовлечения фосфора в биосферу: 14–16 млн т/год [28, 40]. Отсюда видно, что *фосфор техногенного происхождения не фиксируется в наземных условиях ни в одном масштабном процессе* и весь переносится в океан. Появились даже сообщения об увеличении живой биомассы в мировом океане [24]. Надо отметить, что биомасса океана, так же как и биомасса суши, определяется динамическим равновесием между поступлением и потерями фосфора живым веществом. Прекращение использования удобрений с исчерпанием запасов фосфоритов приведет к тому, что биомасса океана вернется к прежнему значению, соответствующему природному потоку. Сюда же надо отнести явление, описанное ниже, а именно – зафосфачивание почв. Оно характерно для западноевропейского экстенсивного земледелия и также должно рассматриваться в терминах динамического равновесия как временный резервуар. При прекращении интенсивного вноса удобрений агросистема вернется к фоновым показателям в течение одного-двух десятков лет. А весь излишний фосфор быстро рассеется в толще океанической воды. Поэтому надежды на увеличение морской добычи в постфосфорный период хозяйствования безосновательны.

### **Фосфорная катастрофа: возможно ли ее избежать?**

В не нарушенных природных наземных экосистемах потери фосфора возобновляются за счет подпочвенных горных пород. То есть для устойчивого длительного существования такой экосистемы скорость подпочвенной дезинтеграции горных пород должна быть сбалансирована с потерями фосфора экосистемой через вынос в речную сеть.

В случае, если на сельскохозяйственных почвах пополнение фосфором идет только за счет подпочвенной дезинтеграции, лишь часть этого фосфора может быть отчуждена, поскольку потеря фосфора с почвенным стоком все равно будет иметь место.

Приведем наши вычисления. Оценить скорость подпочвенной дезинтеграции можно по общей скорости денудации (табл. 1). Ее можно вычислить по отношению общего стока (твердого и растворенного) реки к площади ее водосбора. Такие данные многократно публиковались для разных регионов мира. Ориентировочное усредненное значение по миру – 135 т/км<sup>2</sup> в год или 50 мм за 1 тыс. лет [7]. Основные сельскохозяйст-

венные площади находятся на плоских равнинах, где модуль стока существенно ниже. Мы можем ориентироваться на данные по бассейну Волги и данные по равнинам США, в обоих случаях скорость денудации оценивается в 20–22 мм за 1 тыс. лет. Зная, что среднее содержание фосфора в нетронутых осадочных породах (мы взяли пески и глины в равной пропорции) составляет 0,07% [11], мы можем оценить годовое вовлечение фосфора в экосистему на единицу площади. Это около 38 кг/(год×км<sup>2</sup>). Нынешний мировой фонд сельскохозяйственных земель оценивается в 50 млн км<sup>2</sup> (из них пашня 19 млн км<sup>2</sup>), и вряд ли он может быть существенно увеличен в будущем. Таким образом, отчуждение фосфора без деградации почв не может превышать общемировой величины в  $1,9 \times 10^{12}$  г Р/год. Причем в эту величину входит и потеря фосфора через речную сеть. Допустим, эти потери составят треть от общего отчуждения фосфора. Остается  $1,2 \times 10^{12}$  г Р/год. Отсюда можно рассчитать, сколько человек предельно может прокормиться при таком типе хозяйствования. Физиологическая норма взрослого человека (800 г сырой пищи в день) соответствует 180 кг сухой массы в год. В пересчете на чистый фосфор это 360 г Р в год. Для сравнения: в [35] приведены такие величины: 1,8 кг добытого фосфора на 1 человека в год при условии перехода на вегетарианство, а для не вегетарианца расход ныне в два раза выше, при этом лишь 1/5 добытого фосфора употребляется непосредственно с пищей. Таким образом, если взять наименьшее возможное значение в 360 г, то в пересчете на взрослое население Земля может прокормить 3,3 млрд человек. С учетом возрастного коэффициента (дети едят меньше) – около 4 млрд чел. К этой оценке можно добавить еще примерно 1,5–2,0 млрд сельского населения, которое использует неотчуждаемый урожай. Итого: 5,5–6 млрд чел. Эта идеальная, излишне оптимистичная цифра была превышена еще в 2000 году. Для сравнения: в 1946 году добыча фосфоритов составляла лишь 2% от нынешней (данные за 2016 год). Можно считать, что до 1946 года человечество не восполняло потери фосфора, калия и азота минеральными удобрениями и не могло форсировать урожайность почв. При этом население планеты составляло 2,4 млрд, из которых большая часть (74%) были сельскими жителями (в СССР в 1950 году сельским была ровно половина населения). Соответственно, лишь 600 млн чел. городского населения питалось за счет отчуждаемого урожая. Для хозяйствования без применения минеральных удобрений это уже был предел возможностей. Голод во многих странах на протяжении всей первой половины XX века, а в ряде стран и во второй половине века привел человечество ко все более интенсивному использованию химических удобрений.

Прогнозы демографов в ближней перспективе (9,3 млрд чел. к 2050 году), и в дальней (11 млрд чел.

к 2100 году) рисуют нам безрадостную картину. Примерно к этому времени запасы фосфоритов будут исчерпаны или недоступны по политическим/экономическим причинам. Хотя рост населения таких стран, как Китай и Индия, пройдет пик численности уже к 2050 году, после чего начнется снижение численности до 1 млрд в Китае и 1,5 млрд в Индии к концу века, это намного превышает возможности сельского хозяйства этих стран. Но гораздо более тяжелая ситуация сложится на Африканском континенте. Здесь демографы прогнозируют взрывной рост населения в разных странах от 2,5 до 10 раз.

Таким образом, даже при абсолютно правильном хозяйствовании и при равномерном распределении запасов фосфора между странами ожидается массовый голод и вымирание для 5 млрд человек. Надо признать, что и такой сценарий слишком оптимистичен. В реальности идеального хозяйствования смогут достичь лишь отдельные дисциплинированные страны. Вымирание от голода и гибель в войнах за почвенные и минеральные ресурсы может достигнуть таких масштабов, что численность земного населения откатится к уровню 1946 года, то есть будет не более 2,5 млрд чел. При таком сценарии в течение 2–3 десятилетий погибнет 8–8,5 млрд чел.

### **Обеспеченность пахотной землей на душу населения**

Это очень важный экономический показатель. Например (га/чел.): Канада – 1,7, Россия – 0,8, США – 0,6, Индия – 0,11, Китай – 0,08, Япония – 0,03. Сколько нужно земли, чтобы кормить население без химических удобрений и при этом без истощения почвы? Мы уже дали цифру, за которой начинается голод: 800 г пищи в день. Это соответствует 300 кг сырой органики в год. Из дореволюционных данных по «фоновой» урожайности в Российской империи: средний урожай был 7,5 центнера зерна с гектара. Итого, на человека будет нужно 0,4 га пахотной земли. Из этих цифр мы сразу видим, что не будет голода в Канаде, России, США. В Индии вымерет  $\frac{3}{4}$  населения, в Китае с учетом демографического снижения населения – до 1 млрд чел. (обеспеченность пашней повысится до 0,12 га/чел), из них погибнет 700 млн. В Японии останется в живых один человек из 13.

А что будет с Африкой? Значительная часть Африканского континента ждет голодная смерть. Численность населения в Африке растет как нигде в мире. Например, в Нигерии ныне 207 млн чел. К концу века прогнозируют 795 млн чел. И это при быстром опустынивании и сокращающихся площадях под посев.

Разумеется, такие события неизбежны в том случае, если человечество в целом и отдельные страны в самом ближайшем будущем не предпримут экстраординарных мер.

### **Современное хозяйствование с точки зрения фосфорной геохимии**

Как уже сказано выше, основная проблема современного хозяйствования заключается в разомкнутости коротких геохимических циклов фосфора в сельском хозяйствовании [34].

Как именно мы теряем фосфор? Отчуждаемый урожаем перемещается в города, после чего 10–15% его попадает на обычные мусорные свалки с недоеденной пищей, костями и прочим. А 85–90% съедается, превращается в фекалии и поступает в канализацию. Дальнейшие сценарии сильно различаются в разных странах мира. Практикуются разные способы и разные степени очистки сточных вод. Рассмотрим в качестве примера крупный европейский город, например Москву или Санкт-Петербург. В Москве канализационные воды перерабатываются на Люберецкой и Курьяновской станциях аэрации (из расчета канализационных стоков 137 л/чел. в сутки). При населении 13 млн чел. это 1,8 млн м<sup>3</sup> стоков в сутки. На первой стадии очистки в анаэробных условиях органика подвергается кислому брожению, распадаясь на органические кислоты, частично до углекислоты и воды. Фосфаты в основном переходят в раствор. На втором этапе происходит дальнейшее преобразование материала, теперь уже в аэробных условиях. В него подселяется так называемый активный ил – широкая группа аэробных микроорганизмов, использующая исходную смесь в качестве пищевого субстрата. При этом часть органики минерализуется до CO<sub>2</sub> и H<sub>2</sub>O, а большая часть идет на наращивание микробной биомассы. Поскольку все питательные вещества в смеси хорошо сбалансированы (по К, Р, N и органике), большая часть минеральных веществ (в том числе и фосфор) снова включается в микробное органическое вещество. При правильно выдержанной технологии в растворе фосфора остается мало. Далее этот «иловый осадок», являющийся нарощенной микробной биомассой, отделяется, сушится, прессуется. Оставшаяся вода облучается УФ, по некоторым технологиям озонируется или хлорируется и сбрасывается в речную сеть. В случае московских станций аэрации вода сбрасывается в р. Пехорку и через 28 км оказывается в Москве-реке. Далее все транзитом попадает в Каспийское море. Таким образом часть фосфора безвозвратно теряется в морских донных осадках.

Та часть фосфора, которая в высушенном виде превращается в брикеты, может: а) использоваться как удобрение (в РФ не используется); б) захораниваться; в) использоваться как топливо. Например, в настоящее время (2021 год) активно обсуждается проект использования брикетов в подмосковном цементном производстве (сжигание брикетов в качестве биотоплива при термических процессах производства



цемента). Ясно, что при таком использовании фосфат перейдет в основном в золу. Вот именно здесь и следовало бы перекрыть канал утечки фосфора и вернуть его в качестве удобрения на поля.

Вот данные лабораторий станций аэрации в Люберцах, СПб., Туле [13]: содержание фосфора в сухом веществе «илового осадка» составляет соответственно 2; 0,5–1; 2%. Кларк в растениях суши как раз 2 % P. Это означает, что при соблюдении технологии (полное преобразование органики фекалий в органику живого «активного ила») потери фосфора в растворенном виде будут минимальны. Низкие содержания фосфора в илах петербургских станций аэраций могут означать незавершенный микробиологический процесс и, следовательно, потери до половины фосфора в растворенном виде.

Второй, не менее мощный канал потери фосфора человечеством – это неумеренное форсированное использование фосфатных удобрений для увеличения урожайности. На рис. 1 приведены статистические данные по использованию удобрений (триада NKP в расчете на действующее вещество) в ряде стран в середине 1990-х годов.

Из графика видно, что, если не использовать удобрения вовсе, урожайность по зерновым окажется около 8–10 ц/га, снижаясь до нуля по мере истощения почв. Это хорошо согласуется с многолетними дореволюционными статистическими данными по урожайности в Российской империи: 7,8 ц/га при внесении удобрений

в среднем по стране около 6 кг/га [27]. При внесении удобрений в количестве 100 кг NKP/га урожайность будет около 40 ц/га. Но, чтобы увеличить ее до 80 ц/га, необходимо уже 570 кг/га, то есть не в два раза больше, а в 5,7 раза. То есть на таком максимуме две трети фосфора не включаются в урожай. Здесь фосфор (а также азот и калий) уже перестают быть лимитирующим фактором, и предел урожайности диктуется скоростью роста растений. Куда же девается «лишний» фосфор? Часть его фиксируется в почвах, особенно в богатых карбонатом кальция, образуя нерастворимый фосфат кальция. Это явление описано как «зафосфачивание почв». В европейских почвах зафосфачиванию подвержены 71% посевных площадей [31], в связи с чем в последние два десятилетия количество вносимых удобрений в Европе скорректировано и стало снижаться. Само по себе зафосфачивание еще не потеря фосфора, а лишь отложенный запас, медленно, десятилетиями извлекаемый растениями. Фосфат кальция такого генезиса можно приравнять к фосфату подстилающих пород. Но значительная часть фосфора теряется с дождевыми смывами, уходит с грунтовыми водами. Эти потери уже безвозвратны. Поэтому любое гиперфорсированное земледелие, использующее более 80 кг NKP/га следует считать варварским способом рассеивания и без того скудных мировых запасов фосфора. Цифра 80 кг/га взята как тот предел, после которого график урожайности начинает выполаживаться, что означает потери фосфора.

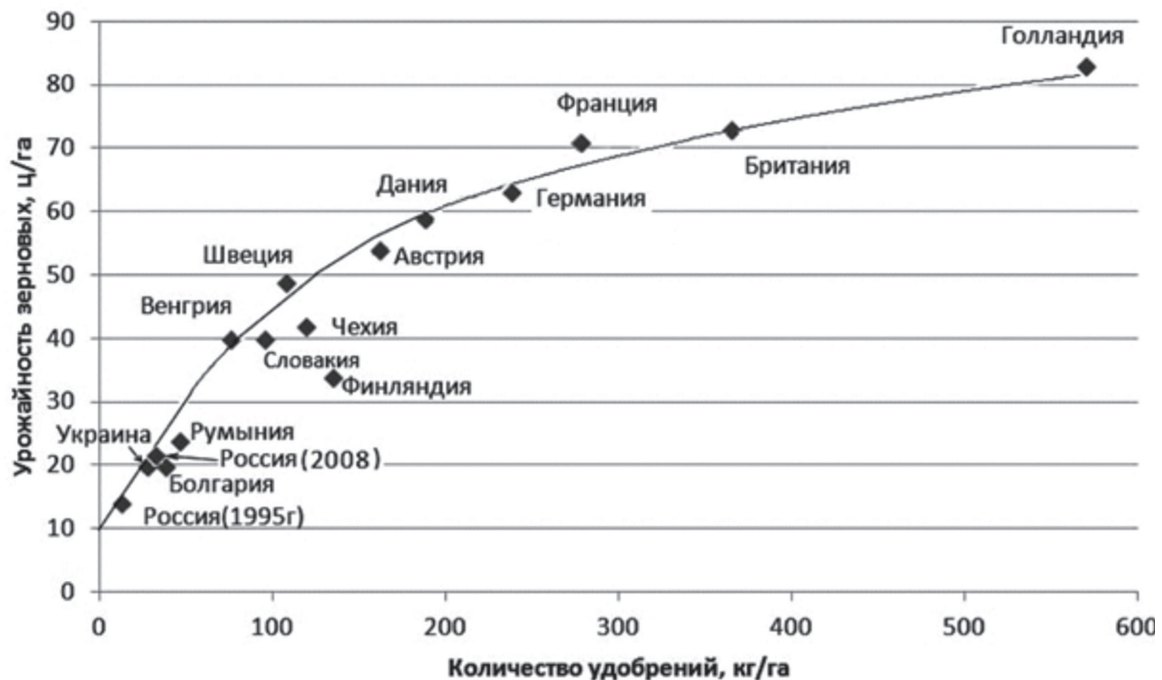


Рис. 1. Зависимость урожайности от количества внесенных удобрений (NKP). Статистические данные взяты из работ [19, 27]

Можно прикинуть, какая доля потерь фосфора приходится на потери с городскими сточными водами, а какая связана со смывами с полей. Для этого сравним количество внесенного фосфора с отчуждаемым с той же территории. Возьмем те же статистические данные. Венгрия: 4000 кг зерна с гектара при внесении в пересчете на чистый фосфор 6,7 кгР/га удобрений. В то же время 4000 кг зерна содержит 12,6 кгР. Россия (1995 год): 1300 кг зерна с гектара при внесении 1,18 кгР/га. При этом с урожаем отторгнуто 4,1 кгР/га. Можно констатировать, что в обоих примерах в 1990-е годы земля использовалась на истощение по фосфору. Такое могло происходить из-за неправильной пропорции между К, N и P. Пропорция эта разная для разных регионов, разных типов почв, разных агрокультур. Для России среднее соотношение приблизительно N : K : P = 1 : 0,9 : 1,5 [8]. При излишнем внесении K и N недостающий фосфор извлекался из гумусовых запасов самой почвы. Германия: 6280 кг зерна при внесении 15,4 кгР/га; отторгнуто с урожаем 19,8 кгР. Голландия: 8290 кг зерна при внесении 30,8 кгР/га; отторгнуто с урожаем 26,1 кгР/га. В последнем случае 15% фосфора уходит на зафосфачивание почв, либо теряется в речной сети. Сходные данные даются в [32, 35]. Вообще, баланс почвы по фосфору складывается из: а) подпочвенного выветривания; б) внесения удобрений; в) смыва в речную сеть; г) отчуждаемого урожая. Существенная часть мировых сельскохозяйственных земель имеет отрицательный баланс (от -4 до -19). В благополучных странах с нулевым балансом (Старая Европа, Австралия) сводить баланс получается значительным внесением удобрений. При отсутствии внесения минеральных удобрений баланс резко отрицательный по всему миру [31].

Из приведенных данных следует очень тревожный вывод: даже при достаточно высоком внесении фосфатных удобрений растения все равно изымают фосфор из гумуса. При этом внесенные удобрения могут частично смываться в речную сеть. И смыв тем больше, чем больше внесены дозы удобрения. Таким образом, при форсированном земледелии мы и теряем фосфор в речной сети и одновременно истощаем почву, хотя и медленно.

Главная доля потерь фосфора (85–100%) теряется при перемещении в города. Смывы с полей составляют в большинстве стран менее 20% потерь.

### **Фосфорные удобрения легкорастворимые и медленно растворимые**

Принятая сейчас форсированная система хозяйствования опирается на быстрорастворимые фосфаты типа аммофоса, диаммофоса, монофосфата калия, суперфосфата, двойного суперфосфата. Они дают весьма высокие урожаи, но и большие потери фосфора «мимо

урожая» из-за ливневых смывов, просачивания в подпочвенные горизонты. Действие легкорастворимых удобрений длится не более чем 1–3 года, после чего необходимо новое внесение. В присутствии ионов кальция происходит «зафосфачивание почв» – переход в нерастворимый фосфат кальция в самих почвах или в подпочвенных горизонтах. Большая доля фосфора теряется и в процессе производства легкорастворимых концентрированных удобрений – до 30% P уходит в отходы производства. При производстве суперфосфата на 1 тонну продукта получается 5 тонн фосфогипса как бесполезного побочного продукта, к тому же содержащего 3% не извлеченного фосфора [35].

Другая группа удобрений – малорастворимые удобрения типа фосфоритной муки (фактически измельченной фосфоритной руды), костной муки. Урожаи не высокие, длительность действия таких удобрений растягивается на десятилетия. Качество почвы может ухудшаться из-за большой доли «пустой породы» (доля P<sub>2</sub>O<sub>5</sub> в фосфоритной муке около 20–30%). Но с точки зрения рационального использования ресурсов именно при использовании «медленных» фосфатов потери фосфора минимальны. Сокращаются потери при производстве удобрений, исключается уход фосфора в смывах. Растения медленно, полностью забирают весь фосфор. Тот же эффект дают и неподвижные фосфаты при «зафосфачивании». В настоящее время использование «медленных» удобрений в мире крайне ограничено, в РФ они практически не используются. К сожалению, надо признать, что переход на «медленные» удобрения в мировом масштабе уже невозможен: последуют резкое снижение урожайности и немедленный глобальный голод. «Точку невозврата» в этом вопросе человечество уже прошло. Теперь, загнав себя в ловушку, человечество вынуждено бесполезно терять существенную часть и без того скудных запасов фосфора.

К сожалению, использование фосфоритной муки ограничено еще и по той причине, что фосфориты, как правило, содержат много U, Th, Cd, которые при производстве суперфосфатов уходят в фосфогипс [35]. Тем не менее, фосфоритная мука разрешена к использованию в таких странах, как ЕС, Австралия, Индия.

### **Органическое сельское хозяйство**

Современные адепты «органического земледелия» как отказа от использования химических удобрений в пользу органических, прежде всего навоза, могли бы заявить: «нравится вам наш тип хозяйствования или нет, но после истощения запасов фосфатов вы все равно к нему придете». Они могли бы также сослаться на опыт средневекового хозяйствования в Европе и на Руси, устойчиво функционировавших столетиями и даже тысячелетиями. Давайте посмотрим, есть ли у органического земледелия будущее? Можно ли будет воспользоваться этим опытом после «великого

голода»? Данные идеи критиковались, и не раз [25]. Основные тезисы критики: низкая продуктивность. Переход на данную систему по всему миру прямо сейчас сократит производство продуктов в несколько раз и вызовет голод. Использованный навоз не добавляет новый фосфор в систему, а только возвращает взятый, к тому же возвращает не полностью. Добавим: отчуждение урожая, а значит существование городов при данном типе хозяйствования вообще не предусматривается. Далее: невозможно обойтись без сельскохозяйственных животных, следовательно, расширение пастбищ и, соответственно, сокращение пашни еще более усугубит ситуацию. А переход на вегетарианство (отказ от сельскохозяйственных животных) для всего населения не позволит свести баланс по фосфору [31].

От себя добавим: данная система не будет работать в большинстве стран и при наличии животных. Налицо непонимание того, как работала система, допустим, в X–XIX веках в ландшафтах среднерусской полосы.

Поскольку данная тема, насколько известно автору, нигде не освещена в литературе, выскажем свой взгляд на средневековое сельское хозяйство. Скот пасся в перелесках, на косогорах, в низинах, между оврагами – на неудобьях, которые не было смысла распахать. Съеденный днем травостой ночью аккумулировался в стойлах в виде навоза. Скошенное на неудобьях сено зимой также превращалось в навоз, который складировался. По весне все это развозилось по полям. Человеческий кал тоже компостировался, но длительно, 3–4 года, и тоже вывозился на поля. Смысл в том, что *фосфор при этом переносился горизонтально*, с неудобий, которые по площади превосходили удобряемую пашню. Именно это и давало возможность и поддерживать нулевой баланс по фосфору, и вывозить урожай. Из этого очевидно, что в степных районах типа нашего Ставрополя, Краснодарского края, в казахских степях и на равнинах Аргентины, Австралии, где поля идут сплошняком, данная система не будет работать в принципе. Переносить фосфор просто неоткуда.

### Возможности

Современная западная мысль уже осознала проблему [37, 42]. В ряде публикаций [31, 32, 34, 35] предложены меры, которые можно обобщить термином «замкнутый фосфорный цикл»: полное возвращение навоза, человеческого кала и мочи, в том числе использование «сухих туалетов», отдельный сбор кала и мочи, по возможности полное высаживание фосфора из городских канализаций, более сдержанное использование удобрений, уменьшение эрозии сельхозугодий. Однако сами же авторы пишут, что эти меры лишь частично уменьшат потери фосфора [36] и что подобные меры вряд ли будут приняты во всем мире,

кроме разве что Старой Европы и Сев. Америки, поскольку рециклинг фосфора по стоимости превосходит производство нового удобрения в три раза. Из других мер предлагается переход на вегетарианство [35], активное производство бобовых (их корневые экссудаты активнее извлекают фосфор из подпочвенных пород).

Отечественные публикации по данной теме практически отсутствуют, за исключением единичных, скорее публицистических, статей [25]. Ограниченность российской фосфатной базы известна [1, 17, 30], но тревожных заключений или предложений к изменению ситуации не делается. Провозглашенный экономический курс – наращивание производства на экспорт [2, 8] может продолжаться до полного исчерпания ресурса. Свои предложения мы дадим чуть ниже.

Теперь, когда глобальный голод и сокращение населения планеты в 3–4 раза уже можно считать неизбежным, попробуем представить себе мир «после голода». Мир «без удобрений» с «фоновой» урожайностью мы можем представить, взглянув на мир XIX – начала XX века с предельным населением в 2–2,5 млрд человек. Можно ли будет превысить этот предел? Какие формы примет сельское хозяйство после исчерпания месторождений фосфора, прежде всего фосфоритов? Такой вопрос равнозначен вопросу: какова предельная отчуждаемая урожайность (или, в случае животноводства, биомасса) на сельскохозяйственных почвах без внесения минеральных фосфатных удобрений, но при этом не сопровождающаяся их деградацией? Отчуждаемым урожаем мы называем ту часть урожая, которая перемещается с сельскохозяйственных земель прежде всего в города и не возвращается в почву коротким замкнутым циклом. В отчуждаемый урожай не входят, например, корма сельскохозяйственных животных, в основном возвращаемые в почву в виде навоза. Также не входит сюда и костный материал животных, при правильном хозяйствовании также возвращаемый в коротком цикле в виде костной подкормки животных.

Теоретически – да, такие формы хозяйствования возможны. При этом население Земли может даже значительно превышать заявленный предел в 2,5 млрд. Совсем обойтись без фосфатов не удастся, но некоторые промежуточные решения есть. Хозяйствование возможно, если *однократно или периодически вводить в сельскохозяйственный цикл дополнительный фосфор, после чего не давать ему выходить из цикла*. Для этого, конечно, должен иметься некий резервный запас фосфатов и должна быть строжайшая дисциплина в хозяйствовании. Например, при таком хозяйствовании будет запрещен сбор урожая выше определенного расчетного уровня, вплоть до закапывания обратно в землю всего сверхнормативного урожая.

Одно из возможных решений здесь – развитие гидропоники, при которой потери фосфора системой минимальны. Крупный минус в том, что так может выращиваться лишь очень ограниченное количество культур.

### Политика крупных игроков

– КНР. Опасность осознана. Вынужденно – крупнейший (около 50% мировой добычи) производитель фосфатов. Маховик добычи до полного исчерпания ресурса уже не может остановиться. С 2022 года запрещен вывоз фосфатов за пределы страны. В течение 20 лет впадет в полную зависимость от внешних источников (вероятно, Марокко, Алжир, Россия). Уже сейчас широко производится рециклинг кала, мочи, золы шлама [31].

– Индия. Полная зависимость от внешних источников, своих ресурсов нет.

– США. Законсервированы крупные месторождения во Флориде (примерно половина запасов). Объявленная причина – высокие содержания Cd, U, Th. Настоящая причина, вероятно, в том, чтобы, не привлекая внимания, придержать свои запасы, пока есть возможность импортировать сравнительно недорого. Разрабатываются месторождения в Сев. Каролине. Примерно половина потребности покрывается импортом из Перу и Марокко.

– Марокко. При наличии 70% мировых запасов фабрики по производству концентрата загружены всего лишь на 70% [35]. Химическую промышленность по производству удобрений не развивает. Полностью ориентирована на торговлю с платежеспособными странами Европы, США, Азии. Бедные африканские страны почти не получают фосфатные удобрения.

– Россия. Полное непонимание ситуации. По сути – варварская трата ресурса на экспорт по невысокой цене, до его полного исчерпания.

### Рекомендации

Какие меры следует предпринять, чтобы отсрочить фосфорную катастрофу? К сожалению, тут не обойтись чисто хозяйственными советами. Придется затронуть и политические вопросы.

– Прежде всего, надо осознать надвигающуюся опасность. Ситуация должна быть понята на государственном уровне в РФ и более глобально на уровне сообщества государств (пока правительство РФ проблему не осознает, ООН проблему также «не видит»).

– Политическая парадигма, в которой могущество государства считается пропорциональным его населению, должна быть отвергнута. Экономическая парадигма, что эффективность глобального производства пропорциональна рынку сбыта (= населению доступных рынков), также должна быть отвергнута. Все государства должны взять курс на снижение населения в несколь-

ко раз. Запасы фосфатов истощатся по разным оценкам через 80–200 лет. Если использовать это время для сокращения населения в 3–4 раза, то можно даже избежать массового голодного вымирания. Другой вопрос, что никто предпринимать никаких мер не собирается и, видимо, не соберется. Одна из возможных мер – увеличение доли городского населения. По демографическим законам скученность населения в городах существенно снижает рождаемость. Укрупнение городов при всех отрицательных сторонах имеет существенный плюс как сдерживающий рост населения фактор.

Из чисто технических мер можно предложить следующие:

– Гиперфорсированные методы хозяйствования (более 80 кгNKP/га) должны быть поставлены под запрет. Форсированные методы (20–80 кгNKP/га) должны применяться только при условии замыкания цикла фосфора.

– Насколько возможно, переход от использования «быстрых» легкорастворимых фосфатных удобрений типа фосфата аммония (аммофос), фосфата калия в пользу медленно растворимых удобрений типа «фосфоритная мука». Такой переход сильно ограничит смыв фосфатов в речную сеть и ограничит потери фосфора при производстве удобрений. При этом, разумеется, урожаи значительно снизятся.

– Перекрытие каналов ухода фосфора в речную сеть: высаживание фосфата в осадок хлоридом кальция или другими солями кальция на стадии очистки канализационных вод.

– Полное использование «илового осадка» как удобрения. А в случае сжигания – полная переработка золы на фосфатные удобрения.

– Отказ от производства биотоплива. Запрет высаживания рапса, поглощающего много фосфора. Ограничение (особенно в России) культур с высокой удельной биомассой (кукуруза, подсолнечник), быстро истощающих почвы по фосфору.

– Для Российской Федерации. Наша страна обладает 1,8% мировых запасов фосфатов. Это очень не много. При этом страна дает 4,4% мирового производства фосфорных удобрений, что означает исчерпание запасов ускоренными темпами. Мы добровольно, за бесценок распродаем тот запас, который помог бы нам пройти период «великого голода» без человеческих жертв. Необходим полный запрет на вывоз фосфатных удобрений за рубеж. Современное положение (данные за 2019 год), когда из 4,1 млн тонн произведенных фосфатных удобрений (на действующее вещество – P<sub>2</sub>O<sub>5</sub>) 3,1 млн тонн (76%) идет на экспорт, надо признать неприемлемо опасным для будущего страны.

– Фосфатные удобрения должны стоить дорого. Хотя бы для того, чтобы рециклинг фосфора из сточных вод стал рентабельным. Без этого рециклинг останется уделом отдельных экологически ориенти-

рованных государств. Сейчас разница в стоимости трехкратная. Любой экономист с горизонтом планирования не более чем 10–20 лет сочтет за аксиому, что лучше продать 2 тонны по 420\$/т, чем 1 тонну по 600\$. Современная экономика зиждется на стремлении увеличить выручку за счет увеличения производства. В результате страна теряет, если считать потери в 20–30% при производстве, 91% своих запасов фосфора не на своих жителей. Если же вспомнить, что Россия стала в последние десятилетия крупнейшим экспортером зерна, то цифру потерь нужно еще увеличить. При этом общая выручка от продажи фосфорных удобрений за рубеж (2,3 млрд \$ США в 2017 году) составила лишь 0,15% от ВВП России за тот же год. Причем очевидно, что всего лишь через несколько десятков лет (свои фосфаты закончатся к 2075 году) страна будет закупать эти же самые удобрения в Марокко по гораздо большей цене. Разумеется, при том условии, что возможность купить тогда еще будет. Не исключено, что к тому времени Марокко будет уже под полным контролем КНР или США.

– Строжайшая дисциплина в землепользовании под контролем государства. Аренда пахотной земли в РФ на короткие сроки (10–20 лет) приводит к тому, что арендаторы истощают землю, не внося компенсирующего количества удобрений. Производители сельхозпродукции должны отчитываться банковскими переводами, подтверждающими покупку удобрений в количествах, пропорциональных урожаю.

### Итог

Как ни печально, человечество стоит перед жесткой дилеммой: смерть от голода сотен миллионов людей в самое ближайшее время или отложенная на конец века смерть 7–8 млрд человек. По-видимому, осознание близости «фосфорной катастрофы» достаточно скоро повлечет за собой ограничение торговли сельхозпродукцией между странами, войны за ресурсы. А пока страны-экспортеры сельхозпродукции и удобрений (к которым сейчас относится и Россия) рискуют быстро истратить свои фосфорные ресурсы.

## Литература

### Список русскоязычной литературы

1. Ангелов АИ, Алейнов ДП. Перспективы обеспеченности промышленности минеральных удобрений фосфатным сырьем. Химическая промышленность сегодня. 2006;(7):11-7.
2. Баталин ЮВ, Карпова МИ, Фахрутдинов РЗ. Сырьевая база агрохимического сырья России как основа повышения эффективности производства и потребления минеральных удобрений. В кн.: Неметаллические полезные ископаемые России: современное состояние сырьевой базы и актуальные проблемы научных исследований. М.: ИГЕМ РАН; 2004. С. 53-5.
3. Батурин ГН. К вопросу о соотношении между первичной продукцией органического углерода в океане и фосфатонакоплением (голоцен – поздняя юра). Литология и полезные ископаемые. 2004;(4):356-89.
4. Вильямс ВР. Травопольная система земледелия. Избранные труды. М.: Сельхозгиз; 1949.
5. Виноградов АП. Геохимия редких и рассеянных элементов в почвах. М.: Изд-во АН СССР; 1957.
6. Виноградов АП. Введение в геохимию океана. М.: Наука; 1967.
7. Гаррелс Р, Маккензи Ф. Эволюция осадочных пород. М.: Мир; 1974.
8. Георгиевский АФ, Бугина ВМ. Современное состояние и перспективы развития фосфатно-сырьевой базы России. Вестник РУДН. Сер. инженерные исследования. 2020;21(3):197-207. <http://dx.doi.org/10.22363/2312-8143-2020-21-3-197-207>.
9. Горощенко ЛГ. Российское производство минеральных удобрений в 2014 году и в 1 квартале 2015 года. Химический комплекс России. 2015;(6):22-7.
10. Григорьев АВ. Минерально-сырьевая база ОАО «Апатит». Перспективы развития. Горная промышленность. 2006;(6):5-8.
11. Григорьев НА. Среднее содержание химических элементов в горных породах, слагающих верхнюю часть континентальной коры. Геохимия. 2003;(7):785-92.
12. Дегтярёв АП. Биофильность: новый взгляд на понятие. Доклад на конференции «Современное развитие биогеохимических идей В.И. Вернадского». М., 2023. <https://www.youtube.com/watch?v=4768-KdTIQA>.
13. Жмур НС. Технологические и биохимические процессы очистки сточных вод на сооружениях с аэротенками. М.: Акварос; 2003.
14. Заварзин АГ. Лекции по природоведческой микробиологии. М.: Наука; 2003.

15. Заварзин АГ. Начальные этапы эволюции биосферы. Вестник РАН. 2012;(12):1085-98.
16. Захарова ЕА. Основные закономерности глобального стока фосфора (1995). Автореф. дис. eLIBRARY ID: 30135952.
17. Козловский ЕА. Россия: минерально-сырьевая политика и национальная безопасность. М., 2002.
18. Манская СМ, Кодина ЛА. Геохимия лигнина. М.: Наука; 1975.
19. Минеев ВГ. Агрохимия. М., 2017.
20. Непряхин АЕ, Беляев ЕВ, Карпова МИ, Лужбина ИВ. Фосфоритовая составляющая МСБ России в свете новых технологических возможностей. Георесурсы, 2015;(4):67-74.
21. Орлов ДС. Химия почв. М.: Из-во МГУ; 1992.
22. Попов АИ. Гуминовые вещества. Свойства, строение, образование. СПб.: Изд-во СПбГУ; 2004.
23. Романкевич ЕА. Живое вещество Земли (биогеохимические аспекты проблемы). Геохимия. 1988;(2): 292-306.
24. Савенко ВС. Обмен CO<sub>2</sub> между океаном и атмосферой в настоящее время и в прошлом. Геохимия. 2000;(3):350-2.
25. Стекольников КЕ. Органическое земледелие в России – благо или катастрофа? Биосфера. 2020;12(1-2):53-62.
26. Сытник КМ, Брайон АВ, Городецкий АВ. Биосфера. Экология. Охрана природы. Справ. пособие. Киев: Наукова думка; 1987.
27. Труды совещания 20–22 мая 1915 г. с участием представителей науки, земских и общественных учреждений. Петроград; 1915. С. 422-5.
28. Коплан-Дикс ИС. Эволюция круговорота фосфора и эвтрофирование природных вод. Л.: Наука; 1988.
29. Холодов ВН. Геохимические проблемы поведения фосфора – основа биогенной гипотезы фосфоритообразования. Литология и полезные ископаемые, 2014;(3):235-57.
30. Чуркин ОЕ, Ларичкин ФД, Гилярова АА. Фосфатные ресурсы Арктики: современное состояние и среднесрочные перспективы. Север и рынок: формирование экономического порядка. 2018;(6):73-9. DOI: 10.25702/KSC.2220-802X.6.2018.62.73-79.
31. Zavarzin AG. [Initial stages of the evolution of the biosphere]. In: *Nemetallicheskiye Poleznyye Iskopaemye Rossii: Sovremennoye Sostoyanie Syryevoy Bazy i Aktualnye Problemy Nauchnykh Issledovaniy*. Moscow: IGEM RAN; 2004. P. 53-5. (In Russ.)
32. Baturin GN. [On relationships between the primary production of organic carbon in the ocean and phosphate accumulation (Holocene – Late Jurassic)]. *Litologiya i Poleznye Iskopaemye*. 2004;(4):356-89. (In Russ.)
33. Vilyams VR. *Travopolnaya Sistema Zemledeliya*. Izbrannye Trudy. Moscow: Selkhozgiz; 1949. (In Russ.)
34. Vinogradov AP. *Geokhimiya Redkikh i Rasseyannykh Khimicheskikh Elementov v Pochvakh*. Moscow: Izdatelstvo AN SSSR; 1957. (In Russ.)
35. Vinogradov AP. *Vvedeniye v Geokhimiyu Okeana*. Moscow: Nauka; 1967. (In Russ.)
36. Garrels RM, Mackenzie FT. *Evolution of Sedimentary Rocks*. N-Y; 1971.
37. Georgiyevskiy AF, Bugina VM. [The current state and prospects for the development of the phosphate raw material base of Russia]. *Vestnik RUDN Ser Inzhenernye Issledovaniya*. 2020;21(3):197-207. <http://dx.doi.org/10.22363/2312-8143-2020-21-3-197-207>. (In Russ.)
38. Goroshchenko LG. [Russian production of mineral fertilizers in 2014 and in the 1st quarter of 2015]. *Khimicheskii Kompleks Rossii*. 2015;(6):22-7. (In Russ.)
39. Grigoryev AV. [Mineral resource base of joint-stock company «Apatit». Development prospects]. *Gornaya promyshlennost*. 2006;(6):5-8. (In Russ.)
40. Grigoryev NA. Average content of chemical elements in rocks composing the upper part of the continental crust. *Geochemistry International*, 2003;(7):785-92.
41. Degtyaryev AP. [Biophilicity: a new look at the concept]. Presented at Conference «Sovremennoye Razvitiye Biogeokhimicheskikh Idey V.I. Vernadskogo». Moscow; 2023. <https://www.youtube.com/watch?v=4768-KdTIQA>. (In Russ.)
42. Zhmur NS. *Tekhnologicheskiye i Biokhimicheskkiye Protsessy Ochistki Stochnykh Vod na Sooruzheniyakh s Aerotenkami*. Moscow: Akvaros; 2003.
43. Zavarzin GA. *Lekcii po prirovedcheskoy microbiologii*. M.: Nauka; 2003. 348 p. (In Russ.)
44. Zavarzin GA. [The initial stages of the evolution of the biosphere]. *Vestnik RAN*. 2012;(12):1085-98. (In Russ.)
45. Zakharova YeA. *Osnovnye Zakonomernosti Globalnogo Stoka Fosfora*. Cand Sci Theses; 1995. eLIBRARY ID: 3013595 (In Russ.)

#### Общий список литературы/References

1. Angelov AI, Aleynov DP. [Prospects for the provision of mineral fertilizers industry with phosphate raw materials]. *Khimicheskaya Promyshlennost Segodnia*. 2006;(7):11-7. (In Russ.)
2. Batalin YuV, Karpova MI, Fakhrutdinov RZ. [The raw material base of the agrochemical stock of

17. Kozlovskiy YeA. Rossiya: Mineralno-Syryevaya Politika i Natsionalnaya Bezopasnost. Moscow; 2002. (In Russ.)
18. Manskaya SM, Kodina LA. Geokhimiya Lignina. Moscow: Nauka; 1975. (In Russ.)
19. Mineyev VG. Agrokhimiya. Moscow; 2017. (In Russ.)
20. Nepriakhin AYe, Beliayev YeV, Karpova MI, Luzhbina IV. [Phosphorite component of Russian raw materials base in the light of new technological opportunities]. *Georesursy*, 2015;(4):67-74. (In Russ.)
21. Orlov DS. Khimiya Pochv. Moscow: MGU; 1992. (In Russ.)
22. Popov AI. Guminovye Veshchestva. Svoystva, Stroyeniye, Obrazovaniye. Saint Petersburg: SPbGU; 2004. (In Russ.)
23. Romankevich YeA. Living matter of the Earth (the biogeochemical aspects of the problem). *Geochemistry International*. 1988;(2):292-306.
24. Savenko VS. CO<sub>2</sub> exchange between the ocean and the atmosphere now and in the past. *Geochemistry International*, 2000;(3):350-2.
25. Stekolnikov KYe. [Is organic farming in Russia a blessing or a disaster?]. *Biosfera*;2020;12(1-2):53-62. (In Russ.)
26. Sytnik KM, Brayon AV, Gorodetskiy AV. Biosfera. Ekologiya. Okhrana Prirody. Kiev: Naukova Dumka; 1987. (In Russ.)
27. Anonymous. Trudy Soveshchaniya 20-22 Maya 1915 g s Uchastiyem Predstaviteley Nauki, Zemskikh i Obshestvennykh Uchrezhdeniy. Petrograd; 1915. P. 422-5. (In Russ.)
28. Koplan-Diks IS. Evolyutsiya Krugovorota Fosfora i Evtrofirovaniye Prirodnykh Vod. Leningrad: Nauka; 1998. (In Russ.)
29. Kholodov VN. [Geochemical problems of phosphorus behavior – the basis of the biogenic hypothesis of phosphorite formation]. *Litologiya i Poleznye Iskopaemye*, 2014;(3):235-57. (In Russ.)
30. Churkin OYe, Larichkin FD, Gilyarova AA. [Phosphate resources of the Arctic: current state and medium-term prospects]. *Sever i Rynok Formirovaniye Ekonomicheskogo Poriadka*. 2018;(6):73-9. DOI: 10.25702/KSC.2220-802X.6.2018.62.73-79. (In Russ.)
31. Alewell Ch, Ringeval B, Ballabio C, Robinson DA, Panagos P, Borrelli P. Global phosphorus shortage will be aggravated by soil erosion. *Nat Comm*. 2020:4546.
32. Bouwman AF, Beusen AHW, Billen G. Human alteration of the global nitrogen and phosphorus soil balances for the period 1970-2050. *Glob Biogeochem Cycles*. 2009;23:1-16. <https://doi.org/10.1029/2009gb003576>.
33. Bowen HJM. Environmental Chemistry of the Elements. N.-Y.: Acad. Press; 1979.
34. Carpenter SR, Bennett EM. Reconsideration of the planetary boundary for phosphorus. *Environ Res Lett*. 2011;6:1-12. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/6/1/014009>.
35. Cordell D, Drangert JO, White S. The story of phosphorus: global food security and food for thought. *Glob Environ Change*. 2009;19:292-305. doi:10.1016/j.gloenvcha.2008.10.009.
36. Edixhoven JD, Gupta J, Savenije HHG. Recent revisions of phosphate rock reserves and resources: a critique. *Earth Syst Dynam*, 2014(5):491-507.
37. Gilbert N. Environment: the disappearing nutrient. *Nature*. 2009;461:716-8.
38. McDowell RW, Noble A, Pletnyakov P, Haygarth PM. A global database of soil plant available phosphorus. *Sci Data* 2023;10:125. <https://doi.org/10.1038/s41597-023-02022-4>.
39. Notholt AJG, Sheldon RP, Davidson DF, Eds. Phosphate Deposits of the World. Vol. 2. Phosphate Rock Resources. Cambridge Univ. Press; 2014.
40. Tiessen H. Introduction and synthesis. In: Phosphorus in the Global Environment. Chichester: J. Wiley, 1995. P. 1–6.
41. U. S. Geological Survey, 2018. Mineral Commodity Summaries 2018. URL: <https://doi.org/10.3133/70194932>.
42. Use of Phosphorus. Consultative Communication on the Sustainable. Communication from the Commission to the European Parliament, the Council, the European Economic and Social Committee and the Committee of the Regions. Brussels: European Commission; 2013.
43. Van Kauwenbergh SJ. Global Phosphate Rock Reserves and Resources, the Future of Phosphate Fertilizer. Agricultural Outlook Forum 2014 168423, United States Department of Agriculture, Agricultural Outlook. DOI: 10.22004/ag.econ.168423, and Resource Initiative IFDC. US Department of Agriculture; 2014.

# ПОДХОДЫ К ПРОВЕДЕНИЮ ИССЛЕДОВАНИЙ ОБЪЕКТОВ НАКОПЛЕННОГО ЭКОЛОГИЧЕСКОГО ВРЕДА

**Л.П. Капелькина\*, Т.В. Бардина**

Санкт-Петербургский Федеральный исследовательский центр РАН, Санкт-Петербург, Россия

\* Эл. почта: [kapelkina@mail.ru](mailto:kapelkina@mail.ru)

Статья поступила в редакцию 29.06.2023; принята к печати 17.08.2023

Ликвидация объектов накопленного вреда окружающей среде признана приоритетной государственной задачей. Многокомпонентный, неоднородный и неизвестный состав размещенных отходов обуславливает сложность проведения исследований. Основными факторами, влияющими на состояние объектов, являются состав и свойства размещенных отходов, природно-климатические условия местности, время нахождения отходов на открытом воздухе. Предварительным условием осуществления работ по ликвидации таких объектов является проведение исследований и инженерных изысканий по всестороннему изучению состава и свойств отходов и обеспечению экологической безопасности объектов. Методы исследования включают натурное (полевое) обследование местонахождения объектов и прилегающих участков, отбор и химический анализ проб, биотестирования. Признано, что проведение экотоксикологической оценки проб отходов на живых организмах разного уровня организации с помощью биотестирования позволит оценить степень негативного влияния отходов на окружающую среду, установить класс опасности отходов для разработки мероприятий по оптимизации техногенных ландшафтов. На примере размещенных на полигонах северо-запада РФ отходов проведен анализ экологической ситуации и химических свойств. В условиях промывного водного режима загрязняющие вещества, находящиеся в теле полигонов, на протяжении многих лет являются источниками повышенной опасности для окружающей среды. Даже после закрытия полигонов (проведения консервации/рекультивации) названные объекты могут представлять значительную потенциальную опасность вследствие высокой миграционной способности загрязняющих веществ и газообразования в теле объекта при разложении отдельных компонентов отходов. Эти факторы обуславливают нецелесообразность хозяйственного использования этих территорий в первые годы после окончания складирования отходов.

*Ключевые слова:* накопленный вред окружающей среде, объекты и методы исследований, полевое обследование, химический анализ, биотестирование.

## APPROACHES TO EXAMINING OF OBJECTS OF ACCUMULATED ENVIRONMENTAL DAMAGE

**L.P. Kapelkina\*, T.V. Bardina**

Saint-Petersburg Federal Research Center of the Russian Academy of Sciences, Saint-Petersburg, Russia

\* Email: [kapelkina@mail.ru](mailto:kapelkina@mail.ru)

The elimination of objects of accumulated harm to the environment is recognized as a state priority task. The multicomponent, heterogeneous and unknown composition of the disposed waste makes it difficult to examine it. The main factors influencing the condition of the objects are the composition and properties of the disposed waste, the natural and climatic conditions of the area, and the time spent in the open air. A prerequisite for the implementation of works associated with the liquidation of such objects is research and engineering surveys carried out for comprehensive characterization of the composition and properties of waste and for ensuring the environmental safety of the objects. Research methods include full-scale (field) surveys of the location of objects and adjacent areas, sample collection and chemical analysis, and bioassays. It is acknowledged that the ecotoxicological assessment of waste samples with biotests using living organisms of different levels of organization must provide for assessing the degree of negative impacts of waste on the environment and for determining the hazard class of waste in order to develop measures for optimization of technogenic landscapes. Using waste disposed at landfills in the north-west of the Russian Federation as an example, an analysis of the environmental situation and the chemical properties of waste was carried out. Under washing water conditions, contaminants in landfill bodies were a source of increasing environmental hazard for many years. Even after the closure of landfills (conservation/recultivation), these objects may pose a significant potential threat because of the high migration potential of pollutants and gas formation in an object body during the decomposition of individual waste components. The inexpediency of the economic use of such territories in the first years after the end of waste storage is shown.

*Keywords:* accumulated environmental damage, objects and methods of research, field examination, chemical analysis, bioassay.



## Введение

Согласно «Стратегии экологической безопасности Российской Федерации на период до 2025 г.»<sup>2</sup>, ликвидация накопленного вреда окружающей среде (НВОС) признана приоритетной задачей. Правила организации работ по ликвидации накопленного вреда окружающей среде утверждены Постановлением Правительства Российской Федерации от 04.05.2018 № 542<sup>3</sup>. Организация этих работ включает проведение необходимых обследований объекта, в том числе инженерных изысканий.

Проблема устранения НВОС или накопленного экологического вреда (НЭВ) стоит на повестке дня в России длительное время, но до настоящего времени на государственном уровне есть сложности в решении этой проблемы. Реализация мер, направленных на восстановление территорий, находящихся в кризисном экологическом состоянии, включая государственную поддержку проведения работ по сокращению накопленного вреда, отнесена к числу важнейших задач государственной экологической политики, поскольку нарушенные и загрязненные в прошлом территории стали фактором сдерживания экономического роста, причиной снижения экологических рейтингов территорий и, как следствие, барьером для иностранных и отечественных инвестиций [2, 4]. Некоторые объекты НВОС представляют значительные риски для здоровья населения, проживающего на этих территориях или вблизи них<sup>4</sup>.

Понятия объектов НЭВ определены в ФЗ № 7 «Об охране окружающей среды», а необходимость проведения мероприятий по их рекультивации, консервации и ликвидации закреплена ФЗ № 446 от 30.12.2021 «О внесении изменений в ФЗ “Об охране окружающей среды и отдельные законодательные акты Российской Федерации”». В то же время работ по обобщению влияния различных объектов накопленного экологического вреда на окружающую среду, несмотря на широкое распространение таких объектов, сравнительно немного. В связи с этим возникает необходимость в подготовке положений и нормативных документов, которые явились бы основой для разработки общих подходов к проведению детальной оценки и прогнозированию экологического состояния этих специфических объектов, а также позволили бы разрабатывать мероприятия по улучшению состояния окружающей

среды, обеспечению экологической безопасности близлежащих территорий, решению вопросов переработки и утилизации отходов, консервации и рекультивации земель, занятых отходами.

При проведении исследований авторы исходили из следующего определения НЭВ:

– экологический вред – состояние природных объектов, которое характеризуется их загрязнением, превышающим нормативы качества экологической безопасности и препятствующим использованию этих объектов (территорий) по целевому назначению;

– накопленный экологический вред – это обусловленное прошлой многолетней хозяйственной деятельностью изменение природно-хозяйственной среды, которое оценивается состоянием объектов НЭВ, геохимическими и санитарно-экологическими показателями, концентрацией загрязняющих веществ (ЗВ) в компонентах среды, результатами биотестирования проб.

Цель исследований – сформулировать подходы к исследованию объектов НЭВ для определения их экологического состояния и последующего принятия решений по реабилитации техногенных территорий. Изучение объектов направлено, прежде всего, на поиск параметров, характеризующих качество природной среды, которое осуществляется как полевыми, так и лабораторными методами. Разработка научно-методических основ обследования объектов НЭВ и апробированных способов реализации проблемы необходимы как для оценки уровня негативного воздействия, так и с позиций подбора адекватных инженерно-экологических мероприятий по их устранению.

Актуальность и необходимость проблемы устранения накопленного экологического вреда для обеспечения экологической безопасности административно-территориальных образований признана приоритетной как с позиций научных исследований, так и практики управления охраной окружающей среды в регионах.

## Объекты, методы и результаты исследований

Объектами нашего исследования были преимущественно полигоны и свалки, расположенные в северо-западном регионе России.

Выбор ЗВ для оценки состояния объектов определяется с учетом отраслевого образования отходов, их вида, степени токсичности для живых организмов и окружающей среды, а очередность проведения природоохранных мероприятий определяется степенью ущерба, наносимого окружающей среде, наличием средств и возможностей для ликвидации нарушений. В то же время следует отметить, что многофакторность воздействия разных видов отходов и направлений их влияния на различные по устойчивости к

<sup>2</sup> Указ президента Российской Федерации от 19 апреля 2017 года № 176 «Стратегия экологической безопасности Российской Федерации на период до 2025 года».

<sup>3</sup> Постановление Правительства Российской Федерации от 4 мая 2018 года № 542 (с изменениями на 25 декабря 2019 года) «Об утверждении Правил организации работ по ликвидации накопленного вреда окружающей среде».

<sup>4</sup> ГОСТ Р 54003-2010. Экологический менеджмент. Оценка прошлого, накопленного в местах дислокации организаций, экологического ущерба. Общие положения.

техногенному воздействию экосистемы затрудняет выявление четких закономерностей в процессах взаимодействия загрязняющих веществ с компонентами окружающей среды и выяснение количественных оценок трансформации почв, миграции ЗВ и состояния водных источников. Если при попадании ЗВ в атмосферный воздух или в воду происходит разбавление выбрасываемых концентраций, то в почвах, наоборот, со временем происходит их накопление. На рис. 1 представлена схема техногенного воздействия на земли без относительной привязки к конкретным объектам.

Техногенное воздействие на земли может быть химическим и механическим (здесь мы не касаемся теплового, радиоактивного и иных менее распространенных видов воздействия). Со временем происходит трансформация ЗВ в окружающей среде. Загрязнение земель при химическом воздействии может уменьшаться. Например, при разливе нефти происходит испарение легких фракций нефти в первые недели, и степень загрязнения постепенно снижается. При эксплуатации металлургического предприятия в почве, наоборот, происходит постепенное накопление загрязняющих веществ, и степень загрязнения увеличивается.

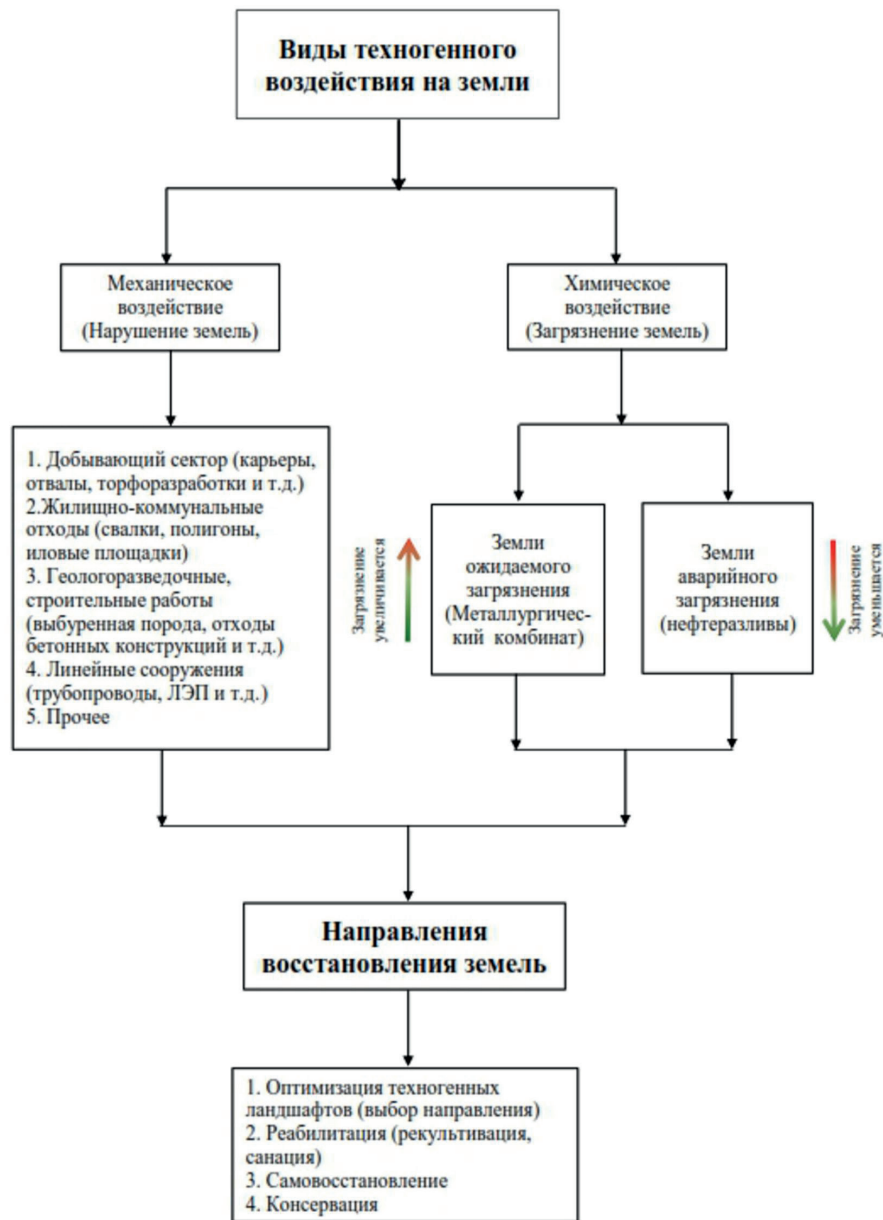


Рис. 1. Техногенное воздействие на земли

Следует отметить, что четкого разграничения между механическим и химическим воздействием на землю может и не быть. Если складирование осадков сточных вод на иловых площадках, а твердых коммунальных отходов на полигонах и свалках поначалу связано с земельным отводом и механическим воздействием на почвы (размещение отходов, устройство подъездных дорог), то со временем, вследствие минерализации отходов и миграции водорастворимых соединений и химических элементов, наблюдается загрязнение и значительное отрицательное влияние на компоненты экосистем, таких как почвы, поверхностные и подземные воды, атмосферный воздух. Земли отводятся под линейные сооружения, в частности транспорт нефти и нефтепродуктов (механическое воздействие), а фиксируемые в некоторых случаях аварийные ситуации и несанкционированные врезки в трубопроводы обуславливают разливы нефтепродуктов и химическое загрязнение почв.

Таким образом, в реальной жизни приходится сталкиваться с комплексным воздействием на экосистемы, включая механическое, химическое и иное воздействие. Длительное размещение отходов производства и потребления, их накопление и миграция ЗВ в компоненты природной среды обуславливают появление объектов накопленного экологического вреда.

Все отходы в своем развитии и преобразовании проходят ряд стадий. Состояние объектов накопленного экологического вреда определяется тремя основными факторами: составом и свойствами размещенных отходов, природно-климатическими условиями местности и временем (сроком) размещения отходов, находящихся на открытом воздухе. Методы проведения исследований, используемых нами, включали натурную идентификацию различных типов объектов НЭВ, химико-аналитическую оценку локальных и миграционных воздействий и методы биотестирования проб, отобранных на объектах (рис. 2). Предварительно изучались официальные фондовые материалы.

Территория Северо-Запада РФ, где проводились наши исследования, интенсивно подвергалась хозяйственному освоению в последнее столетие. Для региона характерен широкий набор разно-ранговых природно-хозяйственных систем. Во второй половине XX века здесь сформировались многочисленные типы объектов НЭВ. При этом большая часть этих объектов, возникших до 90-х годов, имеет статус государственной собственности. Рецессия промышленного производства в период 1992–1999 годов вызвала появление множества таких объектов и территорий с высокими показателями различных загрязнений, на основе которых сформировались широко распространенные пространственные очаги накопленного вреда окружающей среде.



Рис. 2. Факторы, влияющие на состояние объектов НЭВ, и методы их исследования

Специфические физико-географические условия региона (равнина, сложный гидрогеологический разрез моренных покровных отложений, гумидный климат) и длительный период воздействия (до 100 лет) составляют основной фон для геоэкологических оценок многовариантных изменений всех компонентов окружающей среды. Хозяйственная деятельность осуществлялась предприятиями, на которых эксплуатировались упрощенные технологические схемы производства. Ориентация большей части предприятий на разделение основных фондов привела к тому, что они не могли поддерживать функционирование природоохранных систем (оборотного водоснабжения, очистных сооружений, безопасного обращения с отходами и пр.). Оценить количественно вклад этих структурных изменений в рост объектов НЭВ не представляется возможным, но он был значительным.

Полевая инвентаризация участков НЭВ показала целесообразность анализа как современного состояния объектов, так и предыдущего периода хозяйственного освоения биогеоценотического покрова граничных территорий. Последнее обеспечивает корректную оценку эколого-экономического статуса и формы ликвидации существующего загрязнения (консервация, рекультивация, оптимизация техногенного ландшафта, компенсационные выплаты по нанесенным ущербам), а также потенциальный экологический риск негативного воздействия на окружающую среду в пострекультивационный период.

В наших исследованиях основное внимание было уделено, прежде всего, оценке экологического состояния полигонов с различными видами размещенных отходов: промышленных, строительных, бытовых в связи с их повсеместным распространением. Проблемы проектирования, эксплуатации, рекультивации и закрытия полигонов решаются в настоящее время на основе относительно недавно вышедшего нормативного документа: ГОСТ Р 56598-2015<sup>5</sup>. Проведение работ по восстановлению территорий, занятых объектами НЭВ, обуславливает необходимость проведения всесторонних исследований. Многокомпонентный, неоднородный и неизвестный состав размещенных отходов определяет необходимость проведения большого числа анализов и широкого круга исследований. Размещенные на полигонах отходы могут содержать в своем составе десятки и сотни химических элементов, различных соединений, органических загрязняющих веществ.

### **Состав и свойства размещенных отходов**

С момента размещения промышленных, строительных и бытовых отходов на полигонах осадка сточных

<sup>5</sup> ГОСТ Р 56598-2015. Ресурсосбережение. Обращение с отходами. Общие требования к полигонам для захоронения отходов.

вод на иловых площадках, выноса вскрышных и/или вмещающих горных пород на поверхность из глубины в районах разработки месторождений полезных ископаемых начинаются процессы преобразования этих субстратов.

Исходный субстрат в каждом конкретном случае, проходя ряд стадий преобразования, приобретает признаки окружающих природных экосистем, например, природных зональных почв, зональной растительности. Однако специфичный состав отходов на ряде объектов, отличающийся от природных почв: избыточная кислотность или щелочность, значительная засоленность, наличие токсичных элементов и соединений в больших количествах, рельеф участка и т. п. – существенно влияет на формирующиеся новые экосистемы, определяя поселение и развитие наиболее адаптированных видов пионерных растений, формирование примитивных почв. Существенное значение имеет такой показатель, как растворимость присутствующих в отходах элементов и соединений, их миграционная способность.

### **Природно-климатические условия местности**

Такие особенности, как сухость (аридность) климата или, наоборот, влажность (гумидность), обуславливают возможность различий в протекании процессов. Количество и характер выпадающих осадков, промывной, непромывной или иной тип водного режима, относительно плоский или пересеченный рельеф местности, крутизна откосов отвалов с размещенными отходами и другие факторы обуславливают различную скорость трансформации свойств отходов.

Ветровой режим может играть двоякую роль, обуславливая перенос пыли и загрязняющих веществ на значительное расстояние от источника их образования (отрицательное влияние), одновременно способствует переносу семян растений ветровым потоком от естественных участков и самозаращению нарушенных участков (положительное влияние).

Сложившийся рельеф, образовавшийся при складировании отходов, существенным образом влияет на дальность распространения ЗВ и площадь загрязнения, обуславливая перенос растворимых соединений на значительные расстояния от мест складирования отходов.

Количество выпадающих осадков, их испаряемость и температура воздуха являются основными параметрами, характеризующими климатические особенности в различных регионах страны. В условиях Северо-Запада, в частности – Ленинградской области, количество осадков значительно превышает величину испаряемости. В этой климатической зоне преобладает водный режим промывного типа. При таком типе водного режима в ходе весеннего снеготаяния,

при осенних дождях, а в случае значительных атмосферных осадков и в летнее время вся толща отходов пропитывается водой. Превышение выпадающих атмосферных осадков над испарением способствует миграции загрязняющих веществ вниз по профилю и загрязнению поверхностных, грунтовых и подземных вод. Вынос растворимых соединений происходит не только с глубинным стоком, но и через боковой сток. Уровень грунтовых вод в условиях северо-запада из-за обилия выпадающих осадков и ограниченной возможности их испарения находится относительно близко к поверхности.

В таких условиях применительно, например, к полигону отходов с размещенными органическими и минеральными отходами, куда имеется доступ воздуха, можно констатировать следующее. Большое количество выпадающих осадков будет способствовать проникновению влаги в тело полигона. В условиях достаточной или избыточной влажности органическая часть отходов в верхних слоях захороненных отходов, куда имеется доступ воздуха, будет разлагаться по аэробному типу (метановое брожение). Растворимые формы минеральных и органических веществ могут проникать с влагой все глубже и глубже, вызывая загрязнение подземных вод, все большее со временем по мере гидролиза веществ. При обилии осадков объекты НЭВ с размещенными минеральными и органическими отходами относятся к объектам повышенной опасности, поскольку на протяжении ряда лет являются местом газообразования и отрицательного влияния на прилегающие экосистемы загрязненных вод вследствие их миграции. Скорость протекающих изменений определяется не только составом и свойствами самих отходов, природно-климатическими условиями местности, но и сроком размещения отходов.

### **Время нахождения отходов на открытом воздухе**

Наряду с составом и свойствами отходов и природно-климатическими условиями местности, существенным образом влияют как на сами отходы, так и состояние прилегающих экосистем растительность, другие живые организмы, почвы, состояние атмосферного воздуха. Со временем происходит окисление, выщелачивание, деградация и миграция загрязняющих веществ, синтез новых веществ в результате взаимодействия растворимых соединений, изменение токсичности (снижение или увеличение). Нарушенная система стремится к исходному состоянию. Но этот процесс длителен, иногда занимает десятки лет, и этот фактор влияет на возможность и сроки целевого использования земель, занятых объектами НЭВ.

Таким образом, скорость и направленность изменений отходов обуславливаются комплексом факторов: составом и свойствами размещенных отходов, при-

родно-климатическими условиями местности, в которой они расположены, временем (длительностью) нахождения их на поверхности. Эти факторы в совокупности влияют на процессы, протекающие в отходах, и в конечном счете определяют все многообразие состояний техногенных экосистем на объектах НЭВ, степень их опасности.

Оценка состояния объекта НЭВ должна начинаться с полевого обследования участка и прилегающей территории.

### **Полевое обследование**

Полевое обследование объекта накопленного экологического вреда основывается на визуальной оценке и проводится с целью определить реальное состояние объекта. Предварительно уточняются в фондовых муниципальных материалах сведения об образовании полигона, уточняются виды складированных в прошлом отходов (бытовые, промышленные, строительные), возможная степень их отрицательного влияния на окружающую среду.

В полевых условиях оценивается общее состояние растительного покрова (при его наличии), устанавливается проективное покрытие (фрагментарное или сплошное, процент покрытия), фиксируются изменения природной среды, прежде всего биоты, появление отклонений от нормального обычного состояния, устанавливаются виды древесных, кустарниковых и травянистых растений, естественно поселившихся на отвалах, фиксируются изменения в их морфологическом состоянии, учитывается биопродуктивность на разных участках.

Важными факторами жизнестойкости растений являются природно-климатические условия и биологические особенности самих растений. В основе же различного состояния фитоценозов в пределах одного объекта лежат, прежде всего, различия в эдафических (почвенных) показателях, обеспечивающих появление и биологическую устойчивость растений на одних участках и их отсутствие или гибель – на других. Плохой рост и развитие растений на отвалах отходов могут быть обусловлены не только токсичностью субстрата, его засолением, низкими или высокими значениями pH, высоким уровнем содержания токсичных органических соединений и тяжелых металлов, но и неблагоприятным гранулометрическим составом почвогрунтов, их каменистостью, значительной плотностью, затрудняющей проникновение корней растений в глуболежащие горизонты. При обследовании важно учитывать рельеф участка, наличие и состояние водных источников (около дренажные и фильтратные канавы) как на самом объекте, так и на прилегающей территории.

При полевом обследовании производится отбор жидких и твердых проб, в том числе донных отложе-

ний, для последующих лабораторных исследований: химического анализа и экотоксикологической оценки.

### Химический анализ проб

Традиционное изучение состояния природной среды обычно основывается на количественном определении содержания загрязняющих веществ и сравнении полученных результатов с предельно допустимыми (ПДК) и ориентировочно допустимыми концентрациями (ОДК) загрязняющих веществ в природных средах: почве, воде, атмосферном воздухе<sup>6</sup>. Однако показатели ПДК и ОДК разработаны и утверждены для ограниченного количества ЗВ. В этом случае состояние объекта, степень его отклонения от нормы следует оценивать путем сравнения полученных показателей по анализу проб с фоновыми показателями содержания ЗВ в пробах почв, грунтов, природной воды, отобранных вне зоны влияния объекта НЭВ.

Следует отметить, что многокомпонентный, непостоянный и неизвестный состав отходов обуславливает необходимость проведения большого количества анализов. При этом существует некая неопределенность в изучении размещенных отходов и выборе элементов и соединений для анализа. Так, например, при выяснении уровня загрязнения и определении содержания химических элементов и органических соединений в отходах можно определить десятки химических элементов и даже сотни загрязняющих веществ, но основным загрязнителем может оказаться тот элемент или те соединения, которые не определялись в анализируемой пробе, но которые обуславливают токсичность среды в конечном счете. Загрязняющие вещества, например тяжелые металлы, органические соединения, несмотря на наличие их в количествах, превышающих ПДК и ОДК, могут находиться в природной среде в различных формах, различающихся по миграционной способности. В этом случае их отрицательное влияние или относительная безопасность определяются не валовыми формами содержания металлов и соединений, а их подвижными формами, способностью образовывать менее или более токсичные соединения в результате взаимодействия присутствующих веществ.

Установлено, что ни один отдельно взятый фактор воздействия не позволяет оценить полностью экологическую ситуацию на локальной территории (муниципальное поселение, локальный водосборный бассейн), поскольку его эффект во многом зависит от устойчивости экосистем к индивидуальным особенностям этих воздействий. Дополнительную трудность создает неустойчивый, динамический характер

пространственной локализации техногенных загрязнений от объектов НЭВ. Современное состояние компонентов природных сред в районах накопленного экологического вреда отражает многолетнюю историческую трансформацию природно-территориальных комплексов. На исследуемых нами территориях проявились специфические условия, способствующие возникновению разнообразных по типологии объектов НЭВ.

Поэтому в последние годы наряду с оценкой состояния природной среды, основанной на методах полевого обследования объектов НЭВ и химического анализа проб, отобранных на локальных участках в зонах размещения отходов, широкое применение находят методы биотестирования проб.

### Биотестирование

Многокомпонентность и неизвестность полного химического состава отходов, находящихся в объектах НЭВ, ограниченное число разработанных и утвержденных ПДК и ОДК тяжелых металлов и химических соединений в компонентах природной среды, большие затраты времени, труда и средств на осуществление химических анализов предопределяют необходимость поиска и использования дополнительных альтернативных методов оценки состояния этих объектов.

Биотестирование – процедура установления токсичности среды с помощью тест-культур, сигнализирующих об опасности независимо от того, какие вещества и в каком сочетании вызывают изменения жизненно важных функций у тест-культур. Благодаря простоте, оперативности и доступности биотестирование получило широкое признание во всем мире, и его все чаще используют наряду с методами аналитической химии. Оно включено в систему контроля природной среды на основе нормативного документа «Критерии отнесения отходов к классам...»<sup>7</sup>

В настоящее время биотестирование считается одним из наиболее эффективных методов интегральной оценки токсичности загрязненных почв, почвогрунтов, отходов, донных отложений, различных вод (сточных, дренажных, природных), где могут накапливаться различные токсичные вещества (тяжелые металлы, нефтепродукты, пестициды и другие ЗВ). Результаты исследований по биотестированию различных отходов и загрязненных природных сред освещены во многих научных публикациях, как отечественных, так и зарубежных [3, 5–9].

Исследования, проведенные нами на разных объектах НЭВ, показали, что методы биотестирования с использованием различных тест-культур, являются

<sup>6</sup> СанПиН 1.2.3685-21. Гигиенические нормативы и требования к безопасности и/или безвредности для человека факторов среды обитания.

<sup>7</sup> Приказ Минприроды России от 04.12.2014 № 536. Критерии отнесения отходов к I–V классам опасности по степени негативного воздействия на окружающую среду.

достаточно чувствительными, и с их помощью можно обнаружить интегральную токсичность проб, отобранных на этих объектах [1]. При проведении биотестирования с учетом различной чувствительности тест-культур к ЗВ нами использовались гидробионты (дафнии, водоросли, хирономиды, икринки аквариумных рыб, инфузории); высшие растения (семена овса посевного, пшеницы мягкой, клевера лугового и других видов), а также млекопитающие (мыши, крысы). Биотестирование на дафниях, водорослях, инфузориях, семенах высших растений проводилось в испытательной аналитической лаборатории НИЦЭБ РАН СПб ФИЦ РАН (Аттестат аккредитации RA.RU.21HC58) с использованием аттестованных методик элюатного и контактного биотестирования<sup>8, 9, 10, 11, 12</sup>. Биотестирование на икринках аквариумных рыб проводилось согласно методике № 695, утвержденной Росрыболовством<sup>13</sup>.

Установлено, что ни один вид не является универсальным индикатором для оценки состояния природной среды в целом, предпочтительна серия биотестов. Оценка токсичности пробы при использовании нескольких тест-культур осуществляется по наиболее чувствительному варианту. Выявлено, что один и тот же отход может быть отнесен к различным классам опасности по результатам биотестирования. Установлено, что методы контактного фитотестирования часто оказываются более чувствительными к ЗВ, присутствующим в объектах НЭВ, и поэтому должны быть включены в оценку экологического состояния объектов.

<sup>8</sup> МР 2.1.7.2297-07. Обоснование класса опасности отходов производства и потребления по фитотоксичности. М.: Федеральный центр гигиены и эпидемиологии Роспотребнадзора; 2008.

<sup>9</sup> ПНД ФТ 14.1:2:3:4.12-06 Т 16.1:2:2:2.3:3.9-06. Методика измерений количества *Daphni magna Straus* для определения острой токсичности питьевых, пресных природных и сточных вод, водных вытяжек из грунтов, почв, осадков сточных вод, донных отложений, отходов производства и потребления методом прямого счета.

<sup>10</sup> ПНД ФТ 14.1:2:3:4.10-04 Т 16.1:2:2:2.3:3.7-04. Методика измерений оптической плотности культуры водоросли хлореллы *Chlorella vulgaris Beijer* для определения токсичности питьевых, пресных природных и сточных вод, водных вытяжек из грунтов, почв, донных отложений, осадков сточных вод, отходов производства и потребления.

<sup>11</sup> ПНД ФТ 14.1:2:3:4.2-98 (ред. 2015) ФР 1.39.2015.19242. Методика определения токсичности проб природных, питьевых, хозяйственно-питьевых, хозяйственно-бытовых сточных, очищенных сточных, сточных, талых, технологических вод экспресс-методом с применением прибора серии «Биотестер».

<sup>12</sup> ФР 1.39.2006.02264. СПб., 2009. Методика выполнения измерений всхожести семян и длины корней проростков высших растений для определения токсичности техногенно-загрязненных почв.

<sup>13</sup> Методические указания по разработке нормативов качества воды водных объектов рыбохозяйственного значения, в том числе нормативов предельно допустимых концентраций вредных веществ в водах водных объектов рыбохозяйственного значения. Утв. Росрыболовством № 695 от 04.08.2009 (с изменениями от 22.13.2016).

Проведенные нами исследования показали, что на объектах накопленного вреда окружающей среде при сложном составе размещенных отходов, методы биотестирования проб должны быть обязательными и приоритетными видами анализа, позволяющими оценить экологическое состояние объекта. Это положение нуждается во включении в соответствующие нормативные документы.

## Заключение

Актуальность проблемы идентификации и устранения накопленного в прошлом экологического вреда как элемента обеспечения экологической безопасности административно-территориальных образований признана приоритетной как с позиций научных исследований, так и практики управления охраной окружающей среды в России и за рубежом. Комплексная оценка состояния объектов НЭВ является необходимым условием для установления правильности и полноты намечаемых реабилитационных мероприятий.

Полевое обследование ряда объектов НЭВ, химический анализ отобранных проб и проведенное биотестирование на живых организмах разного уровня организации позволяют оценить степень негативного влияния отходов на окружающую среду, установить класс опасности отходов, наметить мероприятия по оптимизации техногенных ландшафтов и целевому использованию земель.

Анализ экологической ситуации и химических свойств складированных на полигоны отходов, проведение биотестирования проб показали нецелесообразность хозяйственного использования этих территорий в первые годы после окончания складирования отходов. На Северо-Западе РФ в условиях промывного водного режима загрязняющие вещества, находящиеся в теле полигонов, на протяжении многих лет являются источником повышенной опасности для окружающей среды и даже после закрытия (проведения консервации/рекультивации) названные объекты могут представлять значительную потенциальную опасность загрязнения окружающей среды вследствие высокой миграции загрязняющих веществ и газообразования в теле объекта при разложении отдельных компонентов отходов.

Несомненно, наиболее важным направлением является поиск направлений и технологий по переработке и утилизации отходов. Это позволит сократить площади земель, отводимых под их складирование, а проведение рекультивации земель на отвалах отходов – вернуть в производственный процесс утраченные земли.

*Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования РФ FFZF-2022-0014.*

## Литература

### Список русскоязычной литературы

1. Бардина ТВ, Чугунова МВ, Кулибаба ВВ, Бардина ВИ. Оценка экологического состояния почвогрунтов рекультивированного карьера с использованием методов биотестирования. *Биосфера*. 2020;12:1-11. <http://21bs.ru/index.php/bio/article/view/539>.
2. Питулько ВМ, Кулибаба ВВ. Реновация природных систем и ликвидация объектов прошлого экологического ущерба. М: ИНФРА-М; 2017.
3. Олькова АС. Актуальные направления развития методологии биотестирования водных сред. *Вода и экология: проблемы и решения*. 2018;2:40-50. DOI: 10.23968/2305-3488.2018.20.2.40-50.
4. Соловьянов АА, Чернин СЯ. Ликвидация накопленного вреда окружающей среде в Российской Федерации. М.: Наука; 2017.
5. Терехова ВА. Биотестирование экотоксичности почв при химическом загрязнении: современные подходы к интеграции для оценки экологического состояния (обзор). *Почвоведение*. 2022;(5):1-14.
3. Olkova AS. [Current trends in the development of the methodology of bioassay aquatic environments]. *Voda i Ekologiya Problemy i Resheniya*. 2018;2:40-50. DOI: 10.23968/2305-3488.2018.20.2.40-50. (In Russ.)
4. Solovyanov AA, Chernin SYa. *Likvidatsiya Nakoplennoego Vreda Okruzhayushey Srede v Rossiyskoy Federatsii*. [Elimination of Accumulated Harm to the Environment in the Russian Federation]. Moscow: Nauka; 2017. (In Russ.)
5. Terekhova VA. [Biotesting of soil ecotoxicity under chemical pollution: modern approaches to integration for assessing the ecological state (review)]. *Pochvovedeniye*. 2022;(5):1-14. (In Russ.)
6. Bardina TV, Chugunova MV, Kulibaba VV, Polyak YM, Bardina VI, Kapelkina LP. Applying bioassay methods for ecological assessment of the soils from the brownfield sites. *Water Air Soil Pollut*. 2017;228:351. DOI: 10.1007/s11270-017-3521-3.
7. Hagner M, Romantschuk M, Penttinen OP, Egfors A, Marchand C, Augustsson A. Assessing toxicity of metal contaminated soil from glassworks sites with a battery of biotests. *Sci Total Environ*. 2018;613:30-8. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2017.08.121.
8. Matejczyk M, Grazyn AP, Nalecz-Jawecki G, Ulfik K, Markowska-Szczupak A. 2011. Estimation of the environmental risk posed by landfills using chemical, microbiological and ecotoxicological testing of leachates. *Chemosphere*. 82:1017-23. DOI: 10.1016/j.chemosphere.2010.10.066.
9. Nyholm N, Källqvist T. Methods for growth inhibition toxicity tests with freshwater algae. *Environ Toxicol Chem*. 1989;8:689-703. DOI: 10.1002/etc.5620080807.

### Общий список литературы/References

1. Bardina TV, Chugunova MV, Kulibaba VV, Bardina VI. [The use of biological testing approaches to assessing the ecological conditions of soils in a reclaimed surface mine]. *Biosfera*. 2020;12:1-11. <http://21bs.ru/index.php/bio/article/view/539>. (In Russ.)
2. Pitulko VM, Kulibaba VV. *Renovatsiya Prirodnykh Sistem i Likvidatsiya Obyektov Proshlogo Ekologicheskogo Uscherba*. [Renovation of Natural Systems and Elimination of Objects of Past Environmental Damage]. Moscow: INFRA-M; 2017. (In Russ.)



# ФИТОПАТОГЕННЫЕ БАКТЕРИИ РОДОВ *DICKEYA* И *PECTOBACTERIUM*: ОСОБЕННОСТИ ПАТОГЕННОГО ПРОЦЕССА И ВОЗМОЖНЫЕ МЕТОДЫ ЗАЩИТЫ КАРТОФЕЛЯ

М.Д. Ерохова\*, М.А. Кузнецова\*\*

Всероссийский НИИ фитопатологии, Московская область, Россия

Эл. почта: \* [maria.erokhova@gmail.com](mailto:maria.erokhova@gmail.com); \*\* [mari.kuznetsova@gmail.com](mailto:mari.kuznetsova@gmail.com)

Статья поступила в редакцию 25.05.2023; принята к печати 05.07.2023

Черная ножка картофеля (возбудители *Pectobacterium* и *Dickeya* spp.) считается опаснейшим заболеванием картофеля и многих овощных и декоративных культур. Альтернативными растениями-хозяевами для бактерий *Pectobacterium* и *Dickeya* spp. могут быть сорные растения. В статье описаны эпидемиология, биологические особенности, комплекс мероприятий по интегрированной защите от данных фитопатогенов (добровольная сертификация посадочного материала, в котором отсутствуют фитопатогены, соблюдение строгих стандартов гигиены, а также агротехнические приемы, способствующие активному развитию сельскохозяйственных культур, и, в то же время, неблагоприятные для сохранения, накопления и передачи инфекции). Также детально приведена информация об имеющихся источниках инфекции.

**Ключевые слова:** картофель; черная ножка; мягкая гниль; сертификация; интегрированная защита от болезней.

## PHYTOPATHOGENIC BACTERIA OF THE GENERA *DICKEYA* AND *PECTOBACTERIUM*: CHARACTERISTICS OF PATHOGENESIS AND APPROACHES TO PROTECTING POTATO CROPS THEREFROM

M.D. Yerokhova\*, M.A. Kuznetsova\*\*

All-Russia Research Institute of Phytopathology, Moscow Oblast, Russia

Email: \* [maria.erokhova@gmail.com](mailto:maria.erokhova@gmail.com); \*\* [mari.kuznetsova@gmail.com](mailto:mari.kuznetsova@gmail.com)

Potato blackleg disease, which is caused by *Pectobacterium* and *Dickeya* spp., affects potato and many vegetables and ornamental plants. A wide range of alternative hosts of the bacterial pathogens is found among weed species. The present paper reviews the current information on epidemiology, biological traits, and plant disease management practices related to potato black leg disease, including voluntary certification of plant pathogen-free tubers for planting, hygiene practices in place, and the agronomic techniques that increase crop resilience and do not favor infectious agents survival and transmission. Detailed information on the sources of the infection is provided.

**Keywords:** potato, blackleg disease, soft rot, certification, integrated disease management.

### Вредоносность бактерий из родов *Dickeya*, *Pectobacterium* на картофеле

Фитопатогенные некротрофные бактерии *Dickeya* и *Pectobacterium* spp. (грамотрицательные палочки с перитрихальным жгутикованием) опасны для многих сельскохозяйственных культур<sup>2</sup> [1, 3–8]. В связи с большой вредоносностью на семенном картофеле этим фитопатогенным бактериям присвоен статус РНКВО (регулируемый некарантинный вредный организм) на родовом уровне<sup>3</sup> в 2019 году в странах

<sup>2</sup> EPPO. *Dickeya dianthicola*. EPPO Datasheets on Pests Recommended for Regulation; 2023.

<sup>3</sup> EPPO. EPPO Global Database; 2023. (Accessed 2023-02-27).

ЕС (Приложение IV) и в 2020 году в Великобритании (Приложение IV Часть F). Потери урожая от черной ножки на картофеле могут достигать 40–50%, а в годы эпифитотий – до 80%. Выбраковка клубней, пораженных черной ножкой, приводит к понижению в категории семенного картофеля. В дальнейшем потери урожая картофеля закладываются в стоимость реализуемого картофеля для конечного потребителя.

Высокий фитосанитарный риск *Dickeya*, *Pectobacterium* для семенного картофеля и их высокая вредоносность обусловлены рядом факторов:

- Широкий спектр возбудителей на видовом уровне, определение которых до вида возможно только в специализированных (аккредитованных) диагности-

ческих лабораториях, проводящих молекулярную диагностику. Такое видовое многообразие осложняет своевременное выявление бактерий в семенном материале картофеля, что приводит к накоплению бактериальной инфекции как на поле, так и в картофелехранилище. Информация о видовой структуре популяций *Dickeya* и *Pectobacterium* необходима при проведении популяционного мониторинга и может быть использована в будущем при разработке систем принятия решений для борьбы с черной ножкой на отдельно взятом поле.

- Интенсификация и глобализация торговли семенным картофелем в условиях несоблюдения экспортных и импортных регламентаций при отсутствии статуса регулируемых организмов в некоторых странах и торговых блоках, что привело к появлению и широкому распространению новых более агрессивных видов, а также к появлению более вредоносной множественной инфекции при поражении несколькими видами бактериальных фитопатогенов.

- Особенности протекания инфекционного процесса на картофеле: болезнь поражает все части растения и вредоносна во все фазы роста картофеля. Бактериальные фитопатогены способны быстро размножаться в благоприятных условиях и увеличивать инфекционную нагрузку в течение относительно короткого времени. Бактерии быстро распространяются и легко передаются от растения к растению.

Своевременное выявление черной ножки и проведение защитных мероприятий осложняется бессимптомным проявлением заболевания на ранних стадиях, а также отсутствием действенных химических средств защиты.

Для эффективной защиты картофеля от черной ножки необходимо всестороннее применение интегрированной защиты от болезни, как на уровне отдельных хозяйств, так и в масштабе страны всеми участниками технологической цепочки выращивания картофеля, и на всех этапах производства.

### **Фитосанитарный статус бактерий *Dickeya* и *Pectobacterium* spp. на картофеле и перечень их растений-хозяев**

Во многих европейских странах статус РНКВО для *Dickeya* и *Pectobacterium* позволил подготовить нормативную базу для регулирования их присутствия в семенном картофеле, установив нулевые допуски для них в предбазисном и базисном семенном картофеле. Это позволило создать в европейских странах мощную сеть лабораторий<sup>4</sup> для проведения государственного мониторинга на выявление и распространение

<sup>4</sup> European Union National Reference Laboratories for Public Bacteriology <https://eur1planthealth.nl/file/download/bee98238-aa3d-4edb-804c-e8ab0a11520a/nrl-addresses-for-public-bacteriology.pdf>

бактерий как в самом семенном картофеле, так и в сорной растительности и водных источниках.

Кроме картофеля, бактерии из родовых комплексов *Dickeya* и *Pectobacterium* поражают множество других видов растений. Среди растений-хозяев есть овощные культуры, картофель и многие декоративные культуры (табл. 1) [15]. В большей части спектр растений-хозяев включает двудольные растения.

В течение жизненного цикла бактерии *Dickeya* и *Pectobacterium* способны колонизировать не только картофель, но и дикорастущие растения.

В Израиле были обнаружены 12 видов сорных растений, в которых содержалась бактериальная инфекция, но отсутствовали симптомы заболевания: сыть круглая (*Cyperus rotundus*), заразиха египетская (*Orobanchae aegyptiaca*), ширица колючая (*Amaranthus spinosus*), горец хвощевидный (*Polygonum equisetiforme*), марь (*Chenopodium* sp.), гелиотроп (*Heliotropium* sp.), василек иберийский (*Centaurea iberica*), сорго алеппское (*Sorghum haepense*), Мальва никаеенсис (*Malva nicaeensis*), свиной пальчатый (*Cynodon dactylon*), ширица жминда (*Amaranthus blitum*) и паслен лохолистный (*Solanum elaeagnifolium*) [15].

В другом израильском исследовании фитопатогены были обнаружены в горце хвощевидном (*Polygonum equisetiforme*), васильке простирающемся (*Centaurea procurrans*), осоте огородном (*Sonchus oleraceus*), плевеле жестком (*Lolium rigidum*), канареечнике короткоколосом (*Phalaris brachystachys*), овсе стерильном (*Avena sterilis*), мальве никаеенсис (*Malva nicaeensis*), ширице жминдовидной (*Amaranthus blitoides*), маре стенной (*Chenopodium murale*), хрозопоре красильной (*Chrozophora tinctoria*), заразихе египетской (*Orobanchae aegyptiaca*), эрукарии носатой (*Erucaria rostrata*) [15].

Помимо растений, *Pectobacterium* и *Dickeya* способны заселять другие экологические ниши: источники воды, насекомых и почву.

### **Особенности патогенеза заболеваний, вызываемых бактериями *Dickeya* и *Pectobacterium* spp.**

*Dickeya* и *Pectobacterium* представлены некротрофными грамотрицательными неспорообразующими бактериями и факультативными анаэробами. Основными факторами их вирулентности являются внеклеточные ферменты, разрушающие клеточную стенку, – пектиназы, протеазы и целлюлаза [17]. Отмечается, что за формирование всего спектра симптомов на растении у пектолитических бактерий отвечают не только данные ферменты, но и другие факторы вирулентности (например, вещества, обуславливающие устойчивость к окислительному стрессу). Особенностью этих бактерий является наличие особой

регулирующей системы «чувство кворума» (quorum sensing): экспрессия генов, отвечающих за выработку факторов вирулентности в достаточном количестве, происходит только при достижении определенного количества бактерий в растительной ткани ( $10^2$ – $10^3$  клеток/мл экстракта кожуры) [14] и  $10^4$  КОЭ/г растительной ткани [12]. И только после достижения этого порога бактерии начинают вырабатывать ферменты, разрушающие клеточную стенку. Образование разрушающих клеточную стенку внеклеточных ферментов приводит к деструкции растительной ткани и, как следствие, к появлению симптомов на клубнях (загниванию клубней при поражении паренхимы). В дальнейшем пораженные клубни заселяются вторичными пектолитическими бактериями, развитие которых дает неприятный запах.

Наличие ферментов, разрушающих клеточную стенку, является достаточно хорошим биомаркером текущего патологического процесса и помогает *in vitro* выявлять гены-регуляторы, отвечающие за выработку данных ферментов и других факторов патогенности. Сообщается о проведении модельных опытов, позволяющих регулировать экспрессию генов факторов вирулентности, что в будущем может быть использовано для предотвращения начала заболевания [17].

Как оппортунистические микроорганизмы *Dickeya*, *Pectobacterium* поражают в первую очередь ослабленные растения с низким уровнем устойчивости. Имунный ответ растений может быть ослаблен в условиях стресса, вызванного как недостатком кислорода (в анаэробных условиях), что часто можно наблюдать при избыточном орошении, так и при большом дефиците влаги и высоких температурах воздуха ( $28^\circ\text{C}$  и выше), а также при нарушении условий хранения клубней (образование конденсата) и др.

### Источники инфекции на картофеле для бактерий из рр. *Dickeya*, *Pectobacterium*

Источниками инфекции для первого полевого поколения высших категорий семенного картофеля являются:

вода, содержащая бактериальную инфекцию (вода для орошения, почвенная влага, поверхностные воды; мелкие капли дождя; мелкие капли с куч выбракованных клубней картофеля);

насекомые, нематоды. Считается, что некоторые насекомые рода *Delia* могут переносить пектолитические бактерии с гниющих клубней на здоровые растения. Также фитопатогенные бактерии были обнаружены в большом количестве в насекомых *Hyalesthes obsoletus* (Hemiptera: Cixiidae) и *Bactrocera dorsalis* (Diptera: Tephritidae) [15];

ризосфера дикорастущих и сельскохозяйственных растений (в особенности из семейства Крестоцвет-

ных). В дикорастущих растениях бактерии могут сохраняться в форме латентной инфекции;

контаминированная сельскохозяйственная техника, а также ящики для хранения, сортировщики и т. д.;

почвенная инфекция (дольше всего в почве сохраняется *P. carotovorum*, при сравнении с *P. atrosepticum* и *Dickeya* spp.). Потенциал почвенной инфекции зависит от множества биотических и абиотических факторов. Так, исследования в Нидерландах выявили, что изоляты *Dickeya* из картофеля и гиацинта выживали не более 7 дней, когда их добавили в различные почвы при  $6^\circ\text{C}$  и 50% влажности почвы. В то время как изоляты *Pectobacterium* выживали 42 дня. Но в целом почва является *Dickeya* и *Pectobacterium* неблагоприятной средой [15].

Установлено, что при ротации севооборота около 5 лет бактерии, вызывающие черную ножку, не выживают [11]. Показано, что монокультурное выращивание картофеля многократно увеличивает риск накопления картофельных цистообразующих нематод, грибов *Verticillium dahliae*, *Sclerotinia* sp., *Alternaria* sp., *Rhizoctonia solani*, оомицетов *Phytophthora infestans*, поражение которыми способствует инфицированию бактериальными фитопатогенами.

Оптимальными предшественниками картофеля для снижения уровня почвенной бактериальной и грибной инфекции являются озимая пшеница и викоовсяная смесь, которые не поражаются бактериальными и многими грибными фитопатогенами. Для снижения почвенной инфекции, а также пропагул многих сорняков широко популяризируется выращивание сидеральных культур в качестве биофумигантов (например, крестоцветные растения и сорго *Sorghum vulgare*) [1] и покровных культур. Однако проведение биофумигации с использованием вышеуказанных растений должно проводиться с соблюдением всех регламентов [1, 9], в противном случае результат может быть отрицательным. Грамотное проведение биофумигации с соблюдением всех регламентов способствует не только накоплению органического вещества в почве, но и усилению биологической активности антагонистических микроорганизмов [1, 9]. Кроме того, выращивание сидеральных культур прямо влияет на плодородие почвы благодаря улучшению ее характеристик (структура, мобильность и усвояемость некоторых элементов), уменьшает вымывание азота из почвы, а также уменьшает засоренность поля многими сорными растениями через конкуренцию с ними за питательные вещества и аллелопатическое взаимодействие<sup>5</sup>.

Основными источниками первичной инфекции для полевых поколений семенного картофеля (кроме первого) являются зараженные клубни (с симптомами или с латентной инфекцией).

<sup>5</sup> Agriculture and Horticulture Development HDB (2023) Cover crops <https://ahdb.org.uk/>

Перечень известных растений-хозяев для основных видов *Pectobacterium* и *Dickeya* [15]

Вид патогена	Растения-хозяева среди сельскохозяйственных культур
<b><i>Pectobacterium</i> spp.</b>	
<i>P. atrosepticum</i>	Репа <i>Brassica rapa</i> , подсолнечник <i>Helianthus annuus</i> , баклажан <i>Solanum melongena</i> , картофель <i>Solanum tuberosum</i> , <i>Zantedeschia aethiopica</i>
<i>P. carotovorum</i>	<i>Abelmoschus esculentus</i> , чеснок <i>Allium sativum</i> , <i>Artemisia absinthium</i> , капуста огородная <i>Brassica oleracea</i> , <i>Cichorium intybus</i> , <i>Citrellus lanatus</i> , огурец <i>Cucumis sativus</i> , <i>Cynara cardunculus</i> , морковь обыкновенная <i>Daucus carota</i> , <i>Echonipsis chamaecereus</i> (syn. <i>Chamaecereus silvestrii</i> ), <i>Fritillaria imperialis</i> , <i>Hawthoria</i> , <i>Ipomoea batatas</i> , <i>Kalanchoe tubiflora</i> , латук посевной <i>Lactuca sativa</i> , <i>Musa sp.</i> , <i>Opuntia sp.</i> , <i>Orostachys japonica</i> , <i>Orostachys malacophylla</i> , <i>Papaver somniferum</i> , <i>Peperomia obtusifolia</i> , <i>Peperomia caperata</i> , <i>Plectranthus australis</i> , <i>Pilea cadierei</i> , <i>Pinellia ternata</i> , <i>Rheum rhabarbarum</i> , <i>Silybum marianum</i> , <i>Saintpaulia ionantha</i> , томат <i>Solanum lycopersicum</i> , баклажан <i>Solanum melongena</i> , картофель <i>Solanum tuberosum</i> , <i>Spathiphyllum wallisii</i> , <i>Typhonium giganteum</i>
<i>P. brasiliense</i>	Свекла обыкновенная <i>Beta vulgaris</i> , капуста огородная <i>B. oleracea</i> , перец стручковый <i>Capsicum annuum</i> , <i>Citrullus lanatus</i> , огурец <i>C. sativus</i> , тыква обыкновенная <i>Cucurbita pepo</i> , <i>Cynara cardunculus</i> , <i>Neobuxbaumia tetetzo</i> , табак обыкновенный <i>Nicotiana tabacum</i> , редька посевная <i>Raphanus sativus</i> , томат <i>Solanum lycopersicum</i> , картофель <i>Solanum tuberosum</i>
<i>P. parmentieri</i>	Картофель <i>S. tuberosum</i>
<i>P. peruviansе</i>	Картофель <i>S. tuberosum</i>
<i>P. polaris</i>	Картофель <i>S. tuberosum</i>
<i>P. punjabense</i>	Картофель <i>S. tuberosum</i>
<i>P. versatile</i>	Лук-порей <i>Allium porrum</i> , капуста огородная <i>B. oleracea</i> , цикорий обыкновенный <i>Cichorium intybus</i> , артишок настоящий <i>Cynara scolymus</i> , хризантема <i>Chrysanthemum sp.</i> , цикламен <i>Cyclamen sp.</i> , морковь обыкновенная <i>D. carota</i> , гиацинт <i>Hyacinthus orientalis</i> , ирис <i>Iris sp.</i> , латук посевной <i>L. sativa</i> , примула <i>Primula sp.</i> , картофель <i>Solanum tuberosum</i>
<i>P. wasabiae</i>	Капуста огородная <i>B. oleracea</i> , <i>Eutrema japonicum</i> , <i>Ipomoea batatas</i> , томат <i>S. lycopersicum</i> , баклажан <i>Solanum melongena</i>
<b><i>Dickeya</i> spp.</b>	
<i>D. aquatica</i>	Выделен из воды, морковь обыкновенная <i>D. carota</i>
<i>D. chrysanthemi</i>	<i>Agave cupreata</i> , хризантема <i>Chrysanthemum sp.</i> , цикорий обыкновенный <i>C. intybus</i> , <i>Euphorbia sp.</i> , <i>Kalanchoe sp.</i> , <i>Parthenium sp.</i> , баклажан <i>S. melongena</i> , <i>Vanda sp.</i>
<i>D. dadantii</i> subsp. <i>dadantii</i> и subsp. <i>dieffenbachiae</i>	<i>Amorphophallus konjac</i> , <i>Anubias barteri</i> , репа <i>B. rapa</i> , <i>Daucus carota</i> , <i>Euphorbia pulcherrima</i> , <i>Fragaria sp.</i> , <i>Ipomoea batatas</i> , <i>Kalanchoe sp.</i> , яблоня домашняя <i>Malus domestica</i> , <i>Malus pumila</i> , <i>Musa sp.</i> , <i>Phalaenopsis aphrodite</i> , филодендрон <i>Philodendron</i> , сенполия <i>Saintpaulia ionantha</i> , картофель <i>Solanum tuberosum</i> , <i>Tagetes patula</i> , <i>Vanilla planifolia</i> , кукуруза <i>Zea mays</i>
<i>D. dianthicola</i>	Бегония Бертини <i>Begonia bertinii</i> , хризантема садовая <i>Chrysanthemum morifolium</i> , цикорий обыкновенный <i>C. intybus</i> , артишок настоящий <i>Cynara scolymus</i> , георгина <i>Dahlia sp.</i> , гвоздика садовая <i>Dianthus caryophyllus</i> , гиацинт <i>Hyacinthus sp.</i> , каланхоэ <i>Kalanchoe sp.</i> , томат <i>Lycopersicon esculentum</i> , <i>Sedum sp.</i> , картофель <i>S. tuberosum</i>
<i>D. paradisiaca</i>	<i>Musa sp.</i> , картофель <i>S. tuberosum</i>
<i>D. solani</i>	Гиацинт восточный <i>Hyacinthus orientalis</i> , мускари <i>Muscari sp.</i> , картофель <i>S. tuberosum</i>
<i>D. zae/D. oryzae</i>	<i>Ananas comosus</i> , <i>Asimina triloba</i> , <i>Calanthe sp.</i> , <i>Canna edulis</i> , <i>Clivia miniata</i> , <i>Musa sp.</i> , рис посевной <i>Oryza sativa</i> , <i>Setaria sp.</i> , картофель <i>S. tuberosum</i> , кукуруза <i>Zea mays</i>

### Характеристика симптомов, вызванных бактериями *Dickeya* и *Pectobacterium* spp. на картофеле

Обнаружена прямая корреляция: чем выше содержание инфекционного агента в клубнях восприимчивых сортов, тем быстрее начинается загнивание клубней и появление симптомов черной ножки на растениях [16]. В условиях образования конденсата на поверхности клубней и при анаэробных условиях бактериальных клеток фитопатоген проникает в клубни. Далее он размножается в межклеточном пространстве, не вызывая при этом симптомов на клубнях. Затем при благоприятных условиях (температура выше +4°C, недостаток кислорода, высокая влажность), когда количество пектолитических бактерий становится значительным [13], начинают развиваться симптомы на клубнях (рис. 1).

Бактерии могут сохраняться на поверхности клубней, в межклеточном пространстве, в повреждениях (но не в субериновом слое) и чечевичках, а также, в меньшей степени, в силеме.

При этом с каждым последующим полевым поколением происходит накопление инфекции в клубнях.

Наиболее известным признаком заболевания на растениях картофеля является симптом «черная ножка» – когда основание стебля загнивает (при классической черной ножке) [13].

В начальной стадии развития симптомов черной ножки верхние листья пораженных побегов желтеют и начинают скручиваться краями наружу. Весь побег увядает и гибнет. Симптомы черной ножки появляются на любой стадии развития растения и могут сильно варьировать в зависимости от условий выращивания и биотических и абиотических факторов, которые могут оказывать влияние на развитие растений. Чаще других чернеет основание побега (классическая черная ножка), и при благоприятных условиях (высокой влажности) может загнивать весь побег, начиная от основания до его верхней части (рис. 2), из-за чего может погибнуть все растение.

При высокой влажности симптомы черной ножки одинаковы для *Pectobacterium* spp. (*P. atrosepticum*, *P. brasiliense*, *P. parmentieri*, *P. punjabense*) и *Dickeya* [15]. Сосудистая ткань пораженных сосудов в побегах часто буреет. При сухой погоде пораженные ткани стебля могут засыхать, область поражения затрагивает небольшую часть стебля на любой высоте, при этом могут увядать, усыхать листья и побуреть стебель. В прохладную погоду при развитии симптомов черной ножки увядания может не происходить.

Если заражение происходило через ранки на самом стебле при поверхностном орошении и большом количестве осадков и при повреждении насекомыми, формируется аэральная форма проявления черной ножки (рис. 3).



Рис. 1. Симптом «мягкая гниль» на клубне картофеля (© М.А. Кузнецова)



*Pectobacterium atrosepticum* (ERWIAf) - <https://gd.eppo.int>

**Рис. 2.** Симптом «классическая черная ножка» на картофеле



**Рис. 3.** Симптом «аэральная черная ножка» на картофеле (© М.А. Кузнецова).



*Pectobacterium atrosepticum* (ERWIAT) - <https://gd.eppo.int>

**Рис. 4.** Симптом «увядание» на растении картофеля

Типичным симптомом инфекции *D. solani* в жарком климате (>25°C) является медленное увядание верхушек у одного-двух стеблей, затем может увянуть целое растение (рис. 4), часто без видимых симптомов черной ножки. Увядание обычно происходит из-за закупорки сосудов ксилемы бактериальной массой и в дальнейшем сопровождается побурением сосудистой ткани у основания стебля.

Увядание и побурение сосудистой ткани может напоминать поражение, которое вызывает *Verticillium dahlia*, и происходит после орошения при жаркой погоде независимо от уровня обеспеченности растения влагой.

В случае небольшого количества инфекционного агента в клубне могут появиться всходы, но они будут отличаться от здоровых растений по высоте.

В целом спектр развития симптомов и степень их развития зависят от агрессивности возбудителя и условий окружающей среды.

Симптомы проявления бактериоза на клубнях могут быть разными в зависимости от срока заражения и локализации инфекции (загнивание столонного конца клубня, ямчатая гниль клубня и др.).

В качестве меры борьбы с накоплением и передачей инфекции у вегетирующих растений рекомендуется проведение не менее трех фитопатологических прочисток: в период вегетации необходимо удалять больные кусты с поля:

- 1-я прочистка должна проходить в период всходов при достижении растений высоты 25 см;
- 2-я – в момент цветения;
- 3-я – перед уборкой за 2–3 недели, пока ботва зеленая.

В целом для построения системы защитных мероприятий как на отдельном поле, так и в масштабе страны необходимы знания об источниках первичной и вторичной инфекций, сложившихся климатических условиях на местности и уровне устойчивости сорта<sup>6</sup> картофеля.

### **Интегрированная борьба с бактериозами картофеля, вызванными бактериями *Dickeya* и *Pectobacterium* spp.**

Основной мерой в интегрированной борьбе с бактериальной черной ножкой является использование сертифицированного семенного картофеля, в котором отсутствуют фитопатогены (без латентной инфекции). Отсутствие бактериальной инфекции<sup>7</sup> в высших репродукциях семенного картофеля должно подтверждаться в аккредитованных лабораториях методами ПЦР или ИФА. Для получения здорового семенного картофеля высоких репродукций необходимо разви-

<sup>6</sup> Potato Variety Database <https://potatoes.agricrops.org/>

<sup>7</sup> ГОСТ 33996-2016. Картофель семенной. Технические условия и методы определения качества. Код ОКС 65.020.20.

вать отечественное оригинальное и элитное семенное картофелеводство. Здесь полезно отметить, что в Великобритании для удобства пользователей поддерживаются перечни рекомендованных сортов (AHDB Recommended Lists) основных сельскохозяйственных культур в форматах буклета, онлайн-таблицы и приложения для смартфона<sup>8</sup>. В соответствии с Решением Европейской Комиссии (2004/3/EC) регионом со статусом High Grade Region<sup>9</sup>, в котором отсутствуют *Clavibacter michiganensis* subsp. *sepidonicus*, *Ralstonia solanacearum* и *Dickeya*, является Шотландия, где поддерживается строгий фитосанитарный режим, а также выращивается и реализуется семенной картофель предбазисных и базисных категорий.

При посадке, уборке, сортировке картофеля необходимо избегать бактериальной контаминации рабочих органов техники, тары, картофелохранилищ и проводить их дезинфекцию [2, 10]. Рекомендуется обработка деревянных ящиков, в которых хранился картофель, паром под давлением с помощью промышленных пылесосов. Ящики можно высушивать на солнце, поскольку ультрафиолетовое излучение действует губительно на бактерии [10]. Пустые ящики не рекомендуется складывать друг на друга высотой больше чем 4 штуки. Ряды ящиков следует устанавливать с небольшим промежутком, что позволит ультрафиолету лучше проникать в каждый ящик [10]. Перед применением дезинфицирующих средств [2] рекомендуется предварительная очистка обрабатываемой поверхности от пыли, грязи и растительных остатков (желательно обработка рабочих поверхностей паром под давлением с помощью промышленных пылесосов), так как оставшийся на поверхности органический материал может снижать эффективность применения дезинфицирующих средств. После удаления органических остатков, пыли и грязи перед применением дезинфицирующих средств поверхность необходимо тщательно просушить (желательно сделать перерыв в несколько дней между этими мероприятиями). Проводить дезинфекцию хранилищ необходимо ежегодно. Выбор дезинфицирующего средства для обработки хранилища, из перечня рекомендованных средств, зависит от множества факторов (например, от типа обрабатываемой поверхности) и должен делаться индивидуально применительно к каждой конкретной ситуации.

Следует семенные клубни перед закладкой на хранение обрабатывать фунгицидами для снижения вредности грибных и оомицетных болезней.

<sup>8</sup> The AHDB Recommended Lists <https://ahdb.org.uk/knowledge-library>

<sup>9</sup> Commission Decision of 19 December 2003 authorising, in respect of the marketing of seed potatoes in all or part of the territory of certain Member States, more stringent measures against certain diseases than are provided for in Annexes I and II to Council Directive 2002/56/EC. Official Journal of the European Union. 2004;L2:47–9.

При выращивании картофеля необходимо применять агротехнические приемы, способствующие активному развитию растений картофеля и препятствующие накоплению и передаче инфекции в растениях, клубнях, а также в почве, сорной растительности и в водных источниках.

Необходимо улучшать систему для орошения на полях с тем, чтобы избегать создания анаэробных условий, благоприятных для развития бактериальных фитопатогенов.

Запрещается высаживать разрезанные клубни. Не рекомендуется глубокая посадка клубней, поскольку это может задержать и ослабить всходы.

Необходимо сбалансированное внесение органических и минеральных удобрений: для семенного картофеля соотношение N:P:K составляет 1:1–1,2:1,6–2; для продовольственного – 1:0,8–1:1,5–1,8. При этом целесообразно сбалансированно вносить минеральные удобрения не только по NPK, а также по кальцию и бору (желательно в форме легкорастворимых удобрений) и другим питательным элементам, чтобы обеспечить их наличие в зоне ризосферы для лучшей усвояемости.

Для определения точных норм внесения фосфорных, калийных и магниевых удобрений необходимо раз в 3–5 лет отбирать образцы для проведения агрохимического анализа в целях установления содержания питательных элементов в почве. Рекомендуется отбирать репрезентативные почвенные образцы сразу после уборки предшественника.

Европейскими учеными было проведено разделение почвы на категории с индексами от 0 до 9 в зависимости от агрохимических показателей почвы, в том числе содержания фосфора, калия и магния (мг/кг сухой почвы). Далее в зависимости от индекса почвы рассчитываются необходимые нормы внесения фосфора, калия и магния ( $P_2O_5$ ,  $K_2O$ ,  $MgO$ ) при планируемой урожайности в 50 т/га. Детальная таблица с индексами и нормами внесения этих минеральных удобрений приведена в соответствующей литературе на русском языке [4]. Там же дан пример расчета норм внесения данных удобрений при планируемой урожайности выше 50 т/га.

Что касается азота, то разные сорта картофеля обладают разной потребностью в этом макроэлементе, что надо учитывать при расчете нормы внесения минеральных удобрений. Точная норма внесения азотных удобрений зависит от предшественника, типа почвы и уровня обеспеченности поля влагой. При этом рекомендуется не превышать норму внесения азотных удобрений, так как это увеличивает содержание макроэлемента в растении и способствует излишнему росту вегетативной массы у растений, что повышает влажность внутри ботвы, а это в свою очередь увеличивает степень развития болезни.



Внесение азота часто проводят в два или три приема; при первом внесении перед посадкой – в объеме 60% общего количества, которое можно определить, основываясь на содержании в почве минерального азота весной; еще 20% – через неделю после формирования клубней. Недостаток азота в течение вегетационного периода можно откорректировать за счет дополнительного внесения КАС или мочевины. Из-за риска ожога листьев нельзя применять мочевину с концентрацией азота более 10–15 кг. Ее следует вносить в несколько приемов. При этом следует помнить, что картофель под орошением требует большего количества азота (на 10–15 кг/га, чем картофель без орошения).

Что касается внесения органических удобрений (навоза, компоста, жидких органических удобрений), то точная норма их внесения зависит от содержания в них питательных элементов (разные виды органических удобрений содержат их разное количество). Для определения содержания питательных элементов в органическом удобрении и в дальнейшем для расчета его точной нормы внесения с поправкой на внесенные минеральные удобрения необходимо проведение агрохимического анализа в лаборатории.

Перед уборкой картофеля необходимо удалять ботву. Уборку вызревших клубней необходимо проводить в сухую теплую погоду. Не следует убирать картофель во влажную погоду. При уборке следует избегать травмирования клубней. Сразу после уборки следует дать пройти клубням лечебный период (табл. 2), что позволит не только сформировать плотную кожуру, обеспечив защитный барьер против проникновения фитопатогенов, но и уменьшить потери влаги (и соответственно веса) в клубнях при хранении.

Время прохождения лечебного периода сильно зависит от температуры убранных клубней: при температуре ниже 5°C образование перидермы сильно тормозится, и хранящийся картофель может заразиться раневыми фитопатогенами. Поэтому рекомендованы оптимальные условия для прохождения лечебного периода: 14 дней при температуре +(12–14)°C.

В зависимости от предназначения картофеля должны соблюдаться определенные режимы хранения, которые необходимо подстраивать под каждый кон-

кретный случай. В целом в отношении болезней картофеля необходимо поддерживать микроклимат в хранилище, неблагоприятный для развития фитопатогенов и снижающий риск их развития. Рекомендуются следующие параметры хранения картофеля: температура воздуха 2–4°C при относительной влажности воздуха 85–90% и активная вентиляция. В качестве организационных мероприятий в хранилище необходимо раздельное хранение семенного и продовольственного картофеля. В хранилище необходимо поддерживать микроклимат, предотвращающий появление конденсата.

Помимо общепринятых традиционных мероприятий по борьбе с бактериозами на картофеле в мире активно изучается и постепенно внедряется в практику защиты растений применение эндофитных бактерий и грибов, живущих внутри растений, но не являющихся фитопатогенами. Эндофиты оказывают положительное комплексное влияние на растения: способствуют росту надземной части, развитию корневой системы, формированию корневых волосков, а также лучшему усвоению питательных веществ и отчасти отвечают за механизмы устойчивости к окислительному стрессу у растений. Общеизвестно, что растение существует как холобиом – совокупность эпифитного микробиома, эндобиома, а также ризосферного микробиома. И все эти многочисленные микроорганизмы оказывают взаимные влияния друг на друга. Внесение минеральных и органических удобрений, а также обработка средствами защиты растений сказывается на холобиоме растений. Отмечается, что особенно благоприятно на ризосферный микробиом влияет внесение органических удобрений (в том числе навоза и компоста).

Помимо этого в европейских странах изучается влияние антимикробных пептидов на фитопатогенные бактерии (их бактерицидное, бактериостатическое действие, а также действие на образование биопленок у фитопатогенов); индукторов иммунного ответа у растений, но пока в широкую практику защиты растений такие вещества не вошли.

Постепенно в европейских странах защита растений сдвигается в сторону управления микробиомами растений и почвы. Для борьбы с почвенной инфекцией многих фитопатогенов на различных хозяйствен-

Табл. 2

Период прохождения лечебного периода в зависимости от его продолжительности [2, 10]

Температура клубней (°C)	Начальная суберинизация (дни)	Образование перидермы (дни)
< 5	7–14	21–42
10	4	7–14
20	1–2	3–6

но значимых сельскохозяйственных культурах рекомендуется проведение анаэробного обеззараживания, (био)соляризации, а также биофумигации почвы и выращивания покровных культур [1].

В целом современная интегрированная защита картофеля от бактериозов основывается на поддержании фитосанитарного состояния почвы, благоприятного для роста здорового картофеля (путем уничтожения в ней инфекции фитопатогенов и накопления органического вещества, что способствует повышению супрессивности почвы), на использовании семенно-

го картофеля, в котором отсутствуют бактериальные фитопатогены, и на создании условий, благоприятных для роста и развития картофеля. Для ее эффективно-го применения в масштабах как отдельного хозяйства, так и страны необходима разработка мероприятий в рамках интегрированной системы защиты с учетом передового опыта (выращивания сидеральных, покровных и биофумигирующих культур и других приемов) при развитии семеноводства картофеля, позволяющем получать семенной материал, в котором отсутствуют фитопатогены.

## Литература

### Список русскоязычной литературы

1. Ерохова МД, Кузнецова МА. Биофумигация почвы растениями из семейства Капустные. Защита и карантин растений. 2021;8:39-40.
2. Ерохова МД, Кузнецова МА. Система добровольной сертификации семенного картофеля в Великобритании. Защита и карантин растений. 2021;5:46-8.
3. Ерохова МД, Кузнецова МА. Опыт Великобритании в защите картофеля от бактериозов. Достижения науки и техники АПК. 2022;36(2): 8-13.
4. Ерохова МД. Аспекты интегрированной защиты картофеля от болезней в современных условиях устойчивой интенсификации сельского хозяйства Европы. Биосфера. 2022;14(3):163-7.
5. Зейрук ВН, Жевора СВ, Васильева СВ, Белов ГЛ, Долженко ВИ, Кузнецова МА, Анисимов БВ, Еланский СН. Атлас болезней, вредителей, сорняков картофеля и мероприятия по борьбе с ними. Москва: Наука; 2020.
6. Игнатов АН, Джалилов ФС, Карлов АН, Карандашев ВЕ, Князькина МС, Пехтерева ЭШ. Распространение возбудителей бактериозов картофеля в РФ. Картофель и овощи. 2014;8:32-3.
7. Игнатов АН, Лазарев АМ, Панычева ЮС, Проворов НА, Чеботарь ВК. Бактериальные патогены картофеля рода *Dickeya*: мини-обзор по систематике и этиологии заболеваний. Сельскохозяйственная биология. 2018;53(1):123-31.
8. Кузнецова МА. Защита картофеля. Защита и карантин растений. 2007;5:62-104.

### Общий список литературы/References

1. Yerokhova MD, Kuznetsova MA. [Soil biofumigation with brassica green manure crops]. Zashchita i Karantin Rasteniy. 2021;8:39-40. (In Russ.)
2. Yerokhova MD, Kuznetsova MA. [The system of voluntary certification of seed potatoes in the

United Kingdom]. Zashchita i Karantin Rasteniy. 2021;5:46-8. (In Russ.)

3. Yerokhova MD, Kuznetsova MA. [UK experience in potato protection against bacterial diseases]. Dostizheniya Nauki i Tekhniki APK. 2022;36(2):8-13. DOI 10.53859/02352451\_2022\_36\_2\_8. (In Russ.)
4. Yerokhova MD, Kuznetsova MA. [Aspects of integrated disease management for potato under current conditions of sustainable intensification of agriculture in Europe]. Biosfera. 2022;14(3):163-7.
5. Zeiruk VN, Zhevora SV, Vasilyeva SV, Belov GL, Dolzhenko VI, Kuznetsova MA, Anisimov BV, Yelansky SN Atlas. [Atlas Bolezney, Vrediteley, Sorniakov Kartofelia i Meropriyatiya po Borbe s Nimi]. [Atlas of Diseases, Pests, and Weeds of potatoes and Practices for Pest Management]. Moscow: Nauka; 2020.
6. Ignatov AN, Dzhalilov FS, Karlov AN, Karandashov VE, Kniyazkina MS, Pekhtereva ESh. [Emerging bacterial pathogens of potato]. Kartofel i Ovosch. 2014;8:32-3. (In Russ.)
7. Ignatov AN, Lazarev AM, Panycheva YuS, Provorov NA, Chebotar VK. [Potato phytopathogens of the genus *Dickeya* – a mini review of systematics and etiology of diseases]. Selskokhoziyastvennaya Biotekhnologiya. 2018;53(1):123-31. DOI 10.15389/agrobiology.2018.1.123rus. (In Russ.)
8. Kuznetsova MA. [Potato protection]. Zashchita i Karantin Rasteniy. 2007;5:62-104. (In Russ.)
9. Agriculture and Horticulture Development Board (AHDB). Biofumigation for Management of Potato Cyst Nematodes (PCN). 2019.
10. Agriculture and Horticulture Development Board. Potato Store Managers Guide, third edition. 2018.
11. de Werra P, Kopp C, Häberli M, Stöcker I, Keil A, Debonneville C, Oberhänsli T, Altenbach D, Keiser A. Monitoring potato seed lots to control blackleg in fields in Switzerland and southern Germany. Plant Pathol. 2020;69:1331-46.

12. EPPO. *Dickeya dianthicola*. EPPO Datasheets on Pests Recommended for Regulation. 2023.
13. Pérombelon MCM. Potato diseases caused by soft rot erwinias: an overview of pathogenesis. *Plant Pathol.* 2002;51:1-12.
14. Pérombelon MCM, Bertheau Y, Cambra M, Frechon D, Lopez MM, Niepold F, Persson P, Sletten A, Toth IK, Van Vuurde JW, Van Der Wolf JM. Microbiological, immunological and molecular methods suitable for commercial detection and quantification of the blackleg pathogen, *Erwinia carotovora* subsp. *atroseptica*, on seed potato tubers: a review. *EPPO Bulletin.* 1998;28:141-55.
15. Toth IK, Barny M, Brurberg MB, Condemine G, Czajkowski R, Elphinstone JG, Helias V, Johnson SB, Moleleki LN, Pirhonen M, Rossmann S, Tsror L, van der Waals JE, van der Wolf JM, Gijsegem FV, Yedidia I. *Pectobacterium* and *Dickeya*: Environment to Disease Development. In: Van Gijsegem FV, van der Wolf JM, Toth IK, eds. *Plant Diseases Caused by Dickeya and Pectobacterium Species*. Springer; 2021. P. 39–84.
16. Toth IK, Sullivan L, Brierley JL, Avrova AO, Hyman LJ, Holeva M, Broadfoot L, Pérombelon MCM, McNicol J. Relationship between potato seed tuber contamination by *Erwinia carotovora* ssp. *atroseptica*, blackleg disease development and progeny tuber contamination. *Plant Pathol.* 2003;52:119-26.
17. Nasser W, Dorel C, Wawrzyniak J, Van Gijsegem F, Groleau M-C, Déziel E, Reverchon S. VFM, a new quorum sensing system, controls the virulence of *Dickeya dadantii*. *Environ Microbiol.* 2013;15(3):865-80.



# ДИСТАНЦИОННОЕ ИЗУЧЕНИЕ И КАРТИРОВАНИЕ ДНА МОРСКИХ МЕЛКОВОДИЙ

**К.М. Петров<sup>1</sup>, А.С. Унагаев<sup>2</sup>**

<sup>1</sup> Институт наук о Земле, Санкт-Петербургский государственный университет,  
Санкт-Петербург, Россия;

<sup>2</sup> Deep Planet Ltd., Лондон, Великобритания

Эл. почта: k.petrov@spbu.ru; a.unagaev@ucl.ac.uk

Статья поступила в редакцию 25.06.2023; принята к печати 12.09.2023

В обзоре рассмотрены природные факторы, технические средства дистанционного мониторинга и методология дешифрирования дистанционных изображений. К природным факторам, определяющим условия мониторинга, относятся: гидрометеорологический режим, рельеф, грунт и заросли подводной растительности. Формы подводного рельефа, грунты и связанные с ними донные биоценозы образуют закономерные сочетания, представляющие основу морфологических единиц ландшафта (подводных угодий и фаций). Последние, обладая характерными «физиономическими» особенностями, служат основным объектом изображения на аэрофото- и космических снимках. Техника дистанционного мониторинга дна морских мелководий предполагает использование аппаратуры, устанавливаемой на самолетах, беспилотных летательных аппаратах (БПЛА) и спутниках; особый вид представляет корабельная ультразвуковая (сонарная) съемка. Основы методологии использования дистанционных изображений были разработаны на примере дешифрирования крупномасштабных аэрофотоснимков дна морских мелководий. Ландшафтный метод дешифрирования основан на использовании закономерных взаимосвязей между компонентами природы: через опознавание и характеристику объектов, изобразившихся на снимках, логическим путем делают заключение о наличии и свойствах объектов и явлений, непосредственно на снимках не отобразившихся, но связанных с первыми естественными связями. Различают камеральный этап, подводные исследования и экстраполяцию дешифровочных признаков. Элементарные аэрофотографические эталоны представляют собой вырезки из аэрофотоснимков, характеризующие изображения донных природных комплексов ключевых участков. Эталоны используются для экстраполяции дешифровочных признаков на однотипные изображения. Межландшафтная экстраполяция проводится путем изучения ландшафтов-аналогов и переноса установленных дешифровочных признаков на территории не посещенных акваторий. В заключение предлагается программа комплексных ландшафтно-биономических исследований. Дистанционное изучение и картирование дна морских мелководий по предложенной программе обеспечит единообразие работ и сравнимость полученных результатов.

*Ключевые слова:* дистанционный мониторинг, морские мелководья, природные условия, технические средства, дешифрирование, ландшафтный метод.

## REMOTE STUDIES AND MAPPING OF THE SHALLOW SEABED

**K.M. Petrov<sup>1</sup>, A.S. Unagaev<sup>2</sup>**

<sup>1</sup> Institute of Earth Sciences, Saint-Petersburg State University, Saint Petersburg, Russia;

<sup>2</sup> Deep Planet Ltd, London, UK

Email: k.petrov@spbu.ru; a.unagaev@ucl.ac.uk

Environmental factors, technical means for remote monitoring and methodology for interpreting remote sensing images are discussed. Environmental factors that determine the monitoring conditions include hydrometeorological regime, topography, soil, and thickets of submerged aquatic vegetation. Submarine topographical features, soils and associated seabed biocenoses form regular combinations that make the base of morphological landscape units (submarine landforms and facies). The latter, having specific physiognomic features, serve as the main target of photography in airborne and satellite images. The technique for remote monitoring the shallow seabed involves the use of equipment installed on aircraft, unmanned airborne vehicles (UAVs) and satellites; shipborne ultrasonic (sonar) survey is a special type of monitoring. The fundamentals of the methodology for using remote sensing images were developed on the basis of interpreting large-scale airborne photographs of the shallow seabed. The landscape method of image interpretation is based on the use of regular relationships between components of environment: through the identification and characteristics of targets appearing in the images, a logical conclusion is made about the presence and properties of objects and phenomena that are not directly displayed in the images, but associated with them via natural connections. There are the laboratory-based stage, submarine studies, and extrapolation of interpreting features. Elementary airborne photographic standards are fragments from airborne photographs, which characterize images of seabed nature complexes (SNC) of key areas. Standards are used to extrapolate interpreting features to images of the same type. The inter-landscape extrapolation is performed by studying analogous landscapes and transferring the established interpreting features to unvisited water areas. In conclusion, a program of comprehensive landscape-bionomic studies is proposed. Remote monitoring and mapping of the shallow seabed based on the proposed program will ensure uniformity of work and comparability of the results obtained.

*Keywords:* remote monitoring, sea shallow areas, environmental conditions, technical means, interpretation, landscape method.

## Введение

Значение морских мелководий в истории человеческой цивилизации огромно. Морские побережья – это наиболее населенные территории с активной хозяйственной деятельностью человека и развитой инфраструктурой. В береговой зоне создаются крупные портовые комплексы, гидротехнические защитные сооружения. По морскому дну прокладываются электрические и телеграфные кабели, продуктопроводы; здесь ведется разведка и добыча нефти и газа, разрабатываются россыпные месторождения. Широко развитие приобретают хозяйства марикультуры для выращивания водорослей, беспозвоночных животных и рыб. Наряду с этим, береговая зона моря представляет большую рекреационную ценность.

Современные океанологические исследования все больше приобретают экологическую направленность, которая особенно четко оформилась в европейских странах и США в 2001 году. При поддержке межправительственной океанографической комиссии ЮНЕСКО и научного комитета по океаническим исследованиям была учреждена первая международная исследовательская программа, положившая начало созданию международной Ассоциации морских ученых, изучающих геологические, биологические и океанографические процессы как индикаторы среды обитания сообществ донных организмов (GEOHAB = geo & habitat, <https://geohab.org/>). Ввиду хрупкости морских экосистем, в Европейском союзе и США разрабатываются программы морской экологической политики. Европейский союз в 2008 году принял Рамочную директиву о морской стратегии в области морской экологической политики (Directive 2008/56/EC, <https://eur-lex.europa.eu/legal-content/en/ALL/?uri=CELEX%3A32008L0056>). Принятая стратегия направлена на развитие мониторинга морской среды, которая является ценным наследием, требующим охраны биоразнообразия, необходимого для сохранения благоприятных экологических условий. Геологической службой США предложена Десяти-

летняя научная стратегия (2020–2030 годы) изучения и охраны прибрежных и морских ресурсов (<https://geonarrative.usgs.gov/cmhrp/>). Эта программа направлена на охрану биоразнообразия и повышение биологической продуктивности морских сообществ. В России разработана система законов, направленная на изучение рационального использования и охрану ресурсов шельфа.

Эффективным методом изучения и картирования морского дна в фотической зоне являются аэрокосмические методы, на больших глубинах, в афотической зоне – ультразвуковая, сонарная съемка. В статье рассматриваются природные, технические средства дистанционного мониторинга и методы дешифрирования аэрофотоснимков. В заключение предлагается программа комплексных ландшафтно-биологических исследований дна морских мелководий.

## Природные условия дистанционного мониторинга дна морских мелководий

Необходимым условием получения изображения морского дна служит прозрачность воды. В тропических широтах она наиболее высокая. В умеренных и арктических – существенно ниже. Оценка перспектив дистанционного мониторинга дна морских мелководий приведена в табл. 1. Из таблицы следует, что глубины до 20–25 м доступны съемке не менее чем у 50% мелководий Мирового океана.

В целом, к основным природным факторам, определяющим условия мониторинга, относятся: гидрометеорологический режим, рельеф береговой зоны моря, морфоструктуры, испытывающие новейшие и современные дифференцированные движения, морфологическая структура подводных ландшафтов.

### Гидрометеорологический режим

Главная особенность мониторинга морского дна состоит в том, что солнечные лучи, формирующие изображение, должны дважды пройти сквозь вод-

Табл. 1

Перспективы дистанционного мониторинга дна морских мелководий (по L.K. Lepley, 1968 [6])

Прозрачность (по Секки)	Доля протяженности берегов (%)	Распространение
0–5	15	В приустьевых участках крупных рек, дренирующих гумидные области
5–20	50	Типичны для прибрежных вод умеренных и арктических областей. Наблюдаются также в тропиках, в местах подъема глубинных вод
Более 20	35	Тропические области (где нет подъема глубинных вод), Средиземное море
Более 30	5	Малые Антильские о-ва, восточное Средиземноморье, о-ва юго-западной части Тихого океана

ную толщу, которая ослабляет яркость и контрастность подводных объектов. Неблагоприятное влияние воды усиливается при ухудшении ее прозрачности и увеличении глубины моря; чем скорее нарастают глубины и чем хуже прозрачность, тем меньше глубина и ширина мелководий, доступная мониторингу. Эмпирически установлено, что, в среднем, глубины, доступные для отображения, на одну треть превышают прозрачность моря, измеренную стандартным диском Секки. Косвенным показателем глубин, доступным фотографированию, служат заросли подводной растительности, которая формируется только при условии освещенности, необходимой для фотосинтеза; например, на побережье Кольского полуострова (Баренцево море) эта глубина равна 15 м.

Влияние толщи воды на качество изображения имеет выраженный спектральный ход: наибольший контраст изображения достигается в зеленой части спектра. Солнечные блики на поверхности моря маскируют изображение дна. Площадь, закрытая бликами, зависит от интенсивности волнения и высоты Солнца над горизонтом. Съемку рекомендуется проводить при относительно низком стоянии Солнца и волнении не более 2–3 баллов.

Таким образом, метеорологический и гидрологический режимы акваторий, их сезонный ход в значительной степени контролируют возможности мониторинга. Обстановка благоприятна, когда погода ясная, видимость хорошая, поверхность моря спокойная и чистая (свободная ото льда, пленок нефти и т. п.), прозрачность воды – высокая.

### Рельеф береговой зоны моря

Рельеф, глубина и площадь береговой зоны – основные параметры, которые следует учитывать, планируя мониторинг. Ближе всего к среднему положению нижней границы береговой зоны – изобата 30 м. Мелководья, ограниченные этой изобатой, наиболее доступны для мониторинга (табл. 2).

### Морфоструктуры

Новейшие и современные дифференцированные движения играют ведущую роль в формировании рельефа морских окраин платформ и орогенов. Морфоструктуры контролируют рельеф побережья, контур береговой линии и приглубость подводного склона. Различают продольные берега, у которых оси складок располагаются вдоль береговой линии, и поперечные берега – оси складок идут по нормали к берегу. Для растущих продольных берегов характерно формирование берегового обрыва (клифа), крутого подводного абразионного берегового склона. Мониторингу доступна только узкая полоса мелководий. У берегов поперечного типа оси растущих складок продолжают в море, образуя систему мысов, островов и заливов. Мониторингу доступна значительная площадь мелководий. Каменистые рифы, банки и тому подобное, обросшие водорослями и беспозвоночными в сочетании с равнинными участками, сложенными песчано-ракушечными наносами, создают контрастный рисунок, легко распознаваемый в процессе мониторинга.

На месте тектонических прогибов происходит накопление мощной толщи рыхлых четвертичных отложений и формируются берега с песчаным пляжем и широкой подводной аккумулятивной равниной. В целом подводные аккумулятивные равнины получают монотонное изображение, постепенно сливающееся с толщей воды. На глубине до 5 м в зоне активного волнового воздействия получают четкое изображение подводные береговые валы, косы и другие аккумулятивные формы рельефа.

### Морфологическая структура подводных ландшафтов

Формы подводного рельефа, грунты и связанные с ними донные биоценозы образуют закономерные сочетания, представляющие основу донных природных комплексов (ДПК). В ландшафтоведении они образу-

Табл. 2

Площади морских мелководий (тыс. кв. км)

Море	Ступени глубин, м		
	0–20	20–50	0–50
Азовское	–	–	41
Северная часть Черного моря	17	30	47
Каспийское	148	52	200
Восточная часть Балтийского моря	25	30	55
Баренцево	44	68	112
Охотское	61	98	159
Северная часть Японского моря	8	16	24

ют систему внутриландшафтных морфологических единиц – фаций и угодий [4]. Последние обладают характерными физиономическими особенностями и служат основным объектом изображения на аэрофото- и космических снимках.

В качестве примера приведем ландшафтную карту Апшеронского архипелага (рис. 1).

Приведем краткое описание и характерные аэрофотоснимки некоторых угодий.

*Угодья скал и камней* представлены абразионно-скульптурными формами рельефа, обусловленными выходами пластов крепко сцементированных пород в коренном залегании. На аэрофотоснимке (АФС) они получают характерное изображение, отображающее простирающиеся пласты, очерчивающих крыло антиклинальной складки (рис. 2).

Угодья скал и камней являются биотопом литофильных гидробионтов: водорослей и беспозвоночных животных (рис. 3).

*Угодья полей ракушки* представлены песчано-ракушечными наносами, покрывающими абразионно-аккумулятивную равнину. На АФС они получают монотонное светло-серое изображение, осложненное аккумулятивными формами рельефа (рис. 4).

Поля ракушки занимают наибольшую площадь в ландшафте Апшеронского архипелага (рис. 1). Благодаря отсутствию берегового стока и поступления терригенного материала с суши основным компонен-

том отложений является автохтонный биогенный материал – ракушка (рис. 5).

*Угодья лугов морских трав* формируются в прозрачной воде на глубине до 5–6 м под защитой от волн и течений выступами берега, островами и каменистыми грядами. Они получают характерное изображение на АФС (рис. 6).

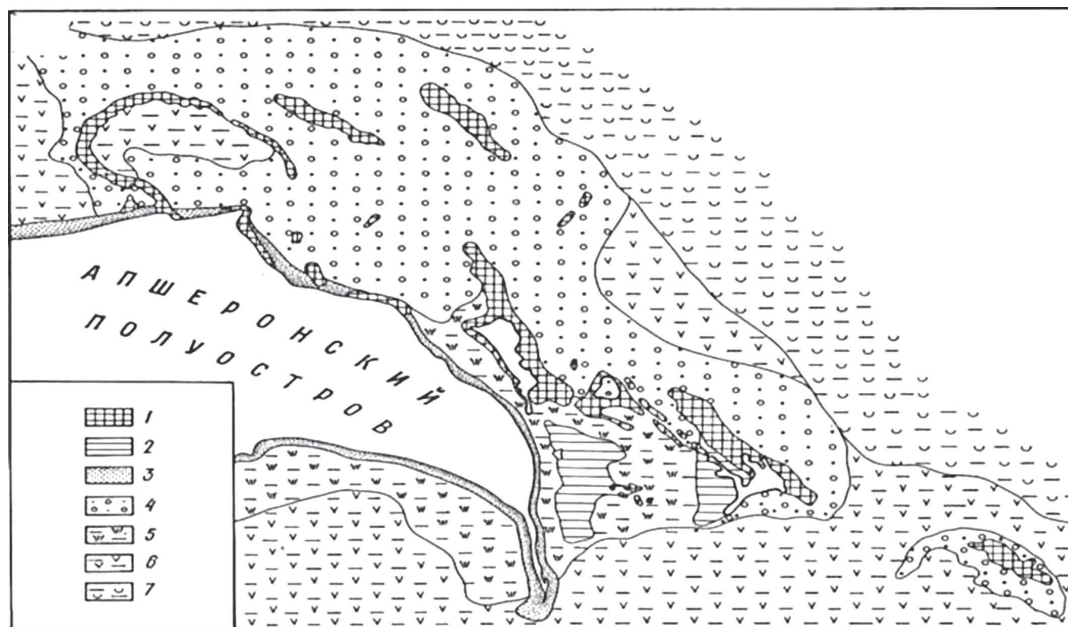
В угодьях лугов морских трав господствующими жизненными формами являются травянистые корневищные растения *Zostera minor* и *Ruppia maritima*, образующие заросли с высокой, иногда сплошной сомкнутостью на песчано-илистых с примесью ракушки грунтах (рис. 7).

### Технические средства дистанционного мониторинга

Техника дистанционного мониторинга дна морских мелководий предполагает использование аппаратуры, устанавливаемой на самолетах, беспилотных летательных аппаратах (БПЛА) и спутниках; особый вид представляет корабельная ультразвуковая (сонарная) съемка.

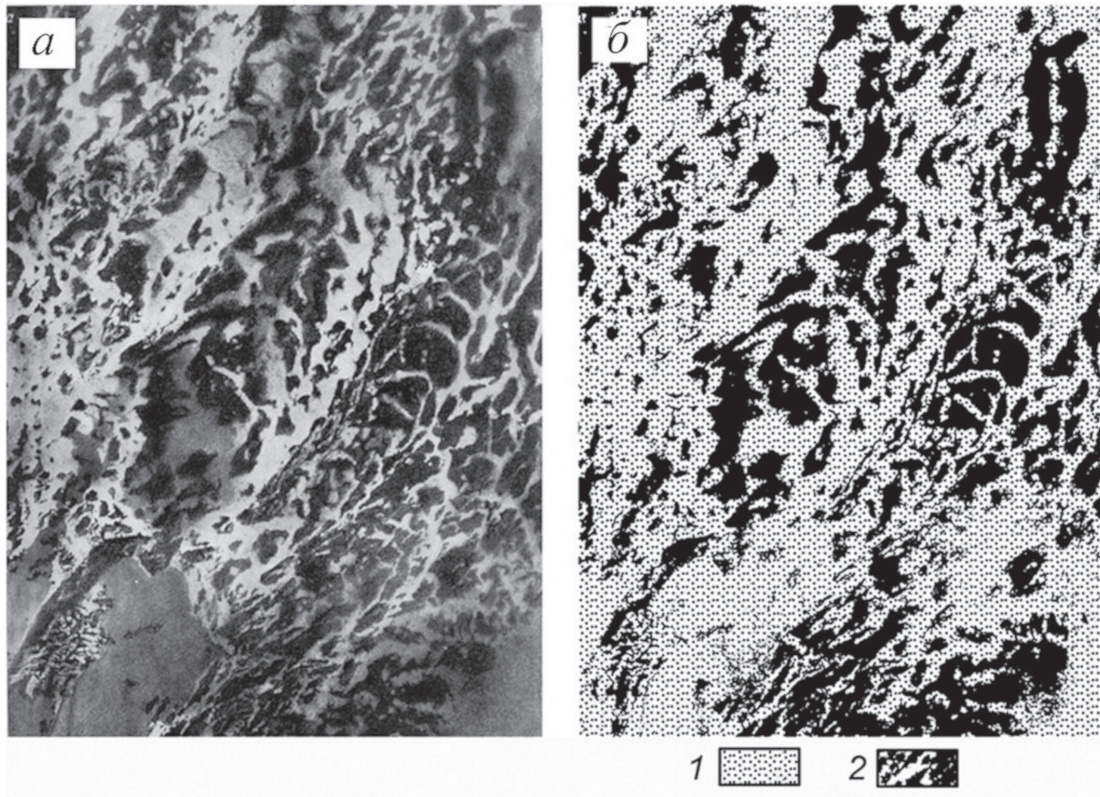
### Аэрофотосъемка (АФС)

Начало научно-практического применения АФС в России относится к 60-м годам XX века, когда возникла потребность геологического изучения и картирования мелководий Апшеронского архипелага



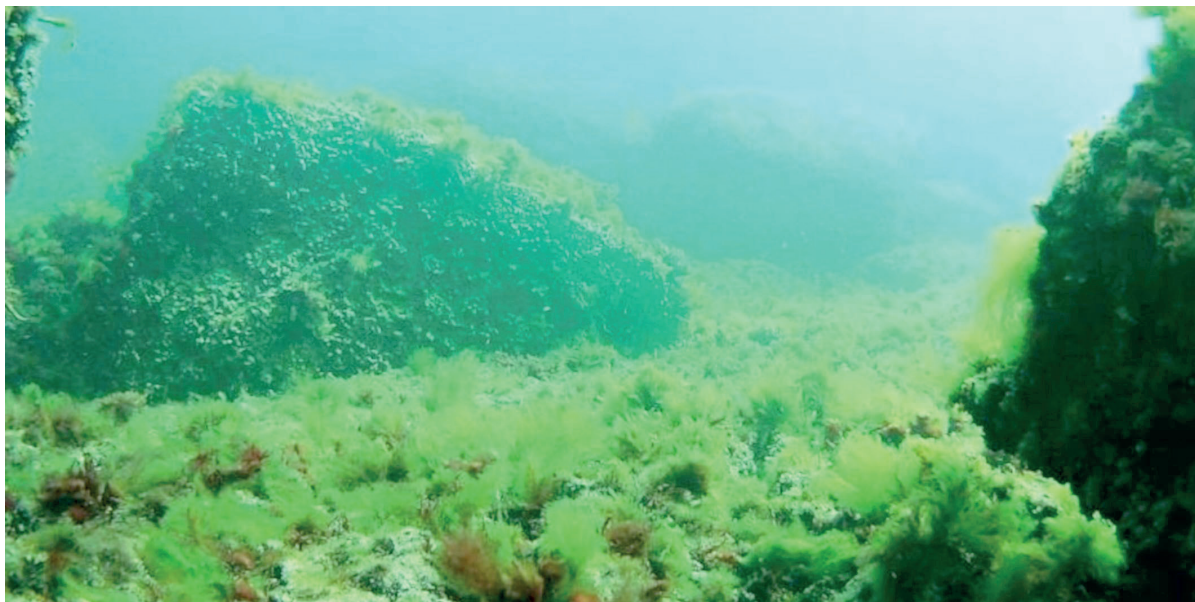
**Рис. 1.** Ландшафтная карта Апшеронского архипелага (Каспийское море) [2].

Условные обозначения. Подводные угодья: 1 – скал и камней; 2 – равнин; покрытых литифицированной коркой; 3 – береговых валов; 4 – полей ракушки; 5 – лугов морских трав; 6 – илистых равнин береговой зоны; 7 – илистых равнин за пределами береговой зоны на глубине свыше 20 м



**Рис. 2.** Аэрофотоизображение угодий скал и камней и его геологическая интерпретация. Апшеронский архипелаг (Каспийское море) [2]:

а – изображение каменистых гряд, очерчивающих крыло антиклинальной складки. АФС, м-б 1 : 15 000; б – преобразование аэрофотоизображения в графическую форму, основу геологической карты. 1 – современные отложения, песчано-ракушечные наносы; 2 – пласты коренных пород, очерчивающих крыло антиклинальной складки



**Рис. 3.** Угодье скал и камней: вершина банки, обросшая водорослями. Фитоценоз зеленых водорослей *Cladophora* + *Enteromorpha* и красных водорослей *Seramnum elegans* + *Laurencia caspica* (подводная фотография). Из: <https://travel2baku.com/ru/ru-this-is-azerbaijan-diving-azerbaijan/>

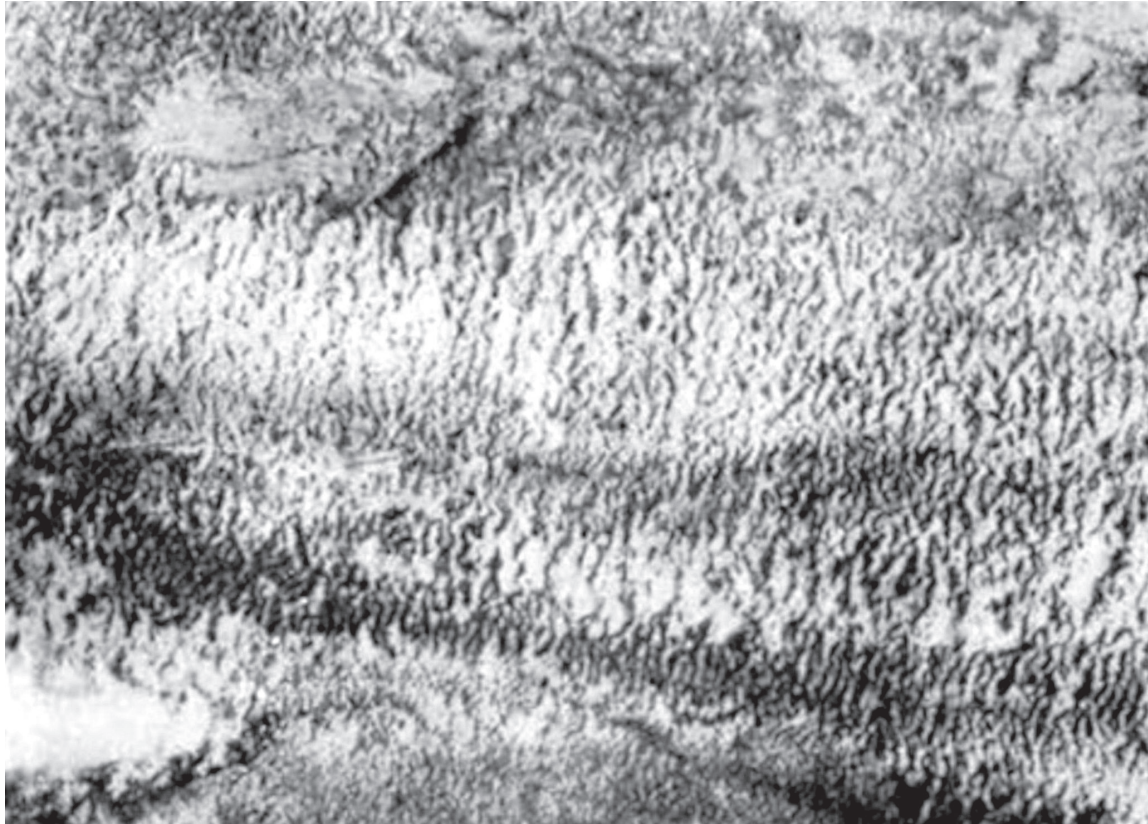




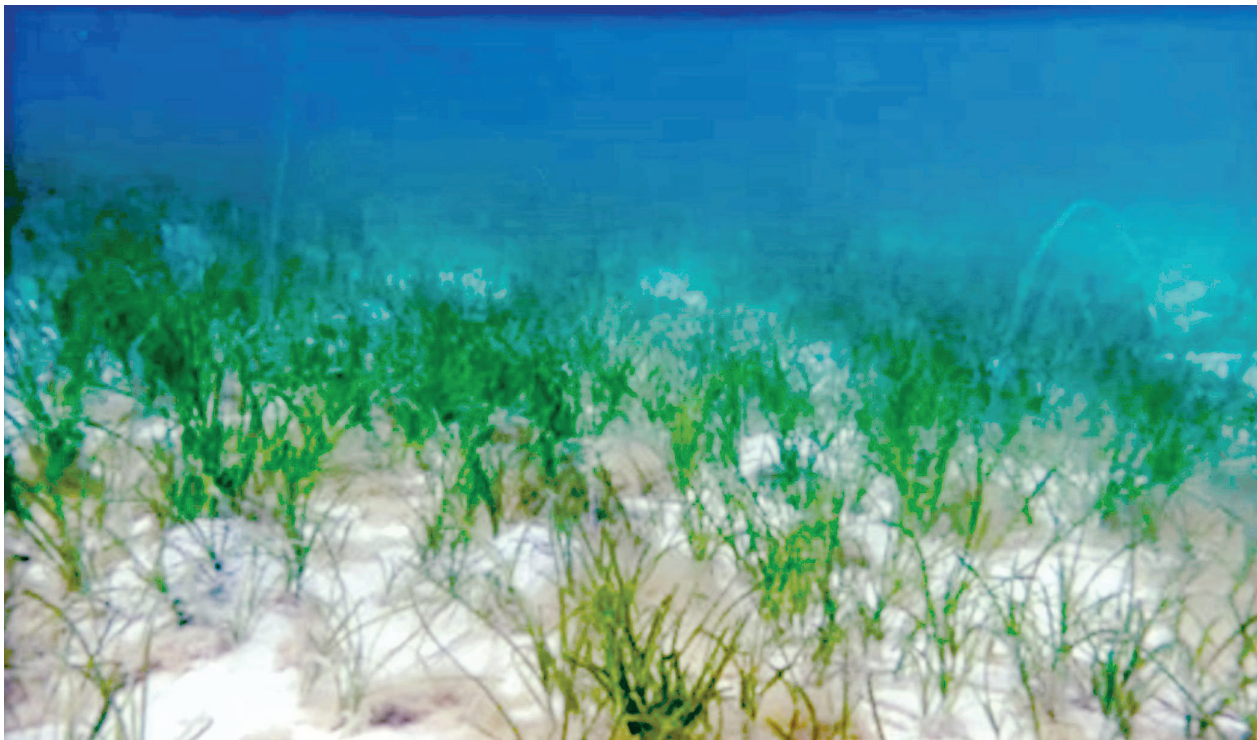
**Рис. 4.** Изображение поля ракуши, осложненного плоскими подводными валами. Апшеронский архипелаг (Каспийское море). Глубина 10 м. АФС, масштаб 1 : 15 000 [2]



**Рис. 5.** Угодье поля ракуши: створки моллюсков *Didacna* sp., *Huinanis* sp., *Dreissena elata*, *Mytilaster lineatus* (подводная фотография К.М. Петрова)



**Рис. 6.** Угодья лугов морских трав. Апшеронский архипелаг (Каспийское море). Глубина 6 м. АФС, масштаб 1 : 5000 [2]



**Рис. 7.** Угодья лугов морских трав, фитоценоз *Zostera minor*. Подводная фотография из: <https://www.shutterstock.com/ru/video/clip-1092936653-undersea-landscape---pov-scuba-diving-over>

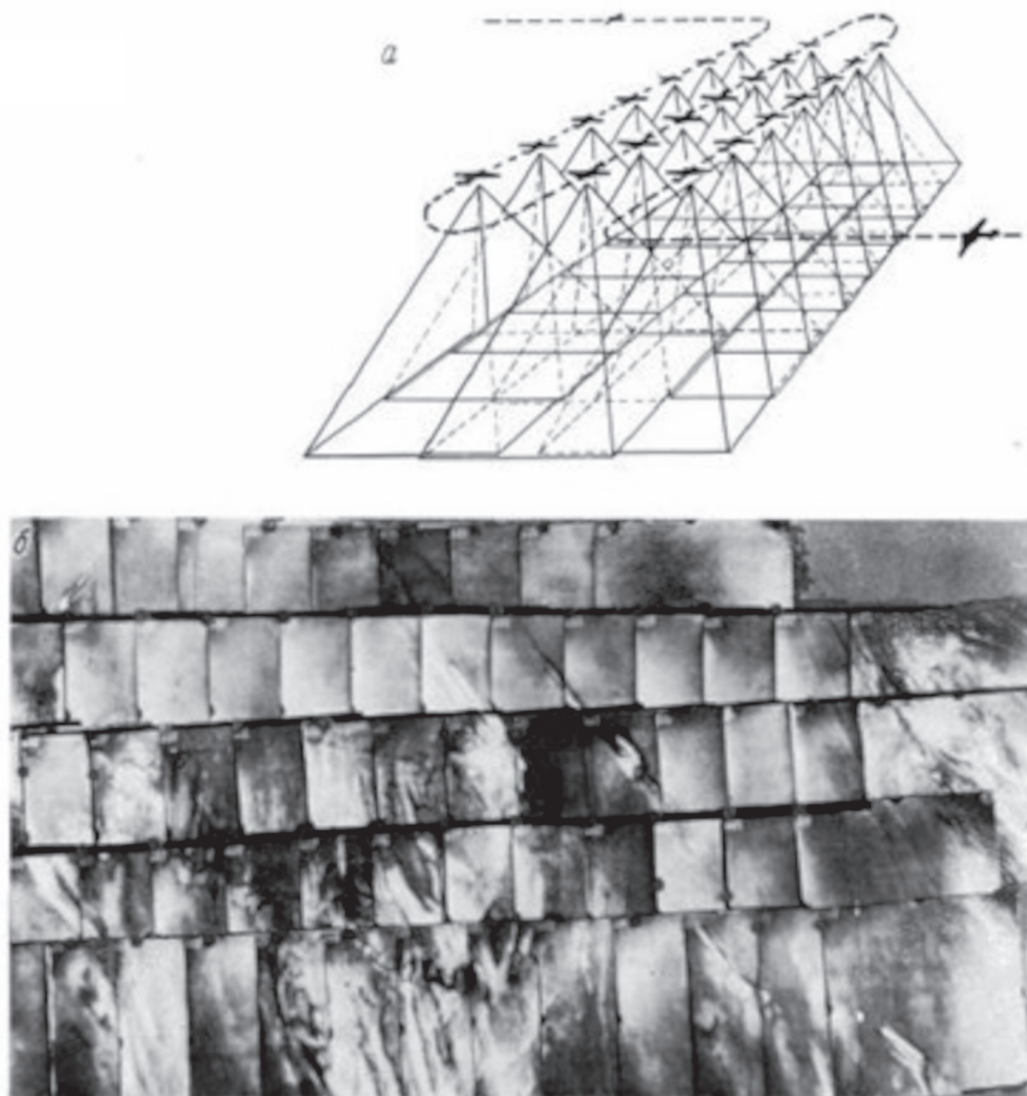
(Каспийское море) с целью разведки нефтяных месторождений. Технические средства и природные условия АФС были разработаны в Лаборатории аэрометодов АН СССР [1, 2].

Съемка велась длиннофокусными аэрофотоаппаратами ( $f = 40$  мм) с углом зрения около  $80^\circ$ . Применялась высокочувствительная контрастная аэропленка, сенсibilизированная к зеленой части спектра. Этим требованиям удовлетворяла изохроматическая аэропленка АС-1, применявшаяся в рентгеноскопии. В процессе съемки использовался желтый светофильтр ЖС-12 (а при съемке с высоты более 1000–1200 м – светофильтр ЖС-18); иное значение имели поляризационные светофильтры, с их помощью пол-

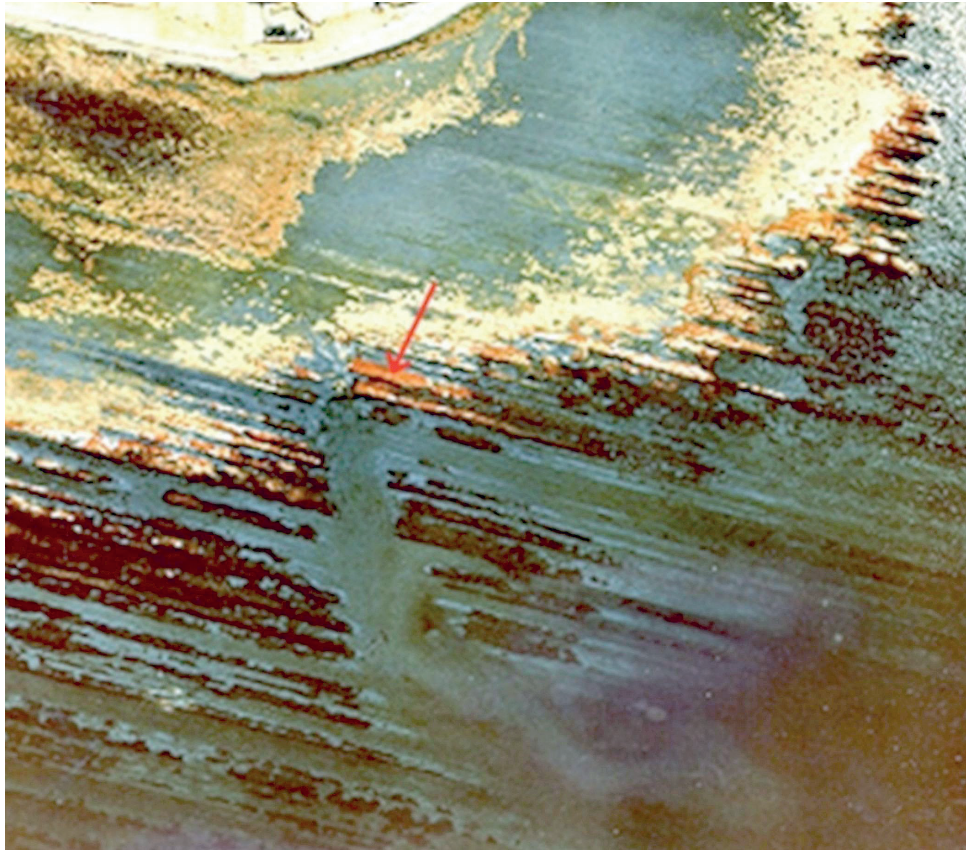
ностью или частично гасилось изображение солнечных бликов на поверхности моря.

Плановая АФС проводилась в масштабах 1 : 5000–1 : 10000. Снимки монтировались в накидные монтажи, из которых изготавливались фотосхемы, покрывавшие значительные акватории мелководий (рис. 8).

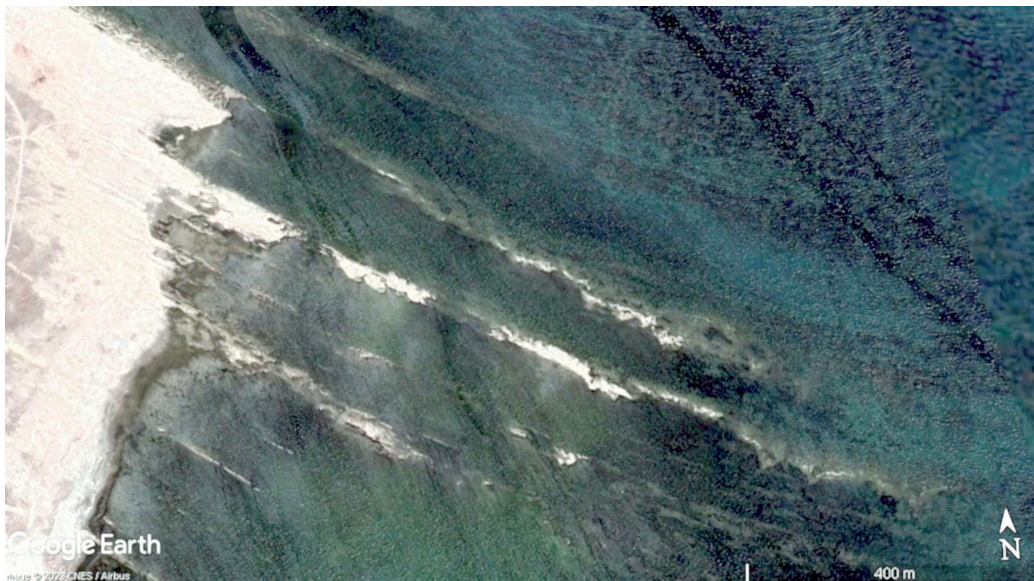
Кроме съемки на черно-белую пленку был получен опыт использования спектрзональных пленок. Последние имеют высокую чувствительность как в видимой, так и инфракрасной зонах спектра. Несмотря на то что толщина воды поглощает инфракрасное излучение, на спектрзональных снимках появляется важный дополнительный дешифровочный признак, цвет, для надводных объектов (рис. 9).



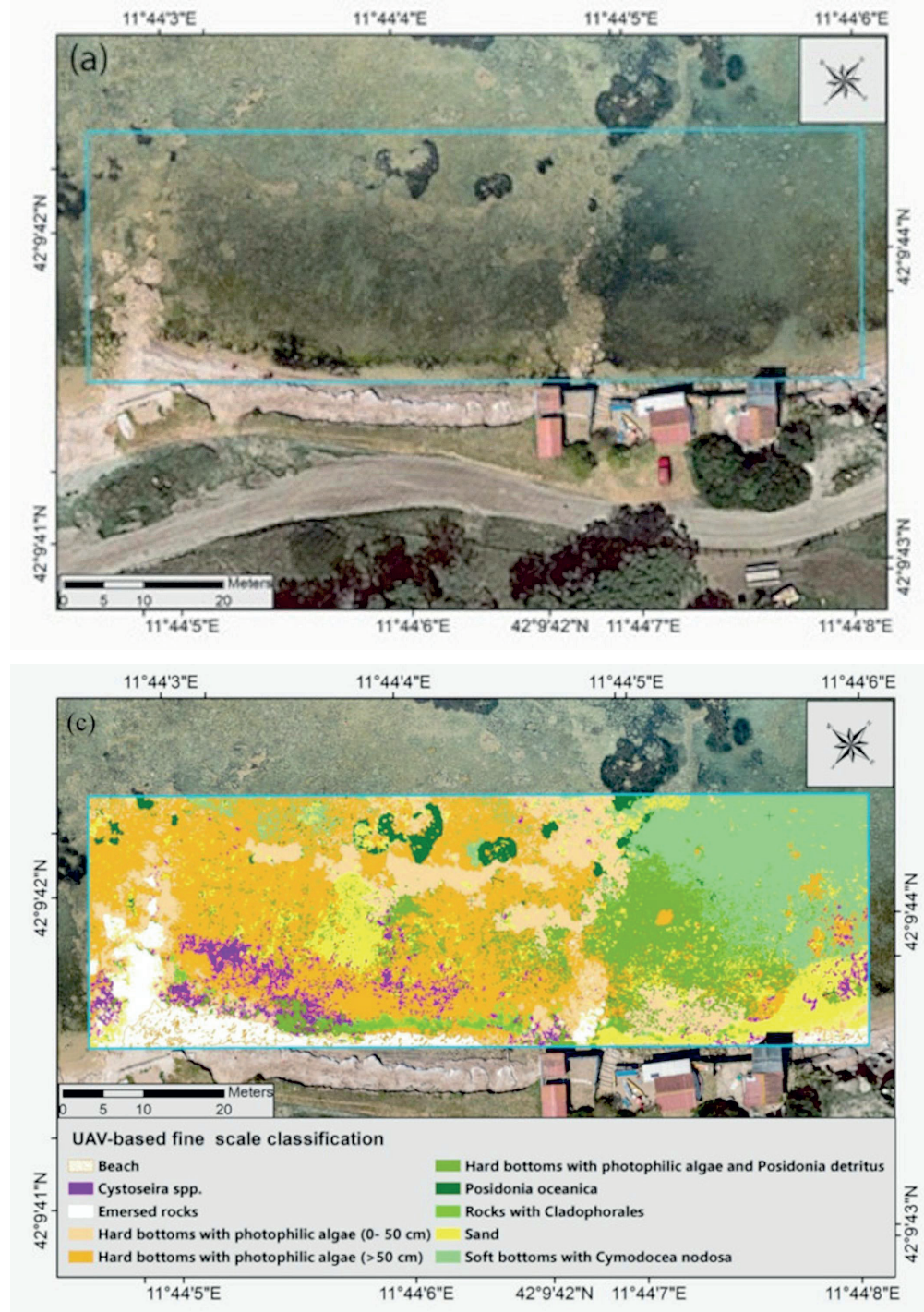
**Рис. 8.** Схема плановой АФС (а) и накидного монтажа снимков (б) [2]



**Рис. 9.** Изображение высокого берега, к которому примыкает низкая терраса, где расположены дома и проходит дорога; далее следует широкая литоральная зона (осушка), к ней примыкает абразионный скульптурно-грядовый склон. Четкое изображение в виде темно-коричневых полос получили заросли ламинарии на грядах. С увеличением глубины толща воды нивелирует цвет, и изображение дна становится монохроматическим. Западный берег южного Сахалина. Спектрозональный аэрофотоснимок, масштаб 1 : 10000. (Архив К.М. Петрова)



**Рис. 10.** Изображение гряд, обросших водорослями и беспозвоночными животными, очерчивающих фрагмент антиклинальной складки на подводном береговом склоне о. Пираллахи. Апшеронский архипелаг (Каспийское море). Космическое изображение из Google Earth, на базе композита изображения Airbus Pleiades, разрешение 0,5 м



**Рис. 11.** Применение материалов крупномасштабной аэрофотосъемки дна морских мелководий, полученных с беспилотного летательного аппарата DJI Mavic 2 Pro цифровой камерой Hasselblad L1D-20c в RGB-диапазоне [9]. а) Мозаика аэрофотоснимков масштаба 1 : 500 мелководья Тирренского моря у берегов Италии; с) картосхема подводной растительности и грунтов, составленная по материалам дешифрирования АФС.  
 Условные обозначения. Левая колонка (сверху вниз): 1 – пляж; 2 – *Cystoseira* spp.; 3 – надводные скалы; 4 – светолюбивые водоросли: красные (*Jania rubens*, *Corallinales*), бурые (*Padina ravnonica*, *Halopteris scoraria* и *Dictyota dichotoma*) на каменистых грунтах на глубине 0–50 см; 5 – те же светолюбивые водоросли на каменистых грунтах на глубине свыше 50 см. Правая колонка (сверху вниз): 1 – те же светолюбивые водоросли на каменистых грунтах на глубине свыше 50 см с участием листьев и корневищ морской травы *Posidonia oceanica*; 2 – морская трава *Posidonia oceanica* на песчаном грунте; 3 – каменистый грунт с зелеными водорослями *Cladophorales*; 4 – песчаный грунт; 5 – Морская трава *Cymodocea nodosa* на песчано-илистом грунте

### Космическая съемка

Во второй половине XX века наступила эпоха мониторинга Мирового океана из космоса [5, 7, 8]. Основными преимуществами космической съемки являются: значительная площадь, охватываемая съемкой; высокое разрешение – до 0,3 м; мультиспектральная съемка в более чем 10 зонах спектра; возможность проводить многолетний мониторинг. Общедоступными интернет-сервисами, предоставляющими космические изображения, являются Google Maps, Esri, Bing и др. (рис. 10). Например, фрагмент композита КС из Google Earth отображает рисунок дна морских мелководий, образованный грядами каменистых пород. Специальная съемка и изображения высокого качества могут быть заказаны в ряде компаний, например, Maxar, Airbus или PlanetLabs.

### Съемка с беспилотных летательных аппаратов (БПЛА)

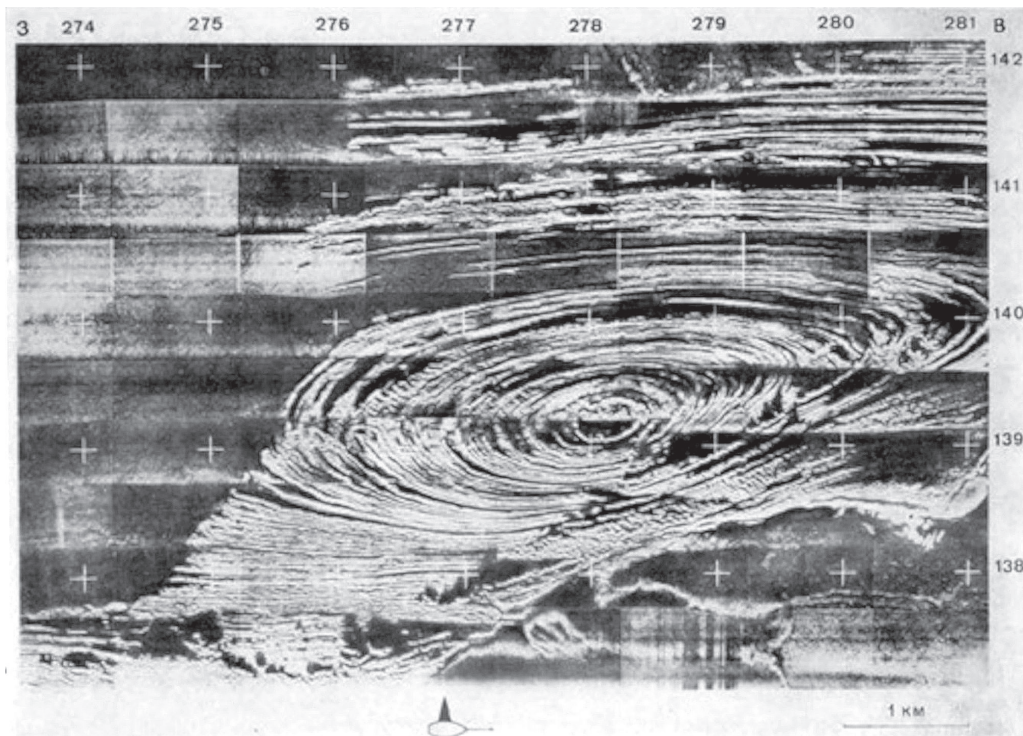
В XXI веке широкое развитие в целях экологического мониторинга морских мелководий получает съемка с БПЛА. Полет БПЛА осуществляется по заданной программе или управляется дистанционно. Как правило, съемку выполняют для мониторинга небольших акваторий в крупном масштабе. Цифровые камеры позволяют получать многоспектральные изображения с высоким разрешением. БПЛА снаб-

жены системой инерциального позиционирования (IMU) и системой спутниковой навигации (GPS), что позволяет определять положение камеры в полете с геодезической точностью до 3 см в плане и по высоте. Эти данные берутся за основу для координирования снимков на местности. В качестве примера приведем результаты дистанционного мониторинга участка дна в Тирренском море с помощью БПЛА DJI Mavic 2 Pro (рис. 11).

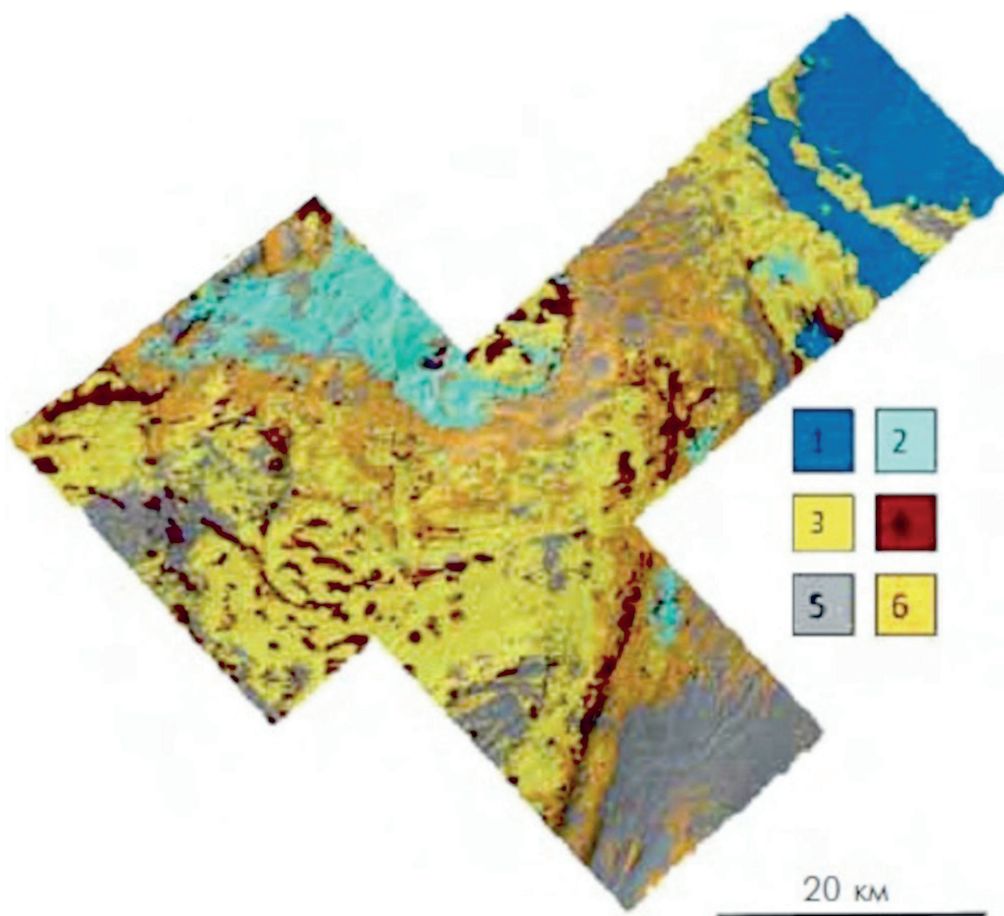
### Сонарные системы (Sound Navigation and Ranging)

Применяются для съемки морского дна на глубинах, недоступных оптическим методам. Сонарное изображение получают с помощью фиксации отраженного ультразвукового сигнала. Современные системы позволяют монтировать отдельные снимки в ортогональные схемы значительных участков морского дна (рис. 12). Эти схемы несут изображение важного экологического фактора – форм рельефа и типов грунта морского дна.

Интенсивность отражения звукового сигнала меняется в зависимости от плотности грунта: от скальных пород отражение максимальное, от илистых – минимальное. Это позволяет настраивать сонарные системы таким образом, что разные типы грунта получают специфическое цветное изображение.



**Рис. 12.** Сонарное изображение антиклинальной складки на дне Бискайского залива, глубина около 40 м. Хорошо видны скульптурно-грядовые формы рельефа, развитые на месте отпрепарированной абразией толщи флишеобразно переслаивающихся пород (материалы Французского нефтяного института)



**Рис. 13.** Донные природные комплексы ландшафта норвежского сектора шельфа Баренцева моря, по данным MAREANO (<http://www.imr.no/english/activities/mareano>).

Условные обозначения: 1 – глинистый ил, типичная фауна: *Pelosina/Asbestopluma* spp.; 2 – опесчаненный ил, типичная фауна: крупные губки; 3 – песок, типичная фауна: *Ceramaster/Stichopus* spp.; 4 – песок с гравием, типичная фауна: *Stylocordyla/Aphrodite* spp.; 5 – камни с песком, типичная фауна: *Phakellia/Axinella* spp.; 6 – скопления крупных камней, типичная фауна: *Polymastia/Porania* spp.

Например, на рис. 13 приведена ландшафтная карта полигона, расположенного в норвежском секторе Баренцева моря на глубине более 200 м. По характеру мозаики ДПК в центральной части полигона выделяется ландшафт с преобладанием камней, гравия и песка (ДПК 3, 4, 5, 6). На северо-западе и северо-востоке с ним граничат более глубоководные ландшафты, в которых преобладают ДПК 1 и 2 с илистым грунтом.

Для дешифрирования сонарных изображений применяются обитаемые подводные аппараты, телевизионная и автоматическая фотосъемки.

### Дешифрирование дистанционных изображений

На плановых снимках морское дно получает подчас четкое и детальное изображение. Однако необычный ракурс делает снимок даже крупного масштаба непонятным для его интерпретации. Основы методологии

использования дистанционных изображений были разработаны на примере дешифрирования крупномасштабных аэрофотоснимков дна морских мелководий [2]. Простейший метод дешифрирования можно назвать предметным.

*Предметный метод дешифрирования* заключается в сравнительном анализе элементов изображения на АФС с объектами на морском дне. Например, АФС участка мелководий Апшеронского архипелага (Каспийское море) характеризуется рисунком, образованным темными пятнами на светло-сером фоне (см. рис. 2). В результате подводных исследований установлено, что темные пятна на АФС соответствуют отпрепарированным абразией пластам коренных пород, обросшим красными водорослями, светлый тон полю песчано-ракушечных отложений (рис. 14).

Для глубокой комплексной интерпретации дистанционных изображений применяется ландшафтный метод дешифрирования.



**Рис. 14.** Подводные уголья, определяющие формирование темных и светлых деталей изображения на АФС (подводная фотография К.М. Петрова). Описание в тексте

*Ландшафтный метод дешифрирования* основан на использовании закономерных взаимосвязей между компонентами природы: через опознавание и характеристику объектов, изобразившихся на снимках, логическим путем делают заключение о наличии и свойствах объектов и явлений, непосредственно на снимках не отобразившихся, но связанных с первыми естественными связями. Геометрические и спектральные особенности деталей изображения могут служить дешифровочными признаками, несущими информацию как и об отдельных компонентах природы, так и о ДПК в целом. Рассмотрим ландшафтный метод дешифрирования более подробно на примере разработки дешифровочных признаков для интерпретации крупномасштабных черно-белых АФС. Существует закономерная связь определенных типов и форм подводного рельефа, петрографических особенностей коренных пород, геолого-структурного строения, грунтов и группировок донных биоценозов с ДПК и изображениями последних на снимках.

При разработке дешифровочных признаков различают камеральный этап, подводные исследования и экстраполяцию дешифровочных признаков.

*Камеральный этап.* До начала морских работ на снимках исследуемой акватории оконтуриваются основные типы рисунков и создается предварительная контурная основа ДПК, получающих характерное изображение. Соответствующий ему участок на местности принимается за ключевой. Разработанные на нем дешифровочные признаки распространяются на все однотипные изображения.

*Морские исследования.* Используя современные навигационные средства, последовательно посещают намеченные ключевые участки и описывают их в процессе водолазного обследования. Работы организуются методом описания точек и заложения ландшафтных профилей. Рисунок аэрофотоизображения ключевого участка подвергают детальному описанию, в ходе которого разрабатываются дешифровочные признаки. Для соблюдения единообразия и определенного по-



рядка в наблюдениях рекомендуется описание ключевого участка вести по следующей программе: номер профиля, номер станции, географическая привязка, колебания глубин, название природного комплекса. При описании ДПК отмечаются:

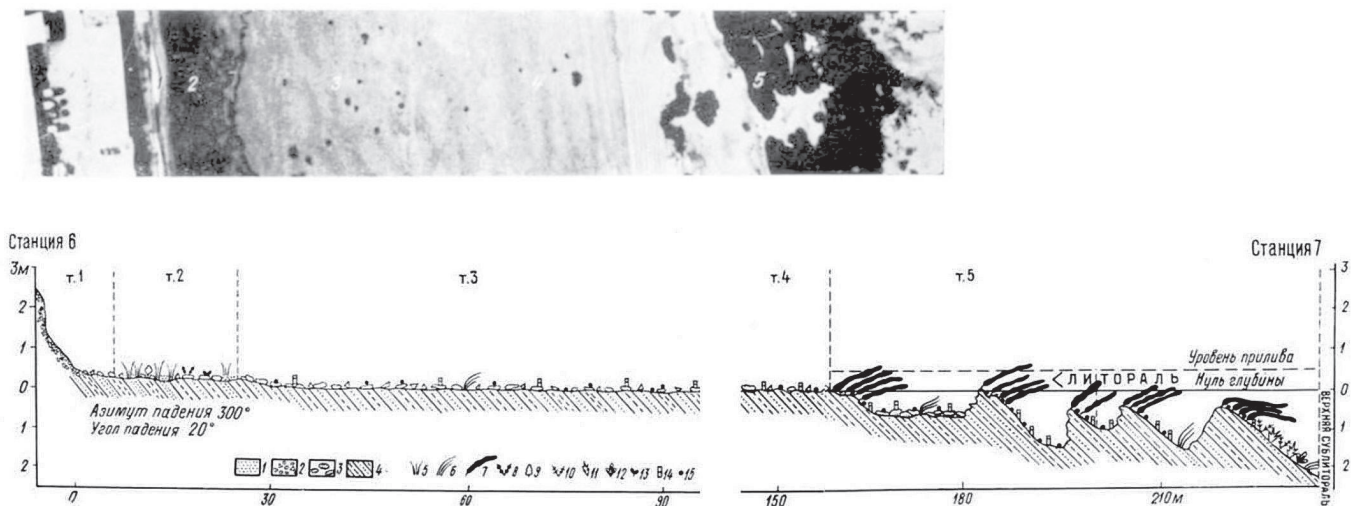
- в местах абразионно-скульптурных форм рельефа на месте выхода пластов коренных пород указываются их петрографический состав, форма, высота и простирание гряд;

- в местах аккумулятивного рельефа описываются формы, образованные в результате деятельности волновых процессов (береговые валы, косы и т. п.), отмечается последовательная смена гранулометрического состава осадков по профилю;

- при описании фитоценозов (растительных сообществ) отмечаются проективное покрытие, высота, обилие и состав макрофитов (зеленых, бурых, красных водорослей и морских трав), при описании зооценозов (сообществ животных) отмечается состав нектобентоса, бродячие и свободнолежащие на дне формы, формы сверлильщиков, формы, обрастающие каменистый грунт (сессильная фауна), формы, закарпывающиеся в рыхлый грунт (инфауна).

Чтобы наглядно графически отобразить пространственное сопряжение основных компонентов географических комплексов, связать их с особенностями изображения на аэрофотоснимках, закладываются ландшафтные профили. Их основу составляет батиметрический профиль (как правило, его направление совпадает с нормалью к береговой линии, вкрест изобат). Условные знаки обозначают геолого-структурное строение, грунты, донные биоценозы. Вертикальные линии, разделяющие линию профиля на серию отрезков, показывают границы ДПК. Описание выполняется вдоль мерного шнура. В качестве примера приведем ландшафтный профиль верхней части подводного берегового склона и фрагмент АФС, соответствующий линии профиля (рис. 15).

При дешифрировании подводных ландшафтов береговой зоны основу батиметрического профиля составляет эхограмма рельефа. Характерные аэрофотоизображения принимаются за ключевые участки, которые обследуются в процессе водолазных работ. Эти изображения считаются аэрофотографическими эталонами, которые прилагаются к ландшафтному профилю (рис. 16).



**Рис. 15.** Дешифрирование АФС верхней части подводного берегового склона (юго-западный Сахалин) методом заложения ландшафтного профиля [2].

а – полоска аэрофотоизображения, отвечающая линии профиля: 1 – узкая полоска белого и светло-серого тона, соответствующая изображению надводной и подводной частей пляжа; 2 – мелкопятнистый зернистый рисунок связан с изображением комплексного растительного покрова, где темные детали обусловлены пятнами zostеры, а светлые – разреженным покровом известковых водорослей на щебнистом дне; 3 – светло-серый тон, отвечающий выравненному щебнистому дну с разреженным покровом известковых водорослей; простирание пластов коренных пород угадывается по легкой полосчатости рисунка; 4 – темный пятнистый, зернистый рисунок изображения, обусловленный зарослями морской травы (*Phyllospadix*), занимающими местами значительные участки; 5 – крупные пятна и полосы интенсивного темного тона обозначают заросли ламинарии на вершинах гряд; гряды и межгрядовые понижения с покровом известковых водорослей (светлый тон с легкой полосчатостью рисунка, обусловленной линиями напластований);

б – ландшафтный профиль через аэрофотоизображение, приведенное выше. Точки описания на АФС (1–5) соответствуют точкам, показанным в верхней части профиля. Грунты: 1 – песок; 2 – галька и гравий; 3 – валуны; 4 – коренные породы; подводная растительность: 5 – *Zostera marina*; 6 – *Phyllospadix iwatensis*; 7 – *Laminaria japonica*; 8 – *Sargassum mijabei*; 9 – *Ptilota filicina*; 10 – *Ulva fenestrata*; 11 – *Tichocarpus crinitus*; 12 – *Laingia pacifica*; 13 – *Corallina pilulifera*; 14 – *Pachyarthron cretaceum*; 15 – известковые водоросли

### Аэрофотографическое эталонирование и экстраполяция дешифровочных признаков

Перед аэрофотографическим эталонированием стоит задача представить наиболее характерные изображения ДПК, раскрывающие природу подводного ландшафта в целом. Дешифрирование ландшафта подводной береговой зоны обеспечивается разработкой системы элементарных аэрофотографических эталонов. Последние представляют собой вырезки из аэрофотоснимков, характеризующие изображения ДПК ключевых участков. Они систематизируются в виде условных знаков к аэрофотоизображению всего ландшафта и используются для экстраполяции дешифровочных признаков на однотипные изображения.

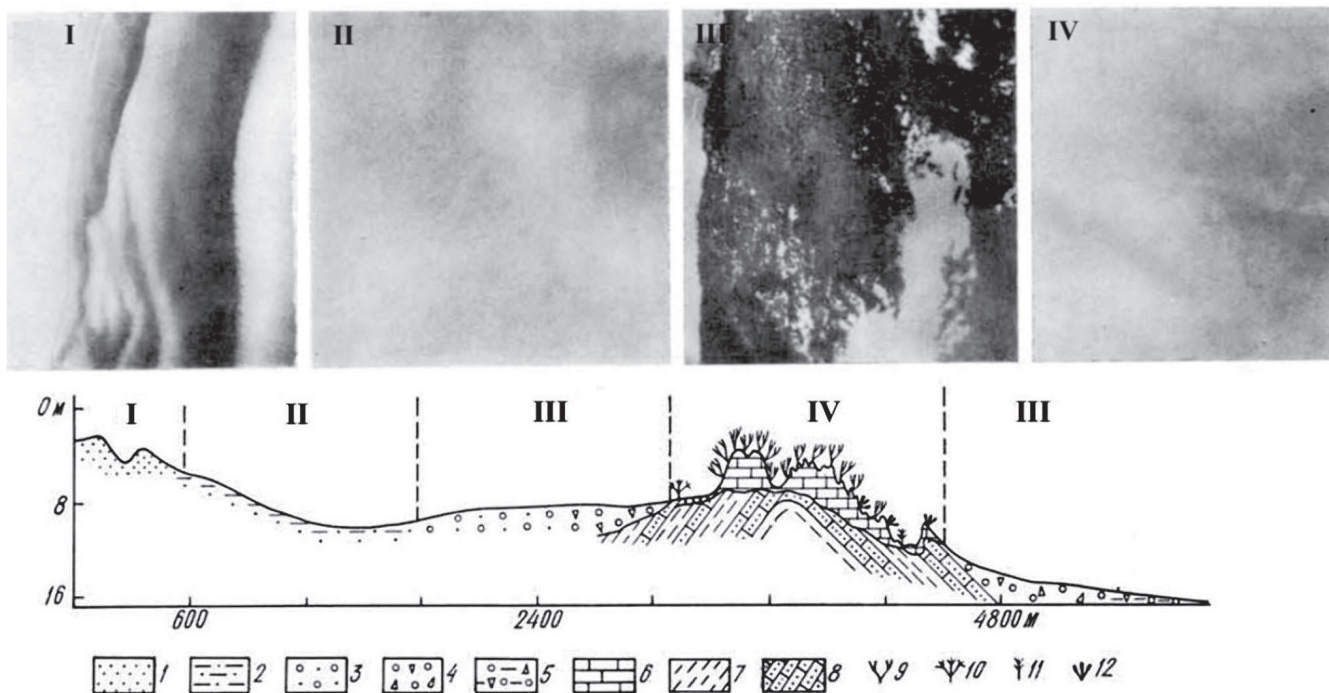
Внутриландшафтная экстраполяция осуществляется путем переноса дешифровочных признаков с ключевых участков на однотипные аэрофотоизображения. Межландшафтная экстраполяция проводится путем изучения ландшафтов-аналогов и переноса установленных дешифровочных признаков на тер-

ритории непосещенных ландшафтов, однотипных с изученными. Ареал межландшафтной экстраполяции связан с рубежами физико-географического районирования. Достоверность экстраполяции тем выше, чем ближе в классификационной системе и в сетке районирования лежат ландшафты-аналоги.

### Программа комплексных ландшафтно-биологических исследований дна морских мелководий

Приведем программу комплексных исследований, разработанную на основе опыта ландшафтно-биологического изучения морей России [3]. Работы, основанные на дешифрировании дистанционных изображений, морских и подводных исследований, предлагается направить на решение следующих задач.

1. Выявить особенности рельефа морских окраин, связанные с новейшим унаследованным дифференцированным развитием морфоструктур:



**Рис. 16.** Фрагмент ландшафта подводного склона Анапской Пересыпи, Черное море [2]. Верхний ряд – аэрофотографические эталоны. I – подводные береговые валы; II, IV – поле ракуши; III – банка, образованная плотносцементированными породами, густо обросшими водорослями (биоценоз цистозиры). Нижний ряд – ландшафтный профиль. Подводные угодья (вертикальные штриховые линии): а – береговые валы; б – песчаные равнины; в – поля ракуши; г – скалы и камни (каменистая банка); д – илесто-ракушечные равнины; грунты: 1 – песчаные; 2 – илесто-ракушечные; 3 – песчано-ракушечные; 4 – ракушечные (целая и битая ракуши, ракушечный песок); 5 – илесто-ракушечные; коренные породы: 6 – четвертичные литифицированные ракушечники; 7 – меотические глины; 8 – меотические мергели; растительность: 9 – *Cestoseira barbata*; 10 – *Nereia filiformis*; 11 – *Chondria teunissima*; 12 – *Phyllophora nervosa*

- морфоструктуры, испытывающие унаследованное поднятие, линии активных новейших дислокаций, берега продольного и поперечного типов;
  - высокие берега с активным клифом, на морском дне (абразионно-скульптурные банки и рифы), биотоп скал и камней, биоценозы обрастателей;
  - морфоструктуры, испытывающие унаследованное опускание и связанные с ними приморские низменности и подводный береговой склон аккумулятивного типа (биотоп песчано-илистых грунтов, биоценозы закапывающихся групп гидробионтов (инфауна)).
2. Оценить экологическую роль гидрологических условий:
- температурный режим, соленость, глубина слоя скачка;
  - морские течения, места апвеллинга и даунвеллинга;
  - местный режим приливов и отливов, интенсивность ветрового волнения.
3. Опираясь на морфоструктурные, гидрологические и гидробиологические особенности, провести границы подводных ландшафтов и картировать их внутреннюю морфологическую структуру:
- охарактеризовать подводные угодья и фации-доминанты;
  - отметить их положение в системе единиц вертикального подразделения морского дна.
4. Определить место ландшафта в системе единиц географической зональности, вертикальной поясности и морфоструктурного районирования.
- Выполнение ландшафтно-биомических исследований по предложенной программе обеспечит единообразие работ и сравнимость полученных результатов.

## Литература

### Список русскоязычной литературы

1. Гурьева ЗИ, Петров КМ, Рамм НС, Шарков ВВ. Геолого-геоморфологическое изучение морских мелководий и берегов по материалам аэрофотосъемки. Л.: Наука; 1968.
2. Гурьева ЗИ, Петров КМ, Шарков ВВ. Аэрофотометоды геолого-геоморфологического исследования внутреннего шельфа и берегов морей. Атлас аннотированных аэрофотоснимков. Л.: Недра; 1976.
3. Петров КМ. Морская экология: экосистемы и подводные ландшафты: учебное пособие для бакалавров. М.: Ай Пи Ар Медиа; 2023.
4. Петров КМ. Подводные ландшафты: теория, методы исследования. Л.: Наука; 1989.
5. Ткаченко КС. Использование аэрокосмической съемки в гидробиологических исследованиях. Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2012;14(1):15-31.

### Общий список литературы/References

1. Guryeva ZI, Petrov KM, Ramm NS, Sharkov VV. Geologo-Morfologicheskoye Izucheniye Morskikh Melkovodiy i Beregov po Materialam Aerofotosyemki. [Geological and Geomorphological Studies of Marine Shallow Waters and Shores Based on Aerial Photography Materials]. Leningrad: Nauka; 1968. (In Russ.)
2. Guryeva ZI, Petrov KM, Sharkov VV. Aerofotometody Geologo-Geomorfologicheskogo Issledovaniya Vnutrennego Shelfa i Beregov. Morey. Atlas Annotirovannykh Aerofotosnimkov. Leningrad: Nedra; 1976. (In Russ.)
3. Petrov KM. Morskaya Ekologiya: Ekosistemy i Podvodnye Landshafty: Uchebnoye Posobiye dlia Bakalavrov. Moscow: IPR Media; 2023. (In Russ.)
4. Petrov KM. Podvodnye Landshafty: Teoriya i Metody Issledovaniya. [Underwater Landscapes: Theory and Research Methods]. Leningrad: Nauka; 1989. (In Russ.)
5. Tkachenko KS. [Use of aerial and satellite photography in hydrobiological research]. Izvestiya Samarskogo Nauchnogo Tsentra Rossiyskoy Akademii Nauk. 2012;14(1):15-31. (In Russ.)
6. Lepley LK, Adams WM. Reflectivity of Electromagnetic Waves at an Air-water Interface for Pure and Sea Water. WRRC technical report No.25. Honolulu (HI): Water Resources Research Center, University of Hawaii at Manoa; 1968.
7. Kutser T, Hedley J, Giardino C, Roelfsema C, Brando V. Remote sensing of shallow waters – A 50-year retrospective and future directions. Remote Sens Environ. 2020;240:111619.
8. O'Neill J, Costa M, Sharma T. Remote sensing of shallow coastal benthic substrates: In situ spectra and mapping of eelgrass (*Zostera marina*) in the Gulf Islands National Park Reserve of Canada. Remote Sensing. 2011;3(5):975-1005.
9. Ventura D, Grosso L, Pensa D, Casoli E, Mancini G, Valente T, Scardi M, Rakaj A. Coastal benthic habitat mapping and monitoring by integrating aerial and water surface low-cost drones. Front Marine Scie. 2023;(9):72-86.

# СОСТОЯНИЕ УРОВНЯ ПЛОДОРОДИЯ ПОЧВ ПРЕДБАЙКАЛЬЯ

И.А. Белозерцева<sup>1\*</sup>, Н.А. Зверева<sup>1</sup>, Н.А. Скосырский<sup>1</sup>,  
А.В. Козин<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Институт географии им. В.Б. Сочавы СО РАН, Иркутск, Россия;

<sup>2</sup> Национальный исследовательский Томский государственный университет, Томск, Россия

\* E-mail: [belozia@mail.ru](mailto:belozia@mail.ru)

Статья поступила в редакцию 17.05.2023; принята к печати 04.07.2023

По результатам полевых и аналитических работ, проведенных в 2012–2023 годах, дана характеристика плодородия почв сельскохозяйственных земель Бокханского района Иркутской области. Выявлено, что почвы большей части исследованной территории по таким агрохимическим и агрофизическим показателям, как содержание гумуса, нитратов, агрономически ценных агрегатов, подвижного фосфора и калия, относятся к благополучным, состояние их плодородия оценивается как «отличное» и «хорошее». Почвы используемых пашен и пастбищ около ряда населенных пунктов нуждаются во внесении минеральных (калийных и фосфорных) удобрений и, реже, – азотных (минеральных или органических). По содержанию агрономически ценных агрегатов почвы являются «отличными», «хорошими», редко «удовлетворительными» для использования их в целях выращивания агрокультур. В почвах сельскохозяйственных земель, заброшенных более 15–20 лет тому назад, наблюдаются восстановление содержания гумуса и агрономически ценной структуры до фоновых значений естественных ландшафтов.

*Ключевые слова:* сельскохозяйственные земли, пашня, залежь, плодородие почв, агрохимия, Иркутская область.

## SOIL FERTILITY CONDITIONS IN THE PRE-BAIKAL REGION

I.A. Belozertseva<sup>1\*</sup>, N.A. Zvereva<sup>1</sup>, N.A. Skosyrskiy<sup>1</sup>, A.V. Kozin<sup>2</sup>

<sup>1</sup> V.B. Sochava Institute of Geography SB RAS, Irkutsk, Russia;

<sup>2</sup> National Research Tomsk State University, Tomsk, Russia

\* E-mail: [belozia@mail.ru](mailto:belozia@mail.ru)

According to field and laboratory soil assessment carried out in 2012–2023, fertility characteristics of soils of the agricultural areas of the Bokhan district of the Irkutsk region are defined. According to such agrochemical indicators as the contents of humus, nitrates and agronomically valuable aggregates, and mobile phosphorus and potassium, the soils of most of the areas studied may be rated as safe, and their fertility as “excellent” and “good” fertility. The soils of used arable land and pastures near several settlements need being fertilized with potassium and phosphate fertilizers, and, rarely, with nitrogen. By the content of agronomically valuable aggregates, the soils are “excellent”, “good” or, rarely, “satisfactory” for crops growing. In the soils of agricultural lands abandoned more than 15–20 years ago, the restoration of humus content and agronomically valuable structures is observed.

*Keywords:* agricultural land, arable land, deposit, soil fertility, agrochemistry, Irkutsk region.

### Введение

Актуальность проведенных исследований обусловлена наличием значительных площадей заброшенных сельскохозяйственных земель на территории Иркутской области, которые составляют более 70% [10]. Россия обладает значительным сельскохозяйственным потенциалом за счет вовлечения в оборот залежных земель [20]. Возвращение пост-агрогенных земель в производство может рассматриваться как потенциал увеличения сельскохозяйственного производства. Использование данного потенциала позволит ослабить зависимость от импортного продовольствия.

С середины 1970-х годов до конца 1990-х перераспределению земель было посвящено большое количество работ. Широкий круг факторов, влияющих на землепользование, представлен в обзоре [18]. Многие ученые установили, что наибольшие площади заброшенных земель имеются на территориях, где наблюдается низкая урожайность, в более худших социально-экономических условиях, а также где растет средний возраст жителей и сокращается население [19].

Эколого-агрохимические оценки почв Иркутской области и соседних территорий (в том числе сельскохозяйственных земель) содержатся в ряде работ [1, 7,

8, 10, 14, 16, 17] и др. Составлены карты и схемы «Эрозия почв Иркутской области»; «Трансформация пахотных земель Иркутской области» [1]; «Земельные ресурсы Байкальского региона»; «Деградация и загрязнение почв Байкальского региона» [12, электронный ресурс <http://atlas.isk.irk.ru>]. Следует отметить отсутствие региональных работ, связанных с исследованием почв заброшенных сельскохозяйственных угодий Иркутской области.

Цель исследования – дать оценку уровня плодородия почв используемых и заброшенных сельскохозяйственных земель Боханского района.

В орографическом отношении Боханский район расположен в пределах Лено-Ангарского плато и Иркутско-Черемховской равнины, приуроченных к южной части Средне-Сибирского плоскогорья. Рельеф местности пологохолмистый. Абсолютные отметки высот достигают 900 м. Северо-восточная часть района относится к Лено-Ангарскому плато, сложенному терригенно-карбонатными отложениями верхнего кембрия. Центральная и южная части Боханского района в верхах геологического разреза представлены юрскими осадочными горными породами. В долинах крупных рек развиты аллювиальные и аллювиально-делювиальные четвертичные отложения. По геокриологическому районированию исследуемая территория входит в провинцию многолетнемерзлых пород южной части Сибирской платформы, в область редких островов и линз многолетней мерзлоты. Климат района отличается резко выраженной континентальностью. Многолетняя средняя годовая температура воздуха имеет отрицательное значение ( $-2,3$  °C), а среднегодовые амплитуды температур – до 43 °C.

По почвенному районированию [9] территория исследования относится к округам черноземов, дерново-карбонатных (темногумусовых), серых лесных и дерново-подзолистых почв равнин в пределах подтайги, лесостепи и островных степей. Древесная растительность в основном представлена сосной, березой, лиственницей и осинкой. Степная растительность приурочена к речным долинам, а также к придолинным крутым южным склонам. Земли района используются преимущественно в сельском хозяйстве. На территории исследования отмечено большое количество заброшенных пахотных угодий и скотоводческих ферм. В 1970 году посевная площадь составляла 143515 га, а в 2013 году – 30571 га [11]. Заброшено за данный период 79% сельскохозяйственных земель. В последнее время наметилась небольшая положительная тенденция возвращения заброшенных земель в сельскохозяйственный оборот [10].

Сельскохозяйственным производством по статистическим данным администрации в 2022 году в Боханском районе занимаются 34 крестьянско-фермерских хозяйства, 5 сельхозпредприятий, 4 сель-

скохозяйственных производственных кооператива, 2 сельскохозяйственных потребительских снабженческо-сбытовых кооператива, 1 Боханское поселковое потребительское общество. Животноводством (свины, овцы, лошади, крупный рогатый скот) занимаются 4 сельхозпредприятия, 34 крестьянских (фермерских) хозяйства, 6200 личных подсобных хозяйств. Выращивают зерновые и кормовые культуры растений. Заготавливают сено, сенаж, силос. Урожайность зерновых культур в среднем составляет 16,6 ц/га.

### Объекты и методы

Объект исследования – естественные, агрогенные и пост-агрогенные почвы на территории правобережного лесостепного Приангарья (на примере Боханского района Иркутской области).

В 2012–2023 годах в составе комплексных экспедиций сотрудников Института географии им. В.Б. Соцавы СО РАН с участием студентов Иркутского и Национального исследовательского Томского государственных университетов были проведены полевые работы с отбором проб почв на территории Боханского района. Отбор проб почвы проводили в соответствии с действующими ГОСТами [ГОСТ 28168-89, ГОСТ Р 58595-2019, ГОСТ 17.4.4.02-84]. Пробы почв отбирались методом «конвертов» со стороны квадрата 10 м и с отбором 5 частных проб в центре и углах квадрата на пашнях, залежах, пастбищах и на фоновой территории. Всего заложено 52 основных почвенных разреза и более 50 прикопок, из которых для физико-химических анализов отобрано более 200 образцов. Систематика почв осуществлялась на основе принципов «Классификации и диагностики почв России» [15].

Анализы почв проведены в соответствии с общими требованиями (ГОСТ 29269-91) [4] в химико-аналитическом центре ИГ СО РАН. Величина pH определена в суспензии потенциометрическим методом (ГОСТ 26212-91), содержание гумуса – методом Тюрина в модификации ЦИНАО (ГОСТ 26213-84). Для определения содержания подвижных соединений калия и фосфора применен метод Кирсанова в модификации ЦИНАО (ГОСТ 26207-91), для обменного аммония и нитратов – метод ЦИНАО (ГОСТ 26488-85, ГОСТ 26489-85), для структурности почв – метод Савинова [13].

### Результаты и обсуждение

В результате проведенных исследований составлена почвенная карта (рис. 1). Черноземы и серые почвы занимают средние и высокие террасы рек, а также средние и нижние части южных склонов на суглинистых отложениях под степями и лесостепями. Более 70% территории с черноземами и темногумусовыми почвами распаханы и в данное время находятся в залежном состоянии. Под луговыми степями сформировались

черноземны гидрометаморфизованные. Серогумусовые и темногумусовые глинисто-иллювирированные почвы сформировались на красноцветных карбонатно-силикатных отложениях пологих склонов и невысоких водоразделов под светлохвойными и березовыми травяными лесами, которые частично распаханы (около 20%). На покатых южных склонах преобладают сочетания подбуров и перегнойно-темногумусовых почв, а на покатых северных склонах доминируют дерново-подзолистые, подбуры, встречаются темногумусовые глинисто-иллювирированные. В поймах и на нижних террасах рек на фоне аллювиальных серогумусовых, аллювиальных темногумусовых и черноземов гидрометаморфизованных выделяются аллювиальные перегнойно-глеевые и аллювиальные торфяно-глеевые, что обусловлено разнообразием гидротермических условий.

Почвы населенных пунктов представлены антропогенными аналогами естественных почв с урбаногенными признаками (урбо-почвы – естественные поверхностно-преобразованные; почвы глубокопреобразованные – урбаноземы). На сельскохозяйственных угодьях распространены агро-почвы (например, агрочерно-земы) и агроземы (глубокопреобразованные почвы).

В целом, освоенная часть района вблизи населенных пунктов имеет хорошие высокоплодородные почвы. Населенные пункты, как правило, расположены по долинам рек на выровненной территории с исходно плодородными почвами под степями и лугами. Почвы под лесной растительностью обладают более низкими показателями плодородия, как и в других регионах страны [6].

В качестве индикаторов уровня плодородия почв могут быть использованы их следующие показатели: содержание гумуса, основных элементов питания растений (азот, фосфор, калий) и агрономически ценных агрегатов.

Наиболее высока потребность растений в азоте, содержание которого выше, чем всех других элементов. Калий обычно занимает второе место. Доступны для растений минеральные формы азотных соединений: аммиак, нитраты и нитриты. Анион  $\text{NO}_3^-$  в почве не поглощается ни химически, ни физико-химически и при достаточной влажности целиком находится в почвенном растворе. Накопление нитратов в почве свидетельствует о ее хорошем «санитарном» состоянии: те же величины pH, те же концентрации и состав почвенного раствора, степень аэрации, влажность и температура, которые благоприятны для большинства культурных растений, способствуют и процессу нитрификации [3]. Нитраты характеризуются весьма высокой мобильностью в почве. Сравнительно мало подвижен в почве аммонийный азот, так как ионы аммония вступают в обменные реакции с катионами по-

чвенного поглощающего комплекса.

Согласно шкале [2] содержание подвижного фосфора (мг/кг) оценивается как: очень низкое – менее 25, низкое – 26–50, среднее – 51–100, выше среднего – 101–150, высокое – более 150; содержание подвижного калия (мг/кг): очень низкое – менее 100, низкое – 101–200, среднее – 201–300, выше среднего – 301–400, высокое – более 400; содержание нитратного азота (мг/кг): очень низкое – менее 4, низкое – 4–8, среднее – 8–15, выше среднего – 15–20, высокое – более 20; содержание гумуса (%): очень низкое – менее 2, низкое – 2,1–4,0, среднее – 4,1–6,0, выше среднего – 6,1–8,0, высокое – более 8. Шкалы и санитарные нормы для содержания аммонийного азота в почвах не разработаны, так как данный показатель динамичный, а повышенные его количества не оказывают токсического влияния на культурные растения.

Агрономически ценными агрегатами для культурных растений являются мезоагрегаты размером 0,25–10 мм, обладающие механической прочностью, водопрочностью, пористостью более 45%. Агрономически ценные агрегаты положительно влияют на агрономические свойства почв, их воздухо- и водопроницаемость оптимальны [10]. Выделяют следующие диапазоны содержания агрономически ценных агрегатов, используемые для качественной оценки структуры: больше 80% – отличное агрегатное состояние; 80–60 – хорошее; 60–40 – удовлетворительное; 40–20 – неудовлетворительное; меньше 20% – плохое [5].

Исходя из полученных результатов составлена шкала оценки уровня плодородия почв по содержанию гумуса, нитратов, подвижного фосфора и калия, агрономически ценных агрегатов (табл. 1). Шкала имеет следующий вид: <6 баллов – плохое; 6–10 баллов – неудовлетворительное; 11–15 – удовлетворительное; 16–20 – хорошее; >20 баллов – отличное состояние плодородия почв.

По предложенной схеме проведена оценка уровня плодородия почв ключевых участков Боханского района, в баллах (табл. 2).

Агроземы, черноземы, серые, аллювиальные почвы и их антропогенные аналоги имеют в основном слабощелочную и нейтральную (pH водн. от 8,4 до 6,6) реакции, что обусловлено карбонатными породами. Верхние горизонты дерново-подзолистых почв характеризуются слабокислой (близкой к нейтральной) реакцией (5,9). Актуальная кислотность почв сельскохозяйственных земель варьирует от слабощелочных до нейтральных значений. Так как pH солевой вытяжки используется для характеристики кислых почв, в нашем случае (отсутствие почв с кислой реакцией) мы его не использовали. Почвы сельскохозяйственных земель исследуемой территории в известковании не нуждаются. Содержание гумуса в почвах варьирует от низкого (3,5%) до высокого (>12%) уровня. В ур-



**Рис. 1.** Фрагмент карты «Почвы Боханского района Иркутской области». Пояснения к карте даны в таблице ниже

№ Контура	Основные и сопутствующие почвы	Агрогенные аналоги основных почв фоновых территорий (контур № 21)*
1	Бурозем оподзоленный и грубогумусный	Агробурозем
2	Дерново-подзолистая, серая	Агродерново-подзолистая, агросерая
3	Дерново-подзолисто-глеевая, подбур иллювиально-гумусовый	Агродерново-подзолистая глеевая
4	Бурозем типичный и оподзоленный	Агробурозем
5	Серая типичная, темно-серая	Агросерая, агротемно-серая
6	Подбур оподзоленный и иллювиально-гумусовый	Агроподбур
7	Бурозем грубогумусный и оподзоленный	Агробурозем
8	Темно-серая и серая	Агротемно-серая, агросерая
9	Подбур иллювиально-гумусовый и оподзоленный	Агроподбур иллювиально-гумусовый
10	Подбур иллювиально-железистый и оподзоленный	Агроподбур иллювиально-железистый
11	Серая (метаморфическая)	Агросерая метаморфическая
12	Дерново-подбур оподзоленный, дерново-подзолистая	Агродерново-подбур
13	Перегнойно-темногумусовая (остаточно-карбонатная)	Агроперегнойно-темногумусовая
14	Чернозем глинисто-иллювиальный, темногумусовая глинисто-иллювиальная	Агрочернозем глинисто-иллювиальный
15	Серогумусовая (глинисто-иллювиальная)	Агросерогумусовая глинисто-иллювиальная
16	Темногумусовая глинисто-иллювиальная, перегнойно-темногумусовая (остаточно-карбонатная)	Агротемногумусовая глинисто-иллювиальная
17	Чернозем криогенно-мицелярный, темногумусовая	Агрочернозем криогенно-мицелярный
18	Темногумусовая типичная, серая глубоко карбонатная	Агротемногумусовая, агросерая
19	Аллювиальная темногумусовая, гумусовая, перегнойно-глеевая, торфяно-глеевая, слоисто-аллювиальная	Агроаллювиальная темногумусовая, агроаллювиальная гумусовая
20	Урбанозем	Агрозем

\* Контур 21 – агропочвы, обозначенные штриховкой на естественных типах почв.

Табл. 1

**Шкала балльной оценки плодородия почв по содержанию гумуса, агрономически ценных агрегатов, нитратов, подвижного фосфора и калия**

Фосфор	Б	Калий	Б	Нитраты	Б	Гумус	$K_{NPK,C}$	Б	$\Sigma Agr$	Б	К: $\Sigma B$
<25	1	<100	1	<4	1	<2	Очень низкое	1	<20	1	<6
26–50	2	101–200	2	4–8	2	2,1–4,0	Низкое	2	20–40	2	6–10
51–100	3	201–300	3	8–15	3	4,1–6,0	Среднее	3	40–60	3	11–15
101–150	4	301–400	4	15–20	4	6,1–8,0	Выше среднего	4	60–80	4	16–20
>150	5	>400	5	>20	5	>8,0	Высокое	5	>80	5	>20

Примечание: Б – балл; К – состояние плодородия почв;  $\Sigma B$  – сумма баллов.

Табл. 2

**Некоторые показатели почв основных ключевых площадок Боханского района**

Местоположение, использование	Растительность	Почва	Горизонт	pH водн	Гумус % (Б)	N-NH <sub>4</sub> мг/кг	N-NO <sub>3</sub> мг/кг (Б)	P <sub>2</sub> O <sub>5</sub> мг/кг (Б)	K <sub>2</sub> O мг/кг (Б)	$\Sigma Agr$ % (Б)	$\Sigma B$	К
С. Новоскресенка долина р. Ида	Разнотравно-злаковый луг с сорной растительностью	Урбо-агрозем	UP	7,8	4,2 (3)	22,5	0,9 (1)	54 (3)	525 (5)	67 (4)	16	X
2 км на С-В от с. Вершина, склон к долине р. Ида, фон	Березово-сосновый разнотравный лес	Темно-серая	AU	6,7	6,1 (4)	37,5	51,8 (5)	101 (4)	390 (4)	96 (5)	23	O
Около с. Вершина, овраг, фон	Злаково-разнотравная с единичными соснами и березами	Темно-гумусовая	AU	8,3	11,2 (5)	15,0	16,0 (4)	98 (3)	350 (4)	85 (5)	20	X
С. Дундай, долина притока р. Ида, пастбище, залежь более 15 лет	Разнотравный луг	Агро-аллювиальная темно-гумусовая	Wca	8,3	5,4 (3)	22,5	16,2 (4)	87 (3)	400 (4)	78 (4)	18	X
П. Тихоновка, долина р. Ида, фон	Разнотравно-злаковый луг	Аллювиальная темно-гумусовая	AU	8,4	5,5 (3)	37,5	18,7 (4)	134 (4)	740 (5)	89 (5)	21	O
Д. Чилим, долина притока р. Харагун, пастбище	Разнотравный луг с сорной растительностью	Урбоагрозем	AU	8,3	6,1 (4)	15,0	11,8 (3)	67 (3)	370 (4)	68 (4)	18	X
С. Укыр, долина р. Ида, пастбище	Разнотравный луг с сорной растительностью	Аллювиальная гумусовая	AU	7,9	4,3 (3)	22,5	23,6 (5)	130 (4)	275 (3)	72 (4)	19	X
С. Хохорск, долина р. Ида, пастбище, рядом скотоферма	Разнотравный луг с сорной растительностью	Аллювиальная темно-гумусовая	AU	8,1	9,5 (5)	22,5	33,3 (5)	230 (5)	740 (5)	77 (4)	19	X
1 км на запад от с. Харатинген, фон	Разнотравно-злаковое лугово-степное сообщество	Чернозем	AU	8,3	10,6 (5)	21,0	22,7 (5)	405 (5)	1000 (5)	97 (5)	25	O
Д. Усть-Тараса, долина р. Ида, пастбище	Злаково-разнотравная лугово-степная ассоциация	Аллювиальная перегнойно-глеевая иловато-перегнойная	Hmr	8,3	19,1 (5) 57,3*	20,0	14,0 (3)	40 (2)	125 (2)	71 (4)	16	X
Д. Морозова, долина р. Ида, пастбище, свалка	Злаково-разнотравный луг	Аллювиальная торфяно-глеевая торфяно-минеральная	Tmr	7,9	72,1*	39,0	41,4(5)	77 (3)	1300 (5)	-	-	-
2,5 км с-з от д. Тихоновка, залежь, 2 года под паром	Сорная	Агротемно-гумусовая	PU	8,1	5,4 (3)	12,5	2,5 (1)	121 (4)	600 (5)	73 (4)	15	У



Местоположение, использование	Растительность	Почва	Горизонт	pH в воде	Гумус % (Б)	N-NH <sub>4</sub> мг/кг	N-NO <sub>3</sub> мг/кг (Б)	P <sub>2</sub> O <sub>5</sub> мг/кг (Б)	K <sub>2</sub> O мг/кг (Б)	ΣАгр % (Б)	ΣБ	К
4 км на с-в от д. Марковка, водораздел, фон	Березово-сосновый разнотравный лес	Серая	AY	7,1	5,9 (3)	22,5	21,3 (5)	397 (5)	400 (5)	89 (5)	22	О
Д. Марковка, долина р. Марковка, залежь 3 года	Сорная	Агрочернозем	PU	8,3	5,8 (3)	15,0	8,2 (3)	63 (3)	250 (3)	70 (4)	16	X
6 км на север от п. Бохан, водораздел, залежь 5 лет	Сорная	Агротемно-гумусовая	PU	8,4	5,4 (4)	12,5	60,7 (5)	59 (3)	500 (5)	72 (4)	20	X
Д. Булак, падь Булак, залежь более 20 лет, около скотофермы	Сорная	Агрочернозем	AYca	8,5	12,1 (5)	29,0	40,7 (5)	335 (5)	1500 (5)	88 (5)	25	О
4 км на север от д. Морозова, пахотное поле 1 год под паром	Сорная	Агрозем	P	7,6	8,2 (5)	5,0	1,8 (1)	61 (3)	230 (3)	76 (4)	16	X
Д. Черниговская, пашня	Сорная	Агрочернозем	PU	7,9	5,4 (3)	11,3	8,1 (3)	49 (2)	200 (2)	71 (4)	14	У
С. Каменка, пастбище, свалка	Сорная	Урбанозем	U	8,2	5,3 (3)	9,3	11,9 (3)	42 (2)	420 (5)	54 (3)	15	У
В 1 км на восток от д. Калашникова, фон	Сосняк злаково-разнотравный	Серая	AY	6,9	6,2 (4)	19,3	21,6 (5)	186 (5)	280 (3)	93 (5)	22	О
Окраина д. Шарагун, пастбище, залежь 10–12 лет	Разнотравно-злаковый остепненный луг с сорной растительностью	Агрочернозем	PU	6,9	6,9 (4)	21,3	1,4 (1)	98 (3)	600 (5)	75 (4)	17	X
Д. Красная Буреть, пастбище, залежь 8–10 лет	Злаково-разнотравный луг с сорной растительностью	Агрозем	Wca	8,3	6,7 (4)	6,3	12,8 (3)	83 (3)	150 (2)	76 (4)	16	X
Д. Воробьевка, пастбище	Сосняк паркового типа разнотравный с сорной растительностью	Урбо-дерново-подзолистая	UY	6,8	3,6 (2)	10,0	9,7 (3)	120 (4)	420 (5)	52 (3)	17	X
С. Олонки, пастбище, свалка	Сорная	Урбанозем	U	7,4	3,5 (2)	19,8	1,1 (1)	94 (3)	600 (5)	48 (3)	14	У
1 км на восток от д. Грехневка, фон	Елово-березово-сосновый разнотравно-зеленомошный	Дерново-подзолистая	AY	5,9	5,2 (3)	36,3	36,0 (5)	109 (4)	230 (3)	73 (4)	19	X
Д. Захаровская, залежь, пастбище	Разнотравно-злаковый луг	Агрозем	P	7,2	7,7 (4)	13,8	8,7 (3)	325 (5)	950 (5)	71 (4)	21	О
8,5 км на юг от д. Тараса, пашня	Донник, овес	Агросерая	PY	6,6	5,1 (3)	5,0	15,8 (4)	44 (2)	115 (2)	56 (3)	14	У
Д. Тараса, долина р. Тараса, пастбище, свалка	Разнотравно-злаковый луг с сорной растительностью	Урбо-аллювиальная гумусовая	UY	7,3	3,6 (2)	14,3	8,4 (3)	130 (4)	155 (2)	42(3)	14	У

Примечание: ΣАгр – содержание агрономически ценных агрегатов (%); – прочерк, в торфянистых горизонтах не определяют; Б – балл; ΣБ – сумма баллов; К – состояние плодородия почв: О – отличное, Х – хорошее, У – удовлетворительное.

баноземе, урбо-дерново-подзолистой и урбо-аллювиальной гумусовой почве на пастбищах и около свалок с. Олонки, д. Воробьевка, д. Тараса, зафиксировано низкое содержания гумуса (<4%). В перегнойных горизонтах аллювиальных почв в долине р. Ида наблюдается повышенное содержание гумуса (>19%). Среднее содержание гумуса (5,1–5,4%) выявлено в почвах действующих пашен. В почвах под паром и залежах от 3 до 15 лет выявлено от среднего до высокого содержание гумуса (от 5,4 до 8,2%). В агрочерноземе вблизи д. Булак под залежью более 20 лет установлено также высокое содержание гумуса (12,1%), что говорит о процессах восстановления.

Содержание подвижного фосфора в почвах в основном среднее и выше среднего под паром, на залежах и на некоторых фоновых территориях. Низкое содержание фосфора выявлено в почвах действующих пашен, пастбищ и свалок около д. Усть-Тараса, д. Тараса, д. Черниговская, с. Каменка. Высокие концентрации фосфора установлены на залежах более 15 лет и фоновой территории вблизи с. Хохорск, с. Харатинген, д. Марковка, д. Булак, д. Калашникова, д. Захаровская.

Обеспеченность почв калием в основном достаточная. Почвы большей части исследованных площадок имеют высокий и выше среднего уровень содержания калия. Низкой концентрацией калия характеризуются почвы используемых пашен, пастбищ вблизи д. Тараса, д. Усть-Тараса, д. Красная Буреть, д. Черниговская.

Количество  $\text{NH}_4$  в почвах варьирует от 5 до 39 мг/кг. Более низкими значениями  $\text{NH}_4$  отличаются используемые пахотные почвы, а также под паром и залежью около д. Морозова, д. Красная Буреть, д. Воробьевка, д. Черниговская. Содержания нитратов в почвах не превышают ПДК 130 мг/кг по СанПин 1.2.3685-21, колеблются в пределах от 1,1 до 60,7. Большая часть исследуемых площадок характеризуется почвами с достаточным количеством нитратного азота от среднего до высокого. Очень низкое содержание нитратов выявлено в почвах вблизи с. Новоскресенка, д. Тихоновка, д. Морозова, д. Шарагун, с. Олонки.

Содержание агрономически ценных агрегатов варьирует от 42 до 97%, что характеризует структуру почвы как «удовлетворительную», «хорошую» и «отличную». Структура почв вполне подходит для использования ее в целях выращивания сельскохозяйственных культур. «Отличное» состояние структуры почв зафиксировано на фоновых территориях и на залеже более 20 лет, что говорит о процессах восстановления агрономически ценной структуры почвы. «Удовлетворительное» состояние структуры почв выявлено на действующей пашне около д. Тараса, на пастбищах вблизи свалок д. Тараса, с. Олонки, д. Воробьева, с. Каменка.

## Заключение

Состояние плодородия почв большей части освоенной территории Боханского района оценивается как относительно благополучное («отличное» и «хорошее»). Сельскохозяйственные земли района вблизи населенных пунктов имеют высоко плодородные почвы. Населенные пункты расположены по долинам рек с исходно плодородными землями, и, кроме этого, почвы хорошо удобрены в связи с развитым ранее скотоводческим хозяйством. Более половины площади сельскохозяйственных земель заброшены.

«Удовлетворительное» состояние уровня плодородия почв выявлено: под действующими пашнями около д. Тараса и д. Черниговская; под паром вблизи д. Тихоновка; на пастбище около свалок д. Тараса, с. Олонки, с. Каменка. Почвы, находящиеся под паром в д. Тихоновка и около свалки с. Олонки, нуждаются во внесении азотных удобрений (минеральных или органических). Агрохимическое состояние почв действующих пашен (д. Тараса, д. Черниговская) требует внесения минеральных (фосфорных и калийных) удобрений. В почвы пастбищ вблизи с. Каменка можно внести фосфорные удобрения, а в почвы около д. Тараса – калийные удобрения.

Почвы под паром и залежей от 3 до 15 лет находятся в «хорошем» состоянии, а почвы залежей более 15 и 20 лет – в «отличном» состоянии. В аллювиальные перегнойно-глеевые почвы долины р. Иды можно внести калийные и фосфорные удобрения. Почвы под паром и залежью вблизи д. Морозова и д. Шарагун нуждаются во внесении азотных удобрений.

По содержанию агрономически ценных агрегатов почвы в основном являются «отличными», «хорошими», редко «удовлетворительными». Поэтому в специальных агротехнических мероприятиях по улучшению структуры почв не нуждаются. Почвы заброшенных земель Боханского района имеют средний и высокий уровни плодородия, их можно вводить в сельскохозяйственный оборот, в некоторых случаях (залежь до 15 лет) – с применением органических и минеральных удобрений.

*Исследование выполнено при финансовой поддержке регионального гранта Российского научного фонда и Министерства экономического развития и промышленности Иркутской области (проект № 23-27-10013 (05-62-629/23) «Трансформация постагрогенных почв и возможность их введения в сельскохозяйственный оборот в условиях интенсивного природопользования и глобальных изменений окружающей среды»).*

## Литература

### Список русскоязычной литературы

1. Атлас. Иркутская область: экологические условия развития. Иркутск, 2004. URL: [http://irkipedia.ru/content/irkutskaya\\_oblast\\_ekologicheskie\\_usloviya\\_razvitiya\\_atlas\\_2004](http://irkipedia.ru/content/irkutskaya_oblast_ekologicheskie_usloviya_razvitiya_atlas_2004).
2. Бутырин МВ, ред. Агрохимическая характеристика почв сельскохозяйственных угодий и рекомендации по применению удобрений в МО «Усть-Алтан» Осинского района Иркутской области, 2009.
3. Возбуждая АЕ. Химия почвы. М.: Высшая школа; 1968.
4. Воробьев ЛА, ред. Теория и практика химического анализа почв. М.: ГЕОС; 2006.
5. Долгов СИ, ред. Агрофизические методы исследования почв. Москва: Наука; 1966.
6. Казлаускайте-Ядзвявиче А, Трипольская Л, Волунгевичюс Й, Башкене Е. Изменение свойств песчаной почвы после конверсии пахотных угодий в другие виды землепользования. Агрохимия. 2020;1:25-32. DOI: 10.31857/S0002188120010044.
7. Калеп ЛЛ. К проблеме экологизации аграрного землепользования Байкальской природной территории. География и природные ресурсы. 2003;(2):41-4.
8. Козлова АА, Белозерцева ИА, Лопатина ДН. Почвы Южного Предбайкалья: разнообразие и закономерности пространственного распространения. География и природные ресурсы. 2021;(1):103-14. DOI: 10.15372/GIPR20210112.
9. Кузьмин ВА. Почвенный покров. Почвенное районирование. В кн.: Атлас Иркутской области. Иркутск-Москва; 2004. С. 40-1.
10. Лопатина ДН. Пространственное распределение почв Верхнего Приангарья и их агрогенная трансформация (на примере бассейна р. Оса). Дис. ... канд. геогр. Институт географии им. ВБ Сочавы СО РАН: Иркутск; 2018.
11. Мондохонов АА. Природные особенности и динамика сельскохозяйственного использования земель в Боханском районе. Бюллетень ВСНЦ СО РАН, 2006;2(48):102-6.
12. Плюснин ВМ, ред. Экологический атлас бассейна озера Байкал. Иркутск: Ин-т географии им. ВБ Сочавы СО РАН; 2015.
13. Русин ГГ. Физико-химические методы анализа в агрохимии. М.: Агрохимиздат; 1990.
14. Серышев ВА, Солодун ВИ. Агрорландшафтное районирование Иркутской области. География и природные ресурсы. 2009;(2):86-94.
15. Шишов ЛЛ, Тонконогов ВД, Лебедева ИИ, Герасимова МИ. Классификация и диагностика почв России. Смоленск: Ойкумена; 2004.
16. Шпедт АА, Козлова АА, Белозерцева ИА, Гранина НИ, Лопатовская ОГ, Киселева НД, Куклина СЛ, Мартынова НА, Лопатина ДН. Почвенно-экологическая оценка сельскохозяйственных земель Красноярского края, Иркутской области, Республики Бурятия. Земледелие. 2022;(1):9-13. DOI: 10.24412/0044-3913-2022-1-9-13.
17. Убугунов ЛЛ. Почвенные ресурсы республики Бурятия, их агроэкологическое состояние и рациональное использование. Вестник Бурятской государственной сельскохозяйственной академии им. ВР Филиппова. 2020;2(59):35-46. DOI: 10.34655/bgsha.2020.59.2.005.

### Общий список литературы/References

1. [Atlas. Irkutsk Region: Environmental Conditions of Development]. Irkutsk; 2004. URL: [http://irkipedia.ru/content/irkutskaya\\_oblast\\_ekologicheskie\\_usloviya\\_razvitiya\\_atlas\\_2004](http://irkipedia.ru/content/irkutskaya_oblast_ekologicheskie_usloviya_razvitiya_atlas_2004). (In Russ.)
2. Butyrin MV, ed. [Agrochemical Characteristics of Agricultural Soils and Recommendations for the Use of Fertilizers in Ust-Altan MO, Osinsky District, Irkutsk Region]. 2009. (In Russ.)
3. Vozbutskaya AYe. Khimiya Pochvy. [Soil Chemistry]. Moscow: Vyschaya Shkola; 1964. (In Russ.)
4. Vorob'yov LA, ed. Theory and Practice of Chemical Soil Analysis. Moscow: GEOS; 2006. (In Russ.)
5. Dolgov SI, ed. Agrofizicheskiye Metody Issledovaniya Pochv. [Agrophysical Methods of Soil Research]. Moscow: Nauka; 1966. (In Russ.)
6. Kazlauskaite-Yadzyaviche A, Tripolskaya L, Volungevicius Y, Bashkene E. [Change in the properties of sandy soil after conversion of arable land to other land uses]. Agrokhimiya. 2020;(1):25-32. DOI: 10.31857/S0002188120010044.
7. Kalep LL. [On the problem ecological adjustment of agricultural land use of the Baikal natural territory]. Geografiya i Prirodnye Resursy. 2003;(2):41-4. (In Russ.)

8. Kozlova AA, Belozertseva IA, Lopatina DN. [Soils of Southern Cisbaikalia: Diversity and spatial distribution pattern]. *Geografiya i Prirodnye Resursy*. 2021;(1):58-70. DOI: 10.1134/S1875372821010091. (In Russ.)
9. Kuzmin VA. [Soil cover. Soil zoning]. In: Atlas Irkutskoy Oblasti. [Atlas of the Irkutsk Region]. Irkutsk-Moscow; 2004. P. 40-1. (In Russ.)
10. Lopatina DN. [Spatial Distribution of Soils of the Upper Angara Region and Their Agrogenic Transformation (Exemplified with Osa River basin). Candidate of Sciences Dissertation]. Irkutsk; 2018. (In Russ.)
11. Mondokhonov AA. [Natural features and dynamics of agricultural use of land in the Bokhan region]. *Bulleten VSNTs SO RAN*. 2006;2(48):102-6. (In Russ.)
12. Pliusnin VM, ed. *Ekologichaskiy Atlas Basseyna Oзера Baikal*. [Ecological Atlas of the Lake Baikal Basin]. Irkutsk; 2015.
13. Rusin GG. *Fiziko-Khimicxhaskiye Metody Analiza v Agrokhimii*. [Physicochemical Methods of Analysis in Agrochemistry]. Moscow: Agrokhimizdat; 1990. (In Russ.)
14. Seryshev VA., Solodun VI. [Agricultural landscape zoning of Irkutsk Region]. *Geografiya i Prirodnye Resursy*; 2: 86-94. (In Russ.)
15. Shishov LL, Tonkonogov VD, Lebedeva II, Gerasimova MI. *Klassifikatsiya i Diagnostika Pochv v Rossii*. [Classification and Diagnostics of Soils in Russia]. Smolensk: Oykumena; 2004. (In Russ.)
16. Shpedt AA, Kozlova AA, Belozertseva IA, Granina NI, Lopatovskaya OG, Kiseleva ND, Kuklina SL, Martynova NA, Lopatina DN. [Soil and ecological assessment of agricultural lands of Krasnoyarsk Territory, Irkutsk Region, Republic of Buryatia]. *Zemledeliye*. 2022;(1):9-13. DOI: 10.24412/0044-3913-2022-1-9-13. (In Russ.)
17. Ubugunov LL. [Soil resources of the Republic of Buryatia, their agroecological state and rational use]. *Vestnik Buriatskoy Gosudarstvennoy Selskokhoziaystvennoy Akademii*. 2020;2(59):35-46. DOI: 10.34655/bgsha.2020.59.2.005. (In Russ.)
18. Geist HJ, Lambin EF. Proximate causes and underlying driving forces of tropical deforestation. *BioScience*, 2002;(52):143-150. DOI: 10.1641/0006-3568(2002)052[0143:PCAUDF]2.0.CO;2.
19. Prishchepov AV, Müller D, Dubinin M, Baumann M, Radeloff VC. 2013. Determinants of agricultural land abandonment in post-Soviet European Russia. *Land Use Policy*. 2013;(1):873-84. DOI: 10.1016/j.landusepol.2012.06.011.
20. Saraykin V, Yanbykh R, Uzun V. Assessing the potential for Russian grain exports: a special focus on the prospective cultivation of abandoned lands. In: Gomez y Paloma, S., Mary, S., Langrell S, Ciais P. (Eds.), *The Eurasian Wheat Belt and Food Security: Global and Regional Aspects*. New York, 2017. P. 155–176.



# ТОКСИНЫ ЯДА АФРИКАНСКИХ МАМБ (*DENDROASPIS SP.*) КАК АЛЛЕЛОХИМИЧЕСКИЕ АГЕНТЫ

**Д.Б. Гелашвили, Е.Б. Романова\***

Национальный исследовательский Нижегородский государственный университет  
им. Н.И. Лобачевского (Нижний Новгород, Россия)

\* Эл. почта: [romanova@ibbm.unn.ru](mailto:romanova@ibbm.unn.ru)

Статья поступила в редакцию 20.04.2023; принята к печати 08.06.2023

В обзоре рассмотрено современное состояние исследований уникального набора полипептидов яда африканских мамб. Приведена новейшая структурная классификация выделенных из яда мамб полипептидов: пептиды, стабилизированные тремя дисульфидными связями, – дендротоксины (dendrotoxins), ингибиторы трипсина (trypsin inhibitors), кальциклудин (calcicludein); пептиды, стабилизированные четырьмя дисульфидными связями, гомологичные «трехпальцевым»  $\alpha$ -нейротоксином из яда других змей –  $\alpha$ -нейротоксины ( $\alpha$ -neurotoxins), мускариновые токсины (muscarinic toxins), фасцикулины (fasciculins), токсины ангиустипсина типа (angusticeps type toxins), кальцисептины (calciseptines), мамбалгины (mambalgins). Отдельный класс объединяет полипептиды разных размеров и структур: натрийуретический пептид дендроасписа (Dendroaspis Natriuretic Peptide, DNP), мамбин (mambin: син. dendroaspin), кишечный токсин MIT1 (mamba intestinal toxin1). Обсуждены механизмы действия, разнообразие функций и области применения конкретных полипептидов. Уникальные белки и пептиды яда мамб воздействуют на клеточную мембрану и ассоциированные с ней белки/рецепторы, влияя тем самым на ключевые процессы жизнедеятельности клетки: передачу сигналов, клеточную адгезию, миграцию, пролиферацию и жизнеспособность клеток. Физиологическое действие на органы и ткани делает токсины яда мамб перспективными для использования в качестве лекарственных препаратов, действующих на клеточном и субклеточном уровнях. Успехи в изучении структуры и механизмов действия токсинов на специфические рецепторы в организме приближают к созданию лекарств нового поколения для обезболивания и лечения сердечно-сосудистых заболеваний и других терапевтических средств.

**Ключевые слова:** африканские мамбы, токсины яда, токсические полипептиды, аллелохимические агенты.

## TOXINS FROM THE VENOMS OF AFRICAN MAMBAS (*DENDROASPIS SP.*) AS ALLELOCHEMICAL AGENTS

**D.B. Gelashvili, E.B. Romanova\***

Nizhniy Novgorod National Research University named after N.I. Lobachevsky  
Nizhniy Novgorod, Russia

Email: [romanova@ibbm.unn.ru](mailto:romanova@ibbm.unn.ru)

The current state of affairs in studies of the unique polypeptide composition of the venoms of African mambas is reviewed. The latest structural classification of the polypeptides isolated from mamba venoms is presented: the peptides stabilized by three disulfide bonds  $\alpha$  dendrotoxins, trypsin inhibitors, and calcicludein; and the peptides stabilized by four disulfide bonds and homologous to the "triductylous"  $\alpha$ -neurotoxins from venoms of other snakes –  $\alpha$ -neurotoxins, muscarinic toxins, fasciculins, angusticeps-type toxins, calciseptines, and mambalgins. A separate class comprises peptides having variable sizes and structures: dendroaspis natriuretic peptide (DNP), mambin (dendroaspin), and mamba intestinal peptide (MIT1). The mechanisms of toxic effects, the diversity of functions, and the application fields of specific peptides are discussed. The unique peptides from mamba venoms affect the cell membrane and associated receptor proteins thus impacting key aspects of cell viability including signal transduction, and cell adhesion, migration and vitality. The physiological effects of the toxins make them promising for development of drugs acting at the cellular and subcellular levels. Advances in studying the structure and the mechanisms of action of mamba toxins will help to develop new-generation therapies for pain and cardiovascular and other diseases.

**Keywords:** African mambas, venom toxins, toxic polypeptides, allelochemical agents.

## Введение

1. Токсины, стабилизированные тремя дисульфидными связями (гомологи ВРТИ)
    - 1.1. Дендротоксины (dendrotoxins)
    - 1.2. Ингибиторы трипсина (trypsin inhibitors)
    - 1.3. Кальциклудин (calcicludeine).
  2. Токсины, стабилизированные четырьмя дисульфидными мостиками (гомологи «трехпальцевых»  $\alpha$ -нейротоксинов змей сем. Elapidae)
    - 2.1.  $\alpha$ -Нейротоксины ( $\alpha$ -neurotoxins)
    - 2.2. Мускариновые токсины (muscarinic toxins)
    - 2.3. Фасцикулины (fasciculins)
    - 2.4. Токсины ангустицепсинового типа (angusticeps type toxins)
    - 2.5. Кальцисептины (calciseptines)
    - 2.6. Мамбалгины (*Mambalgins*)
  3. Другие токсины
    - 3.1. Натрийуретический пептид дендроасписа (*Dendroaspis Natriuretic Peptide, DNP*)
    - 3.2. Мамбин (mambin: син. dendroaspin)
    - 3.3. Кишечный токсин MIT1 (mamba intestinal toxin 1)
- Заключение  
Литература

## ВВЕДЕНИЕ

Ядовитость с древнейших времен привлекает внимание ученых. Яды как оружие и как целебные вещества, поиск новых ядов и эффективных противоядий – вот далеко не полный перечень вопросов, над которыми веками работали ученые в разных странах. Яды, вырабатываемые живыми организмами, служат химическими факторами, участвующими в межвидовых (аллелохимических) взаимодействиях [1, 74]. Примеры использования химических веществ для защиты и нападения встречаются как среди животных, так и среди растений. Вещества, участвующие в аллелохимических взаимодействиях и приносящие пользу организму продуценту, называют алломонами. К их числу относятся яды, вырабатываемые животными, – зоотоксины и растениями – фитотоксины. Среди зоотоксинов змеиные яды давно и по праву занимают одно из лидирующих положений. Несмотря на значительные успехи, достигнутые современной медициной в лечении отравлений змеиными ядами, смертность от укусов ядовитыми змеями по-прежнему высока, змеиные укусы представляют собой серьезную угрозу для общественного здравоохранения и вызывают значительную заболеваемость и смертность во всем мире [37]. Наибольшую опасность они представляют в Южной, Юго-Восточной Азии и Африке к югу от Сахары. Но внимание к африканским змеям – мамбам – продиктовано не только и не столько их эпидемиологической опасностью, сколько уникальным составом их яда, ставшим известным в последние десятилетия и открывающим большие перспективы применения в биологии и медицине.

Мамбы (род *Dendroaspis*) – ядовитые древесные змеи из подсемейства Elapinae (Аспиды) [45]. Они встречаются в Африке, к югу от Сахары, и живут в дуплах деревьев, покинутых норах или гудах камней. Будучи активными в дневное время, они охотятся на мелких млекопитающих, птиц, древесных лягушек и ящериц. Передвигаются по земле, в редких случаях поднимаются на деревья и кустарники. В настоящее время в род включают 4 вида:

*Dendroaspis angusticeps* (Smith, 1849) – узкоголовая мамба;

*Dendroaspis polylepis polylepis* (Gunter, 1864) – черная мамба;

*Dendroaspis viridis* (Hallowell, 1844) – зеленая мамба, или западная мамба;

*Dendroaspis jamesoni kaimosae* (Traill, 1843) – мамба Джеймсона.

*D. angusticeps* – узкоголовая (или зеленая восточная) мамба – встречается в дождевых лесах в восточной части Южной Африки: в Натале, Мозамбике, Восточной Замбии, Танзании. Средняя длина – 180 см, но иногда змеи вырастают до 250 см. Взрослые особи этого вида имеют, как правило, изумрудно-зеленый цвет.

*D. polylepis polylepis* – черная мамба – распространена на нескольких разрозненных участках в тропической части Африки. Встречается от Сенегала до Сомали и от Эфиопии до Юго-Западной Африки. Однако она не проникает в тропические дождевые леса бассейна Конго. Черная мамба достигает в длину 2,5–3,0 м, отдельные экземпляры – до 4,5 м. Большинство этих змей имеет темно-оливковую окраску или металлическо-серый цвет, брюшная сторона – светло-коричневая или грязно-белая. Свое название она получила из-за черной окраски внутренней полости пасти, по форме похожей на гроб. Высокая скорость передвижения (17–20 км/ч) в сочетании с агрессивностью делает черную мамбу очень опасной.

*D. viridis* – зеленая западная мамба – обитает в экваториальных областях Западной Африки: юго-западный Сенегал, Гамбия, Гвинея, Сьерра-Леоне, Либерия, Кот-д’Ивуар, южная Гана, Того и северный Бенин. Это изящного телосложения змея с длинным конусообразным хвостом. Средняя длина взрослой особи варьирует в пределах от 1,8 до 2,1 м. Наиболее крупные экземпляры достигают 2,4 м в длину.

*D. jamesoni kaimosae* – мамба Джеймсона – является эндемиком Восточной Африки и в основном встречается в западной Кении, а также в Уганде, Руанде и соседней Демократической Республике Конго. Взрослые особи достигают длины от 1,5 до 2,5 м. Тело длинное, стройное и немного сплюснутое. По внешнему виду и окрасу мамба Джеймсона схожа с зеленой мамбой.

Яды мамб в основном состоят из уникального набора полипептидов с молекулярной массой от 6000 до 8000 Да с исключительно большим разнообразием

функций, часть из которых еще не выяснены. Далека до завершения и номенклатура токсинов мамб. Полипептиды яда мамб относятся к двум различным структурным классам [56].

1. Пептиды, стабилизированные тремя дисульфидными связями, гомологичные основному ингибитору трипсина поджелудочной железы (ВРТИ) (рис. 1). Известный ингибитор сериновых протеаз Кунитца-типа – это бычий панкреатический ингибитор трипсина (*Bovine Pancreatic Trypsin Inhibitor*, ВРТИ, аprotинин) – широко применяется в медицине в качестве антипротеолитического, антифибринолитического и гемостатического препарата благодаря способности ингибировать трипсин, химо tripsин, калликреин, плазмин и другие протеазы.

2. Пептиды, стабилизированные четырьмя дисульфидными связями, гомологичные «трехпальцевым»  $\alpha$ -нейротоксинам из яда других змей сем. Elapidae, которые блокируют никотиновый рецептор ацетилхолина (рис. 2).  $\alpha$ -Нейротоксины называют «трехпальцевыми», или «трехпальцевыми» токсинами (*three-finger toxins*, *3FTxs*), потому что их пространственная структура напоминает три петли или три пальца. Такая укладка (фолдинг) характерна для белков, выполняющих самые разнообразные функции [8].

3. Помимо этих двух основных структурных групп, в яде мамб есть небольшое количество полипептидов разных размеров и структур, которые относят к третьей группе, в том числе: натрийуретический пептид дендроасписа (*Dendroaspis Natriuretic Peptide*, DNP); мамбин (*mambin*: син. *dendroaspin*) и кишечный токсин МИТ1 (*mamba intestinal toxin 1*).

## 1. ПЕПТИДЫ, СТАБИЛИЗИРОВАННЫЕ ТРЕМЯ ДИСУЛЬФИДНЫМИ СВЯЗЯМИ (ГОМОЛОГИ ВРТИ)

### 1.1. Дендротоксины (dendrotoxins)

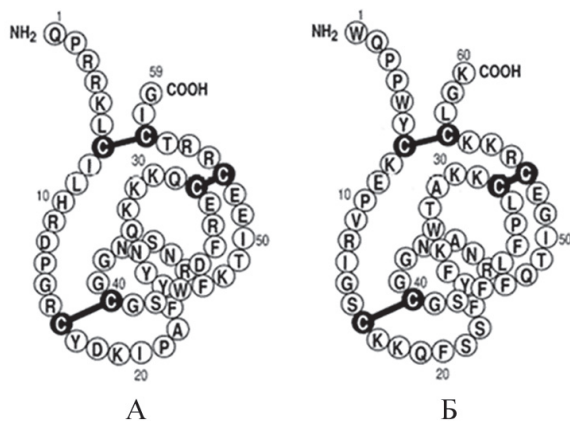
Дендротоксины – это небольшие белки, которые были выделены в конце прошлого столетия из яда мамб (*Dendroaspis*) [20, 23–28, 33, 62 и др.]. Дендротоксины содержат 57–60 аминокислотных остатков (а. о.) и три дисульфидные связи. Они гомологичны ингибитору сериновой протеазы Кунитца-типа (апротинин; ВРТИ). В качестве примера ниже приведены сведения о дендротоксинах, выделенных из ядов *D. angusticeps* и *D. polylepis*.

Так, из яда восточной зеленой мамбы *D. angusticeps* был выделен токсин  $\delta$ -DTX (син. DaK, токсин K,  $\delta$ -дендротоксин,  $C_{13}S_1C_3$ ; UniProt<sup>2</sup> P00982), а также  $\alpha$ -DTX (син. токсин DTX,  $\alpha$ -дендротоксин,  $C_{13}S_2C_3$ ; UniProt P00980).

Из яда черной мамбы *D. p. polylepis* были выделены три полипептида, названные токсин I (син. DpI, DTX-I, дендротоксин I; UniProt P00979), токсин K (син. DpK, DTX-K, дендротоксин K; UniProt P00981) и токсин DTX-B (син. dendrotoxin B, mambaquaretin-7; UniProt P00983) (табл. 1).

Дендротоксины обладают очень короткой спиралью вблизи N-конца пептида, а также двувитковой альфа-спиралью вблизи C-конца. Двучечечный антипа-

<sup>2</sup> Здесь и далее первичная структура (аминокислотная последовательность) приводится в соответствии с UniProt (URL: <http://www.uniprot.org/>) – базой данных последовательностей белков, охватывающей различные аспекты анализа белковых последовательностей.



**Рис. 1.** Представители токсических полипептидов с тремя дисульфидными связями. А – блокатор  $K^+$ -каналов дендротоксин; Б – блокатор  $Ca^{2+}$ -каналов кальциклудин [56]. Здесь и далее названия аминокислотных остатков (а. о.) даны в однобуквенном коде



**Рис. 2.** Представители токсических полипептидов с четырьмя дисульфидными связями. А – «короткий» нейротоксин DpI; Б – блокатор  $Ca^{2+}$ -каналов кальцисептин [56]

## Характеристики дендротоксинов

Продуцент	Токсин	Первичная структура	UniProt
<i>D. angusticeps</i>	$\delta$ -dendrotoxin, $\delta$ -DTX (Toxin C13S1C3)	AAKYCKLPVR YGPKKKKIPS FYYKWKAKQC LPFDYSGCGG NANRFKTIIEE CRRTC VG Дисульфидные связи: 5–55; 14–38; 30–51	P00982
<i>D. angusticeps</i>	$\alpha$ -dendrotoxin, $\alpha$ -DTX (Toxin C13S2C3)	QPRRKLCLILH RNPGRCYDKI PAFYYNQKKK QCERFDWSGC GGNSNRFKTI EECRRTCIG Дисульфидные связи: 7–57; 16–40; 32–53	P00980
<i>D. p. polylepis</i>	dendrotoxin I, DTX-I (Dendrotoxin-I)	QPLRKLCLILH RNPGRCYQKI PAFYYNQKKK QCEGFTWSGC GGNSNRFKTI EECRRTCIRK Дисульфидные связи: 7–57; 16–40; 32–53	P00979
<i>D. p. polylepis</i>	dendrotoxin K, DTX-K	AAKYCKLPLR IGPKRKIPS FYYKWKAKQC LPFDYSGCGG NANRFKTIIEE CRRTC VG Дисульфидные связи: 5–55; 14–38; 30–51	P00981
<i>D. p. polylepis</i>	dendrotoxin B, DTX-B	RPYACELIVA AGPCMFFISA FYYSKGANKC YPFTYSGCRG NANRFKTIIEE CRRTC VV Дисульфидные связи: 5–55; 14–38; 30–51	P00983

раллельный бета-лист занимает центральную часть молекулярной структуры. Все дендротоксины стабилизированы тремя дисульфидными связями, что способствует сохранению их конформаций [28].

Уже первые исследования ядов мамб показали, что они вызывают вялый нервно-мышечный паралич, который объяснялся присутствием токсинов, блокирующих рецепторы ацетилхолина. Хотя яд *D. angusticeps* был менее токсичен, чем яды других мамб, было отмечено, что он усиливает действие ацетилхолина, а некоторые фракции яда *D. angusticeps* вызывали обширные мышечные фибрилляции у мышей, которые были объяснены облегчением высвобождения ацетилхолина под действием компонента яда, названного дендротоксином. Наибольший интерес представляет действие дендротоксинов на ЦНС. У животных при внутрижелудочковом введении дендротоксина в дозе всего несколько наногرامмов на грамм массы тела развивались эпилептиформные судороги с летальным исходом. Позже было показано, что дендротоксины являются мощными и селективными блокаторами потенциал-управляемых калиевых каналов подсемейства Kv1 в нейронах. Следует подчеркнуть, что несмотря на структурное сходство с ВРТИ, дендротоксины практически не обладают антипротеазной активностью, в то время как ВРТИ не блокируют  $K^+$ -каналы.

Исследования с клонированными  $K^+$ -каналами показали, что  $\alpha$ -дендротоксин из яда зеленой мамбы

*D. angusticeps* в наномолярном диапазоне блокирует каналы Kv1.1, Kv1.2 и Kv1.6, в то время как токсин К из яда черной мамбы *D. p. polylepis* преимущественно блокирует каналы Kv1.1. Структурные аналоги дендротоксинов помогли определить молекулярные свойства распознавания различных типов  $K^+$ -каналов, а дендротоксины с радиоактивной меткой оказались полезны, помогая обнаружить токсины из других источников, которые связываются с  $K^+$ -каналами. Будучи маркерами подтипов  $K^+$ -каналов *in vivo*, дендротоксины стали широко использоваться в качестве зондов для изучения функции  $K^+$ -каналов в физиологии и патофизиологии. Так, высокочувствительные акцепторы дендротоксинов обнаружены в синаптических мембранах мозга цыпленка и крысы. Эти участки активно связывают также известный пресинаптический нейротоксин  $\beta$ -бунгаротоксин. Предполагают, что дендротоксин и его аналоги имеют общие участки связывания с  $\beta$ -бунгаротоксином. Кроме того, три гомолога дендротоксина, каликлюдины, выделены из морского анемона *Anemonia sulcata*.

## 1.2. Ингибиторы трипсина (trypsin inhibitors)

Кроме дендротоксинов в яде мамб содержатся другие гомологи ВРТИ, которые в отличие от дендротоксинов обладают в разной степени ингибирующей трипсин активностью [26, 30, 56, 61, 66 и др.]. Так, из яда *D. p. polylepis* выделены ингибиторы Е и В



**dendrotoxin E**

LQHRTFCKLP AEPGPKASI PAFYYNWAAK KCQLFHYGGC KGNANRFSTI  
EKCRHACVG

Дисульфидные связи: 7–57; 16–40; 32–53.

**dendrotoxin B**

RPYACELIVA AGPCMFFISA FYYSKGANKC YPFTYSGCRG NANRFKTIEE CRRTCIVV

Дисульфидные связи: 5–55; 14–38; 30–51.

**Рис. 3.** Первичная структура ингибиторов трипсина из яда *D. p. polylepis*: dendrotoxin E (UniProt P00984) и dendrotoxin B (UniProt P00983)

(рис. 3). Ингибитор E (DpE) содержит 59 а. о. (мол. масса 6620 Да), ингибирует трипсин с  $K_d = 1$  нМ, но менее активен по отношению к химотрипсину ( $K_d = 100$  нМ). Ингибитор E на 49% идентичен DTXI, однако обладает сродством к сайтам связывания DTXI в ЦНС в наномолярном диапазоне, а также связывает ионы переходных металлов, таких как медь и кобальт. Ингибитор B, состоящий из 57 а. о. (мол. масса 6476 Да), напротив, слабо ингибирует трипсин, практически не ингибирует химотрипсин и имеет слабое сродство к  $K^+$ -каналам ( $IC_{50}$  2 мкМ).

Из яда *D. angusticeps* выделены четыре токсина (по две изоформы, содержащие 57 и 59 а. о.; UniProt Q7LZE3). «Длинные» токсины (59 а. о.) отличаются от «коротких» токсинов (57 а. о.) N-концевым расширением L-Q (Leu–Gln). Другим структурным отличием является замена Arg/His в позиции 55. Длинная изоформа Arg55 идентична ингибитору трипсина E из яда *D. p. polylepis*. Для этой группы ингибиторов предложено название  $\epsilon$ -дендротоксины, чтобы следовать номенклатуре дендротоксинов ( $\alpha$ ,  $\beta$ ,  $\gamma$ ,  $\delta$ ), предложенной Benishin et al. в 1988 году [11].  $\epsilon$ -Дендротоксины избирательно блокируют калиевые каналы в синапсоммах мозга крысы. Структурно  $\epsilon$ -дендротоксины наиболее похожи на  $\delta$ -дендротоксины, с которыми они идентичны на 64%. Было высказано предположение, что они представляют собой структурные и функциональные промежуточные звенья между ингибиторами протеаз и нейротропными дендротоксинами.

Кроме того, из яда *D. angusticeps* выделены два полипептида, содержащие 59 и 57 а. о. и названные DaE1<sup>3</sup> (59 а. о.; UniProt P0DMJ6) и DaE2 (57 а. о., UniProt P0DMJ6) [70]. Эти полипептиды более чем на 95% идентичны ингибитору трипсина E (DpE) *D. p. polylepis*. Полипептиды DaE ингибируют каналы Kv1.1 со значением  $IC_{50}$  300 нМ. Их можно рассматривать как новые дендротоксины, хотя и с довольно низким сродством по сравнению с  $\alpha$ -DTX.

<sup>3</sup> Здесь и далее в обозначении шифра токсина первые две буквы – латинское название змеи, например – *Dendroaspis angusticeps*.

### 1.3. Кальциклудин (calcicludine)

Нейротоксин кальциклудин – (60 а. о., 3 дисульфидные связи, мол. масс. 6986 Да, pI = 10,3; UniProt P81658) – мономерный полипептид Кунитц-типа, выделенный из яда (*D. angusticeps*) [51, 55, 56, 63].

Анализ структуры кальциклудина показывает, что он имеет ингибиторную складку протеазы Кунитц-типа. Его трехмерная структура аналогична структуре змеиных дендротоксинов, блокирующих  $K^+$ -каналы. Конформационные различия с ингибиторами протеазы и дендротоксинами локализованы в  $\alpha$ -спирали 3<sub>10</sub> и петле 1 (сегменты 1–7 и 10–19), крайней точке  $\beta$ -шпильки (сегмент 27–30) и петле 2 (сегмент 39–44). Эти области соответствуют функциональным участкам ингибитора трипсина поджелудочной железы крупного рогатого скота (BPTI) и дендротоксинов. Полагают, что именно различия между кальциклудин и дендротоксином, локализованные в N-концевой части полипептидов, ответственны за селективность этих пептидов для кальциевых и калиевых каналов, соответственно.

Кальциклудин ингибирует активированные потенциал-управляемые высокопороговые  $Ca^{2+}$ -каналы (L-, N- и P-типов), являясь высокоэффективным блокаторм  $Ca^{2+}$ -каналов L-типа, в том числе в сердечных клетках, угнетая сократительную способность сердца. Кальциклудин не проявляет ингибирующей активности в отношении протеиназ и не модулирует потенциал-зависимые  $K^+$ - и  $Na^+$ -каналы. Особенно эффективно ( $EC_{50}$  0,2 нМ) кальциклудин блокирует  $Ca^{2+}$ -каналы L-типа в гранулярных клетках мозжечка, но при этом не влияет на каналы L-типа скелетных мышц крыс. Каналы N-типа спинномозгового ганглия цыпленка (DRG) более чувствительны к кальциклудину, чем каналы N-типа DRG крысы. Кальциклудин блокирует каналы P-типа с  $EC_{50}$  в диапазоне 1–5 нМ. На данный момент кальциклудин является единственным известным блокатором кальциевых каналов, имеющим складку Кунитцовского типа.

## 2. ПЕПТИДЫ, СТАБИЛИЗИРОВАННЫЕ ЧЕТЫРЬМЯ ДИСУЛЬФИДНЫМИ МОСТИКАМИ (ГОМОЛОГИ «ТРЕХПАЛЬЦЕВЫХ» $\alpha$ -НЕЙРОТОКСИНОВ ЗМЕЙ СЕМ. ELAPIDAE)

### 2.1. $\alpha$ -Нейротоксины ( $\alpha$ -neurotoxins)

$\alpha$ -Нейротоксины ( $\alpha$ -НТ) – полипептидные токсины, характерные для представителей сем. Elapidae, в том числе мамб. В настоящее время  $\alpha$ -НТ классифицируют на «короткие», содержащие 60–62 а. о., стабилизированные четырьмя дисульфидными связями, с мол. массой 6÷7 кДа и «длинные»  $\alpha$ -НТ, содержащие 70–74 а. о., стабилизированные пятью дисульфидными связями, с мол. массой 6÷7 кДа. В «длинных» токсинах четыре из пяти дисульфидных связей находятся в гомологичных положениях с позициями «коротких»  $\alpha$ -НТ. Пятая участвует в формировании дополнительной петли в пространственной структуре молекулы.

Из яда мамб выделена, секвенирована и охарактеризована группа «коротких» и «длинных»  $\alpha$ -НТ [10, 56, 64, 65, 71 и др.]. Так, например, из яда *D. viridis* выделены «короткий» токсин («short neurotoxin 1», 60 а. о., мол. масса 6743 Да; UniProt P01418 и два «длинных» токсина:  $\alpha$ -elapitoxin-Dv2a (73 а. о., мол. масса 8054 Да; UniProt P01395) и  $\alpha$ -elapitoxin-Dv2b (72 а. о., мол. масса 7970 Да; UniProt P01394).

В яде *D. jamesoni kaimosae* обнаружен «короткий»  $\alpha$ -НТ («short neurotoxin 1», 60 а. о., мол. масса 6729 Да; UniProt P01417) и «длинный»  $\alpha$ -НТ ( $\alpha$ -elapitoxin-Djk2a, 72 а. о., мол. масса 8185 Да; UniProt P01393).

В яде *D. p. polylepsis* также содержатся «короткий»  $\alpha$ -НТ («short neurotoxin 1», 60 а. о., мол. масса 6915 Да; UniProt P01416) и два «длинных»  $\alpha$ -НТ:  $\alpha$ -elapitoxin-Dpp2a (72 а. о.; UniProt P01396) и  $\alpha$ -elapitoxin-Dpp2d (72 а. о.; UniProt C0HJD7).

Как известно,  $\alpha$ -НТ действуют на постсинаптическом уровне, блокируя, подобно кураре, никотиновый рецептор ацетилхолина (nAChR), что приводит к нарушению нервно-мышечной передачи и к смерти от вялого паралича. Нейротоксины из яда мамб действуют подобно другим  $\alpha$ -НТ змей: они снижают чувствительность постсинаптической мембраны мышечных волокон к ацетилхолину, что приводит к медленно обратимой блокаде нервно-мышечной передачи. LD<sub>50</sub>  $\alpha$ -НТ мамб варьирует от 0,04 до 0,90 мкг на 1 г массы тела мышей при подкожном или внутрибрюшинном способах введения.

Из яда *D. p. polylepsis* был выделен атипичный длинноцепочечный трехпальцевый токсин (3FTxs)  $\alpha$ -elapitoxin-Dpp2d ( $\alpha$ -EPTX-Dpp2d). Зрелый токсин содержит амидированный С-концевой аргинин – посттрансляционную модификацию, редко наблюдаемую для змеиных 3FTxs.  $\alpha$ -EPTX-Dpp2d эффективно ингибирует

nAChR нейронального  $\alpha 7$  (IC<sub>50</sub> 58 ± 24 нМ) и мышечно-го типа (IC<sub>50</sub> 114 ± 37 нМ), но не влияет на nAChR типов  $\alpha 3\beta 2$  и изоформы  $\alpha 3\beta 4$  в концентрациях около 1 мкМ [71].

Профиль активности и данные по связыванию напоминают классические длинноцепочечные 3FTxs со свободными карбоксильными концами, что позволяет предположить, что амидирование существенно не влияет на селективность токсина. Кристаллическая структура  $\alpha$ -EPTX-Dpp2d была определена с разрешением 1,7 Å и показала димерную сборку токсина с антипараллельной ориентацией мономеров, однако в физиологических условиях токсин является мономерным.

### 2.2. Мускариновые токсины (muscarinic toxins)

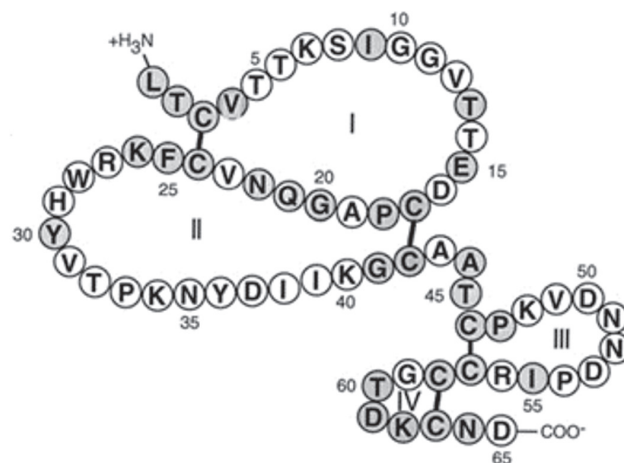
Первые пептиды, способные конкурировать с мускариновым антагонистом хинуклидилбензилатом (QNB) за связывание с мускариновыми рецепторами ацетилхолина в мозге крысы, были обнаружены в яде *D. angusticeps* [3, 4]. С тех пор в яде мамб было обнаружено несколько других пептидов, которые проявляют различное сродство к пяти известным мускариновым рецепторам ацетилхолина (m1, m2, m3, m4 и m5) [12, 13, 16, 29, 34, 50, 59, 60 и др.].

Мускариновые токсины – полипептиды, содержащие 65–66 а. о., стабилизированные четырьмя дисульфидными связями и имеющие более 60% идентичности первичной структуры, их мол. масса варьирует от 7000 до 7500 Да. Наиболее полно изучены МТ1–МТ7 из яда *D. angusticeps* и МТ $\alpha$ , МТ $\beta$  и МТ $\gamma$  из яда *D. p. polylepsis*<sup>4</sup>.

Вторичная структура МТ близка к трехпальцевым петельным  $\alpha$ -НТ элапид. МТ характеризуются N-концевым мотивом «LTCV» и С-концевыми остатками «ТДКСНХ» (рис. 4). Токсин МТ2, который является наиболее распространенным мускариновым токсином, присутствующим в яде *D. angusticeps*, составляет примерно 50% общего количества токсинов в этом яде и обнаруживается в концентрации до 10 мг/г яда. Напротив, токсин МТ7 является менее распространенным токсином в том же яде и был обнаружен в концентрации примерно в 100 раз меньшей по сравнению с токсином МТ2.

МТ первоначально квалифицировались как постсинаптические блокаторы мускариновых рецепторов типа m<sub>1</sub> (локализуются в ЦНС и в вегетативных ганглиях), m<sub>2</sub> (локализуются в сердце) и m<sub>4</sub> (локализуются в сердце, стенке легочных альвеол, ЦНС). Например, токсин МТ7 (UniProt Q8QGR0) связывается с рецептором m<sub>1</sub> в пикомолярном диапазоне, то есть его активность по меньшей мере на пять порядков выше, чем по отношению к другим подтипам рецепторов. При этом МТ7 действует как

<sup>4</sup> Цифровая и буквенная индексация МТ отражает хронологию их обнаружения.



**Рис. 4.** Пространственная структура токсина MT2. Аминокислотная последовательность MT2. Инвариантные а. о. показаны заштрихованными кружками. Петли, образованные дисульфидными связями, обозначены римскими цифрами с I по IV. Циклы II и III соединены тремя а. о. (43–45), что характерно для «длинных»  $\alpha$ -нейротоксинов и кардиотоксинов/цитотоксинов из ряда представителей сем. Elapidae

высокоселективный антагонист подтипа  $m_1$  рецептора благодаря своему высокостабильному взаимодействию с аллостерическим сайтом связывания. Аналогично, токсин MT3 (UniProt P81031) взаимодействует преимущественно с подтипом рецептора  $m_4$ , демонстрируя сродство в наномолярном диапазоне, то есть по меньшей мере на два порядка выше, чем с другими подтипами, являясь конкурентным обратимым блокатором рецепторов этого подтипа.

Напротив, другие токсины: MT1 (UniProt P81030); MT2 (UniProt P60237); MT4 (UniProt Q9PSN1) менее избирательны. Некоторые токсины взаимодействуют с различными подтипами рецепторов с умеренной селективностью; MT $\alpha$  (UniProt P80494) и MT $\beta$  (UniProt P80495), выделенные из *D. p. polylepis*, демонстрируют несколько более высокую предпочтительность для подтипов  $m_3$ ,  $m_4$  и  $m_5$ , чем для  $m_1$  и  $m_2$ .

Позднее выяснилось, что MT обладают весьма различными фармакологическими профилями. Во-первых, было установлено, что токсины MT1 и MT3 не только являются мускаринергическими лигандами, но и конкурируют с адренергическим лигандом за участки связывания на препаратах семянносящих протоков или мембран нейронов коры головного мозга. Во-вторых, в яде мамбы были идентифицированы селективные и мощные адренергические токсины с высокой гомологией с MTs. При этом, если MT7 не обнаруживает связывания с другими рецепторами, кроме  $m_1$ , то синтезированный MT $\alpha$  специфичен для  $\alpha_{2B}$ -адренорецепторов, при этом мускариновая активность у него не обнаружена. Кроме того, из яда *D. angusticeps* были выделены селективные блокаторы  $\alpha$ -адренорецепторов<sup>5</sup>:  $\rho$ -Dalb ( $\rho$ -elapitoxin-Dalb; UniProt

<sup>5</sup> Этот факт послужил основанием в соответствии с рациональной номенклатурой для переименования, например, MT $\beta$  в  $\rho$ -elapitoxin-Dp1a (UniProt P80495) и AdTx1 в  $\rho$ -Dala.

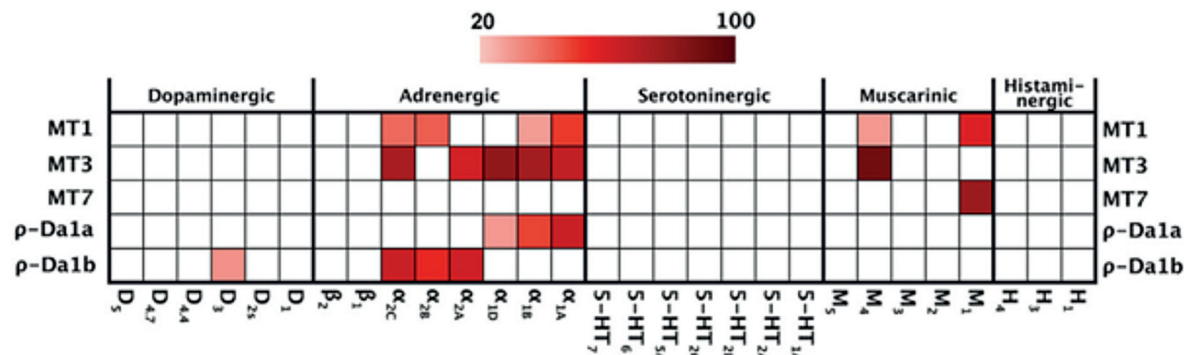
P86419) является антагонистом  $\alpha_{2A}$ -адренорецепторов, а  $\rho$ -Dala (син. AdTx1) является специфичным и селективным пептидным ингибитором  $\alpha_{1A}$  $\Phi$ -адренорецепторов. Показано, что  $\rho$ -elapitoxin-Dalb является антагонистом не только  $\alpha_2$ -адренорецепторов гладких мышц, но и частичным антагонистом дофаминовых рецепторов D3 (рис. 5).

Не исключено, что мускариновая активность может быть обусловлена наличием примеси в образцах токсинов, полученных биохимическими методами. Таким образом, недавняя строгая классификация мускариновых и адренергических токсинов пересмотрена в пользу представлений о способности мускариновых токсинов взаимодействовать одновременно при высоком сродстве с обоими типами рецепторов.

Наглядным примером может служить токсин MT $\beta$  ( $\rho$ -elapitoxin-Dp1a) из яда *D. p. polylepis*, который первоначально был классифицирован как мускариновый токсин, взаимодействующий неселективно и с низким сродством с пятью подтипами мускариновых рецепторов, но который, как было показано впоследствии, очень эффективно взаимодействует с  $\alpha_{1A}$ -подтипом  $\alpha$ -адренорецепторов.

MTs обнаружены не только в яде видов *Dendroaspis*, но и у других змей. В частности, фракция, взаимодействующая с мускариновыми рецепторами, идентифицирована в яде *Naja n. sputatrix* (сем. Elapidae). Кроме того, показано, что некоторые хроматографические фракции яда кишечнорастных обладают мускариновой активностью.

На основе полифункциональности мускариновых, адренергических и дофаминергических токсинов было выдвинуто предложение об их объединении в одно семейство под названием «аминергические токсины». Не последнюю роль в этом предложении сыграли специфические свойства токсинов из яда мамб.



**Рис. 5.** Фармакологические профили мускариновых токсинов. Тепловая карта представляет результаты скрининга пяти аминергических токсинов (MT1, MT3, MT7, p-Da1a и p-Da1b) на 29 биоаминергических рецепторах. Интенсивность красного цвета пропорциональна связыванию токсина с рецептором (от 20 до 100%) [12]

### 2.3. Фасцикулины (fasciculins)

Из яда мамбы были выделены четыре пептида с сильной антихолинэстеразной активностью. Их назвали фасцикулинами, поскольку внутрибрюшинное введение нелетальных доз (0,5–3,0 мкг/г) мышам приводит к тяжелым, генерализованным и длительным (5–7 час) фасцикуляциям<sup>6</sup> с последующим восстановлением. При этом летальная доза, например Fas2 (DL<sub>50</sub>, внутривенно, мыши), составляет >20 мкг/г. Известны четыре фасцикулина: Fas1 (UniProt P0C1Y9) и Fas2 (UniProt P0C1Z0), выделенные из яда *D. angusticeps*, а также ToxC из яда *D. p. polylepis* и Fas3 из яда *D. viridis* [7, 15, 22, 30, 35, 36, 43, 44, 53 и др.].

Последовательности Fas1 и Fas2 различаются только в положении 47 заменой Туг на Asp. В 1 г яда *D. angusticeps* содержится около 40 мг фасцикулинов, 2/3 из которых составлял Fas2. Фасцикулины содержат 61 а. о., стабилизированы четырьмя дисульфидными связями, имеют мол. массу ~ 7 кДа, принадлежат к тому же структурному типу, что и короткие α-нейротоксины яда змей сем. Elapidae, а также имеют весьма сходную с ними пространственную («трехпальцевую») структуру.

Фасцикулины являются сильными неконкурентными ингибиторами ацетилхолинэстеразы (АХЭ) млекопитающих и электрических органов скатов, блокируют расщепление ацетилхолина в синаптической щели, что приводит к его накоплению в нервно-мышечном синапсе и вызывает подергивание (фасцикуляцию) мышцы. Ki – в диапазоне от пико- до наномолярного. Напротив, АХЭ птиц, насекомых и некоторые другие АХЭ относительно устойчивы к фасцикулинам. Фасцикулины – это единственный известный тип полипептидов со способностью ингибировать АХЭ в естественных условиях. Они более эффективны и более специфичны к АХЭ различного происхождения, чем классические антихолинэстеразные вещества,

<sup>6</sup> Фасцикуляция – возникающее в расслабленной мышце спонтанное мышечное сокращение («подергивание»).

такие как растительный алкалоид физостигмин (эзерин) или синтетические вещества, такие как фосфорорганические соединения. В ядах мамб фасцикулины действуют синергично с дендротоксинами, увеличивая количество ацетилхолина в нервно-мышечном соединении.

### 2.4. Токсины ангустицепсинового типа (angusticeps type toxins)

В 1973–1980 годах из яда мамб была выделена и секвенирована группа полипептидов, гомологичных коротким α-нейротоксинам и кардиотоксинам элапид, но гораздо менее токсичных [6, 32, 40, 56]. Так, если при внутрибрюшинных или подкожных инъекциях мышам значения LD<sub>50</sub> коротких α-нейротоксинов обычно варьировались от 0,05 до 0,15 мкг/г, а кардиотоксины имели LD<sub>50</sub> около 2 мкг/г, то новые полипептиды мамб, названные токсинами ангустицепсинового (angusticeps) типа, обладали гораздо более высокими значениями LD<sub>50</sub> (более 250 мкг/г для токсинов DaF8 и DjS5C4, более 40 мкг/г для DaC13S1C1 и более 3,3 мкг/г для Dv4.9.6). В качестве примеров токсинов такого типа из яда различных видов мамб отметим токсин S5C4 (UniProt P01406) из яда *D. jarnesoni kaimosae*; токсин C10S2C2 (UniProt P25684) из яда *D. angusticeps*; токсин F-VIII (DaF8) (UniProt P01404) из яда *D. angusticeps*; токсин FS-2 (UniProt P01414) из яда *D. p. polylepis* [32].

Эти полипептиды иммунологически отличаются не только от α-нейротоксинов и кардиотоксинов, но также друг от друга. На основе степени гомологии между аминокислотными последовательностями токсинов ангустицепсинового типа были выделены три подгруппы, характеризующиеся способностью к синергетическому взаимодействию. Внутри подгруппы токсины характеризуются сходными иммунохимическими реакциями. Токсины подгруппы I являются антихолинэстеразами (ингибиторами ацетилхолинэстеразы) и действу-

Гомологичные подгруппы токсинов ангустицепсинового типа

Продуцент	Шифр токсина	Подгруппа
<i>Dendroaspis angusticeps</i>	F7	I
<i>D. polylepis polylepis</i>	C	I
<i>D. angusticeps</i>	F8	II
<i>D. jamesoni kaimosae</i>	S5C4	II
<i>D. viridis</i>	4.9.6	II
<i>D. p. polylepis</i>	FS2	III
<i>D. angusticeps</i>	C10S2C2	III
<i>D. angusticeps</i>	C13S1C1	IV

ют синергично с фасилитаторными токсинами, увеличивая высвобождение ацетилхолина в синапсе. Токсины подгруппы II действуют синергично с белками, состоящими из двух субъединиц по 62–63 а.о., соединенных двумя дисульфидными мостиками. Токсины подгруппы III аналогично токсинам подгруппы I могут действовать синергично с фасилитаторными токсинами. Позже в яде *D. angusticeps* был обнаружен новый токсин ангустицепсинового типа, DaC13S1C1, и поскольку его последовательность заметно отличается от последовательности трех подгрупп пептидов этого типа, он был отнесен к подгруппе IV (табл. 2). В дальнейшем эта классификация нашла подтверждение, поскольку полипептиды из подгруппы I, DpC и DaF7, как было показано позже, являются сильными антихолинэстеразами и были отнесены к фасцикулинам. В свою очередь, пептиды из подгруппы III, DaFS2 и DaC10S2C2, были классифицированы как кальцисептины, то есть блокаторы кальциевых каналов.

### 2.5. Кальцисептины (calciseptines)

Скрининг различных хроматографических фракций яда черной мамбы *D. polylepis* на изолированных органах привел к открытию пептида DpE3 (или кальцисептина, CaS), который эффективно расслабляет гладкие мышцы сосудов и подавляет сердечные сокращения [17]. Его содержание относительно велико: 2,8% по весу от всего яда. Кальцисептин содержит 60 а.о., стабилизирован четырьмя дисульфидными связями, его мол. масса – 7044 Да. Из яда этой же мамбы выделен полипептид DpFS2, также содержащий 60 а. о., стабилизированный четырьмя дисульфидными связями, с мол. массой 7026 Да, отличающийся от кальцисептина всего тремя а. о. (рис. 6). Оба полипептида получены путем химического синтеза [5, 39, 72].

Кальцисептин и DpFS2 являются специфическими блокаторами высокопороговых Ca<sup>2+</sup>-каналов L-типа и тормозят сердечные сокращения. Оба полипептида аналогично блокатору Ca<sup>2+</sup>-каналов L-типа нифедипину вызывают расслабление сосудистой гладкой муску-

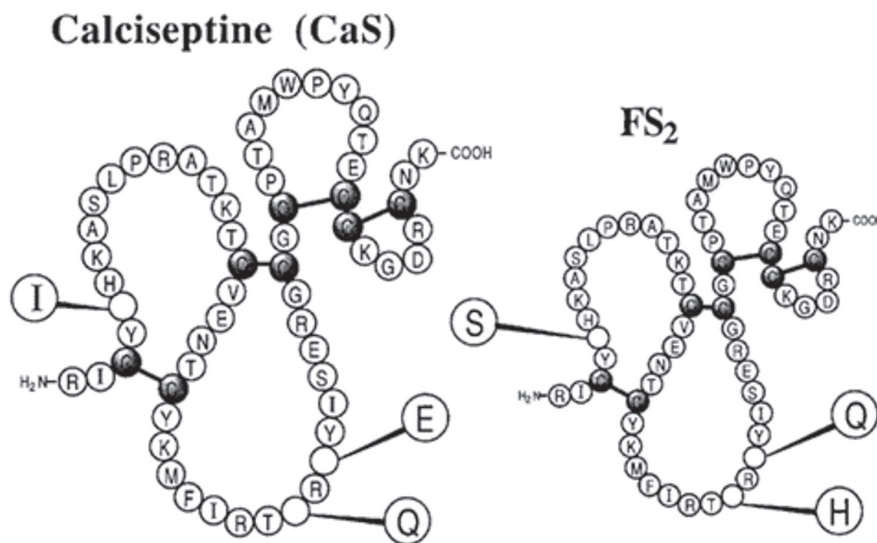


Рис. 6. Аминокислотные последовательности кальцисептина и FS2. Выделены различающиеся а. о. в положениях 5, 30 и 32 [72]

латуры, предварительно сокращенной воздействием 40 мМ К<sup>+</sup>. Подобно нифедипину они ингибируют сокращение подвздошной кишки морской свинки, вызванное ацетилхолином. В целом, кальцисептин и его гомологи взаимодействуют с сайтом блокаторов Ca<sup>2+</sup>-каналов L-типа, производных 1,4-дигидропиридина, и ингибируют кальциевый ток. Кальцисептины сохранили общую структуру коротких  $\alpha$ -нейротоксинов, но их токсичность значительно ниже; так, DL<sub>50</sub> кальцисептина для мышей составляет (мкг/г): 0,25 – при внутривенном; 0,38 – при подкожном и 0,94 – при внутрибрюшинном введении. В опытах *in vitro* синтетические кальцисептин и FS2 вызывают дозозависимое расслабление в предварительно суженной аорте, легочной артерии и трахее крыс. Характер возникновения и продолжительности этих расслабляющих эффектов был аналогичен эффектам, вызываемым нифедипином. В экспериментах *in vivo* с использованием анестезированных крыс кальцисептин и FS2 вызывают гипотензивный эффект более мощный и устойчивый, чем у нифедипина. Эти результаты показывают, что синтетические кальцисептин и FS2 обладают сходной биологической активностью, как у нифедипина, и могут быть уникальными и полезными инструментами для изучения Ca<sup>2+</sup>-каналов.

## 2.6. Мамбалгины (Mambalgins)

Мамбалгины – группа токсинов, выделенных из ядов черной мамбы *D. p. polylepis* и зеленой мамбы *D. angusticeps* [9, 19, 48, 54, 68].

Первыми в 2012 году из яда *D. p. polylepis* были выделены два пептида (составляющие менее 0,5% общего содержания белка), которые различаются только одним а. о. (Tyr/Phe) в положении 4 и были названы мамбалгин-1 (57 а. о., мол. масса 6554 Да; четыре дисульфидные связи; UniProt P0DKR6) и мамбалгин-2 (57 а. о., мол. масса 6547 Да; четыре дисульфидные связи; UniProt P0DKS3). Ортологический<sup>7</sup> пептид, который отличается на одну аминокислоту в положении 23 (Thr/Ile), позже был выделен из яда зеленой мамбы *D. angusticeps* и получил название мамбалгин-3 (57 а.о.; мол. масса 6575 Да, 4 дисульфидные связи; UniProt C0HJB0).

Мамбалгины принадлежат к семейству трехпальцевых токсинов (3FTxs), но составляют новое подсемейство с идентичностью последовательности не более чем на 50% с другими змеиными 3FTxs [19]. Их относят к «нетрадиционным» или «слабым» токсинам (weak toxins), таким как CM-2a, CM-3 (*Naja haje aratalifera*) и CM-1b (*Heimachatus haemachatus*), характеризующимися низкой токсичностью (LD<sub>50</sub>, от

5–80 мг/кг) при сравнении с сильнодействующими  $\alpha$ -нейротоксинами (LD<sub>50</sub> от 0,04–0,3 мг/кг).

Мамбалгины ингибируют гомомерные кислото-чувствительные ионные каналы (Acid-Sensing Ion Channels, ASIC), в том числе ASIC1a-каналы грызунов и людей, а также гомомерные ASIC1b-каналы и гетеромерные каналы ASIC1a + ASIC2a грызунов [48]. Так, например, мамбалгин-1 предпочтительнее связывается с закрытым каналом и сильно сдвигает кривую pH-зависимости активации в сторону более кислых значений pH. В то же время токсин умеренно сдвигает кривую инактивации в щелочную сторону, стабилизируя тем самым десенситизированное состояние канала и усиливая ингибирование.

Кроме того, мамбалгины ингибируют все основные комбинации ASIC-каналов, экспрессируемые в центральных нейронах. Следует отметить, что специфические полипептидные токсины, нацеленные на ASIC-каналы, выделены также из ядов паука *Psalmopoeus cambridgei* (PcTx1), морского анемона *Anthopleura elegantissima* (APETx2) и коралловой змеи *Micrurus tener tener* (MitTx). Они обычно являются блокаторами ASIC-каналов, за исключением MitTx, который является мощным активатором.

Однако установлено, что мамбалгины эффективнее, чем PcTx1, подавляют ASIC-токи в нейронах спинного мозга, гиппокампа и сенсорных нейронах, что объясняется дополнительным ингибированием мамбалгинами ASIC1b-каналов.

Мамбалгины, селективно блокируя ASIC1-каналы, обеспечивают выраженные анальгетические эффекты *in vivo* у мышей, которые не только не уступают действию морфина, но и устойчивы к налоксону. Этот факт указывает, что обезболивающие механизмы мамбалгинов не вовлекают опиоидную систему и, следовательно, минимизируют опасность развития морфиноподобной зависимости, что делает мамбалгины перспективным терапевтическим средством.

## 3. ДРУГИЕ ТОКСИНЫ

### 3.1. Натрийуретический пептид дендроасписа (*Dendroaspis Natriuretic Peptide, DNP*)

Из *D. angusticeps* выделен короткий пептид, содержащий 38 а. о., стабилизированный одной дисульфидной связью, с мол. массой 4193 Да [18, 52, 58]. Пептид получил название натрийуретический пептид дендроасписа (dendroaspis natriuretic peptide, DNP), поскольку гомологичен другим известным натрийуретическим пептидам и содержит кольцевую структуру с 17 а. о., замкнутую дисульфидной связью C7–C23, но отличается концевым удлинением на 15 аминокислот (рис. 7). Как известно, натрийуретические пептиды включают семейство из трех структурно родствен-

<sup>7</sup> Ортологи – это гомологичные белки из разных организмов, разошедшиеся в процессе видообразования и выполняющие чаще всего одну и ту же функцию.

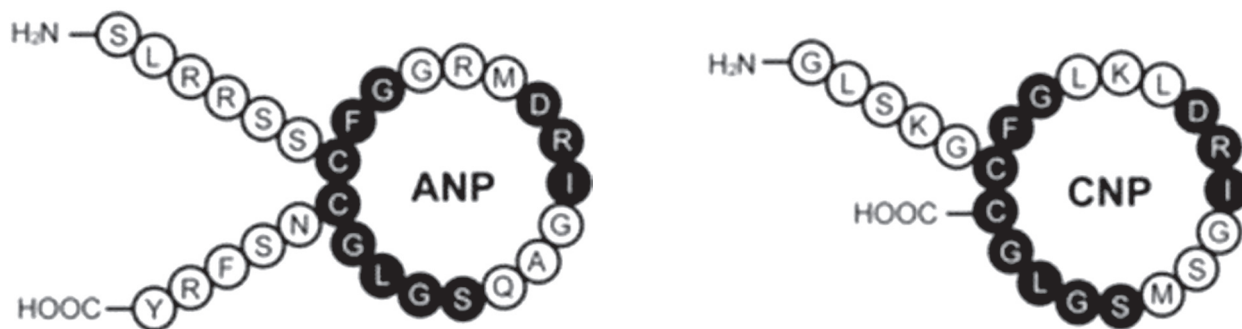


Рис. 7. Кольцевая структура Н-ANP и Н-CNP человека. Черным выделены консервативные а. о. [49]

ных молекул: предсердный натрийуретический пептид (atrial natriuretic peptide, ANP), мозговой натрийуретический пептид (brain natriuretic peptide, BNP) и натрийуретический пептид С-типа (C type natriuretic peptide, CNP). Эти пептиды обладают мощной натрийуретической мочегонной и сосудорасширяющей активностью и участвуют в гомеостазе жидкости в организме и в контроле артериального давления. В отличие от ANP и BNP, CNP не обладает прямой натрийуретической активностью.

Большинство гомологий между DNP и другими натрийуретическими пептидами наблюдается в последовательности 17 а. о., которая разделяет два остатка цистеина. Структура DNP характеризуется наличием 4 остатков пролина, 3 из которых кластеризованы в С-концевой части молекулы. В других натрийуретических пептидах пролин не обнаружен.

Подобно предсердному натрийуретическому пептиду (ANP), DNP расслабляет гладкомышечные клетки сосудов путем высвобождения цГМФ и распознает рецептор ANP<sub>A</sub>. Как и все натрийуретические пептиды, DNP также распознает рецепторы ANP<sub>C</sub> (находясь внутри клеток, где, связываясь с ANP, снижают его эффект), но с более низким сродством. Это свойство может усиливать сосудорасширяющее действие DNP *in vivo*, тем самым повышая эффективность действия яда. Установлено, что DNP (IC<sub>50</sub> 25,5 нМ) блокирует ток в Ca<sup>2+</sup>-каналах L-типа миоцитов правого желудочка, однако этот эффект блокируется KT5823 (1 мкМ) – селективным блокатором протеинкиназы G (PKG). Это указывает, что DNP ингибирует Ca<sup>2+</sup>-каналы путем фосфорилирования канальных белков с участием PKG. Отмечают, что перспективным является создание химерных натрийуретических пептидов, сочетающих их специфическое действие с устойчивостью к протеолизу, ингибирующим их свойства. Такой химерной молекулой является пептид CD-NP, состоящий из полноразмерного человеческого натрийуретического пептида С-типа (CNP), сшитого с С-концевой частью молекулы (15 а. о.) натрийуретического пептида дендроасписа (DNP).

Полагают, что, поскольку DNP является наиболее протеолитически устойчивым натрийуретическим пептидом, идентифицированным на сегодняшний день, то добавление его С-концевой части придает CNP значительную протеолитическую устойчивость. Такие химерные пептиды имеют увеличенный период полураспада и являются терапевтически более перспективными.

### 3.2. Мамбин (mambin: син. dendroaspin)

Мамбин (UniProt P28375), выделенный из яда *D. jamesoni kaimose*, и его аналог дендроаспин, полученный независимо из ядов *D. jamesoni kaimose* и яда *D. viridis*, представляют собой мономерные полипептиды, содержащие 59 а. о., стабилизированные четырьмя дисульфидными связями, с мол. массой ~6,7 кДа [31, 41, 42, 46, 69, 73, 75]. Характерной особенностью мамбина является наличие RGD-последовательности (Arg-Gly-Asp), обнаруженной в белковых лигандах (дезинтегрин), которые связываются с гликопротеином GP IIb/IIIa. Аргинилглициласпарагиновая кислота (Arg-Gly-Asp, или RGD-последовательность) – трипептид, который является распространенным элементом распознавания и белок-белкового взаимодействия клеточных белков. Интегрины клетки характеризуются наличием участков взаимодействия с RGD-пептидом. Свободный RGD-пептид часто используется в клеточной биологии и биотехнологии благодаря свойству специфически связываться с интегринными и, таким образом, ингибировать межклеточные связи. Дезинтегрины – пептиды из яда змей, в основном сем. Viperidae. Благодаря наличию RGD-последовательности дезинтегрины взаимодействуют с интегринными групп β-1 и β-3, например, гликопротеином IIb/IIIa (интегрин α<sub>IIb</sub>β<sub>3</sub>). Этот мембранный белок, являющийся димерным интегринном, состоящим из альфа-цепи α<sub>IIb</sub> и бета-цепи β<sub>3</sub>, играет важную роль в агрегации тромбоцитов и является мишенью антитромботических препаратов, в том числе змеиных ядов.

Мамбин имеет около 47% сходства с «короткими» постсинаптическими нейротоксинами, обнаруженными в других ядах змей сем. Elapidae, которые не содержат последовательности RGD и не действуют как антагонисты GPIIb-IIIa. Мамбин имеет  $\beta$ -листовую трехпальцевую структуру, характерную для нейротоксинов. Молекулярное моделирование последовательности мамбина показывает большое сходство со структурой эрабутоксина b (постсинаптический нейротоксин из яда морской змеи *Laticauda semifasciata*) за исключением петли, содержащей последовательность RGD [46].

Полагают, что мамбин может представлять собой генетический гибрид нейротоксичных и гемотоксических белков, обнаруженных в змеином яде.

Вначале мамбин был идентифицирован как «короткий» трехпальцевый нейротоксин  $S_5C_1$ , выделенный из яда *D. jamesoni kaimose*, но характеризующийся малой токсичностью (отсутствие токсичности в дозе 130 мкг/г). Впоследствии идентификация RGD-последовательности позволила объяснить его специфическую активность (как дезинтегрин) в отношении торможения агрегации тромбоцитов. Мамбин ингибирует АДФ-индуцированную агрегацию тромбоцитов ( $IC_{50} = 172 \pm 22$  нМ) и ингибирует связывание очищенного тромбоцитарного рецептора фибриногена GP IIb/IIIa с иммобилизованным фибриногеном ( $IC_{50} = 3,1 \pm 0,8$  нМ). Токсическое действие дезинтегринов объясняется их способностью блокировать свертывание крови из-за ингибирования агрегации тромбоцитов. Это в свою очередь объясняется антиадгезивными свойствами пептидов, которые связываются с интегринами на поверхности клеток и блокируют их функции.

### 3.3. Кишечный токсин MIT1 (mamba intestinal toxin 1)

Кишечный токсин MIT1 (UniProt P25687) выделен из яда *D. p. polylepis* и представляет собой богатый цистеином полипептид, стабилизированный пятью дисульфидными связями, устойчивый к классическим специфическим эндопротеазам [14, 57]. Трехмерная структура растворимого MIT1 обнаруживает сходство с колипазой<sup>8</sup>, хотя идентичность аминокислотной последовательности не превышает 20% [14].

Эффекты, индуцированные MIT1, нейтрализуются тетродотоксином (1 мкМ) в проксимальном и ди-

<sup>8</sup> *Колипаза (CLPS)* – представляет собой белковый кофермент, необходимый для оптимальной ферментативной активности панкреатической липазы. Он секретируется поджелудочной железой в неактивной форме проколипазы, которая активируется в просвете кишечника трипсином. Его функция заключается в предотвращении ингибирующего действия солей желчных кислот на катализируемый липазой интрадуоденальный гидролиз пищевых длинноцепочечных триглицеридов.

стальном отделах толстой кишки, но не в продольной мышце подвздошной кишки. MIT1-индуцированное расслабление проксимального отдела толстой кишки обратимо ингибируется ингибитором NO-синтазы L-NAME (200 мкМ). Меченый  $^{125}I$ -MIT1 связывается с высоким сродством как с мембранами подвздошной кишки, так и с мембранами головного мозга ( $K_d = 1,3$  мкМ и  $0,9$  мкМ, и  $V_{max} = 30$  фмоль/мг и  $26$  фмоль/мг, соответственно). Предполагается, что сайты связывания  $^{125}I$ -MIT1 как в подвздошной кишке, так и в мембранах головного мозга могут быть расположены как пре-, так и постсинаптически; возможно, что они являются еще не идентифицированным  $K^+$ -каналом. Несмотря на структурное сходство с колипазой, MIT1 не активирует липазу, а колипаза, в свою очередь, даже в высокой концентрации (10 масс. %) не оказывает влияния на сокращения кишечника. С учетом гомологии целого ряда компонентов змеиных ядов (фосфолипазы  $A_2$ , протеаз, дендротоксинов) с агентами пищеварительной системы (панкреатической фосфолипазой  $A_2$ , ингибиторами трипсина ВРТИ), а также, в данном случае, между MIT1 и колипазой, выдвигается гипотеза, что MIT1 может поступать вместе с тканями жертвы (убитой другими токсинами яда мамбы, поскольку MIT1 не токсичен) в кишечник мамбы и стимулировать его перистальтику, способствуя перевариванию жертвы, которая, как известно, заглатывается змеями целиком. Этому в определенной степени может способствовать относительно высокое содержание MIT1 в яде (3,2% в сухом яде) и его устойчивость к классическим пищеварительным ферментам (трипсину, пепсину и карбоксипептидазе Y).

### Заключение

Отравления ядом мамб имеют важное эпидемиологическое значение к югу от Сахары. Однако в отличие от родственной змеи кобры, которая обычно удерживает свою жертву в течение некоторого времени после нанесения укуса, мамба быстро отпускает свою жертву и может очень быстро нанести серию повторных укусов. Как известно, яды представителей сем. Elapidae – элапиды (кобры, крайты, мамбы) – в отличие от яда гадюковых и гремучих змей, относящихся к сем. Viperidae, не обладают значительной протеазной активностью и поэтому не вызывают отека или последующего некроза тканей [2]. Покалывание в месте укуса мамбы может быть единственным начальным симптомом, однако затем клиническая картина отравления, как правило, развивается стремительно. На первое место выходят симптомы вялого паралича, который может развиваться в течение 10 минут после укуса. Характерными общими симптомами являются тошнота и рвота, боль в животе, диарея, потливость,



слуноотделение, мурашки по коже. Неврологические симптомы включают нечеткое или ослабленное зрение, парестезию (покалывание на коже), дизартрию (невнятную речь), дисфагию (затрудненное глотание), одышку, мышечные подергивания, атаксию (нарушение произвольных движений), головокружение, сонливость и потерю сознания, хотя некоторые жертвы остаются в сознании до самого конца. Укус черной мамбы может вызвать коллапс у человека в течение 45 минут, и без соответствующего противоядия симптомы обычно прогрессируют вплоть до дыхательной недостаточности, что приводит к сердечно-сосудистому коллапсу и летальному исходу. Наиболее эффективным средством борьбы с последствиями укуса мамб является серотерапия, при условии минимального интервала времени между укусом и введением противозмеиной сыворотки. В Африке в настоящее время впускается несколько видов поливалентных противозмеиных сывороток, защищающих от укусов мамб, а также других африканских змей (*Naja annulifera*, *N. melanoleuca*, *N. mossambica*, *N. nivea*, *Bitis arietans*, *Haemachatus haemachatus*), в том числе: «SAIMR Polyvalent Snake Antivenom» производства «South African Vaccine Producers (Pty) Ltd»; «Snake Venom Antiserum (African)» и Snake Venom Antiserum (Central Africa)» производства «VINS Bioproducts». В плане разработки высокоэффективных противозмеиных сывороток перспективным является использование технологии пептидных микрочипов высокой плотности [21].

Особенности течения клинической картины отравления ядом мамб обусловлены уникальными компонентами, входящими в состав яда. Яд мамб является одним из самых токсичных змеиных ядов, но состав его довольно нетипичен. Так, протеомный анализ показал, что яд *D. polylepis* в основном состоит из молекул ВРТИ типа Кунитца, которые включают дендротоксины (63%), ЗФТх токсины (31%) и металлопептидазы (всего лишь 3%) [38]. Фармакологическое изучение токсинов яда мамб показало, что мускариновые/адренергические/дофаминергические ингибирующие свойства аминергических токсинов (предлагаемых в качестве новой функциональной группы) во многом объясняют наблюдающиеся при отравлении сердечно-сосудистые/гипотензивные эффекты у жертвы. В яде мамб присутствуют токсины, являющиеся селективными лигандами ионных каналов:  $K^+$ -,  $Ca^{2+}$ - и ASIC1-, соответственно, дендротоксины, кальциклудин и кальцисептин, мамбалгины. Кроме того, в яде обнаружены неконкурентные ингибиторы АХЭ (фасцикулины), а также модуляторы агрегации тромбоцитов (мамбин) и активности гладкомышечных клеток (DNP и MIT1).

Такой набор токсинов обуславливает развитие сложной двухступенчатой картины отравления. Пептиды пресинаптического действия ингибируют потенциал-управляемые калиевые каналы, что приводит к устойчивому высвобождению нейротрансмиттеров и вызывает тетанические спазмы. Параллельно с этим, фасцикулины ингибируют способность ацетилхолинэстеразы расщеплять свободный ацетилхолин, что приводит к мышечным фасцикуляциям. Более медленно наступающий второй этап включает блокирование постсинаптических рецепторов, что приводит к вялому параличу. Таким образом, мишенью действия токсинов мамб в нервно-мышечном синапсе являются все три ключевых участка синаптической передачи: пресинаптическое окончание, синаптическая щель и постсинаптическая мембрана. Подобная политропность может показаться избыточной. Но если учесть биологические особенности мамб, которые охотятся на подвижных жертв разного размера (птиц и древесных млекопитающих), то для их гарантированного и эффективно обездвиживания такая комбинация селективных токсинов вполне могла поддерживаться давлением отбора. Все это делает яд мамб богатейшим природным источником биологически активных молекул, которые могут использоваться в современных компьютерных технологиях, объединяемых в общий подход, часто называемый «рациональное конструирование лекарств» (drug design), обеспечивающий ускорение и оптимизацию процесса нахождения новых биологически активных соединений – базовых структур новых фармакологических средств. Современная токсинология, изучающая яды животных, растений и микроорганизмов, активно использует передовые «омиксные» технологии на основе достижений геномики, транскриптомики, протеомики, метаболомики, то есть наук, которые изучают, как устроен геном и как реализуется закодированная в нем информация. В частности, Международное общество токсинологии (International Society on Toxinology, IST) выступило с инициативой прогрессивного и амбициозного проекта «Геном ядовитых систем» (venomics, веномика) [47]. Проект направлен на изучение компонентного разнообразия ядов у 5–6 модельных видов, включая одного представителя перепончатокрылых, одного моллюска конуса, одной или двух ядовитых змей, одного скорпиона и одного паука с использованием высокопроизводительных методов геномики, транскриптомики и протеомики. Предполагается, что в результате реализации проекта научное сообщество получит самый большой объем информации, когда-либо собранной в мире о ядах и их эволюции, а также о генетике ядовитых систем.

## Литература

## Список русскоязычной литературы

1. Гелашвили ДБ. Природные токсины в меж- и внутривидовых взаимодействиях человека. Журнал общей биологии. 2002;63(3):258-69.
2. Гелашвили ДБ, Крылов ВН, Романова ЕБ. Зоотоксикология: биоэкологические и биомедицинские аспекты. Нижний Новгород: Изд-во ННГУ; 2015.

## Общий список литературы/References

1. Gelashvili DB. [Natural toxins in inter- and intraspecific interaction of human beings (Elements of Ethnotoxinology)]. Zhurnal Obshey Biologii. 2002;63(3):258-69. (In Russ.)
2. Gelashvili DB, Krylov VN, Romanova YeB. Zootoksinologiya: Bioekologicheskiye i Biomeditsinskiye Aspekty. [Zootoxinology: Bioecological and Biomedical Aspects]. Nizhniy Novgorod: Izdatelstvo Nizhegorodskogo Gosudarstvennogo Universiteta; 2015. (In Russ.)
3. Adem A, Asblom A, Johansson G, Mbugua PM, Karlsson E. Affiliations expand toxins from the venom of the green mamba *Dendroaspis angusticeps* that inhibit the binding of quinuclidinyl benzilate to muscarinic acetylcholine receptors. Biochim Biophys Acta (BBA) Mol Cell Res. 1988;968(3):340-5. doi:10.1016/0167-4889(88)90025-0.
4. Adem A, Karlsson E. Muscarinic receptor subtype selective toxins. Life Sci. 1997;60:1069-76. doi:10.1016/s0024-3205(97)00049-0.
5. Albrand JP, Blackledge MJ, Pascaud F. NMR and restrained molecular dynamics study of the three-dimensional solution structure of toxin FS2, a specific blocker of the L-type calcium channel, isolated from black mamba venom. Biochemistry. 1995;34:5923-37. doi:10.1021/bi00017a022.
6. Anadon A, Martinez-Larranaga MR, Valerio LG. Onchidal and fasciculins. In: R. Gupta (Ed.). Handbook of Toxicology of Chemical Warfare Agents. Academic Press; 2015. P. 411-20. doi:10.1016/b978-0-12-800159-2.00030-0.
7. Anderson AJ, Harvey AL, Mbugua PM. Effects of fasciculin 2, an anticholinesterase polypeptide from green mamba venom, on neuromuscular transmission in mouse diaphragm preparations. Neurosci Lett. 1985;54:123-8. doi:10.1016/s0304-3940(85)80066-5.
8. Barber CM, Isbister GK, Hodgson WC. Alpha neurotoxins. Toxicon. 2013;66:47-58. https://doi.org/10.1016/j.toxicon.2013.01.019.
9. Baron A, Diochot S, Salinas M, Deval E, Noël J, Lingueglia E. Venom toxins in the exploration of molecular, physiological and pathophysiological functions of acid-sensing ion channels. Toxicon. 2013;75:187-204. doi:10.1016/j.toxicon.2013.04.008.
10. Bechis G, Granier C, Rietschoten J, Jover E, Rochat H, Miranda F. Purification of six neurotoxins from the venom of *Dendroaspis viridis*. Primary structure of two long toxins. Eur J Biochem. 1976;68:445-56. doi:10.1111/j.1432-1033.1976.tb10832.x.
11. Benishin CG, Sorensen RG, Brown WE, Krueger BK, Blaustein MP. Four polypeptide components of green mamba venom selectively block certain potassium channels in rat brain synaptosomes. Mol Pharmacol. 1988;34:152-9. PMID: 2457792.
12. Blanchet G, Collet G, Mourier G, Gilles N, Fruchart-Gaillard C, Marcon E, Servent D. Polypharmacology profiles and phylogenetic analysis of three-finger toxins from mamba venom: Case of aminergic toxins. Biochimie. 2014;103:109-17. doi:10.1016/j.biochi.2014.04.009.
13. Blanchet G, Upert G, Mourier G, Gilquin B, Gilles N, Servent D. New  $\alpha$ -adrenergic property for synthetic MT $\beta$  and CM-3 three-finger fold toxins from black mamba. Toxicon. 2013;75:160-7. doi:10.1016/j.toxicon.2013.04.017.
14. Boisbouvier J, Albrand J-P, Blackledge M, Jaquinod M, Schweitz H, Lazdunski M, Marion D. A structural homologue of colipase in black mamba venom revealed by NMR floating disulphide bridge analysis. J Mol Biol. 1998;283:205-19. doi:10.1006/jmbi.1998.2057.
15. Bourne Y, Taylor P, Marchot P. Acetylcholinesterase inhibition by fasciculin: Crystal structure of the complex. Cell. 1995;83:503-12. doi:10.1016/0092-8674(95)90128-0.
16. Bradley KN. Muscarinic toxins from the green mamba. Pharmac Therap. 2000;85:87-109. doi:10.1016/s0163-7258(99)00064-9.
17. De Weille JR, Schweitz H, Maes P, Tartar A, Lazdunski M. Calciseptine, a peptide isolated from black mamba venom, is a specific blocker of the L-type calcium channel. Proc Natl Acad Sci. 1991;88:2437-40. doi:10.1073/pnas.88.6.2437.
18. Dickey DM, Potter LR. *Dendroaspis* natriuretic peptide and the designer natriuretic peptide, CD-NP, are resistant to proteolytic inactivation. J Mol Cell Card. 2011;51:67-71. doi:10.1016/j.yjmcc.2011.03.013.
19. Diochot S, Baron A, Salinas M, Douguet D, Scarzello S, Dabert-Gay A-S, Debayle D, Friend V, Alloui A, Lazdunski M, Lingueglia E. Black mamba venom peptides target acid-sensing ion channels to abolish pain. Nature. 2012;490:552-5. doi:10.1038/nature11494.

20. Dufton MJ, Harvey AL. Dendrotoxins: How does structure determine function? *J Toxicol Tox Rev.* 1998;17:161-82. doi:10.3109/15569549809009248.
21. Engmark M, Andersen MR, Laustsen AH, Patel J, Sullivan E, De Masi F, Hansen CS, Kringelum JV, Lomonte B, Gutierrez JM, Lund O. High-throughput immuno-profiling of mamba (*Dendroaspis*) venom toxin epitopes using high-density peptide microarrays. *Sci Rep.* 2016;6(1):36629. doi:10.1038/srep36629.
22. Harel M, Kleywegt GJ, Ravelli RB, Silman I, Sussman JL. Crystal structure of an acetylcholinesterase-fasciculin complex: interaction of a three-fingered toxin from snake venom with its target. *Structure.* 1995;3:1355-66. doi:10.1016/s0969-2126(01)00273-8.
23. Harvey A, Robertson B. Dendrotoxins: structure-activity relationships and effects on potassium ion channels. *Curr Med Chem.* 2004;11:3065-72. doi:10.2174/0929867043363820.
24. Harvey AL. Recent studies on dendrotoxins and potassium ion channels. *Gen Pharmacol Vasc Syst.* 1997;28:7-12. doi:10.1016/s0306-3623(96)00173-5.
25. Harvey AL. Twenty years of dendrotoxins. *Toxicon.* 2001;39:15-26. doi:10.1016/s0041-0101(00)00162-8.
26. Harvey AL, Anderson AJ. Dendrotoxins: snake toxins that block potassium channels and facilitate neurotransmitter release. *Pharmacol Ther.* 1985;31:33-55. doi:10.1016/0163-7258(85)90036-1.
27. Harvey AL, Karlsson E. Protease inhibitor homologues from mamba venoms: facilitation of acetylcholine release and interactions with prejunctional blocking oxins. *Br J Pharmacol* 1982;77:153-61. doi:10.1111/j.1476-5381.1982.tb09281.x.
28. Imredy JP, MacKinnon R. Energetic and structural interactions between  $\delta$ -dendrotoxin and a voltage-gated potassium channel. *J Molec Biol.* 2000;296:1283-94. doi:10.1006/jmbi.2000.3522.
29. Jolkkonen M, Giersbergen PLM, Hellman U, Wernstedt C, Oras A, Satyapan N, Adem A, Karlsson E. Muscarinic toxins from the black mamba *Dendroaspis polylepis*. *Eur J Biochem.* 1995;234:579-85. doi:10.1111/j.1432-1033.1995.579\_b.x.
30. Joubert FJ, Strydom DJ. Snake venoms. The amino-acid sequence of trypsin inhibitor E of *Dendroaspis polylepis* polyepis (black mamba) venom. *Eur J Biochem.* 1978;87:191-8. doi:10.1111/j.1432-1033.1978.tb12366.x.
31. Joubert FJ, Taljaard N. Some properties and the complete primary structures of two reduced and S-carboxymethylated polypeptides (S5C1 and S5C10) from *Dendroaspis jamesoni kaimosae* (Jameson's mamba) venom. *Biochim Biophys Acta.* 1979;579:228-33. doi:10.1016/0005-2795(79)90101-6.
32. Joubert FJ, Taljaard N. The complete primary structures of two reduced and S-carboxymethylated angusticeps-type toxins from *Dendroaspis angusticeps* (green mamba) venom. *Biochim Biophys Acta.* 1980;623:449-56. doi:10.1016/0005-2795(80)90274-3.
33. Joubert FJ, Taljaard N. Snake Venoms. The amino acid sequences of two proteinase inhibitor homologues from *Dendroaspis angusticeps* venom. *Hoppe Seylers Z Physiol Chem.* 1980;361(1):661-74. doi:10.1515/bchm2.1980v.361.1.661.
34. Karlsson E. Snake toxins with high selectivity for subtypes of muscarinic acetylcholine receptors. *Biochimie.* 2000;82:793-806. doi:10.1016/s0300-9084(00)01176-7.
35. Karlsson E, Mbugua PM, Rodriguez-Ithurralde D. Fasciculins, anticholinesterase toxins from the venom of the green mamba *Dendroaspis angusticeps*. *J Physiol (Paris).* 1984;79:232-40. PMID: 6530667.
36. Karlsson E, Mbugua PM, Rodriguez-Ithurralde D. Anticholinesterase toxins. *Pharmacol Ther.* 1985;30:259-76. doi:10.1016/0163-7258(85)90051-8.
37. Kasturiratne A, Wickremasinghe AR, de Silva N, Gunawardena NK, Pathmeswaran A, Premaratna R, Savioli L, Lalloo DG, de Silva HJ. The global burden of snakebite: A literature analysis and modelling based on regional estimates of envenoming and deaths. *PLoS Med.* 2008;5(11):e218. doi:10.1371/journal.pmed.0050218.
38. Kodama RT, Kuniyoshi AK, da Silva CCF, Cajado-Carvalho D, Duzzi B, Mariano DC, Pimenta DC, Borges R, da Silva WD, Portaro FCV. A Kunitz-type peptide from *Dendroaspis polyepis* venom as a simultaneous inhibitor of serine and cysteine proteases. *J Venom Anim Toxins Incl Trop Dis.* 2020;26:e20200037. <https://doi.org/10.1590/1678-9199-JVATITD-2020-0037>.
39. Kuroda H, Chen YN, Watanabe TX, Chen YN, Watanabe TX, Kimura T, Sakakibara S. Solution synthesis of calciseptine, an L-type specific calcium channel blocker. *Pept Res.* 1992;5:265-8. PMID: 1450521.
40. Lee CY, Tsai MC, Tsaur ML, Lin WW, Carlsson FH, Joubert FJ. Pharmacological study on angusticeps-type toxins from mamba snake venoms. *J Pharmacol Exp Ther.* 1985;233:491-8. PMID: 3158733.
41. Lu X, Sun Y, Shang D, Wattam B, Egglezou S, Hughes T, Hyde E, Scully M, Kakkar V. Evaluation of the role of proline residues flanking the RGD motif of dendroaspin, an inhibitor of platelet aggregation and cell adhesion. *Biochemical J.* 2001;355(3):633-8. doi:10.1042/bj3550633.
42. Lu X, Davies J, Lu D, Xia M, Wattam B, Shang D, Sun Y, Scully M, Kakkar V. The effect of the single

- substitution of arginine within the RGD tripeptide motif of a modified neurotoxin dendroaspin on its activity of platelet aggregation and cell adhesion. *Cell Commun Adhes.* 2006;13(3):171-83. doi:10.1080/15419060600726183.
43. Marchot P, Khelif A, Ji Y-H, Mansuelle P, Bougis PE. Binding of 125I-fasciculin to rat brain acetylcholinesterase. The complex still binds diisopropyl fluorophosphates. *J Biol Chem.* 1993;268(17):12458-67. [https://doi.org/10.1016/S0021-9258\(18\)31411-X](https://doi.org/10.1016/S0021-9258(18)31411-X).
  44. Marchot P, Bougis PE. Elapidae Toxins: The fasciculins, and their interaction with acetylcholinesterase. *Animal Toxins.* 2000:246-75. doi:10.1007/978-3-0348-8466-2\_16.
  45. McDiarmid RW, Campbell JA, Toure TA. Snake Species of the World. A Taxonomic and Geographic Reference. (Vol. 1). Herpetologists League, Washington, D.C., 1999.
  46. McDowell RS, Dennis MS, Louie A, Shuster M, Mulkerrin MG, Lazarus RA. Mambin, a potent glycoprotein IIb-IIIa antagonist and platelet aggregation inhibitor structurally related to the short neurotoxins. *Biochemistry.* 1992;31:4766-72. doi:10.1021/bi00135a004.
  47. Menez A, Stöcklin R, Mebs D. «Venomics» or: The venomous systems genome project. *Toxicon.* 2006;7(3): 255-9. doi:10.1016/j.toxicon.2005.12.010.
  48. Mourier G, Salinas M, Kessler P, Stura EA, Leblanc M, Tepshi L, Besson T, Diochot S, Baron A, Douguet D, Lingueglia E, Servent D. Mambalgin-1 pain-relieving peptide, stepwise solid-phase synthesis, crystal structure, and functional domain for acid-sensing ion channel 1a inhibition. *J Biol Chem.* 2016;291:2616-29. doi:10.1074/jbc.m115.702373.
  49. Nagai-Okatani C, Kangawa K, Minamino N. Three molecular forms of atrial natriuretic peptides: quantitative analysis and biological characterization. *J Pept Sci.* 2016;23:486-95. doi:10.1002/psc.2969.
  50. Näreoja K, Kukkonen J, Rondinelli S, Toivola DM, Meriluoto J, Näsman J. Adrenoceptor activity of muscarinic toxins identified from mamba venoms. *Br J Pharmacol.* 2011;164:538-50. doi:10.1111/j.1476-5381.2011.01468.x.
  51. Nishio H, Katoh E, Yamazaki T, Inui T, Nishiuchi Y, Kimura T. Structure-activity relationships of calcicludine and dendrotoxin-I, homologous peptides acting on different targets, calcium and potassium channels. *Biochem Biophys Res Commun.* 1999;262:319-21. doi:10.1006/bbrc.1999.1198.
  52. Park S-A, Kim T-G, Han M-K, Ha K-C, Kim S-Z, Kwak Y-G. Dendroaspis natriuretic peptide regulates the cardiac L-type Ca<sup>2+</sup> channel activity by the phosphorylation of  $\alpha$ 1c proteins. *Exp Mol Med.* 2012;44:363-8. doi:10.3858/emmm.2012.44.6.041.
  53. Rodriguez-Ithurralde D, Silveira R, Barbeito L, Dajas F. Fasciculin, a powerful anticholinesterase polypeptide from *Dendroaspis angusticeps* venom. *Neurochem Int.* 1983;5:267-74. doi:10.1016/0197-0186(83)90028-1.
  54. Salinas M, Besson T, Delettre Q, Diochot S, Boulakirba S, Douguet D, Lingueglia E. Binding Site and Inhibitory Mechanism of the Mambalgin-2 Pain-relieving Peptide on Acid-sensing Ion Channel 1a. *J Biol Chem.* 2014;289:13363-73. doi:10.1074/jbc.m114.561076.
  55. Schweitz H, Heurteaux C, Bois P, Moinier D, Romey G, Lazdunski M. Calcicludine, a venom peptide of the Kunitz-type protease inhibitor family, is a potent blocker of high-threshold Ca<sup>2+</sup> channels with a high affinity for L-type channels in cerebellar granule neurons. *Proc Natl Acad Sci USA.* 1994;91:878-82. doi:10.1073/pnas.91.3.878.
  56. Schweitz H, Moinier D. Mamba toxins. *Persp Drug Discov Design.* 1999;15:83-110. doi:10.1023/A:1017043518954.
  57. Schweitz H, Pacaud P, Diochot S, Moinier D, Lazdunski M. MIT1, a black mamba toxin with a new and highly potent activity on intestinal contraction. *FEBS Lett.* 1999;461:183-8. doi:10.1016/s0014-5793(99)01459-3.
  58. Schweitz H, Vigne P, Moinier D, Frelin C, Lazdunski M. A new member of the natriuretic peptide family is present in the venom of the green mamba (*Dendroaspis angusticeps*). *J Biol Chem.* 1992;267:13928-32. doi:10.1016/s0021-9258(19)49658-0.
  59. Servent D, Blanchet G, Mourier G, Marquer C, Marcon E, Fruchart-Gaillard C. Muscarinic toxins. *Toxicon.* 2011;58:455-63. doi:10.1016/j.toxicon.2011.08.004.
  60. Servent D, Fruchart-Gaillard C. Muscarinic toxins: tools for the study of the pharmacological and functional properties of muscarinic receptors. *J Neurochem.* 2009;109:1193-202. doi:10.1111/j.1471-4159.2009.06092.x.
  61. Sigle R, Hackett M, Aird SD. Primary structures of four trypsin inhibitor E homologs from venom of *Dendroaspis angusticeps*: structure-function comparisons with other dendrotoxin homologs. *Toxicon.* 2002;40:297-308. doi:10.1016/s0041-0101(01)00227-6.
  62. Skarżynski T. Crystal structure of  $\alpha$ -dendrotoxin from the green mamba venom and its comparison with the structure of bovine pancreatic trypsin inhibitor. *J Mol Biol.* 1992;224:671-83. doi:10.1016/0022-2836(92)90552-u.
  63. Stotz SC, Spaetgens RL, Zamponi GW. Block of voltage-dependent calcium channel by the

- green mamba toxin calcicludine. *J Membr Biol.* 2000;74:157-65. doi:10.1007/s002320001040.
64. Strydom DJ. Snake venom toxins. The amino acid sequences of two toxins from *Dendroaspis polylepsis polylepsis* (black mamba) venom. *J Biol Chem.* 1972;247:4029-42. [https://doi.org/10.1016/S0021-9258\(19\)45135-1](https://doi.org/10.1016/S0021-9258(19)45135-1).
65. Strydom DJ. Snake venom toxins. The amino-acid sequence of a short-neurotoxin homologue from *Dendroaspis polylepsis polylepsis* (black mamba) venom. *Eur J Biochem.* 1977;76:99-106. doi:10.1111/j.1432-1033.1977.tb11574.x.
66. Strydom DJ. Snake venom toxins. Purification and properties of low-molecular eight polypeptides of *Dendroaspis polylepsis polylepsis* (black mamba) venom. *Eur J Biochem.* 1976;69:169-76. doi:10.1111/j.1432-1033.1976.tb10870.x.
67. Strydom DJ, Joubert FJ. The amino acid sequence of a weak trypsin inhibitor B from *Dendroaspis polylepsis polylepsis* (black mamba) venom. *Hoppe Seylers Z Physiol Chem.* 1981;362:1377-84. doi:10.1515/bchm2.1981.362.2.1377.
68. Sun D, Yu Y, Xue X, Pan M, Wen M, Li S, Qu Q, Li X, Zhang L, Li X, Liu L, Yang M, Tian C. Cryo-EM structure of the ASIC1a-mambalgin-1 complex reveals that the peptide toxin mambalgin-1 inhibits acid-sensing ion channels through an unusual allosteric effect. *Cell Discovery.* 2018;4:27. doi:10.1038/s41421-018-0026-1.
69. Sutcliffe MJ, Jaseja M, Hyde EI. Three-dimensional structure of the RGD-containing neurotoxin homologue dendroaspin. *Nat Struct Biol.* 1994;1:802-7. doi:10.1038/nsb1194-802.
70. Tytgat J, Vandenberghe I, Ulens C, Beeumen JV. New polypeptide components purified from mamba venom. *FEBS Lett.* 2001;491:217-21. doi:10.1016/s0014-5793(01)02201-3.
71. Wang C-IA, Reeks T, Vetter I, Vergara I, Kovtun O, Lewis RJ, Alewood PF, Durek T. Isolation and structural and pharmacological characterization of  $\alpha$ -Elapitoxin-Dpp2d, an amidated three finger toxin from black mamba venom. *Biochemistry.* 2014; 53:3758-66. doi:10.1021/bi5004475.
72. Watanabe TX, Itahara Y, Kuroda H, Chen YN, Kimura T, Sakakibara S. Smooth muscle relaxing and hypotensive activities of synthetic calciseptine and the homologous snake venom peptide FS2. *Jpn J Pharmacol.* 1995;68(3):305-13. doi:10.1254/jjp.68.305.
73. Wattam B, Shang D, Rahman S, Egglezou S, Scully M, Kakkar V, Lu X. Arg-Tyr-Asp (RYD) and Arg-Cys-Asp (RCD) motifs in dendroaspin promote selective inhibition of  $\beta$ 1 and  $\beta$ 3 integrins. *Biochem J.* 2001;356:11-7. doi:10.1042/bj3560011.
74. Whittaker RH, Feeny PP. Allelochemicals: Chemical interactions between species. *Science.* 1971;17(3973): 757-70. doi:10.1126/science.171.3973.757
75. Williams JA, Lu X, Rahman S. Dendroaspin: A potent integrin receptor inhibitor from the venoms of *Dendroaspis viridis* and *D. jamesonii*. *Biochem Soc Trans.* 1992;21:73S. doi:10.1042/bst021073s.



# СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ СТРУКТУРЫ СООБЩЕСТВА ЦИАНОБАКТЕРИЙ УЧАСТКА РАВНИННОГО ВОДОХРАНИЛИЩА ПО РЕЗУЛЬТАТАМ МИКРОСКОПИЧЕСКОГО УЧЕТА И 16S-МЕТАБАРКОДИРОВАНИЯ

М.В. Уманская\*, М.Ю. Горбунов, Е.С. Краснова, Н.Г. Тарасова

Самарский федеральный исследовательский центр РАН, Институт экологии Волжского бассейна РАН,  
Тольятти, Россия

\* Эл. почта: [mvumansk67@gmail.com](mailto:mvumansk67@gmail.com)

Статья поступила в редакцию 17.05.2023; принята к печати 04.07.2023

Проанализированы состав и структура сообщества цианобактерий, определенные с помощью световой микроскопии и 16S-метабаркодирования, в заливе крупного равнинного водохранилища и прилегающей к нему акватории. По данным обоих методов, «ядро» сообщества формируют представители семейств *Aphanizomenonaceae*, *Prochlorococcaceae* и *Microcystaceae*, с выраженным доминированием видов комплекса *Aphanizomenon-Dolichospermum*, характерных для начальной стадии цветения цианобактерий в каскаде водохранилищ Волги. Обнаружено достаточно хорошее совпадение структур доминантного комплекса, определенных морфологическими и молекулярно-генетическими методами, на уровне семейств и порядков, однако на родовом и видовом уровнях, а также в составе минорных видов наблюдаются заметные различия. Несмотря на то что идентификация оперативных таксономических единиц (ОТЕ) и валидно описанных видов цианобактерий оказалась возможной далеко не во всех случаях, значения индексов разнообразия, рассчитанных по микроскопическим данным и данным метабаркодирования, близки, и, таким образом, выделяемые ОТЕ в среднем соответствуют по объему морфологически выделяемым видам. Обсуждаются причины расхождения данных, полученных этими методами, связанные в том числе с особенностями алгоритмов выделения ОТЕ, а также с разными числами копий рибосомального оперона и разными числами хромосом в клетках разных типов цианобактерий. По всем этим причинам количество последовательностей при метабаркодировании не является прямым аналогом ни количества, ни биомассы клеток и должно рассматриваться как независимая характеристика сообщества.

**Ключевые слова:** планктон, цианобактерии, Куйбышевское водохранилище, р. Уса, микроскопический учет, метабаркодирование.

## MICROSCOPIC EXAMINATION AND 16S METABARCODING FOR COMPARATIVE ANALYSIS OF CYANOBACTERIA COMMUNITY STRUCTURE IN A PLAINLAND

RESERVOIR. V. Umanskaya\*, M. Yu. Gorbunov, Ye. S. Krasnova, N. G. Tarasova

Samara Federal Research Scientific Center RAS, Institute of Ecology of Volga River Basin RAS, Togliatti, Russia

\* Email: [mvumansk67@gmail.com](mailto:mvumansk67@gmail.com)

Light microscopy and 16S metabarcoding was used to determine the composition and structure of cyanobacteria community in a bay of a large plain reservoir and neighboring water area. Both methods suggest that the core of the community is formed by representatives of the families *Aphanizomenonaceae*, *Prochlorococcaceae* and *Microcystaceae*, the dominant species belonging to the *Aphanizomenon-Dolichospermum* complex, which are typical for the initial stages of cyanobacterial blooms in the cascade of Volga reservoirs. A satisfactory similarity between the dominant complex structures determined using the morphological and the molecular genetic approaches has been found at the family and order levels. There are however noticeable differences at the genus and species levels and among minor species. Despite that the identification of the operational taxonomic units (OTU) and validity of the described cyanobacteria species were achievable in far not every case, the values of diversity indexes calculated using microscopy and metabarcoding data were similar and, thus, OTUs generally correspond to morphologically distinguished species. The causes of the discrepancy between the results obtained using the two methods are discussed, including those related to peculiarities of OTU discrimination algorithms, different copy numbers of the ribosomal operon per chromosome, and chromosome numbers per cell in different cyanobacterial species. For all these reasons, the number of sequences defined by metabarcoding is not a direct analogue of cell number or biomass and thus should be regarded as an independent characteristic of a community.

**Keywords:** plankton, cyanobacteria, Kuibyshev Reservoir, the river Usa, microscopic assessment, metabarcoding.

## Введение

Цианобактерии – единственная группа выделяющих кислород фотоавтотрофных бактерий, широко распространенная в различных водных и наземных экосистемах. Они развиваются как в пресных, так и в морских экосистемах в составе планктона, бентоса, перифитона и микробных (цианобактериальных) матов, и глобально создают значительную часть первичной продукции биосферы. Цианобактерии часто являются одной из доминирующих групп фитопланктона в пресных водах [32, 33]. Учет и видовую идентификацию цианобактерий традиционно проводят вместе с эукариотическими водорослями с помощью световой микроскопии. Этот метод требует высокой квалификации и опыта таксономиста, а морфологическая идентификация цианобактерий затрудняется относительно небольшим числом диагностических признаков, их слабой выраженностью, наличием филогенетически далеких видов с высоким морфологическим сходством, вплоть до криптических, а также фенотипическими вариациями на разных стадиях жизненного цикла или в зависимости от условий среды. Все эти факторы могут приводить к расхождениям в идентификации одних и тех же видов разными таксономистами [16, 17, 23, 28–31]. В случае одиночных пикоцианобактерий, имеющих клетки размерами 0,5–2,0–3,0 мкм, таксономическое определение в природном материале по морфологическим признакам практически невозможно, и их можно учитывать только с помощью флуоресцентной микроскопии.

В последнее время становятся все более доступны методы, основанные на принципах баркодинга природных сообществ, то есть секвенирования коротких участков целевых (маркерных) генов из суммарной ДНК всего сообщества и идентификации полученных последовательностей путем сравнения с имеющимися базами данных. Число таких исследований быстро растет по мере появления новых и увеличения доступности существующих методов секвенирования нового поколения. Наиболее универсальными маркерами для прокариот служат фрагменты вариабельных участков последовательностей гена РНК малой субъединицы рибосом (16S-rРНК); в качестве селективных маркеров для цианобактерий и эукариотических водорослей используются фрагменты гена большой субъединицы рибулозобифосфаткарбоксилазы (rbcL) и генов фотосистемы II (например, psbA); маркерами токсичных видов могут быть гены синтаз микроцистина и других токсинов.

Метабаркодирование позволяет выявлять виды независимо от их жизненной стадии и размера, включая криптические [30, 44]. Однако его применение сильно зависит от выбранного маркерного гена и используемой базы данных, алгоритма биоинформатической обработки первичных данных, метода и уровня кластеризации выделенных последовательностей [42].

Одновременное применение морфологического и молекулярно-генетического методов может быть очень информативным для анализа состава природных сообществ цианобактерий, оценки их структуры и определения количественных характеристик. Однако сравнение результатов применения морфологического и молекулярно-генетического методов для анализа сообществ разных групп организмов из одних и тех же природных проб показывает заметные расхождения между составом, относительной численностью и встречаемостью таксонов разного ранга, определенными «классическими» и «молекулярными» методами, в составе как фитопланктона в целом [8, 42], так и цианобактерий [9, 32]. Однако число таких сравнительных работ в случае цианобактерий пока еще невелико, а с учетом их высокого экологического значения в пресных континентальных водоемах продолжение такого сравнительного анализа в различных водоемах крайне необходимо для лучшего понимания новых результатов, полученных методами метабаркодирования.

В настоящей работе представлены результаты сравнительного анализа состава и структуры сообщества цианобактерий, определенного с помощью световой микроскопии и 16S-метабаркодинга в зоне впадения притока в крупное равнинное водохранилище.

## Материалы и методы

Отбор проб на станциях, расположенных в устьевой части Усинского залива и Приплотинном плесе Куйбышевского водохранилища, выше и ниже залива, проводили 30 июня, и на станциях, расположенных на р. Уса и в средней части Усинском заливе, – 5 июля 2021 года (рис. 1). В заливе и на акватории водохранилища станции отбора проб находились на расстоянии 50–200 м от берега, а их глубина составляла 4–17 м. Поскольку глубина речной станции – всего 1,5 м, проба на этой станции была отобрана интегрально из интервала 0–1 м с шагом 0,5 м в стерильную ПЭТ-бутыл. На всех остальных станциях пробы отбирали интегрально с шагом 1 м от поверхности до 10 м или до дна (если глубина станции была меньше 10 м) также в стерильные ПЭТ-бутылки. Из них в дальнейшем были отобраны аликвоты для определения цианобактерий морфологическими, эпифлуоресцентными и молекулярно-генетическими методами.

Для морфологической идентификации и количественного учета наноцианобактерий обрабатывали пробы воды фиксатором Кузьмина и далее в соответствии со стандартной методикой [4]. Видовую принадлежность устанавливали по определителям [1, 21, 24, 25]. Для учета пикоцианобактерий фиксировали пробы воды стерильным формалином до конечной концентрации 4%, фильтровали через мембранные фильтры (ФМНЦ-0,2; «Владисарт», Россия), на которых и определяли численность пикоцианобактерий с помощью

флуоресцентной микроскопии по автофлуоресценции хлорофилла. К пикоцианобактериям относили все одиночные клетки, линейные размеры которых не превышали 3 мкм.

Для метабаркодирования фильтровали пробы в стерильных условиях через нитроцеллюлозные фильтры с диаметром пор 0,2 мкм. Фильтры с осадками переносили в стерильные пробирки, фиксировали в 3 мл 80% (об/об) этанола и хранили при  $-20^{\circ}\text{C}$ . Выделение ДНК и высокопроизводительное секвенирование было выполнено в компании Синтол (Москва, Россия). Для амплификации переменного участка V3–V4 гена 16S-rРНК прокариот использовали универсальные прокариотические праймеры 341F (5'-CCTACGGGNGGCWGCAG-3') и 805R (5'-GACTACHVGGGTATCTAATCC-3') [19] со стандартными адаптерами Illumina. Парноконцевое секвенирование полученных библиотек ДНК было выполнено на секвенаторе MiSeq (Illumina, США) с использованием набора реагентов MiSeq® Reagent Kit v2, 2×250 нк, 500 циклов.

Обработку полученных сырых данных проводили с помощью программного пакета Usearch 11.0.67 [14]. Полученные уникальные последовательности были кластеризованы на уровне 97% с выделением операционных таксономических единиц (ОТЕ). Таксономическую принадлежность ОТЕ определяли с помощью

элайнера SINA v1.2.11 [34] с использованием базы данных SILVA SSU v. 138.1 [35].

Для уточнения классификации использовали алгоритм BLAST на платформе NCBI (<http://blast.ncbi.nlm.nih.gov/Blast.cgi>). Филогенетические деревья были построены в программе MEGA v.11 [27] с использованием референтных последовательностей 16S-rРНК, полученных из базы данных NCBI. Матрицы расстояний рассчитывались в соответствии с двухпараметрической моделью Кимуры. Бутстрап-анализ полученных кладограмм был проведен на основе 1000 повторов.

Таксономическая структура сообщества цианобактерий приведена в соответствие с классификацией [40]. Структуру сообщества цианобактерий в отдельных пробах определяли по относительному вкладу вида в общую численность (микроскопический анализ) или ОТЕ в общее число последовательностей цианобактерий (метабаркодирование). Сравнение структур сообщества цианобактерий исследованного участка, полученных разными методами, проводили для всего района исследования в целом, без учета пространственно-временных изменений. Средний относительный вклад вида в общую численность или ОТЕ в общее число последовательностей цианобактерий для всего района был рассчитан как средний из относительных вкладов каждого вида или ОТЕ в отдельных пробах.



**Рис. 1.** Карта-схема расположения станций отбора проб на р. Уса, в Усинском заливе и в прилегающей акватории Куйбышевского водохранилища



## Результаты Структура цианобактерий по результатам микроскопического определения

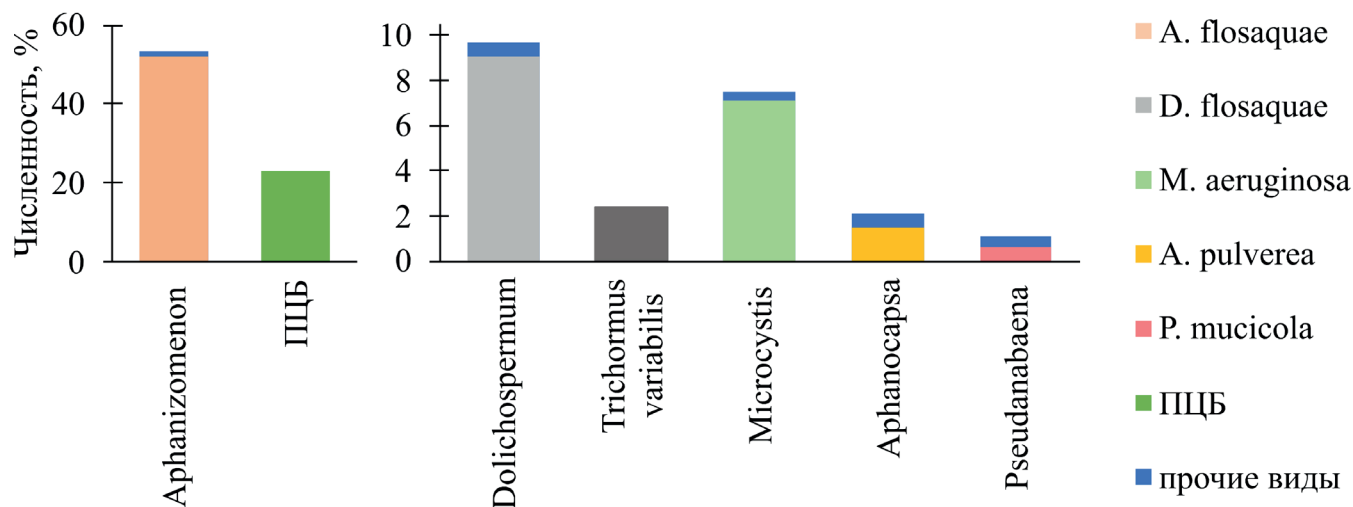
Цианобактерии являлись основой фитопланктона Усинского залива и прилегающего участка Куйбышевского водохранилища в исследованный период [7]. По морфологическим признакам в их составе было выявлено 28 видов, а средняя численность составила  $2,033 \times 10^5$  кл./мл. В составе сообщества в исследованный период доминировали цианобактерии пор. Nostocales, которым сопутствовали одиночные пикоцианобактерии и колониальные представители пор. Chroococcales. Основной вклад в общую численность цианобактерий вносили представители сем. Aphanizomenonaceae (65,4%) с выраженным доминированием *Aphanizomenon flos-aquae* (Ralfs ex Bornet et Flahault), *Dolichospermum flos-aquae* (Brébisson ex Bornet et Flahault) Wacklin et al. и *Trichormus variabilis* (Kützing ex Bornet et Flahault) Komárek et Anagnostidis, в порядке уменьшения вклада в общую численность (рис. 2). Прочие виды родов *Aphanizomenon* (*A. gracile* Lemmermann; *A. klebahnii* (Elenkin) Pechar et Kalina), *Dolichospermum* (*D. planctonicum* (Brunnthal) Wacklin et al.; *D. sigmoideum* (Nygaard) Wacklin et al., а также *Cuspidothrix elenkinii* (Kisselev) Rajaniemi et al.) были минорными и их суммарный вклад не превышал 1,1% численности.

Одиночные неидентифицированные пикоцианобактерии (ПЦБ) формировали 22,9% общей численности и составляли тем самым существенную часть сообщества (рис. 2). Мелкоклеточные колониальные цианобактерии формировали чуть более 2% численности и были представлены в основном р. *Aphano-*

*capsa* (рис. 2). Вклад р. *Microcystis* в общую численность составил 7,5%, в основном за счет *Microcystis aeruginosa* (Kützing) Kützing (рис. 2). По сравнению с Nostocales, нитчатые безгетероцистные цианобактерии были немногочисленны (около 1,8%); среди них преобладали Pseudanabaenaceae, преимущественно за счет *Pseudanabaena mucicola* (Naumann et Huber-Pestalozzi) Schwabe (рис. 2), им сопутствовали виды *Planktothrix agardhii* (Gomont) Anagnostidis & Komárek, *Anagnostidinium amphibium* (Agardh ex Gomont) Strunecký et al., *Oscillatoria tenuis* Agardh ex Gomont и *Glaucospira laxissima* (G.S. West) Simic, Komárek & Dordevic, в порядке уменьшения вклада. Прочие виды были минорными и в сумме составляли не более 0,1% численности.

## Метабаркодирование вариабельного участка V3–V4 гена 16S-рРНК: структура цианобактерий на уровне ОТЕ

В результате метабаркодирования было выделено 29 ОТЕ, принадлежащих к кл. Cyanobacteria=Охуфотобактерия, с суммарным числом последовательностей 92869. В составе сообщества по числу последовательностей доминировали ОТЕ, принадлежащие к сем. Aphanizomenonaceae; им сопутствовали представители сем. Prochlorococaceae. Меньший, но также существенный вклад в структуру сообщества вносили ОТЕ, входящие в сем. Microcystaceae и Pseudanabaenaceae (рис. 3). Прочие филогенетические группы и клады являлись минорными и составляли в сумме 2,9% последовательностей, но вносили заметный вклад в общее разнообразие сообщества (представляя собой чуть менее половины ОТЕ, 41,4%).



**Рис. 2.** Структура доминирующего комплекса сообщества цианобактерий по результатам микроскопического анализа: преобладающие роды и виды. ПЦБ – одиночные пикоцианобактерии

Сем. *Aphanizomenonaceae* было представлено семью ОТЕ, которые в сумме составляли 71,9% последовательностей (рис. 4). Доминировали ОТЕ-1, нуклеотидная последовательность которого идентична участку V3–V4 гена 16S-rРНК штамма *Aphanizomenon flos-aquae* CCAP 1401/7 (HE975013), и ОТЕ-9, относящийся к р. *Dolichospermum*. Более точно идентифицировать этот ОТЕ невозможно из-за высокого сходства его нуклеотидной последовательности с коллекционными штаммами нескольких разных видов (рис. 4, табл. 1). Ближайшим к ОТЕ-3190 оказался изолят KY091688 из оз. Изник (Турция), определенный как *Anabaenopsis elenkinii* TURKEYBLM9 (табл. 1). Однако нуклеотидная последовательность этого штамма очень далека от других штаммов этого вида и рода, вероятно поэтому его таксономическое определение ошибочно. В таком случае ОТЕ-3190 также принадлежит к роду *Dolichospermum* и, судя по результатам филогенетического анализа, близок к видам *D. flos-aquae* или *D. lemmermanii* (рис. 4). Два ОТЕ принадлежат к роду *Cuspidothrix*, причем их относительный вклад в общее число последовательностей довольно велик (рис. 3, 4), тогда как по микроскопическому определению этот род являлся минорным, и его доля в численности не превышала 0,1%. По данным метабаркодинга не были выявлены ОТЕ, относящиеся к роду *Trichormus* (рис. 4), который был обнаружен по морфологическим признакам.

В сем. *Prochlorococcaceae* входят пять ОТЕ, суммарно составляющие 18,73% всех последовательностей (рис. 3, 5). Среди них доминирует ОТЕ-42, который, как и ОТЕ-1916, близок к *Cyanobium gracile* PCC-6307 (рис. 5). Поиск соответствий в Genbank выявил для ОТЕ-42 большее сходство с *Cyanobium* sp. JJ2-3, а для ОТЕ-1916 – с *Synechococcus* sp. SR-R4S6 (табл. 1). Третий ОТЕ, ОТЕ-151, имеет последовательность, идентичную с *Synechococcus* cf. *nidulans* TAU-MAC 3010, и филогенетически близок к *Anathece clathrata* (рис. 5, табл. 1). Обнаруженные при микроскопическом анализе *Aphanocapsa pulvereae* и *A. incerta* не представлены в Genbank, однако другие мелкоклеточные виды *Aphanocapsa* (*A. holsatica*, *A. feldmanii* и *A. salina*) входят в кладу *Synechococcus-Prochlorococcus-Cyanobium*. Это позволяет считать, что некоторые из обнаруженных ОТЕ, относящихся к этой кладе, могут принадлежать к роду *Aphanocapsa*.

В составе сообщества обнаружен минорный ОТЕ-1479, последовательность которого идентична недавно описанному виду *Altericista lacusladogae* Averina, E. Polyakova, Senetskaya & Pinevich 2021 (рис. 5) и который по своим размерам может быть отнесен к пикоцианобактериям. Еще четыре ОТЕ с небольшим числом последовательностей принадлежат к р. *Chamaesiphon* (рис. 3, 5, табл. 1), представители которого не были зарегистрированы при микроскопическом определении.

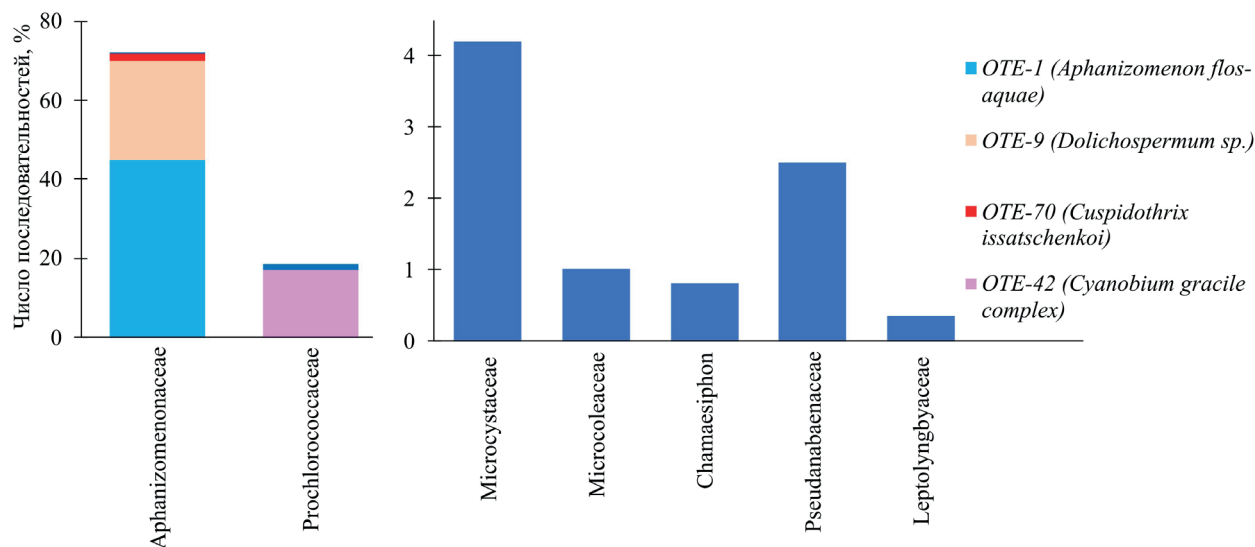


Рис. 3. Структура сообщества цианобактерий по данным метабаркодирования: преобладающие семейства и ОТЕ

К сем. *Microcystaceae* относится ОТЕ-20, идентичный штамму *Microcystis aeruginosa* (рис. 3, 5, табл. 1), вклад которого в общее количество последовательностей составляет 4,16%. Минорный ОТЕ-792 имеет нуклеотидную последовательность, идентичную со штаммами *Snowella litoralis* и *S. rosea* (табл. 1). В соответствии с таксономической схемой, принятой в рамках Международного кодекса номенклатуры водорослей, грибов и растений (Ботанический Кодекс), род *Snowella* относят к пор. *Synechococcales*, но, согласно филогенетическим

данным [40], он безусловно принадлежит к сем. *Microcystaceae* (пор. *Chroococcales*) (рис. 5).

Среди безгетероцистных нитчатых цианобактерий основной вклад вносили ОТЕ, входящие в сем. *Pseudanabaenaceae* (рис. 5), с выраженным доминированием ОТЕ-63, последовательность которого идентична с *Pseudanabaena mucicola* NRERC-307 (рис. 3, табл. 1). Два минорных ОТЕ (804 и 1865) принадлежат к сем. *Leptolyngbyaceae* и филогенетически близки к *Phormidesmis arctica* HOR 11-6 (рис. 5). Ранее в соста-

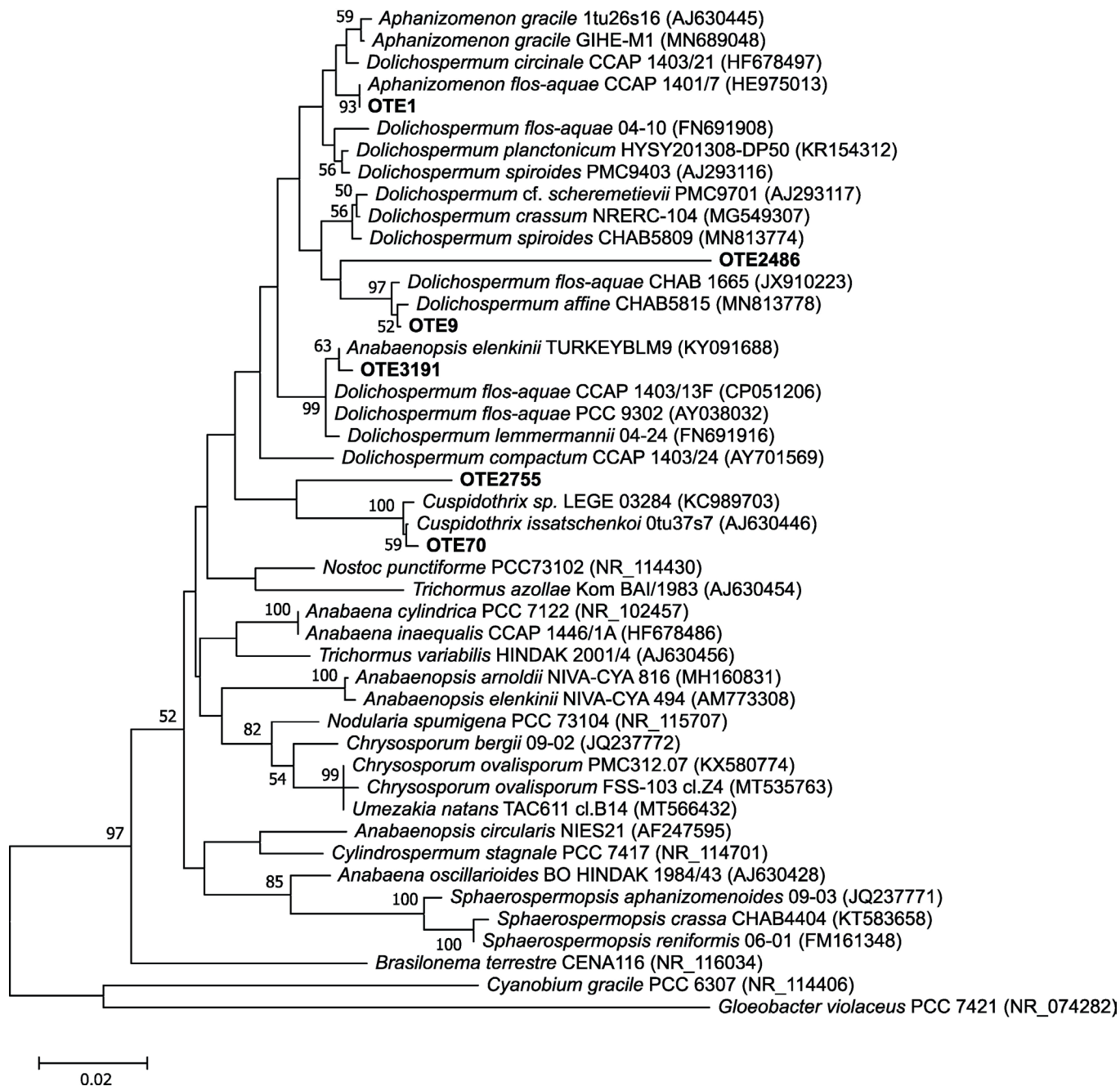


Рис. 4. Филогенетическое дерево обнаруженных ОТЕ цианобактерий, принадлежащих к порядку Nostocales

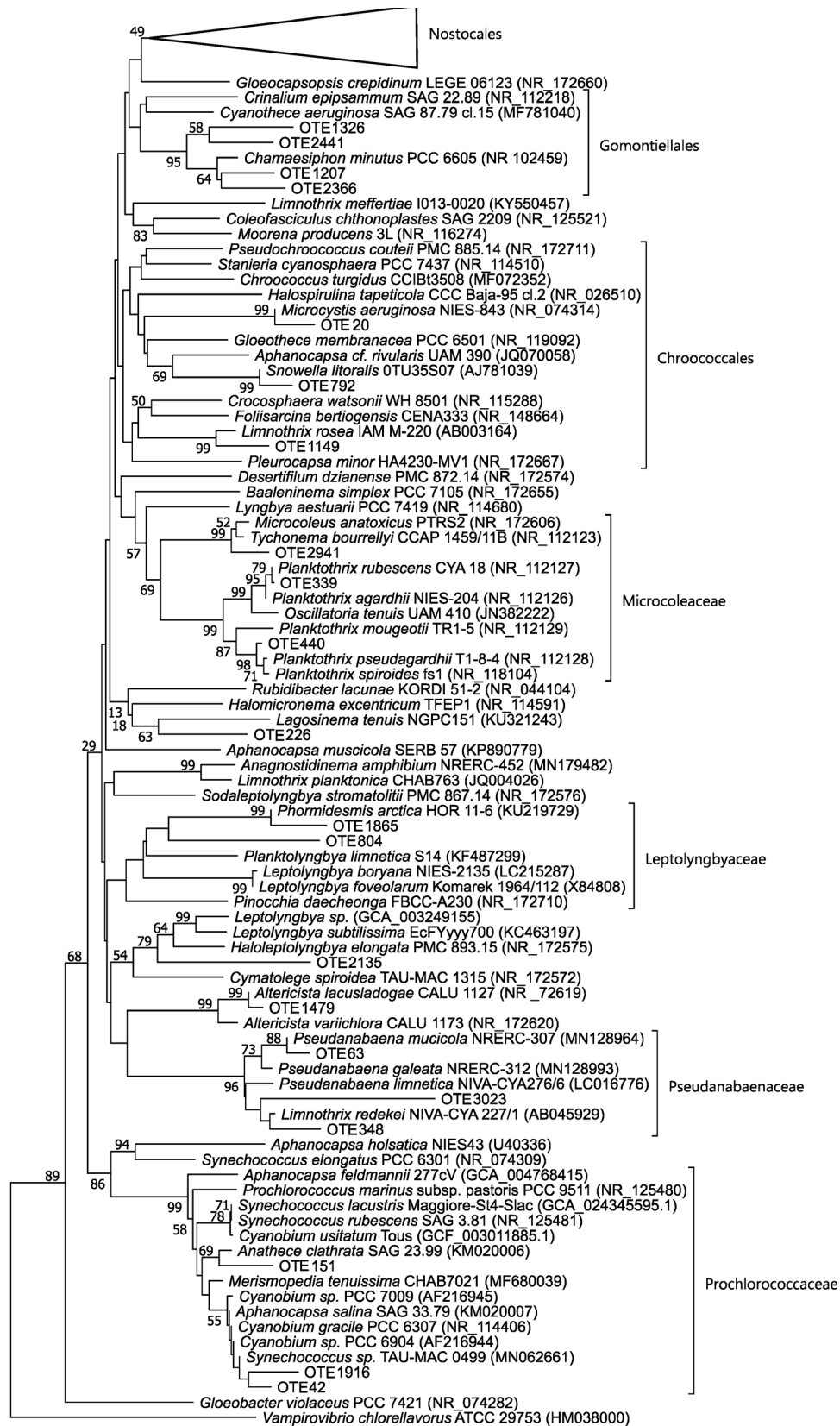


Рис. 5. Филогенетическое дерево обнаруженных ОТЕ, принадлежащих к кл. Cyanobacteriia

ве планктона района исследований отмечался другой вид этого рода – *Phormidesmis mollis* (Gomont) Turicchia, Ventura, Komárková & Komárek [3, 6], но в исследованный период по данным микроскопического определения он не был обнаружен.

ОТЕ-339 и ОТЕ-440, суммарный вклад которых в общее число последовательностей составлял 1% (рис. 3, 5, табл. 1), принадлежат к сем. Microcoleaceae, при-

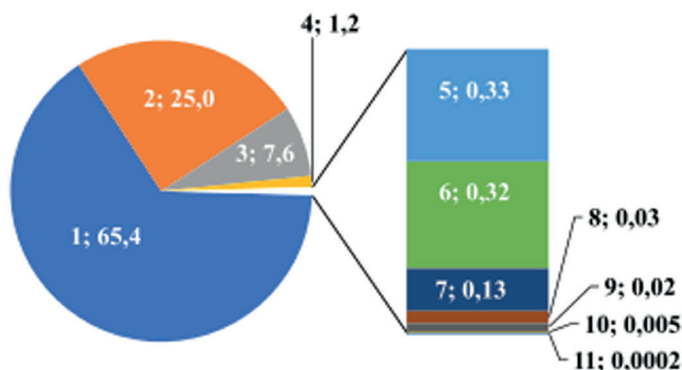
чем первый принадлежит к комплексу *Planktothrix agardhii/rubescens*, а второй близок к *P. spiroides* и *P. pseudagardhii*. Поскольку *P. pseudagardhii* морфологически неотличим от *P. agardhii* [41], а *P. spiroides* внешне сильно напоминает виды *Arthrospira*, которые, однако, отсутствовали по микроскопическим данным, вероятно, ОТЕ-440 при микроскопическом определении был учтен как *P. agardhii*.

Табл. 1

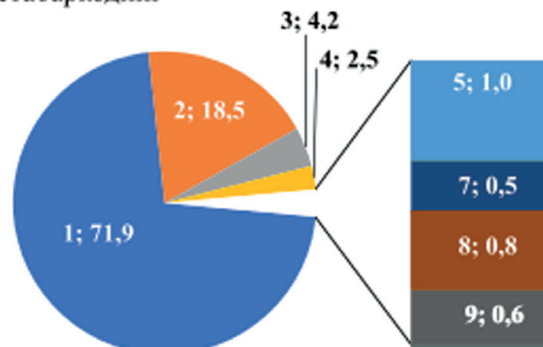
**Последовательности в базе данных Genbank, ближайшие к доминирующим OTU**

ОТЕ	Название	% сходства	№ в Genbank
<b>Nostocales: Aphanizomenonaceae</b>			
ОТЕ-1	<i>Aphanizomenon flos-aquae</i> NRERC-020	100	MN104685.1
ОТЕ-9	<i>Dolichospermum circinale</i> CHAB1304	100	GU197629.1
	<i>Dolichospermum affine</i> CHAB5815	99,75	MN813778.1
	<i>Dolichospermum affine</i> NIES-40	100	AF247591.1
ОТЕ-70	<i>Cuspidothrix issatschenkoii</i> GIHE-M3	100	MT135015.1
ОТЕ-3191	<i>Anabaenopsis elenkinii</i> TURKEYBLM9	99,75	KY091688.1
	<i>Dolichospermum flos-aquae</i> CCAP 1403/13F	99,51	CP051206.1
<b>Chroococcales: Microcystaceae</b>			
ОТЕ-20	<i>Microcystis aeruginosa</i> PMC 1276.20	100	MW405033.1
	<i>Microcystis aeruginosa</i> NIES-843	99,75	NR_074314.1
ОТЕ-792	<i>Snowella litoralis</i> 1LT47S05	100	AJ781041.1
	<i>Snowella rosea</i> 1LM40S01	100	AJ781042.1
<b>Gomontiellales: Chamaesiphonaceae</b>			
ОТЕ-1326	<i>Chamaesiphon</i> cf. <i>incrusters</i> str. <i>Ch. fontanile</i>	95,01	KY704115.1
<b>Oscillatoriales: Microcoleaceae</b>			
ОТЕ-339	<i>Planktothrix agardhii</i> PCC 7811	100	LR882969.1
ОТЕ-440	<i>Planktothrix pseudagardhii</i> HAB639	100	GQ457311.1
	<i>Planktothrix spiroides</i> fs1	99,26	NR_118104.1
<b>Nodosilineales: Persinematocaceae</b>			
ОТЕ-226	Filamentous cyanobacterium odo3mo16	94,58	AB863129.1
	Uncultured bacterium isolate DGGE gel band 6Dec13_09, пруд Бугач	99,75	KM585774.1
<b>Leptolyngbyales: Leptolyngbyaceae</b>			
ОТЕ-804	<i>Leptolyngbya</i> sp. GSE-PSE30-01B	99,50	HM018675.1
<b>Synechococcales: Prochlorococcaceae</b>			
ОТЕ-42	<i>Cyanobium</i> sp. JJ2-3	99,75	AM710363.1
	<i>Cyanobium gracile</i> PCC 6307	99,5	NR_102447.1
ОТЕ-1916	<i>Synechococcus</i> sp. SR-R4S6	99,01	MT376740.1
	<i>Synechococcus rubescens</i> SAG 3.81	97,28	NR_125481.1
ОТЕ-151	<i>Synechococcus</i> cf. <i>nidulans</i> TAU-MAC 3010	100	MN062662.1
<b>Pseudanabaenales: Pseudanabaenaceae</b>			
ОТЕ-63	<i>Pseudanabaena mucicola</i> NRERC-307	100	MN128964.1
	<i>Pseudanabaena yagii</i> NIVA-CYA 111	99,5	NR_177737.1
ОТЕ-348	<i>Cyanobium</i> sp. ULC068	100	MH118735.1
	<i>Pseudanabaena frigida</i> ULC067	99,75	MH118734.1

микроскопия

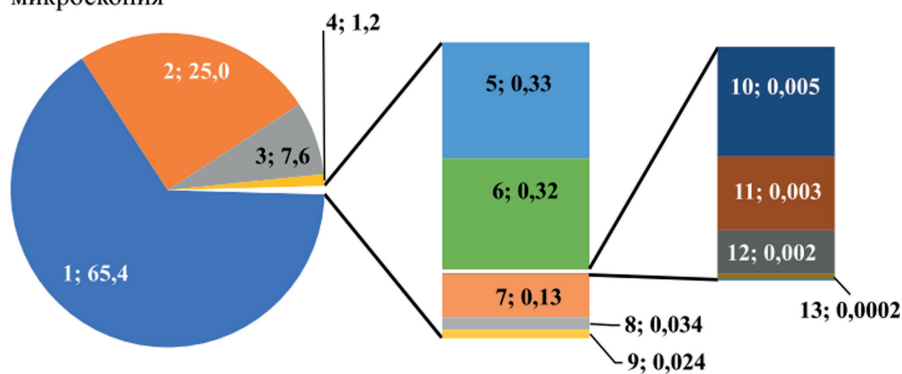


метабаркодинг

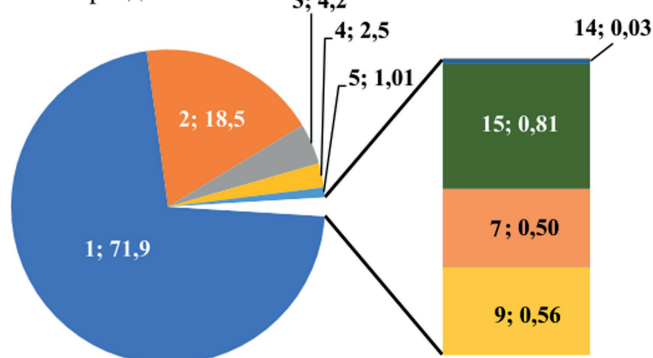


**Рис. 6.** Сравнительный анализ структуры сообщества цианобактерий на уровне порядков по результатам микроскопического и молекулярно-генетического анализа. Обозначения: номер порядка; вклад в общую численность или суммарное количество последовательностей (%). Порядок: 1 – Nostocales Borzi 1914; 2 – Synechococcales Hoffmann et al. 2005; 3 – Chroococcales Schaffner 1922; 4 – Pseudanabaenales Komárek and Anagnostidis 1988; 5 – Oscillatoriales Schaffner 1922; 6 – Coleofasciculales Strunecký and Mareš 2023; 7 – Nodosilineales Strunecký and Mareš 2023; 8 – Gomontiellales Strunecký and Mareš 2023; 9 – Leptolyngbyales Strunecký and Mareš, 2023; 10 – Chroococciopsidales Komárek et al. 2014; 11 – Spirulinales Komárek et al. 2014

микроскопия



метабаркодинг



**Рис. 7.** Сравнительный анализ структуры сообщества цианобактерий на уровне семейств по результатам микроскопического и молекулярно-генетического анализа. Обозначения: номер семейства; вклад в общую численность или суммарное количество последовательностей (%). Семейство: 1 – Aphanizomenonaceae Elenkin 1938; 2 – Prochlorococcaceae Komárek and Strunecký 2020; 3 – Microcystaceae Elenkin 1933; 4 – Pseudanabaenaceae Anagnostidis and Komárek 1988; 5 – Microcoleaceae Komárek et al. 2014; 6 – Wilmottiaceae Strunecký and Mareš 2023; 7 – Persinematocaceae Strunecký and Mareš 2023; 8 – Cyanothecaceae Komárek et al. 2014; 9 – Leptolyngbyaceae Komárek et al. 2014; 10 – Chroococciopsidaceae Geitler ex Büdel et al. 2012; 11 – Cymatolegaceae Strunecký and Mareš, 2023; 12 – Chroococcaceae Nägeli 1849; 13 – Spirulinaceae (Gomont) Hoffmann et al. 2005; 14 – Geminocystaceae Tuji et al. 2021; 15 – Chamaesiphonaceae Borzi 1882

В целом, по данным микроскопического анализа в цианобактериальном сообществе исследованного района выявлено 28 видов, а также одиночные неидентифицированные пикоцианобактерии, которые входят в 11 порядков и 13 семейств; в результате метабаркодирования было выделено 29 ОТЕ цианобактерий, которые являются представителями 8 порядков и 9 семейств. При этом 5 доминирующих макротаксонов и их порядок, но не соотношение их вкладов, совпадают для обоих методов как на уровне порядков, так и на уровне семейств, тогда как структура (состав и соотношение вкладов) минорного комплекса порядков и семейств имеют заметные отличия (рис. 6, 7).

Принимая, что большую часть микроскопически учтенных пикоцианобактерий можно отнести к р. *Cyanobium*, состав доминирующего комплекса на уровне родов практически совпадает, но среди субдоминантов и, особенно, минорных родов различия довольно значительны. Не совпадают и вклады отдельных родов, определенные разными методами (табл. 2, рис. 2, 3). При переходе к видовому уровню различия в структуре сообщества становятся еще более выраженными, причем и по составу, и по относительному вкладу в структуру. Однако величины индексов разнообразия, рассчитанные как по микроскопическим данным (количество видов), так и по данным метабаркодирования (ко-

Табл. 2

Состав родов доминирующего комплекса цианобактериального сообщества исследованного района

Род	Микроскопия		Метабаркодирование	
	Вклад в общую численность		Вклад в общее число последовательностей	
	род, %	вид, %	род, %	ОТЕ; %
<b>Nostocales: Aphanizomenonaceae</b>				
<i>Aphanizomenon</i>	53,3	<i>A. flos-aquae</i> , 52,8	44,8	ОТЕ-1; 44,8
<i>Dolichospermum</i>	9,7	<i>D. flos-aquae</i> , 9,1	25,3	ОТЕ-9; 25,0
<i>Cuspidothrix</i>	0,02	<i>C. elenkinii</i> , 0,02	1,8	ОТЕ-70; 1,8
<i>Trichormus</i>	2,4	<i>T. variabilis</i> , 2,4		
<b>Synechococcales: Prochlorococcaceae</b>				
ПЦБ <sup>1</sup>	22,9			
<i>Cyanobium</i>			18,5	ОТЕ-42; 17,1
<i>Aphanocapsa</i>	2,1	<i>A. pulverea</i> , 1,5		
<b>Chroococcales: Microcystaceae</b>				
<i>Microcystis</i>	7,5	<i>M. aeruginosa</i> , 7,1	4,2	ОТЕ-20; 4,2
<b>Pseudanabaenales; Pseudanabaenaceae</b>				
<i>Pseudanabaena</i>	1,1	<i>P. mucicola</i> , 0,7	2,3	ОТЕ-63; 2,3
<b>Oscillatoriales: Microcoleaceae</b>				
<i>Planktothrix</i>	0,3	<i>P. agardii</i> , 0,3	1,0	ОТЕ-339; 0,9

<sup>1</sup> – одиночные неидентифицированные пикоцианобактерии.

Табл. 3

Общая характеристика сообщества цианобактерий исследованного района по данным разных методов

Метод исследования	Число видов (ОТЕ)	Доминирующий комплекс <sup>2</sup>	Индексы разнообразия		
			Шеннона	Пиелу	Симпсона
Микроскопия	28 <sup>1</sup>	<i>Aphanizomenon</i> ПЦБ <sup>3</sup> <i>Dolichospermum</i> <i>Microcystis</i>	2,12	0,44	0,65
Метабаркодирование	29	<i>Aphanizomenon</i> <i>Dolichospermum</i> <i>Cyanobium</i> <i>Microcystis</i>	2,25	0,32	0,7

<sup>1</sup> Без учета пикоцианобактерий.

<sup>2</sup> В порядке уменьшения вклада в общую численность или количество последовательностей.

<sup>3</sup> Пикоцианобактерии.

личество ОТЕ), оказались довольно близкими (табл. 3), что свидетельствует о том, что в целом по своему объему выделенные ОТЕ практически соответствуют видовому уровню, хотя их точная идентификация и оказалась возможной далеко не во всех случаях. Надо отметить, что только для четырех видов цианобактерий (*A. flos-aquae*, *M. aeruginosa*, *P. mucicola*, *P. agardii*) были обнаружены соответствующие им ОТЕ; еще 11 ОТЕ либо принадлежат к другому виду рода, определенного по морфологическим признакам, либо могут быть идентифицированы только до рода.

### Обсуждение

Морфологическое разнообразие цианобактерий значительно превышает разнообразие любой другой группы прокариот, но, тем не менее, спектр морфологических признаков одноклеточных, особенно мелкоклеточных, форм цианобактерий очень ограничен, а более крупных и колониальных форм – весьма вариативен. Известно, что колониальные формы часто утрачивают слизистые оболочки и теряют колониальную организацию, по крайней мере при длительном культивировании, а иногда и при первичном выделении в культуру. Из-за этого многие штаммы в коллекциях цианобактериальных культур, исходно выделенные как представители колониальных *Aphanothece* (PCC 7424), *Aphanocapsa* (PCC 6803) или *Merismopedia* (= *Agmenellum*, PCC 7002), сейчас относят к рр. *Synechococcus*, *Synechocystis* и *Cyanobium* соответственно. Даже типовой штамм *Cyanobium gracile* PCC 6307, ранее *Synechococcus* PCC 6307, был исходно выделен как *Gloeocapsa* (*Coccochloris*) *peniocyctis* 1020 [36]. Генетический анализ показывает, что некоторые морфологически определенные виды одноклеточных пикоцианобактерий представляют собой комплексы криптических линий, эволюционно весьма далеких друг от друга [26, 37].

Спектр морфологических признаков безгетероцистных нитчатых цианобактерий с узкими трихомами лишь немногим шире, чем у пикопланктонных одноклеточных цианобактерий, они также принадлежат к нескольким морфологически трудно различимым, но филогенетически изолированным группам: *Pseudanabaenales*, *Leptolyngbyales*, *Nodosilineales*, *Coleofasciculales*, что иллюстрирует высокую частоту морфологической конвергенции среди филогенетически отдаленных таксонов цианобактерий [40]. При этом морфология нитчатых форм может изменяться в зависимости от условий среды, при выделении в культуру и при длительном культивировании. У представителей *Nostocales* гетероцисты и акинеты, форма и положение которых являются важными таксономическими маркерами, на отдельных стадиях развития и в природном материале могут быть редкими или вообще отсутствовать. Поэтому многие описанные до настоящего времени в рамках Ботанического кодек-

са традиционные таксоны, а также некоторые роды и виды цианобактерий оказываются при филогенетическом анализе полифилетическими [13, 22, 43].

Необходимо учитывать, что по ряду причин ОТЕ невозможно отождествлять с видами. В использованном нами [14], как и в большинстве других алгоритмов выделения операционных таксономических единиц, порог кластеризации равен 97%, тогда как видовой порог сходства полных последовательностей 16S-rРНК, принятый в настоящее время, – 98,7–99% [39], причем сходство отдельных переменных участков генов 16S-rРНК может быть как больше, так и меньше этого порога. Кроме того, во многих родах цианобактерий (например, р. *Microcystis*) сходство генов 16S-rРНК разных морфологически описанных видов может быть существенно выше 99%, вплоть до полной идентичности. Виды, описанные с помощью геномной таксономии, также могут иметь полностью идентичные последовательности rРНК, поскольку последние не используются в ходе анализа. Поэтому в состав одного ОТЕ вполне могут войти последовательности, принадлежащие к нескольким близким видам.

Экологически состав и структура сообщества цианобактерий исследованного участка является вполне типичной для пресных континентальных водоемов [20, 32, 45 и др.]. «Ядро» исследованного цианобактериального сообщества составляют представители трех семейств, *Aphanizomenonaceae*, *Prochlorococcaceae* и *Microcystaceae*, которые в сумме образуют около 95% общей численности и общего количества последовательностей, а им сопутствуют представители сем. *Pseudanabaenaceae* и *Microcoleaceae* (рис. 2, 3, 7, табл. 3). Как правило, в летний период на этом участке обычно доминируют виды р. *Microcystis* (*Microcystaceae*) [2, 5], но во время наших исследований они еще не достигли своего максимального развития и составляли относительно небольшую часть цианобактерий, а в целом в сообществе преобладали виды раннелетнего Н1-комплекса *Aphanizomenon-Dolichospermum* (табл. 2, 3).

*Aphanizomenon flos-aquae* доминировал в сообществе по данным как микроскопии, так и метабаркодинга, причем ОТЕ, соответствующие другим видам этого рода, определенным микроскопически, не были обнаружены. Ему сопутствовали представители р. *Dolichospermum*. ОТЕ, относящиеся к р. *Dolichospermum*, не удалось идентифицировать до вида, причем в некоторых случаях их нуклеотидные последовательности были идентичны (или почти идентичны) нуклеотидным последовательностям разных видов (табл. 1). Вероятно, сильные расхождения между микроскопической и молекулярно-генетической идентификацией в пределах р. *Dolichospermum* (рис. 2, 4) связаны с вариативностью морфологии, из-за которой экологические модификации одного вида определяются как



разные виды. Однако, возможно, что это как раз тот случай, когда стандартный [14] порог кластеризации для выделения операционных таксономических единиц недостаточен для разделения видов.

Отсутствие в ампликонной библиотеке ОТЕ, относящихся к р. *Trichormus*, вероятно, связано с тем, что морфологически *Trichormus variabilis* был определен по форме вегетативных клеток, поскольку находился в фазе активного роста, когда в его нитях практически полностью отсутствовали акинеты, а ведь именно форма и расположение акинет является основным диагностическим признаком этого вида [23].

В составе одноклеточного пикопланктона исследованного района, как и в большинстве пресных водоемов [11, 12], преобладали представители семейства *Prochlorococcaceae* Komárek and Strunecký 2020. ОТЕ, доминировавшие в исследованной выборке, входили в кладу *Cyanobium gracile* (рис. 3, 5, табл. 3). Однако кроме одноклеточных форм, традиционно относимых к ботаническим родам *Synechococcus* и *Cyanobium*, это семейство включает ряд мелкоклеточных колониальных видов pp. *Aphanothece*, *Aphanocapsa*, *Cyanodictyon* и *Merismopedia*, которые не образуют какой-то отдельной клады, а спорадически распределены в пределах *Cyanobium*-кластера. Вероятно, некоторые обнаруженные минорные ОТЕ в составе *Prochlorococcaceae* могут соответствовать не одиночным пикопланктонным, а мелкоклеточным колониальным формам представителей вышеперечисленных родов.

Наряду с ними в состав пикопланктона, видимо, могут входить расселительные стадии (экзоспоры) рода *Chamaesiphon* (порядок *Gomontiellales* Strunecký and Mareš 2023), которые после отделения от материнской колонии могут некоторое время свободно плавать в толще воды. Возможно, однако, что обнаружение ОТЕ рода *Chamaesiphon* в нашем исследовании связано с присутствием сидячих эпифитных стадий, например, на ракообразных, которые не учитывались при микроскопическом определении. В состав одиночного пикопланктона, учтенного микроскопически, может быть также включен и недавно открытый вид *Altericista lacusladogae* [10], клетки которого имеют пикопланктонные размеры.

Безгетероцистные нитчатые цианобактерии в период исследования являлись субдоминантами, однако их суммарный вклад и состав, определенные разными методами, оказались различными (рис. 2, 3, табл. 3). Это, впрочем, было вполне ожидаемо, так как многие виды этой группы, входящие в разные филогенетические клады, морфологически очень сходны и могут легко быть определены неправильно. Преобладающий среди них ОТЕ-63 соответствует обнаруженному микроскопически виду *Pseudanabaena mucicola*, который обычно тесно ассоциирован с *Microcystis aeruginosa* и обитает в его колониальной слизи. Остальные,

свободноживущие, представители этой экологической группы были намного менее многочисленны по данным как микроскопии, так и метабаркодинга, хотя в разгар цветения на некоторых станциях Усинского залива иногда регистрировались в составе доминирующего комплекса [2].

Макротаксономическая структура цианобактериального сообщества, полученная по результатам микроскопического и молекулярно-генетического анализа, оказалась весьма близкой на уровне доминирующих порядков (первые 5 порядков) и семейств (также первые 5 семейств), но для минорных таксонов были обнаружены существенные различия (рис. 6, 7). В целом, большее разнообразие макротаксонов было выявлено микроскопическими методами.

Возможными причинами этого могут быть следующие: а) некоторые виды, определенные микроскопически, были встречены единично, и их генетического материала могло оказаться недостаточно для обнаружения методом баркодирования; б) обсужденное выше несоответствие между морфологической и генетической идентификациями видов, так как морфологически разные виды не всегда отличаются генетически при использованном пороге кластеризации и маркерном гене; в) неточности в таксономическом определении морфологически сходных видов; г) невозможность правильной идентификации OTU из-за отсутствия в Genbank последовательностей, соответствующих некоторым определенным микроскопически видам. В целом, различия в структуре, полученной морфологическим и молекулярно-генетическим методами, вполне ожидаемы, они отмечались и в других подобных исследованиях планктонного сообщества [8, 28]. Тем не менее в нашем исследовании показано вполне удовлетворительное совпадение структур в пределах доминирующего комплекса на макротаксономическом уровне (табл. 3, рис. 6, 7) и, хотя и в меньшей степени, на родовом уровне (табл. 2).

Несмотря на сходный состав доминирующих родов по микроскопическим и молекулярно-генетическим данным, вклад отдельных таксонов в структуру сообщества и их соотношение между собой довольно заметно различаются (рис. 6, 7, табл. 2). Хотя возможно, что отчасти это связано с особенностями разных методов идентификации и присущими им ограничениями; известно также, что и число рибосомных оперонов в хромосоме [16, 38], и среднее число хромосом в клетке (плоидность) [18] варьирует у цианобактерий в заметных пределах. При этом плоидность изменяется в пределах одного таксона в зависимости от его физиологического состояния. Поэтому мы полагаем, что данные метабаркодинга следует считать не дубликатом, а еще одним полноценным параметром биоразнообразия, относительно независимым от соотношения численностей и биомасс морфологически

определенных организмов. В гидробиологических исследованиях желательнее определять все эти параметры, используя их как отдельные, взаимодополняющие показатели для наиболее полной характеристики сообщества микроорганизмов.

### Заключение

Состав и структура сообщества цианобактерий исследованного участка акватории крупного водохранилища являются типичными для пресных континентальных водоемов. «Ядро» сообщества образуют представители сем. *Aphanizomenonaceae*, *Prochlorococcaceae* и *Microcystaceae* с выраженным преобладанием видов комплекса *Aphanizomenon-Dolichospermum*, что связано с начальной стадией цианобактериального цветения в период отбора. Метабаркодирование показало, что среди пикопланктона преобладали представители клады *Cyanobium gracile*. Сравнительный анализ структуры цианобактериального сообщества Усинского залива и прилегающей акватории Куйбышевского водохранилища и р. Уса, определенной морфологическим и молекулярно-генетическим методом, показал вполне удовлетворительное совпадение структур в пределах доминирующего комплекса на макротаксономическом уровне (семейства и порядки). Показано, что стандартный

уровень сходства при выделении ОТЕ не всегда достаточен для надежного определения и разделения видов цианобактерий, а высокий уровень сходства последовательностей некоторых ОТЕ с более чем одним видом или клоном в Genbank свидетельствует о недостаточном разрешении анализа только по генам 16s-RNA. Для некоторых видов, определенных микроскопически, в Genbank не были обнаружены соответствующие последовательности, поэтому ряд неидентифицированных ОТЕ может принадлежать именно к этим видам. Выявлено присутствие в сообществе недавно открытого вида *Altericista*. Несмотря на сходный состав комплекса преобладающих родов, вклады отдельных родов и тем более видов, определенных разными методами, совпадают плохо, что может быть связано с тем, что в клетках разных организмов находится различное число копий маркерных генов. Поэтому количество последовательностей при метабаркодировании не является прямым аналогом ни численности, ни биомассы клеток, и его можно рассматривать как отдельную дополнительную характеристику сообщества.

**Финансирование.** Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 23-14-20005, <https://rscf.ru/project/23-14-20005/>

### Литература

#### Список русскоязычной литературы

1. Голлербах ММ, Косинская ЕК, Полянский ВИ. Синезеленые водоросли. Определитель пресноводных водорослей СССР. Т. 2. М.: Советская наука; 1953.
2. Горохова ОГ. Состав и структура сообществ фитопланктона Усинского залива Куйбышевского водохранилища в период «цветения» воды. Известия СНЦ РАН. 2016;18(5):122-30.
3. Горохова ОГ. Состав и структура альгофлоры реки Уса и ее притоков (бассейн Куйбышевского водохранилища). Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. 2019;28(1):27-39.
4. Мордухай-Болтовской ФД, ред. Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М.: Наука; 1975.
5. Тарасова НГ. Состав, сезонная динамика и инвазийные виды фитопланктона Куйбышевского водохранилища (диссертация). Тольятти: ИЭВБ РАН; 2005.
6. Тарасова НГ, Уманская МВ. Видовой состав и эколого-географическая характеристика аль-

гофлоры планктона реки Уса (Самарская область). Фиторазнообразии Восточной Европы. 2021;15(4):115-35.

7. Уманская МВ, Быкова СВ, Горбунов МЮ, Краснова ЕС, Тарасова НГ. Трансформация одноклеточного планктона в системе река–залив–равнинное водохранилище в начальной фазе цианобактериального цветения. Известия СНЦ РАН. 2021;23(5):144-51.

#### Общий список литературы/References

1. Gollerbakh MM, Kosinskaya EK, Polyansky VI. Sinezelenye Vodorosli. Opredelitel Presnovodnykh Vodorosley SSSR T. 2 [Blue-Green Algae]. Key to Freshwater Algae of the USSR. Vol. 2. Mjscow.: Sovetskaya Nauka; 1953. (In Russ.)
2. Gorokhova OG. [Composition and structure of algoflora Usa river and its tributaries (Basin of the Kuibyshev reservoir)]. Izvestiya SNT RAN. 2016;18(5):122-30. (In Russ.)
3. Gorokhova OG. [Composition and structure of algoflora Usa river and its tributaries (Basin of the Kuibyshev reservoir)]. Samarskaya Luka:

- Problems of Regional and Global Ecology. 2019;28(1):27-39. (In Russ.)
4. Mordukhai-Boltovskoy FD, ed. Metodika Izucheniya Biogeotsenozov Vnutrennikh Vodoyomov. [Methodology for Studying the Biogeocenoses of Inland Water Bodies]. Moscow: Nauka; 1975. (In Russ.)
  5. Tarasova NG. [Composition, Seasonal Dynamics and Invasive Species of Phytoplankton of the Kuibyshev Reservoir]. PhD Theses. Togliatti: IEVB RAN; 2005. (In Russ.)
  6. Tarasova NG, Umanskaya MV. [Species composition and ecological and geographical characteristics of algoflora of plankton of the Usa river (Samara region)]. Fitoraznoobraziye Vostochnoy Yevropy. 2021;15(4):115-35. (In Russ.)
  7. Umanskaya MV, Bykova SV, Gorbunov MYu, Krasnova ES, Tarasova NG. [Unicellular plankton transformation in the river-bay-reservoir system in the initial phase of cyanobacterial bloom]. Izvestiya SNT RAN. 2021;23(5):144-51. (In Russ.)
  8. Abad D, Albaina A, Aguirre M, Laza-Martínez A, Uriarte I, Iriarte A, Vilatte F, Estonba A. Is metabarcoding suitable for estuarine plankton monitoring? A comparative study with microscopy. Marine Biol. 2016;163:1-13.
  9. Albrecht M, Pröschold T, Schumann R. Identification of cyanobacteria in a Eetrophic coastal lagoon on the Southern Baltic Coast. Front Microbiol. 2017;8:923.
  10. Averina S, Polyakova E, Senatskaya E, Pinevich A. A new cyanobacterial genus *Altericista* and three species, *A. lacusladogae* sp. nov., *A. violacea* sp. nov., and *A. variichlora* sp. nov., described using a polyphasic approach. J Phycol. 2021;57(5):1517-29.
  11. Callieri C. Single cells and microcolonies of freshwater picocyanobacteria: a common ecology. J Limnol. 2010;69(2):257-77.
  12. Callieri C, Cronberg G, Stockner JG. Freshwater picocyanobacteria: single cells, microcolonies and colonial forms. In: Whitton B. (eds). Ecology of Cyanobacteria II. Springer, Dordrecht; 2012. P. 229-69.
  13. Dreher TW, Davis II EW, Mueller RS. Complete genomes derived by directly sequencing freshwater bloom populations emphasize the significance of the genus level ADA clade within the Nostocales. Harmful Algae. 2021;103:102005.
  14. Edgar R. UPARSE: highly accurate OTU sequences from microbial amplicon reads. Nat Methods. 2013;10(10):996-8.
  15. Engene N, Gerwick WH. Intra-genomic 16S rRNA gene heterogeneity in cyanobacterial genomes. Fottea. 2011;11(1):17-24.
  16. Engene N, Tronholm A, Paul VJ. Uncovering cryptic diversity of Lyngbya: the new tropical marine cyanobacterial genus *Dapis* (Oscillatoriales). J Phycol. 2018;54(4):435-46.
  17. Esenkulova S, Sutherland BJ, Tabata A, Haigh N, Pearce CM, Miller KM. Comparing metabarcoding and morphological approaches to identify phytoplankton taxa associated with harmful algal blooms. Facets. 2020; 5(1):784-811.
  18. Griese M, Lange C, Soppa J. Ploidy in cyanobacteria. FEMS Microbiol Lett. 2011;323:124-31.
  19. Herlemann DP, Labrenz M, Jürgens K, Bertilsson S, Waniek JJ, Andersson AF. Transitions in bacterial communities along the 2000 km salinity gradient of the Baltic Sea. ISME J. 2011;5(10):1571-79.
  20. Kolmonen E, Sivonen K, Rapala J, Haukka K. Diversity of cyanobacteria and heterotrophic bacteria in cyanobacterial blooms in Lake Joutikas, Finland. Aquat Microbial Ecol. 2004;36(3):201-11.
  21. Komárek J. Cyanoprocaryota 3. Teil: Heterocytous genera. Süßwasserflora von Mitteleuropa. 2013;Bd.19/3.
  22. Komárek J. A polyphasic approach for the taxonomy of cyanobacteria: principles and applications. Eur J Phycol. 2016;51(3):346-53.
  23. Komárek J, Anagnostidis K. Modern approach to the classification system of Cyanophytes 4-Nostocales. Algol Stud Arch Hydrobiologie. 1989;56(Suppl):247-345.
  24. Komárek J, Anagnostidis K. Cyanoprocaryota 1. Teil: Chroococcales. Süßwasserflora von Mitteleuropa. 1999; Bd.19/1.
  25. Komárek J, Anagnostidis K. Cyanoprocaryota 2. Teil: Oscillatoriales. Süßwasserflora von Mitteleuropa. 2005; Bd.19/2.
  26. Komárek J, Johansen JR, Šmarda J, Strunecký O. Phylogeny and taxonomy of Synechococcus-like cyanobacteria. Fottea. 2020;20(2):171-91.
  27. Kumar S, Stecher G, Li M, Knyaz C, Tamura K. MEGA X: Molecular evolutionary genetics analysis across computing platforms. Mol Biol Evol. 2018;35:1547-9.
  28. Lee E, Ryan UM, Monis P, McGregor GB, Bath A, Gordon C, Paparini A. Polyphasic identification of cyanobacterial isolates from Australia. Water Res. 2014;59:248-261.
  29. Li H, Alsanea A, Barber M, Goel R. High-throughput DNA sequencing reveals the dominance of pico- and other filamentous cyanobacteria in an urban freshwater Lake Sci Total Environ. 2019;661:465-480.
  30. Li X, Huo S, Xi B. Updating the resolution for 16S rRNA OTUs clustering reveals the cryptic cyanobacterial genus and species. Ecol Indic. 2020;117:106695.
  31. Li XC, Huo S, Zhang J, Ma C, Xiao Z, Zhang H, Xi B, Xia X. Metabarcoding reveals a more complex

- cyanobacterial community than morphological identification. *Ecol Indic.* 2019;107:105653.
32. MacKeigan PW, Garner RE, Monchamp MÈ, Walsh DA, Onana VE, Kraemer SA, Pick FR, Beisner BE, Agbeti MD, da Costa NB, Shapiro BJ, Gregory-Eaves I. Comparing microscopy and DNA metabarcoding techniques for identifying cyanobacteria assemblages across hundreds of lakes. *Harmful Algae.* 2022;113:102187.
  33. Paerl HW, Paul VJ. Climate change: links to global expansion of harmful cyanobacteria. *Water Res.* 2012;46:1349-63.
  34. Pruesse E, Peplies J, Glöckner FO. SINA: accurate high-throughput multiple sequence alignment of ribosomal RNA genes. *Bioinformatics.* 2012;28:1823-9.
  35. Quast C, Pruesse E, Yilmaz P, Gerken J, Schweer T, Yarza P, Peplies J, Glöckner FO. The SILVA ribosomal RNA gene database project: improved data processing and web-based tools. *Nucl Acids Res.* 2013;41(D1):D590-6.
  36. Rippka R, Deruelles J, Waterbury JB, Herdman M, Stanier RY. Generic assignments, strain histories and properties of pure cultures of cyanobacteria. *J Gen Microbiol.* 1979;111:1-61.
  37. Salazar VW, Tschoeke DA, Swings J, Cosenza CA, Mattoso M, Thompson CC, Thompson FL. A new genomic taxonomy system for the *Synechococcus* collective. *Environ Microbiol.* 2020;22(11):4557-70.
  38. Schirrmeyer BE, Dalquen DA, Anisimova M, Bagheri HC. Gene copy number variation and its significance in cyanobacterial phylogeny. *BMC Microbiol.* 2012;12:177.
  39. Stackebrandt E, Ebers J. Taxonomic parameters revisited: tarnished gold standards. *Microbiol Today.* 2006;33:152-5.
  40. Strunecký O, Ivanova AP, Mareš J. An updated classification of cyano-bacterial orders and families based on phylogenomic and polyphasic analysis. *J Phycol.* 2023;59:12-51.
  41. Suda S, Watanabe MM, Otsuka S, Mahakahant A, Yongmanitchai W, Nopartnaraporn N, Liu Y, Day JG. Taxonomic revision of water-bloom-forming species of oscillatorioid cyanobacteria. *Int J Syst Evol Microbiol.* 2002;52:1577-95.
  42. Tapolczai K, Keck F, Bouchez A, Rimet F, Kahlert M, Vasselon V. Diatom DNA metabarcoding for biomonitoring: strategies to avoid major taxonomical and bioinformatical biases limiting molecular indices capacities. *Front Ecol Evol.* 2019;7:409. 10.3389/fevo.2019.00409.
  43. Wilmotte A, Herdman M. Phylogenetic relationships among the cyanobacteria based on 16S rRNA sequences. In: *Bergey's Manual of Systematics of Archaea and Bacteria.* Hoboken, NJ: Wiley, 2015. p. 1-9.
  44. Woodhouse JN, Kinsela AS, Collins RN, Bowling LC, Honeyman GL, Holliday JK, Neilan BA. Microbial communities reflect temporal changes in cyanobacterial composition in a shallow ephemeral freshwater lake. *ISME J.* 2016;10:1337-51.
  45. Zwart G., Crump BC, Kamst-van Agterveld MP, Hagen F, Han SK. Typical freshwater bacteria: an analysis of available 16S rRNA gene sequences from plankton of lakes and rivers. *Aquat Microbial Ecol.* 2002;28(2):141-55. *новых водорослей СССР. Т. 2. М.: Советская наука; 1953.*



# АНТРОПОГЕННОЕ ВЛИЯНИЕ НА БАЙКАЛЬСКУЮ НЕРПУ (*PUSA SIBIRICA* GM.) В БЕРЕГОВОЙ ПЕРИОД ЕЕ ЖИЗНИ (ПО МАТЕРИАЛАМ 2022 ГОДА)

А.Б. Купчинский<sup>1</sup>, М.Е. Овдин<sup>2</sup>, Е.А. Петров<sup>1\*</sup>

<sup>1</sup> Байкальский музей Сибирского отделения РАН, пос. Листвянка, Иркутская обл., Россия;

<sup>2</sup> Заповедное Подлеморье, пос. Усть-Баргузин, Баргузинский район, Бурятия, Россия

\* Эл. почта: [evgen-p@yandex.ru](mailto:evgen-p@yandex.ru)

Статья поступила в редакцию 21.05.2023; принята к печати 05.07.2023

На основе анализа видеонаблюдений, проведенных на острове Долгий (архипелаг Ушканьи острова, оз. Байкал) летом 2022 года, приведены примеры функционирования одного из основных береговых лежбищ байкальской нерпы (*Pusa sibirica* Gm.) в условиях повышающейся антропогенной нагрузки. Активность использования береговых лежбищ байкальской нерпой высокая непосредственно после исчезновения последних плавающих льдов в северной части оз. Байкал (в июне). В дальнейшем численность нерп на лежбище остается высокой, но сильно колеблется по дням. Наибольшее количество животных в течение суток, как правило, отмечается в середине дня. Фактор беспокойства на упомянутом лежбище оценен как высокий, описано поведение зверей на фактор беспокойства. Дана предварительная оценка фактора беспокойства на лежбищах северо-восточного побережья озера. Приведены литературные сведения об использовании берега настоящими тюленями с акцентом на реакции разных видов тюленей на присутствие человека. На основе наблюдений и изложенных данных (с учетом литературных сведений) предложены некоторые меры по предупреждению чрезмерного фактора беспокойства байкальской нерпы на лежбищах и сохранению мест ее обитания в летний период. Подчеркнута важность введения охранных мер в практику посещения лежбищ людьми на фоне увеличения востребованности байкальской нерпы в береговых лежбищах в условиях потепления климата.

**Ключевые слова:** байкальская нерпа; береговые лежбища; фактор беспокойства; антропогенное влияние.

## ANTHROPOGENIC IMPACTS ON THE COASTAL LIFE PERIOD OF THE BAIKAL SEAL (*PUSA SIBIRICA* GM.) REVEALED DURING FIELD STUDIES IN 2022

A.B. Kupchinsky<sup>1</sup>, M.Ye. Ovdin<sup>2</sup>, E.A. Petrov<sup>1\*</sup>

<sup>1</sup> Baikal Museum of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences (Listvyanka, Irkutsk region), Russia;

<sup>2</sup> Podlemorye Reserve (Ust-Barguzin, Barguzinsky District, Buryatia), Russia

\* E-mail: [evgen-p@yandex.ru](mailto:evgen-p@yandex.ru)

Based on an analysis of video observations recorded on Dolgiy Island (the Ushkany Islands archipelago, Lake Baikal) in summer 2022, examples of the functioning of one of the main coastal haul-outs of the Baikal seal (*Pusa sibirica* Gm.) under increasing anthropogenic pressure are given. The activity of using coastal haul-outs by the Baikal seal is high immediately after the disappearance of the last floating ice in the northern part of Lake Baikal (in June). Thereafter, the number of seals on a haul-out remains high but fluctuates significantly from day to day. The greatest daytime number of animals is usually observed by midday time. The disturbance factor at a haul-out is estimated as high. The behavioral responses of the animals to the disturbance factor are described. A preliminary assessment of the disturbance factor on the haul-outs of the northeastern coast of the lake is presented. Literature data on using shores by true seals are discussed with an emphasis on the responses of different seal species to human presence. Based on the observations and the presented data with account of published data, measures are proposed to prevent the excessive disturbance factor of the Baikal seal on haul-outs and to preserve its habitats in the summer. The importance of introducing protective measures into practice against the background of an increase in demand for coastal rookeries upon climate warming is emphasized.

**Key words:** Baikal seal, coastal haul-outs, disturbance factor, anthropogenic impact.

### Введение

Байкальская нерпа (*Pusa sibirica* Gmelin, 1778) обитает в пресноводном и холодном озере Байкал и, пи-

таясь рыбой, замыкает трофическую цепь водоема, оказывая прямое влияние на функционирование экосистемы. Состояние популяции байкальской нерпы

служит маркером, как минимум, пелагической части байкальского гидробиоценоза. Вид является пагетодным (льдолюбивым), то есть основные жизненные этапы тюленей проходят на льду или подо льдом [18]. Нерпе приходится 4–5 месяцев в году проводить под сплошным ледовым покровом (озеро ежегодно полностью замерзает), на поверхности льда в снежных сугробах будущие матери изготавливают берлоги (логова), в которых приносят и в течение 2–2,5 месяца выкармливают потомство. Первое время щенки проводят в логове (до его естественного разрушения), достигая ко времени ледолома 20–30 кг веса и обладая практически всеми навыками и морфофункциональными адаптациями для самостоятельной жизни. Наконец, на льду формируются мощные релаксационные (весной и осенью) и линные (весной) залежки, на которых нерпы проводят немало времени.

Но в годовом цикле нерпы есть период, когда, как считали раньше, у незначительной части популяции возникает потребность в береговых лежбищах, на которых звери не «кормятся в течение длительного времени» и худеют [18, с. 90]. Т.М. Иванов полагал, что «образование летних лежбищ неразрывно связано с линькой» [9, с. 53], но В.Д. Пастухов не соглашался с ним и не придавал береговым лежбищам существенного значения [18]. С тех пор ситуация изменилась, и в 2010–2020-е годы на фоне потепления климата потребность в лежбищах у нерп значительно увеличилась, а основной причиной выхода нерп на лежбища снова стала линька, точнее, необходимость ее завершения [21, 24], хотя это не единственная выгода, получаемая ластоногими от нахождения на берегу. Связано это с негативными (для нерпы) изменениями ледового режима. В частности, из-за раннего исчезновения льдов все больше животных не успевают на них вылинять и вынуждены искать адекватные условия для завершения линьки на берегу. Это не только удлиняет процесс смены волосяного покрова, но приводит к его нарушению. Линька проходит не типично и зачастую сопровождается возникновением различных патологий кожно-волосяного покрова [24, 58], степень опасности которых неизвестна.

На береговых лежбищах многие ластоногие, включая байкальскую нерпу [14], подвергаются антропогенному воздействию, который обычно называют фактором беспокойства. Под этим термином понимают любые действия, связанные с человеком, приводящие к изменению поведения зверей. В рамках заявленной темы нам важно знать, чем опасен фактор беспокойства, к каким последствиям он может привести в случае достижения критической интенсивности. Чтобы ответить на эти вопросы, важно знать и учитывать поведение тюленей в «береговой» период годового цикла.

Цель настоящего исследования – описать современное состояние взаимоотношений человека и

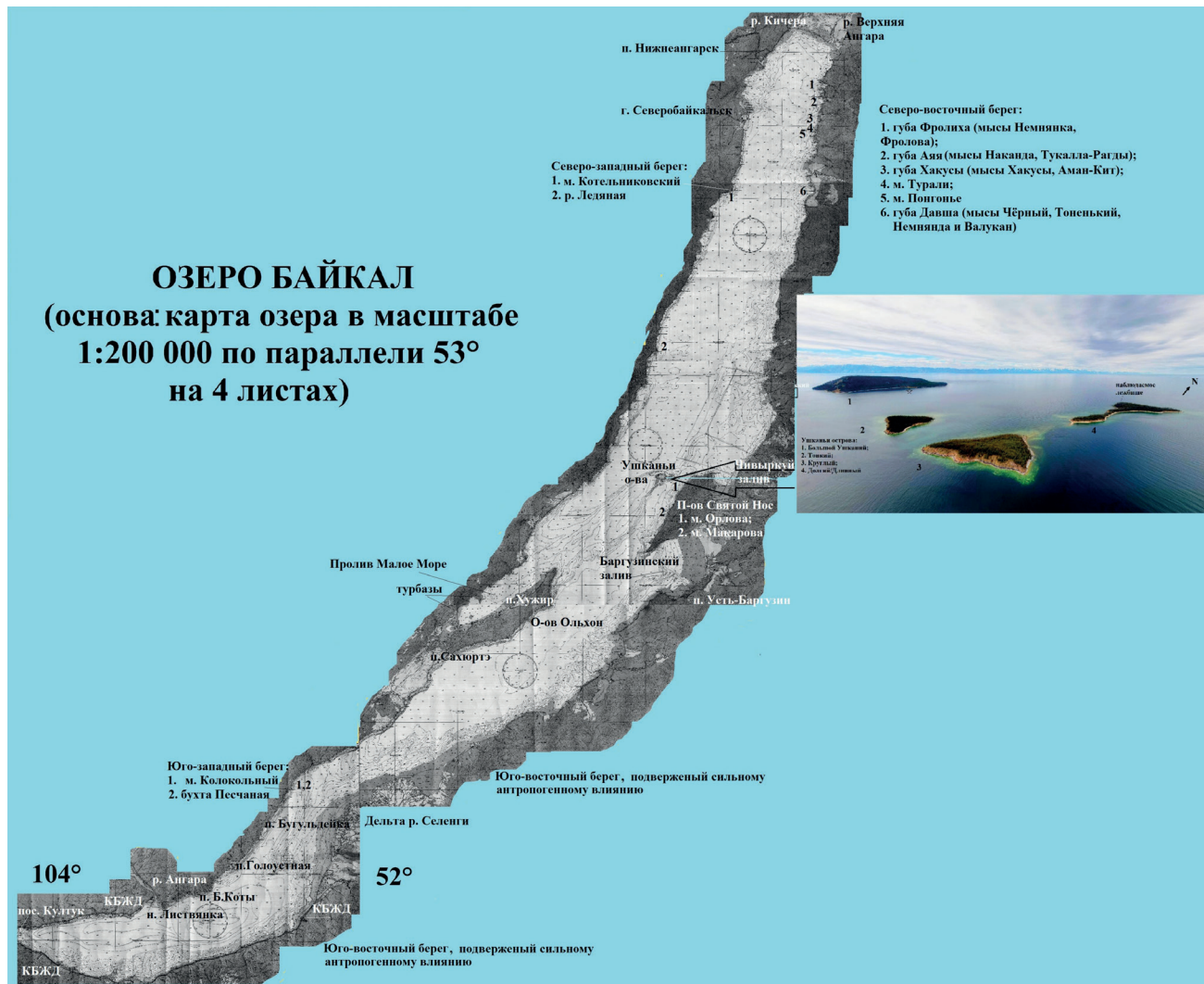
байкальской нерпы, для чего на конкретном примере берегового лежбища на Ушканьих островах показать влияние антропогенного фактора на поведение тюленей в период обитания на берегу, а также дать оценку этого фактора на функционирование лежбищ, расположенных на берегах озера, прежде всего, на его северо-восточном побережье.

## Материалы и методы

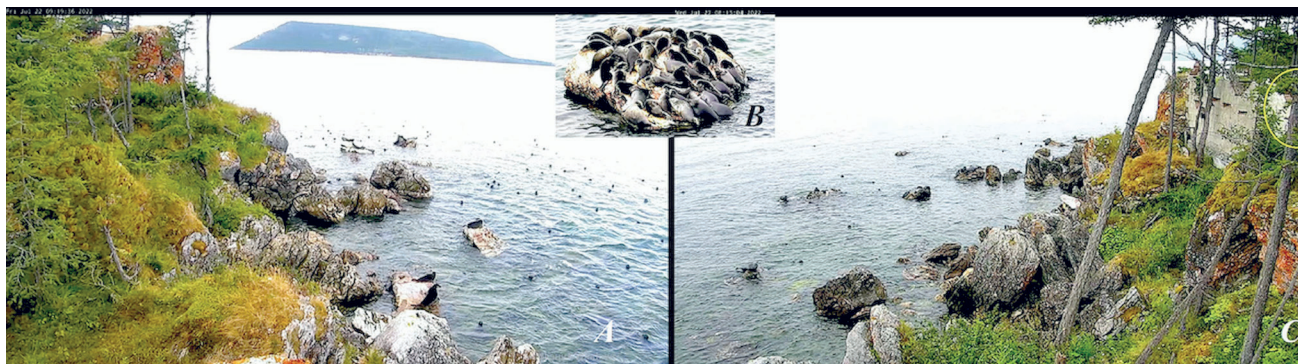
При написании статьи использованы видеоматериалы, полученные в сезон 2022 года при помощи стационарной видеокамеры, установленной на о-ве Долгий (Ушканьи острова, оз. Байкал) (рис. 1), с акцентом на начальный период освоения лежбища нерпами (июнь). Схема установки и используемая аппаратура подробно описаны ранее [26, 27]. Съемка проводилась ежедневно с 6 до 21 часов независимо от погодных условий купольной камерой Axis Q6035-E с разрешением 2 Мрх (матрица Progressive Scan, технология CMOS).

Использовался объектив-трансфокатор с фокусным расстоянием 4,7–94 (оптическое увеличение 3,8–38). Видеоматериалы (изображение 1080р, 25 кадров) передавались непосредственно в Байкальский музей в режиме онлайн. Данные записывались на дисковый массив, после чего ленточной библиотекой переносились на ленточный носитель информации НРЕ LTO-6, где они и хранятся. Все видео каталогизировались при помощи утилиты, разработанной сотрудниками музея при участии IT-компании. Общий объем записанного за сезон (май-сентябрь) материала составил более 25 Тб. На стоп-кадрах (всего их было по 30 в день) каждый час подсчитывали численность животных ( $N$ , особи/час) в трех локациях: на правом фланге (ПФ) лежбища, на левом фланге (ЛФ) и на Камушке – большом камне, отстоящем от берега на 8–10 м, на котором одновременно могли поместиться >50 особей (рис. 2). Лежбище считалось пустующим, если на всех локациях было  $\leq 10$  особей. Просматривая видео, также фиксировали время добровольного прихода/ухода нерп с субстрата, время и количество непроизвольных сгонов нерп в результате воздействия человека (сгонов, если уход зверей происходил как паническое бегство), а также как проходило восстановление численности после сгонов.

Также отмечали особенности поведения животных, наличие внешних признаков патологий и следов ранений, оценивали их физическое состояние (в частности, идентифицировали линяющих особей). При анализе использовали традиционные приемы описательной статистики (MS Excel). В тексте приведены:  $m_x$  – среднее арифметическое значение;  $\pm SE$  – стандартная ошибка;  $n$  – количество измерений или животных, а также коэффициенты корреляции ( $r$ ) между зависимыми значениями. Данные об уровне воды приведены на сайте <http://www.rushydro.ru/hydrology/>



**Рис. 1.** Озеро Байкал с указанием основных локаций, упоминаемых в тексте (на врезке с архипелагом Ушканьи острова показано место установки видеочкамеры на лежбище северного мыса на о-ве Долгий (фото с высоты 300 м))



**Рис. 2.** Картины, наблюдаемые стационарной видеосистемой на лежбище байкальской нерпы на о-ве Долгий: А – левый фланг лежбища (ЛФ), не просматриваемый со смотровой площадки (в воде согнанные нерпы)<sup>2</sup>; В – скала Камушек, расположенная по центру лежбища, «любимое» место залегания нерп; С – правый фланг лежбища (ПФ), справа в лесу смотровая площадка с «бойницами», за стенкой видны люди (в кружке); вдали силуэт о-ва Большой Ушканьей

<sup>2</sup> Когда нерпы сходят с ПФ, животные, лежащие на ЛФ, не видят этого и не должны следовать примеру соседей. Тем не менее и с ЛФ нерп часто сгоняют, что говорит о том, что посетители находятся не только на оборудованной площадке, но оказываются за ее пределами, тем самым нарушая покой всего лежбища, а сопровождающие туристов люди не всегда должным образом выполняют свои обязанности.

informer/?date. Сведения о метеоусловиях в районе работ получены на метеостанции, расположенной на Большом Ушканьем острове в 7 км от места наблюдения (сайт [www.rp5.ru](http://www.rp5.ru)), в тексте использованы некоторые сокращения, принятые на сайте:  $T_a$  – температура воздуха;  $P_o$  – атмосферное давление, мм рт. ст.;  $U$  – относительная влажность (%), направление ветра указано заглавными буквами (например, С – северный ветер, ЮЗ – юго-западный и т. д.), его сила (скорость) – в м/с, облачность – в %. Количество посетителей лежбища ежедневно фиксировали работники учреждения «Заповедное Подлесье», живущие в течение лета на о-ве Долгий (там устроен стационар «Центр Нерпы»).

Уровень антропогенного присутствия вблизи локаций, где, по известным сведениям, существовали в прошлом или существуют сейчас береговые лежбища, оценивали визуально (бинокль) во время специальных рейсов на научно-исследовательском судне «Профессор А.А. Тресков», проведенных в мае и августе 2021–2022 годов. Маршрут судна проходил вдоль береговой линии озера в непосредственной близости от нее (допускаемой по условиям навигации), особое внимание было уделено северо-восточному берегу северной части оз. Байкал. На протяжении около 520 км фиксировались все объекты водного транспорта, включая малые средства передвижения (лодки, катамараны, байдарки), а также береговые локации, используемые людьми для рекреационных целей. Специальных работ по оценке влияния водного транспорта на байкальскую нерпу не проводилось, однако, исходя из нашего опыта, были сделаны некоторые выводы, в частности, в отношении лодок.

## Результаты

### Начало освоения лежбища (май-июнь)

Единичные нерпы появились на обоих флангах наблюдаемого лежбища одновременно – 30 мая, но их численность на ПФ была достоверно больше, чем на ЛФ (31 мая там нерп не было вовсе). В июне нерпы появлялись на лежбище каждый день, но активность зверей была разной (судя по численности, особи/час). Массовое освоение лежбища началось 3 июня (рис. 3), а первый привал и первый максимум отмечены 6 июня при уровне воды 456,42 м над у. м., когда на береговых скалах еще сохранялись сакуи – обледеневшие наплески воды. В этот день погода в целом была хорошей<sup>2</sup>. Средняя дневная численность нерп была одинаковой на ПФ и ЛФ (соответственно,  $121 \pm 11,9$  и  $120 \pm 7,11$ ;  $n = 16$  наблюдений/часов), общая численность зверей,

<sup>2</sup> По данным метеостанции в 8 ч при слабом северном ветре (3 м/с) и облачности 20–30%,  $T_a$  составляла 6,5 °С,  $P_o$  721 мм рт. ст.,  $U$  86%. Вечером (20 ч) было теплее ( $T_a = 9,8$  °С), но атмосферное давление упало до 717 мм рт. ст., ветер усилился (6 м/с) и принес облака (облачность 60%);  $U$  – уменьшилась до 75%.

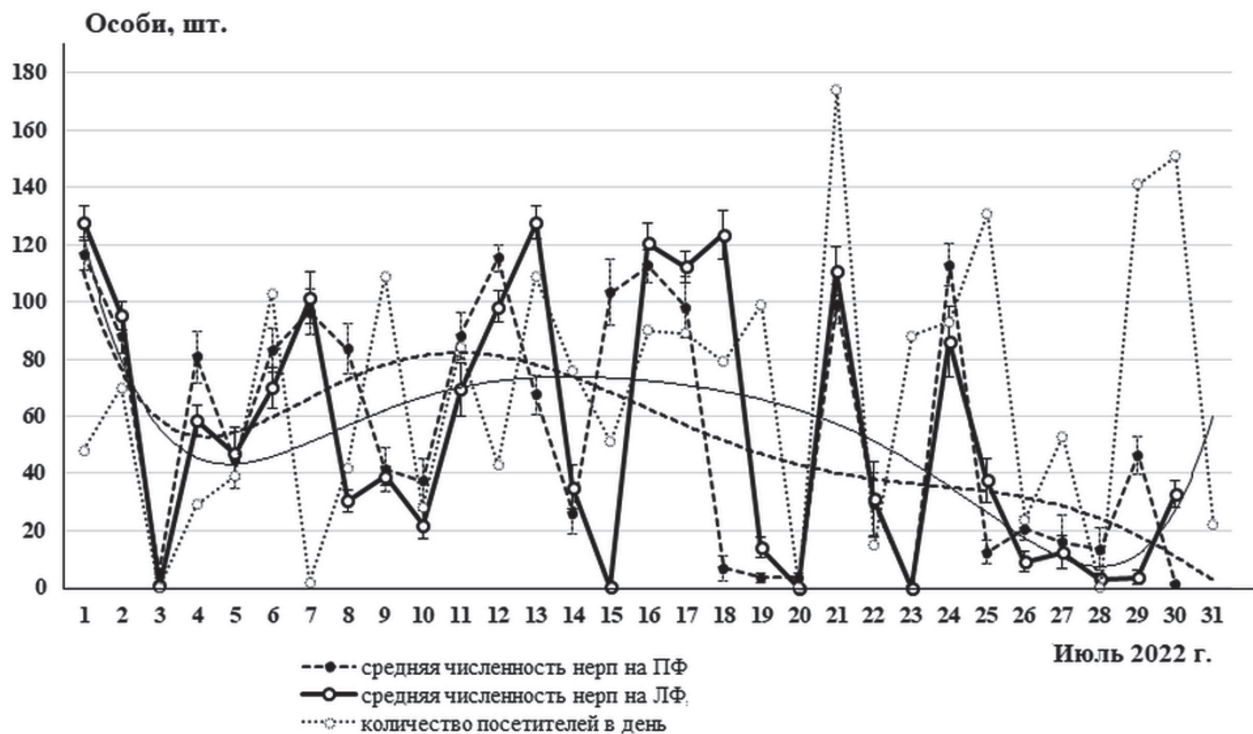
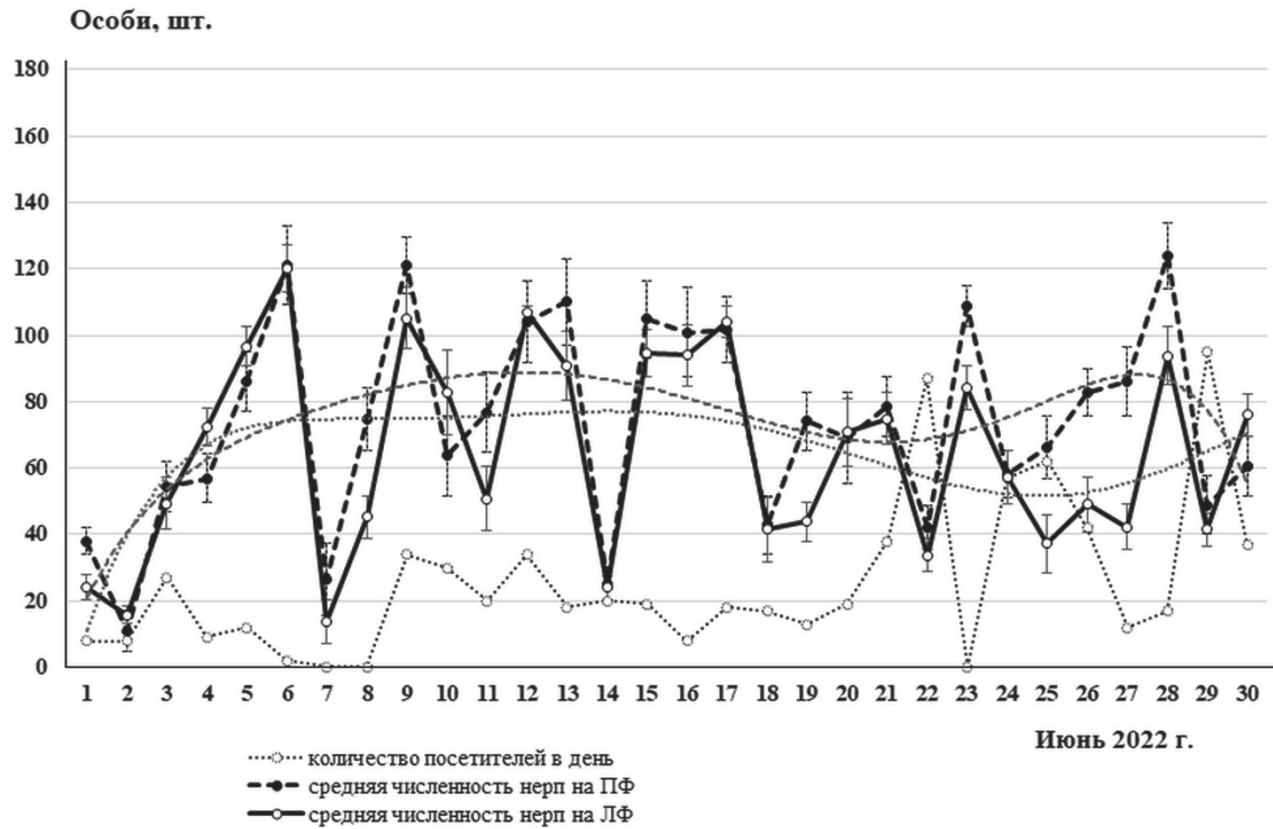
находящихся в течение дня на каждом фланге, составляла >1900 (сумма почасовой численности, но многие нерпы лежали подолгу и подсчитывались неоднократно). Между 9 и 10 часами нерп согнали (при начальной численности 150 особей на ЛФ и 120 на ПФ). Животные далеко не уходили и быстро стали возвращаться, однако за час на лежки на ЛФ вернулось только 50%, а на ПФ – 83% начальной численности. К 11 часам численность нерп превысила исходную (160 и 150 нерп, соответственно). Во второй половине дня пришла незначительная зыбь с С-СВ, но лежбищные камни вода не заливала и не влияла на интенсивность осваивания берега животными. Тем не менее, их численность после 18 часов заметно уменьшилась на обоих флангах, что скорее всего явилось последствием не столько ухудшения погоды, сколько нового сгона (около 17 часов) нерп: с ЛФ в воду сошли около 130 особей (через час численность составляла 73% исходной). Примечательно, что в этот день лежбище посетили всего 2 туриста (но возможно, что их было больше, поскольку мы допускаем, что какие-то посетители не были зарегистрированы).

На следующий день практически при такой же погоде, как накануне<sup>3</sup>, наблюдали первый минимум численности нерп (на ПФ  $26 \pm 10,8$ , на ЛФ –  $14 \pm 6,6$ ,  $n = 16$ ). По видеозаписям видно, что утром (6 часов) было облачно, и с СЗ шла зыбь, которая усилилась, и в 11–12 часов волны стали заливать некоторые лежбищные участки. Но критичным волнение стало уже после того, как нерпы исчезли с лежбища: около 7 часов, и второй раз около 9 часов лежащих нерп спугивали (что четко видно по видеозаписи), однако зарегистрированных посетителей в этот день не было. После второго сгона тюлени ушли и на лежбище больше не появлялись. Второй минимум численности (14 июня, на ПФ  $25 \pm 5,14$ , на ЛФ  $24 \pm 3,4$  особей,  $n = 15$ ) можно объяснить относительно неблагоприятными погодными условиями. Основным негативным фактором было волнение в виде усиливающейся зыби с С-СВ при тихом переменном ветре<sup>4</sup>. Даже в отсутствии ветра волнение мешает нерпам вылезать на многие камни, что неоднократно отмечалось [20, 22]. Но и в этот день немногочисленные посетители (за день 20 человек) трижды сгоняли также немногочисленных нерп с их мест, причем дважды – всех поголовно, так что к вечеру лежбище опустело. Когда туристов было много, складывалась еще более удручающая картина. Например, 22 июня нерп на лежбище было мало, но его посетили 87 человек (рис. 3). С ПФ первый раз нерп

<sup>3</sup> В 8 ч при слабом северном ветре (3 м/с) и облачности 70–80%,  $T_a$  составляла 8,6 °С,  $P_o$  717 мм рт. ст.,  $U$  83%. К вечеру ветер сменился на южный (2 м/с), небо посветлело (облачность 20–30%), остальные показатели оставались прежними.

<sup>4</sup> С утра дул северный ветер (3 м/с), к вечеру сменился на южный (2 м/с) ([www.rp5.ru](http://www.rp5.ru)), но по нашим наблюдениям преобладал западный ветер.





**Рис. 3.** Динамика средней численности ( $N$ , особи/час) байкальской нерпы на правом (ПФ) и левом (ЛФ) флангах просматриваемого лежбищного участка, и количество посетителей лежбища на о-ве Долгий в июне и июле 2022 года. Показаны полиномиальные линии тренда численности, которые слабо отражают ее общую тенденцию

спугнули около 7 часов (они быстро вернулись), второй раз – около 14 часов, после чего в течение 4 часов зверей было очень мало, и до темноты их численность не восстановилась. На ЛФ (удаленном и не просматриваемом со смотровой площадки!) первый раз всех немногочисленных нерп согнали немного позже, после чего также в течение 4 часов лежбище пустовало (до 11 часов). Еще больше туристов было зарегистрировано 29 июня (93 человека), тогда с ПФ всех нерп согнали еще утром (в 6 часов), и следующие 5 часов тюленей не было. Затем около 14 часов сошли в воду 50% лежащих нерп. Около 20 часов согнали сразу 130 нерп – почти всех с ПФ, и всех с ЛФ, и до 21 часа тюленей не было. Только на Камушке оставались три десятка особей, что, несомненно, свидетельствует о том, что этот удаленный от берега и, главное, большой по площади камень у нерп считается более безопасным.

Всего на начальном периоде освоения лежбища (июнь) его посетили 763 человека (в среднем по ≈ 25 человек в день), и за 30 дней наблюдений по вине человека нерпы 36 раз покидали «безопасный» Камушек и минимум 129 раз (4,3 раза в день) повсеместно сходили в воду в той или иной степени (62% сходов пришлось на ПФ). В том числе 64 раза сходы нерп происходили в виде панического бегства всех или почти всех лежащих животных. Всего за июнь после таких панических сходов на ПФ нерпы отсутствовали 17 ча-

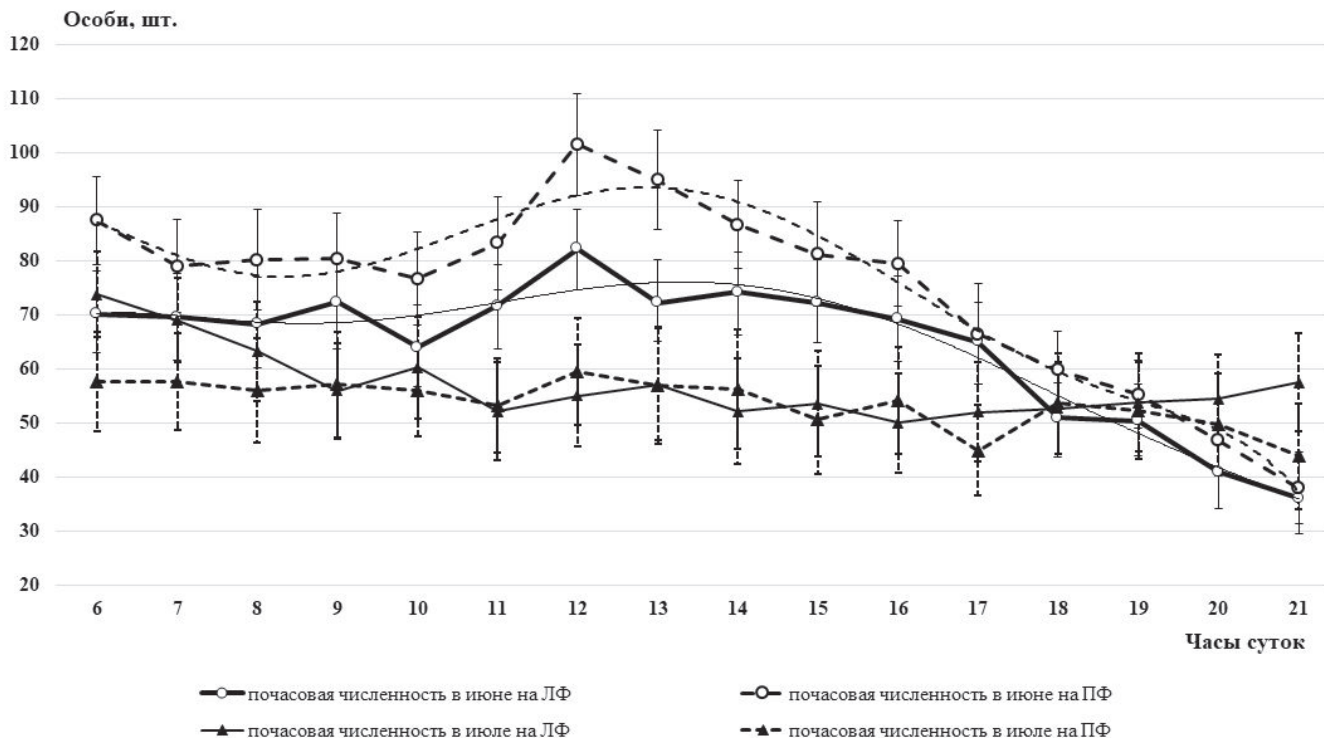
сов, на ЛФ – 32 часа и на Камушке – 5 часов, а после трех массовых сгонов нерпы на лежбище больше не появлялись в течение дня.

### Летний период

Численность нерп на лежбище в июле оставалась большой, но она сильно колебалась (рис. 3) и порой уступала числу зарегистрированных посетителей. В июле численность посетителей по сравнению с июнем увеличилась в 3,8 раза и составила 2862 человека (по 95 в день), в августе – 1822 (по 59 человек в день) и только в сентябре – резко сократилась (208 человек за 19 дней, или 11 человек в день). За июль (30 дней наблюдений) было отмечено 59 сгонов с ПФ (57%), 45 – с ЛФ (43%), всего 104 (по 3,5 раза/день), и 34 раза все нерпы покидали Камушек. К сходу всех или почти всех лежащих животных приводили 38 сгонов, после чего нерпы отсутствовали на ПФ 26 часов, на ЛФ – 28 часов и на Камушке – 20 часов.

### Суточная динамика численности нерп на лежбище

Судить о том, как меняется численность животных на лежбище в течение суток по данным 2022 года, можно лишь с учетом постоянного присутствия мощного фактора беспокойства. Тем не менее, в июне динамика была вполне очевидной (рис. 4).



**Рис. 4.** Суточная динамика средней численности нерп на левом (ЛФ) и правом флангах (ПФ) лежбищного участка на о-ве Долгий в июне и июле 2022 года. Пунктиром показаны полиномиальные линии трендов численности для правого и левого флангов, хорошо отражающих динамику

Чаще всего в 6 часов утра на лежбище уже находилось большое число нерп, лежащих на камнях (возможно, остающихся с ночи), и обычно небольшое число зверей плавали между камнями. Численность лежащих нерп еще больше увеличивалась к 12–15 часам (что совпадает с максимальной освещенностью местности), после чего понижалась к вечеру. В июле динамика численности в целом была такой же, но в июне картина была более четкой, дневной максимум выражен сильнее.

### Восстановление залежек

Кроме отмеченных стогов, в результате которых животные не возвращаются на лежбище по несколько часов, после других сходов в воду нерпы довольно быстро снова начинают вылезать на лежки, но их численность очень редко достигает начальных величин. Спустя 1 час после схода нерп на ПФ численность зверей восстанавливалась в среднем на  $38 \pm 3,9\%$  ( $n = 30$ ), а на ЛФ – на  $50 \pm 3,9\%$  ( $n = 27$ ). С Камушка нерпы сходят значительно реже, чем с других участков, но, когда сходят, первоначальная численность восстанавливается не быстро – за час в среднем на  $40 \pm 8,3\%$  ( $n = 12$ ). По рис. 3 и 4 видно, что численность нерп на лежбище в июле была меньше, чем в июне, но различия не существенные, однако в июле колебания численности были значительнее, чем в июне, и в отличие от июня численность нерп на лежбище в июле несколько раз опускалась до нуля.

### Состав залежек

В 2022 году в первые дни освоения лежбища (с 6 по 10 июня) залежки в среднем на 66% состояли из взрослых животных; 40% особей в выборках были хорошо и очень хорошо (не по сезону) упитанными, а 52% имели нормальную упитанность ( $n = 34$ , общее количество нерп 952). При этом 69% нерп отнесены к линяющим, включая 29% зверей с явными патологиями кожно-волосного покрова.

### Антропогенная нагрузка

На маршруте вдоль западного берега от пос. Листвянка (исток р. Ангары, южная часть озера) до пролива Малые ворота (см. рис. 1), протяженностью около 205 км, 12–14 августа 2022 года мы насчитали 60 палаток разной вместимости, в 6 местах стояли строения различного назначения (не считая большой турбазы в бухте Песчаная<sup>5</sup>), 6 моторных лодок на воде и 24 – на берегу, 17 различных катеров (судов) и 34 автомашины (в распадах, куда есть дороги). Кроме этого, на маршруте находятся крупные населенные пункты, окрестности которых активно осваивают туристы (Листвянка, Большие Коты, Голоустная, Бугульдей-

ка). Вдоль восточного (морского) берега о-ва Ольхон<sup>6</sup> (84 км) замечены 39 палаток (и не менее 30 человек), 2 лодки на берегу и 8 на воде, 7 катеров и 1 машина; новые строения не появились, но по-прежнему функционирует кордон национального парка и поселок при гидрометеостанции Узур на севере острова. Все описанное побережье находится в границах Прибайкальского национального парка.

На северо-восточном побережье оз. Байкал (протяженность  $\approx 246$  км) в основном отмечены туристические суда, как правило, подходящие к берегу в знаковых местах (губы Фролиха, Аяя, Хакусы, Курбуликский залив), а также не менее 18 (могли быть пропуски) локаций с постройками на берегу, служащие кордонами и пунктами различных ООПТ, а также принадлежащие частным лицам (например, «база» в устье р. Шегнанда, постройки в губе Хакусы). Юго-восточный берег озера (см. рис. 1) освоен людьми настолько интенсивно (КБЖД, автотрасса, многочисленные населенные пункты, турбазы и т. д.), что ни о каких лежбищах нерп на нем уже не может быть речи. Единичных нерп, лежащих на выступающих из воды камнях в прибрежье, иногда наблюдают местные жители на некоторых участках от дельты Селенги до п. Усть-Баргузин, однако считать их за лежбища нельзя.

### Обсуждение

Очевидно, не всем байкальским нерпам в период открытой воды требуется пребывание на воздухе, как мы полагаем, в оздоровительных целях, для отдыха и, главное, для завершения линьки в адекватных условиях, однако те, кому это необходимо, много времени проводят на береговых лежбищах. Наши многолетние наблюдения и настоящее исследование позволяют утверждать, что первые животные, намеревающиеся выбраться на лежбище, подходят к берегу не поодиночке, а в составе групп [23, 58], что не исключает наличие неких первопроходцев-разведчиков [9]. В 2022 году первые нерпы в районе лежбища появились в конце мая, однако в течение 1–2 дней они обследовали береговую линию, сканируя выступающие из воды камни в литорали, и только после этого начинали выбираться на субстрат, довольно быстро занимая наиболее удобные лежки (почти ежегодно сначала на ПФ, а потом на ЛФ), обычно начиная с самых удаленных от берега. Поведение первых посетителей лежбища соответствует модели, характерной для других настоящих тюленей, а присутствие на берегу других особей является и для байкальской нерпы «мощным аттрактантом» [15], значительно сокращающим время предварительного сканирования окружающей обстановки. Уже 3 июня залежки стали многочисленными, а 6 июня – массовыми (первый «привал»). Как пра-

<sup>5</sup> Упомянувшийся выше мыс Колокольный в качестве места берегового лежбища как раз ограничивает эту бухту с юга.

<sup>6</sup> Территория Прибайкальского национального парка.

вило, почти все подошедшие животные выходят на лежки, о чем мы судим по небольшой численности оставшихся особей, плавающих вокруг камней в поисках свободного места. В течение дня численность нерп, лежащих «на суше», увеличивается за счет этих особей, они же являются «ротационным фондом».

Тюлени осторожные животные, они постоянно следят за окружающей обстановкой, однако, по нашим наблюдениям, по мере лежания на субстрате время, затрачиваемое каждой особью на сканирование, уменьшается, как и в случае, когда нерпа лежит в составе группы, или когда к особи присоединяются другие звери [23]. В этом отношении нерпа похожа на обыкновенного тюленя *Phoca vitulina*, у которого высокая бдительность сразу после выхода на лежку резко понижалась через 30 минут пребывания на ней, но обычно не до нуля [70].

В поведении байкальской нерпы можно выделить четыре степени беспокойства, подобные таковым у серых тюленей *Halichoerus grypus* [73]: 1) нерпа замечает источник беспокойства, но ограничивается наблюдением; 2) нерпа становится более бдительной, поднимает голову и пристально смотрит на источник беспокойства; 3) сохраняя бдительность, нерпа начинает двигаться в сторону воды (лежащая на краю камня, может «нюхать воду») и 4) нерпа убегает в воду. Два последних паттерна у байкальской нерпы часто сливаются, занимая доли секунды. Многие из байкальских нерп, вылезавших на Камушек, не остаются около уреза воды, как это делает в подобных случаях ладожская нерпа *Pusa hispida ladogensis* [1, 2], а сразу начинают перемещаться на его вершину (удаляясь от края). Мы отметили, что нерпы, занимающие вершину скалы (обычно это особи, вылезшие на нее первыми), лежат намного спокойнее, больше времени тратят на комфортный отдых (сон) и затрачивают заметно меньше времени на сканирование, чем те, кто находится на периферии группы, на краю скалы [22]. В этом случае функция сканирования как бы делегируется особям, выбравшимся на камень последними. Они на самом деле активно осматриваются, однако повышенная внимательность может быть результатом беспокойства, связанного с прибытием новых тюленей и возникновением конкуренции за место [70]. Отдельные особи байкальских нерп могут по 5–8 часов лежать на одном месте, не покидая его [20, 23]. Несомненно, что в отсутствии внешних воздействий продолжительность пребывания на лежке была бы намного больше, подобно тому, как это наблюдается у тихоокеанского обыкновенного тюленя *Phoca vitulina richardii* на острове Сан-Мигель в Калифорнии (от 4,7 до 21,8 часа) [41], или у сайменской кольчатой нерпы *Pusa hispida saimensis* – в среднем ≈6 часов (от 0,2 до >26 часов) [52]. Ларга *Phoca vitulina largha* проводила на берегу ≈16% времени [48], но бюджет времени за-

висел от удаленности лежища от мест кормления – в районах, где на питание тратилось мало времени, тюлени могли оставаться на берегу более длительный период [8].

### Расположение нерп на лежище

Байкальская нерпа образует залежки как на камнях и скалах, выступающих над водой в литоральной зоне, так и на коренном каменистом берегу, но в первую очередь занимает локации, удаленные от берега [20, 22], несмотря на то что на лежищах нерпам практически никто не угрожает (наземные хищники, тем более на островах, отсутствуют). Похожим образом поступают ладожская кольчатая нерпа [1, 2], ларга на о-ве Кунашир [17] и другие виды. Связывают эту модель поведения с антропогенным фактором. На островах, где полностью отсутствует фактор беспокойства, ларга и курильский островной тюлень (*Phoca vitulina kurilensis*) залегают преимущественно на пляжах, но у первой лежища удалены от воды на 1–700 м, а у островного тюленя – на 100–300 м [17]. Тихоокеанские обыкновенные тюлени для залежек также чаще выбирают участки, расположенные дальше от берега, чтобы уменьшить контакт с наземными хищниками [54].

Байкальские нерпы могут создавать на береговых пляжах и на других относительно больших по площади лежищных участках (на том же Камушке) довольно скученные залежки, члены которых нередко находятся в тесном контакте и лежат без преобладающей ориентации в сторону воды [22, 23]. Обыкновенный тюлень *Phoca vitulina* склонен к залеганию небольшими группами, однако, напротив, избегает соприкосновений с соседями (расстояние между телами 0,9 м), стараясь ориентировать тело головой к воде, что способствует индивидуальному бегству в воду [70], а сайменская нерпа залегают поодиночке, редко группами из 2–4 особи [53].

### Места и время залегания

Массовый подход нерп (привал), судя по видеозаписям, случался, как правило, в утренних сумерках (возможно, ночью), поэтому уже в 6 часов на лежище могли лежать сотни полностью обсохших животных, и какое-то количество нерп плавали между камней. Наблюдалась та же картина, что и с первыми группами нерп: большинство животных, составляющих привал, сразу занимали наиболее удобные места, а дальнейшее изменение состава (ротация) и численности залежек происходило за счет животных, которым не хватило мест (а не из-за подхода новых/других нерп «с моря»). Реже привалы наблюдались в дневное время, а не в сумеречно-утреннее. Таким образом, общая численность нерп в залежках в течение дня в целом оставалась в границах, обусловленных численностью групп, составляющих привал. Представленная

на рис. 3 суточная динамика численности зверей на лежбище, несмотря на частые принудительные сходы животных в воду (то есть уходы животных из-за присутствия человека), представляется близкой к естественной (точнее, к наиболее часто наблюдаемой) и, возможно, обусловлена меняющимся уровнем освещенности. В первые дни освоения лежбища (в июне) заполнение лежбища на разных участках происходило похоже, но не одинаково. Особенно это касается утренних часов: на ПФ животных было достоверно больше, чем на ЛФ, что, как уже сказано, мы склонны так же связывать с разной освещенностью этих участков. По мере того как солнце поднималось выше, различие сохранялось, но становилось не достоверным, а после 14 часов вовсе нивелировалось (рис. 3). Похожая суточная активность – увеличение численности животных, залегающих на лежбище, к 11–15 часам – отмечена у других тюленей [32, 41]. Нерпы могут оставаться на своих местах и с наступлением темноты и, скорее всего, могут проводить на лежбище всю ночь, однако это не характерно для вида.

### Численность зверей на лежбище

Как и в другие годы, численность байкальской нерпы на лежбище о-ва Долгий в сезон 2022 года была максимальной сразу после очищения северной части Байкала ото льда (что происходит обычно в июне, а в отдельные годы – в мае), сохранялась относительно большой летом, но к осени резко понижалась [21]. Численность байкальских нерп на лежбищах в пасмурные дни, при тумане, ветре от 2 до 4 баллов и небольшом волнении была значительно меньше, чем в хорошую погоду, а при более сильном ветре и волнении, а также во время дождя и грозы и, возможно, при повышении температуры воды и понижении ее прозрачности из-за развития планктона («омулевая вода») они вовсе не выходили на берег [9, с. 60]. По нашим наблюдениям, туман и умеренный дождь не препятствовали нахождению зверей на лежбище, а феномена «омулевой воды» мы не наблюдали. Зависимость численности тюленей, выходящих на лежбища, и продолжительности их пребывания на берегу от времени суток, от погодных условий (включая волнение и облачность), от характера/топографии лежбищного участка, а у видов, обитающих в морях, – от приливно-отливной динамики, а также от текущего жизненного цикла и физиологического состояния (пищевые миграции, репродукция, линька), возраста и пола животных многократно отмечались на других тюленях [34, 52, 53, 57, 67, 70]. Например, восточно-атлантические обыкновенные тюлени *Phoca vitulina vitulina* оставались на линном лежбище в течение длительного времени [60], но их численность зависела от температуры воздуха, в меньшей мере – от скорости ветра, а в кратковременном масштабе – и от воздействия осадков [33].

Среднесуточная численность нерп, залегающих на ПФ, освещенность которого выше, чем у ЛФ, часто была больше, чем на ЛФ, но различия были статистически достоверными только в первые дни появления нерп на лежбище. Между численностями животных на разных флангах в июне существовала тесная положительная корреляция ( $r = 0,97$ ), а в июле она ослабла ( $r = 0,66$ ), что, вероятно, связано с несколько разными уровнями беспокойства из-за сгонов. Кроме этого, в июле нестабильность (резкие колебания) численности чаще, чем в июне, была обусловлена неблагоприятной погодой: довольно сильное волнение, обычно с ветром, наблюдалось 6 дней (3, 15, 19, 20, 23 и 30 июля); 4 дня (22, 23, 25 и 27 июля) выпадали дожди (периодически ливневые), а 28 июля в 13 часов 20 минут все нерпы ушли с лежбища, испугавшись прошедшей недалеко от берега яхты (рис. 4B), и в этот день на берегу больше не появлялись.

### Восстановительный период

После панического схода всех или почти всех нерп с лежбища за 1 час возвращаются в среднем 38–50% начальной численности. Но и после менее серьезных сгонов на лежбище зачастую возвращается меньше байкальских нерп, чем было, что характерно и для других тюленей. Так, после схода с лежбища тихоокеанских обыкновенных тюленей полного восстановления также не происходило, на лежбище возвращались только 39% особей, остальные тюлени или оставались в воде, или перемещались в другое место, что более вероятно [66]. На репродуктивном береговом лежбище этих тюленей после схода в воду возвращались на берег 34% животных; полное восстановление численности отмечено в 42% случаев (процесс занимал 3–16 минут и продолжался дольше, если источником угрозы были пешие люди) [61]. Наши видеоматериалы и визуальные наблюдения, проведенные непосредственно на лежбищах, свидетельствуют, что если в результате сильного испуга животные панически сходили с лежбища, и в воде не оставалось плавающих нерп («голов»), то, вероятно, они покидали лежбище навсегда, поскольку на лежбищах соседних островов численность зверей заметно не увеличивалась. Мы полагаем, что в отличие, например, от обыкновенного тюленя *Phoca vitulina* в заливе Фанди [69], согнанные байкальские нерпы не переходят на другие острова (по крайней мере в большом числе), и, скорее всего, на опустевшее лежбище позже приходят другие особи. По мнению, выраженному в [28], летом в районе Ушканьих островов нерпы перемещались между тремя островами, на которых есть лежбища, при этом авторы пишут, что колебания численности нерп на разных островах не взаимосвязаны. Примечательно, что после массового схода нерп в воду, на ЛФ, не попадающим в поле зрения туристов со смотровой площадки,

нерпы возвращаются на свои места достоверно быстрее, чем на ПФ. Разную реакцию тюленей, пребывающих на лежбище, можно объяснить топографией лежбища, поскольку угол обзора потенциальных источников угрозы у зверей разный [66].

### Ежегодная сезонная линька

Линька – сложный физиологический процесс и важный период в годовом жизненном цикле тюленей, и любые изменения в поведении животных во время линьки являются сигналом об изменениях в среде обитания. Кроме известных функций волосяного покрова, в том числе таких как «гидродинамические функции и функции упора... при передвижениях на неровных поверхностях твердого субстрата» [18, с. 92], ежегодное обновление волосяного покрова у ластоногих важно по другим причинам. мех взрослых настоящих тюленей на воздухе (вне воды) обеспечивает около 30% теплоизоляции тела (в водной среде не более 5%) [43]. Показана роль волос в экскреции тяжелых металлов на ладожской нерпе [72], а в результате линьки щенков сайменской нерпы с выпадающим волосом они теряют  $\approx 64\%$  ртути от предполагаемого годового воздействия (у взрослых тюленей из-за небольшого удельного веса волос – всего  $\approx 1\%$ ) [49]. Но у многих ластоногих линька довольно энергозатратный процесс, поскольку регенерация волосяного покрова требует повышенной температуры и адекватного кровоснабжения кожно-волосяного покрова (что и достигается при нахождении на берегу). К примеру, скорость метаболизма во время линьки у ларги, кольчатой нерпы *Pusa hispida* и обыкновенного тюленя выше, чем в состоянии покоя вне периода линьки (но у морского зайца *Erignathus barbatus* этого не наблюдалось) [56, 71].

В 1930-х годах процесс линьки в популяции байкальской нерпы был чрезвычайно растянут во времени [9]<sup>7</sup>. Первыми еще до начала ледолома приступали к линьке яловые самки, остальные хорошо упитанные звери линяли на плавающих льдах, а плохо упитанные особи (в том числе выкормившие щенков самки) – на летних лежбищах в конце июня – в июле, иногда в первой половине августа. Численность относительно плохо упитанных особей определяло множество залежек на лежбищах. Более того, возможно, упитанность нерпичьего стада в целом обуславливала время начала и окончания линьки популяции (то есть чем лучше упитанность, тем короче период линьки) [9]. В условиях 1970–1980-х годов линька проходила на льду в мае–июне в течение 15–20 дней, завершаясь на больших плавающих «белых» льдах. В зависимости от погодных условий и физиологического состояния зверей сроки линьки немного смещались, но после 15 июня

линяющих нерп практически не было, а ослабленный волосяной покров, изредка встречающийся у особей в октябре–ноябре, считался патологией [10]. Но и тогда были особи, не успевшие вылинять на льду и завершающие линьку на берегу [11].

В настоящее время у байкальской нерпы незавершенная линька – основной стимул выхода зверей на берег, и, когда нерп не беспокоят, они могут оставаться на лежбище практически весь световой день [21, 24]. Большинство настоящих тюленей в период линьки проводят на лежбищах больше времени, чем после ее завершения. Например, во время линьки (май) сайменская нерпа проводила на лежбищах 34% времени, а небольшие осадки и повышение температуры воздуха не оказывали влияния на ее численность, то после линьки (июнь) время пребывания на берегу сократилось до 23% [52, 53]. Линяющие кольчатые тюлени 20–25% времени проводили на лежбищах, демонстрируя максимальную численность во второй половине дня, но вылинявшие тюлени тратили на это занятие только 17% времени [44, 45]. У серых тюленей причинно-следственной связи линьки с температурой (воздуха или воды) и причины значительного варьирования сроков начала и продолжительности линьки год от года не установлены [62]. Существуют и индивидуальные особенности; в частности, наши видеоматериалы свидетельствуют, что, когда одни особи байкальской нерпы успевают вылинять, другие только приступают к ней [24].

Начало и течение линьки у ластоногих определяют продолжительность светового дня (фотопериод) и количество солнечной радиации [35, 39, 50, 51, 62, 68]. Как сказано, у байкальской нерпы продолжительность солнечной освещенности того или иного лежбищного участка (на одном и том же лежбище), вероятно, влияет на их посещаемость [24, 58], о чем говорит и «типичная» суточная динамика численности нерп на лежбище (см. рис. 3). У линяющей сайменской нерпы численность животных на лежбище достигала пика при 18-часовом световом дне [53], а у кольчатой нерпы, обладающей обширным ареалом, начало сезона линьки варьирует по широте [68]. В арктических морях линька продолжается с середины мая до середины июля (с пиком в июне), в южных широтах пик линьки приходится на конец апреля (балтийский кольчатый тюлень *Pusa hispida botnica*), на начало мая (ладожская кольчатая нерпа) или на середину мая (сайменская нерпа) [53]<sup>8</sup>. К началу линьки нерп оз. Сайма, как правило, освобождается ото льда, и нерпы в среднем в течение 16 дней линяют в наземных условиях (существуют значительные различия между годами) [53]. У южного обитателя – каспийской нерпы *Pusa caspica* – линька занимает  $\approx 45$  дней, причем начина-

<sup>7</sup> В работе Т.М. Иванова календарные даты даны по старому стилю.

<sup>8</sup> Индивидуальная линька у кольчатого тюленя в среднем продолжается 28 дней [71].

ется она сначала у кормящих самок и неполовозрелых особей на льдах (с 10 февраля), а заканчивается в мае (реже – в июне) на островах, где линяют половозрелые самцы и завершают линьку неполовозрелые. Каспийские нерпы проводят много времени вне воды еще до появления явных признаков линьки и плохо питаются, а у взрослых самок отмечены случаи «запоздалой» линьки [4]. Аналогично в максимальных по численности береговых линных залежках тихоокеанского обыкновенного тюленя, обитающего в теплых мексиканских водах, 70–76% особей были в предлинном состоянии (линяющих особей было 22%) [68].

Важно знать и учитывать, что линька тесно скоординирована с другими этапами жизненного цикла, в частности, с репродукцией. Механизм координации у ластиногих сложный и активно изучается, в нем участвуют нервные и эндокринные процессы, которые запускаются при соответствующем сочетании внутренних факторов (биологические часы, физиологическое состояние организма) и внешних сигналов (фотопериод, температурные циклы). Подробнее этот вопрос затрагивается в работе [24]; отметим главное: у взрослых самок период линьки совпадает с периодом имплантации эмбриона, но гормоны, необходимые для роста волос, препятствуют нормальному протеканию эмбриогенеза. Например, уровень эстрогена у самок тюленей начинает повышаться после спаривания и когда эмбрион начинает развиваться, но повышенная концентрация эстрогена (как и кортизола и тестостерона у самцов) подавляет начало линьки, препятствуя регенерации волос [37]. Чтобы развести эти процессы во времени, существует эмбриональная пауза [18, с. 90], но чрезмерно затянувшаяся линька может привести к серьезным негативным последствиям – от нарушения процесса имплантации бластоциста в слизистую оболочку матки до резорбции эмбрионов на ранних стадиях развития, как это наблюдалось в 1981 году [18, с. 88–89], а также к различным кожным патологиям неизвестной этимологии, часто наблюдаемым в последние годы [21].

В аспекте нашей темы анализ публикаций [1, 2, 16, 20, 30, 45, 53] позволяет сделать два важных вывода. 1) Береговые лежбища разных видов настоящих тюленей всегда расположены в определенных географических точках, очевидно, обеспечивающих безопасность и удовлетворение физиологических потребностей вида. Новые (до этого не существующие) лежбища у ластиногих возникают крайне редко, но, когда-то возникнув, лежбища, не перемещаясь, например, вдоль береговой линии, существуют десятки и сотни лет, если даже, на взгляд человека, условия соседнего участка ничем не отличаются от лежбищного. 2) Многие виды тюленей демонстрируют высокую степень привязанности к местам линьки, используя одни и те же лежбища из года в год.

Судя по имеющимся литературным данным и нашим наблюдениям, байкальская нерпа поступает так же. Отметим, что моржи и некоторые ушастые тюлени в случаях наличия тесного соседства с человеком могут образовывать залежки в новых локациях (не используемых ранее) [5, 12]<sup>9</sup>.

### Лежбища байкальской нерпы

До строительства Кругобайкальской железной дороги (КБЖД) были известны две локации береговых лежбищ: утес Колокольный и Ушканьи острова<sup>10</sup> [7]. По словам Витковского, к концу июня нерпа со всего Байкала собиралась в этих двух пунктах, где вылезала на берег и камни в течение всего июля, хотя небольшие стада встречались в августе и даже в сентябре. По А.А. Коротневу, летом тюлени посещали юго-западный берег озера (от пос. Култук до истока р. Ангары), встречались на северной оконечности о-ва Ольхона, а также, судя по контексту, на п-ове Святой Нос и на Ушканьих островах [13]<sup>11</sup>. После строительства КБЖД тюлени перестали посещать лежбища в южной части озера, а их численность сократилась настолько, что местные нерповики (из с. Култук и др.) стали отправляться на промысел за сотни километров в северную часть озера [9]. З. Сватош полагал, что нерпы выходят на берег в определенных местах на северо-восточном берегу (мысы Орловый, Зыряновский, Инденский, Понгонье, Турали, Фролова и Ая), а также на Ушканьих островах, о-ве Ольхон и на мысу Колокольный [25]. Т.М. Иванов, перечислив 26 лежбищ, указал, что в результате того, что на них регулярно добывали животных, девять лежбищ перешли в разряд «отмерших» (нерпы перестали их использовать), а два стали «отмирающими» (нерпы изредка *посещали лежбища* без выхода животных на лежку) [9, с. 52]. Кроме того, «лет 30–40 назад летом нерпа выходила на лежку не только на прибрежные выступающие из воды камни, но и на самые берега материка и островов, образуя огромные по количеству особей залежки» [9, с. 62], но во времена исследователя выходы нерп на берег стали редким явлением. В 1960–1980 годах на Байкале оставалось всего 5 регулярно (ежегодно) посещаемых<sup>12</sup> и десяток слабо посещаемых (не каждый год) лежбищ [18].

В силу геоморфологических особенностей котловины оз. Байкал мелководная прибрежная область не характерна для озера, и вдоль береговой линии «сухих»

<sup>9</sup> Однако поведение моржей и ушастых тюленей сравнивать с поведением настоящих тюленей не корректно, и мы избегаем этого.

<sup>10</sup> Местоположение мыса Колокольный указано ошибочно – он расположен в 90 км севернее пос. Листвянка.

<sup>11</sup> О северной части озера у Витковского и Коротнева информации, по видимому, не было.

<sup>12</sup> Несколько лежбищных участков на Ушканьих островах считались за одно лежбище; полный список известных лежбищ с координатами приведен в табл. 1 [20].

локаций, подходящих для залегания тюленей, немного [20], к тому же их «вместимость» зависит от уровня воды, сезонные колебания которого превышают 1 м. На восточном и юго-восточном берегах действующих лежбищ давно нет по причине высокой освоенности берега людьми. На юго-западном берегу (Иркутская сторона озера) по итогам наших обследований, проведенных в 2020–2022 годах, действующих лежбищ также нет, и вряд ли таковые могут возникнуть в будущем ввиду высокой интенсивности освоения берега людьми, а когда-то существующие лежбища в районе мыса Колокольный в бухте Песчаная давно не функционируют. На северо-западном берегу, возможно, периодически функционирует лежбище около устья р. Ледяной (данные 1990-х годов), другие лежбища, в частности, в районе мыса Котельниковского, также давно не посещаются нерпами по той же причине, что указана выше. Основные локации, где еще можно увидеть залежки байкальской нерпы в настоящее время, расположены на северо-восточном берегу и, возможно, в двух локациях на «морской» стороне п-ова Святой Нос. По некоторым данным, периодически залежки нерп возникают на двух-трех островах в Малом море, но только до тех пор, пока не начинается активная фаза туристического сезона – в конце мая и начале июня (на берегах Малого моря много туристических баз).

В августе 2020 года мы обнаружили около 20 локаций на восточном берегу о-ва Ольхон, где одновременно залегало около 1000 нерп. Причиной возникновения этих залежек мы считаем образование огромного числа животных, которым понадобились береговые условия для завершения линьки в связи с критически ранним исчезновением льда весной 2020 года [58]. По нашим данным, в 2021 и 2022 годах, когда ледовый режим был относительно обычным, эти локации пустовали (в августе). Их нет в перечне известных береговых лежбищ, но, упоминая о-в Ольхон, ни один источник не конкретизирует, где именно некогда существовали лежбища на этом острове, поэтому возможно, что в отдельные годы, когда у нерп увеличивается потребность в береговых лежбищах, они «вспоминают» подзабытые старые лежбища [58]. Примечательно, что эти лежбища обнаружены именно на острове, как и главные действующие береговые лежбища нерпы на Малых Ушканьих островах (географически расположенных ближе к центральной части озера на границе северной и южной частей Байкала).

### Антропогенный фактор

Любое взаимодействие тюленей с человеком кончается либо смертью тюленя (при охоте), либо их уходом с лежки (со льда или с берега), что нарушает модель поведения зверей, а в крайних случаях – приводит к более серьезным физиологическим негативным последствиям. Некоторые виды тюленей, обитающие

в высоко урбанизированной местности, вынуждены выходить на берег преимущественно в ночное время суток, как полагают, чтобы минимизировать «общение» с человеком, поскольку активность людей ночью спадает [38, 44, 45, 47]. Так поступают обыкновенные тюлени [38, 47]. Кроме того, обыкновенные тюлени в августе и сентябре в местности, подвергаемой регулярному беспокойству со стороны человека (рыболовство, марикультура, рекреация и т. д.), предпочитали использовать лежбища в ночное время, но в октябре–ноябре, когда уровень антропогенного воздействия уменьшался, они переходили на типичный суточный образ жизни с наибольшей вероятностью появления на лежбище в полдень и во второй половине дня [47]. Линяющие кольчатые тюлени, которым пребывание на лежбище необходимо по физиологическим причинам, проводили на берегу значительную часть дня, но вылинявшие тюлени предпочитали выходить на берег ночью [44, 45]. Байкальские нерпы, как линяющие, так и вылинявшие, посещают береговые лежбища в дневное время суток, изредка оставаясь на камнях на ночь [20, 22], что, если исходить из приведенных фактов, можно расценивать так, что уровень антропогенной нагрузки еще не достиг критических значений, приводящих к радикальным изменениям поведения зверей. Однако отметим, что пиковую численность балтийских серых тюленей *Halichoerus grypus*, отмечаемую на лежбищах в ночное время, связывают не с влиянием человека, а с режимом питания [65], а кольчатые тюлени, обитающие в водах Гренландии, на лежбищах не проявляют никакого циркадного ритма в своем поведении [42, 64].

Тем не менее, антропогенное воздействие на байкальскую нерпу на лежбище о-ва Долгий было очевидным и регулярным. Из наблюдений, приведенных выше, понятно, что основной причиной кратного изменения численности нерп на лежбище в течение дня является антропогенный фактор, особенно действующий на фоне неблагоприятных погодных условий, главным образом в виде волнения. Практически все резкие «провалы» в графике (рис. 2) обусловлены прямыми сгонами нерп с лежбищных участков и отражают восстановительный период (процесс возвращения нерп на лежбище), который может занимать от нескольких минут до нескольких часов, а случается, что нерпы покидают лежбище на день-два.

Движение водного транспорта (рис. 5), экскурсионные маршруты и экологические тропы, затрагивающие береговую линию, «дикий» туризм – все это увеличивает антропогенную нагрузку на популяцию байкальской нерпы в очень важный период ее жизни. В литературе отсутствуют сведения о последствиях, возникающих у байкальской нерпы в результате действий человека, но на других видах тюленей этот вопрос всесторонне изучается [1, 2, 36, 41, 53, 63], что





**Рис. 5.** Примеры прохождения судов в непосредственной близости от лежбищ: А – туристическое судно на базе «Ярославца» (проект ПР 376) у о-ва Круглый; В – яхта (в кружке) у о-ва Долгий; С – туристическое судно на базе ПТС-150 (стоп-кадры 30.08.2021, 28.07.2022 и 04.08.2021, соответственно)



**Рис. 6.** «Нерпа-центр» на о-ве Долгий, начало тропы и смотровая площадка для туристов, оборудованная на лежбище, за которым ведется видеонаблюдение (рис. 1; фото Е.А. Петрова, август 2022 года)

говорит об актуальности темы. Самым первым последствием сгонов байкальской нерпы с лежбищ является сокращение численности и времени пребывания нерп в среде, которой они отдают предпочтение в данный период времени, что безусловно нарушает не только естественное поведение тюленей (вместо отдыха на суше животные оказываются в воде), но влияет и на нормальное протекание физиологических процессов. Но вред от сгонов может быть многосторонним, и, скорее всего, о каких-то его проявлениях мы можем только догадываться (например, о возникновении психологического или физиологического стресса). Но очевидно, что, во-первых, сокращается время, проводимое линяющим животным на лежбище в оптимальных условиях для регенерации шерсти, что удлиняет период линьки и может иметь негативные последствия, например, для здоровья тюленей; во-вторых, неоднократное принуждение животных уходить в холодную воду при высокой температуре их кожи приводит к повышенным тратам энергии [55, 56]; в-третьих, частые массовые сгоны релаксирующих животных (в том числе не линяющих) нарушают их суточный ритм и в целом влияют на поведение, а в критических случаях могут привести к временной потере адекватной среды обитания. Наконец, постоянное беспокойство животных на протяжении нескольких сезонов приводит к тому, что животные перестают посещать излишне беспокойную локацию вообще. Именно это случилось на Большом Ушканьем острове в результате появления там метеостанции [18].

При оценке интенсивности антропогенного воздействия надо иметь в виду, что, если потревоженные тюлени покинули лежбище, но вскоре на нем появилось такое же или большее количество особей, это не дает оснований для вывода о незначительном эффекте антропогенного фактора [31], поскольку мы не знаем, какие именно особи вернулись. Этот пробел в наших знаниях затрудняет оценку антропогенного влияния.

Популяция байкальской нерпы, кроме своей очевидной уникальности и эндемизма, является привлекательным рекреационным ресурсом, чему способствуют пространственная и временная предсказуемость местоположения и активности, относительная доступность для наблюдения в течение теплого периода года, относительная терпимость к вторжению человека. Наблюдение за тюленями в естественной среде приобретает все большую популярность, и редко кто из туристов, побывавших в северной части Байкала, не посетил Ушканьи острова. Острова находятся на территории подконтрольной ФГБУ «Заповедное Подлеоморье», на о-ве Долгий сооружен так называемый «Центр Нерпы», от которого тропа (протяженностью  $\approx 1$  км) ведет к лежбищу через остров. Перед самим лежбищным участком построена стена с отверстиями для наблюдения и фотосъемок, за которой и должны укрывать-

ся посетители (рис. 5). Попасть на остров, разумеется, можно только водным транспортом, но приехать может кто угодно (посещение платное). Навигация на Байкале начинается с мая, но самый большой поток туристов бывает в июне и особенно в июле и августе.

Посетители о-ва Долгий явно являлись фактором беспокойства, который звери, очевидно, расценивают как источник угрозы. Самой обычной реакцией нерп, находящихся на лежбище, на что-то постороннее (запах, звук или визуальный образ) является повышение уровня бдительности: нерпа поднимает голову, прихихивается и смотрит в сторону предполагаемого источника беспокойства (состояние настороженности). Этот паттерн поведения, характерный для многих тюленей, у байкальской нерпы продолжается несколько секунд. Посчитав сигнал опасным, нерпы стремительно бросаются в воду; за первыми, как правило, следуют другие участники залежки (нередко буквально по принципу «делай, как я») – начинается панический массовый сход тюленей в воду. Таким образом, в данном случае самые наглядные и очевидные последствия общения человека с тюленями – это нарушение естественной динамики численности зверей на лежбище и вынуждение зверей совершать непреднамеренные действия, вносить коррективы в естественное поведение. Связать число туристов с численностью животных на лежбище по имеющимся у нас данным для больших периодов трудно – эти величины зависимы только в пределах небольших отрезков времени (по схеме: пришли люди – согнали нерп – неполное восстановление численности – пришли люди и т. д.), но все же в целом в июне они имели слабую отрицательную корреляцию (на ПФ  $r = -0,19$ , а на ЛФ  $r = -0,16$ ). В июле на ПФ корреляции не было ( $r = 0,08$ ), а на ЛФ отмечена слабая положительная корреляция ( $r = 0,26$ ), что мы связываем с эффектом большого числа ненастных дней (в июне практически все дни была хорошая погода): в нечастые погожие дни интересы нерп и людей совпадали – животные активно выходили на берег, туристы – посещали остров (рис. 6).

Экспериментально показано, что после лишения вылинявших обыкновенных тюленей возможности выбираться на твердый субстрат (что в нашем случае близко к ситуации регулярных сгонов) тюлени компенсируют около  $\frac{1}{2}$  потерянного времени нахождения на суше путем увеличения времени пребывания на лежбище сразу после возобновления доступа к нему. При этом у тюленей менялся даже суточный ритм: до опыта они активно вылезали на сушу преимущественно в ночное время, а во время компенсации предпочитали светлое время суток [33].

Однако в поведении байкальской нерпы ничего подобного мы не наблюдали. В зависимости от интенсивности (силы) поступившего сигнала тревоги в воду может уйти то или иное количество нерп, в крайнем



**Рис. 7.** Самые большие на Байкале круизный лайнер «Империя» и катамаран «Галсан» (на вкладке) доставили на о-в Долгий несколько десятков туристов (на вкладке высадка людей) (фото Е.А. Петрова, август 2022 года)



**Рис. 8.** Пример самого «невинного» влияния человека на нерп (А, В, С) – популярный у туристов переход на лодках вдоль восточного берега; нет сомнений, что при приближении лодок животные сошли в воду (фото А. Андрюхиной, [www.vpoxod.ru](http://www.vpoxod.ru)); круизный лайнер «Николай Ерошенко» и другие суда, доставившие туристов в губу Фролиха (D) (фото Е.А. Петрова, 19 августа 2022 года)

случае сходят абсолютно все лежащие нерпы (в нашем случае до 300–400 особей). Если сошла относительно небольшая часть животных, то они довольно быстро возвращаются на свои (?) места, но обычно их оказывается меньше, чем было до схода. После массового схода нерпы могут уйти «в море» и не возвращаться несколько часов, в некоторых случаях – дней<sup>13</sup>, что можно заметить по рис. 2.

Прохождение лодок, катеров и других плавательных средств поблизости от лежбища (рис. 7) в 90% случаев приводит к такому же результату – сходу животных в воду. Нередко нерпы покидают район лежбища надолго, а конкретные особи, возможно, навсегда. Именно такую картину мы наблюдали в августе 2021 года, когда, обследуя береговую линию о-ва Ольхон, вместо предполагаемых береговых залежек обнаружили 6 лодок рыбаков, занимающихся снятием мелкочаеистых сетей (браконьерством), и головы нерп, плавающих недалеко от берега (предположительно согнанных с лежбищ). Проблема взаимодействия «нерпа–водный транспорт» особенно актуальна для восточного берега северного Байкала, где исторически расположены береговые лежбища. Для примера: за 18–19 августа 2022 года в районе губ Фролиха (рис. 8), Аяя и Хакусы мы отметили 9 лодок и 10 более крупных судов, включая круизные лайнеры, и не заметили ни одной нерпы даже на плаву.

Как сказано, оценок влияния водного транспорта на байкальскую нерпу нет, и, соответственно, нет указаний, как подойти к лежащим нерпам, чтобы не вызывать у них беспокойства и, конечно, не допускать их схода в воду (если не считать простых рекомендаций по сивучу [6]). Наш опыт показывает, что приближение к лежащим на берегу (камнях) нерпам на лодке с подвесным мотором будет тем успешнее, чем тише будет работать двигатель (не на полных оборотах) и при отсутствии его «перегазовок», то есть – чем медленнее будет двигаться лодка и постепеннее приближаться к животным (при этом надо внимательно следить за реакцией животных). При движении вдоль берега нерпы подпустят лодку ближе, чем если к залежке приближаться со стороны открытой воды. Нерпы в составе относительно массовых залежек (десятки особей), прежде чем уйти в воду, подпускают лодку ближе (примерно на 60–80 м), чем одиночные особи, лежащие на камнях. Необходимо учитывать направление ветра: если ветер (даже слабый) дует от вас на животных, приблизиться к ним даже на 150–200 м не получится. На Байкале не практикуют приближение к лежбищам с воды с целью наблюдения за нерпами, однако такие факты случаются. Большую угрозу несут лодки рыбаков и туристов, обычно следующих вдоль берегов, поскольку их вла-

дельцы не озадачиваются охраной нерпы на береговых лежбищах, если вообще знают о такой проблеме. Как правило, люди, путешествующие вдоль берегов озера на лодках, байдарках и катамаранах, не преминут подойти к лежащим на камнях нерпам как можно ближе, если вовремя заметят таковых. Ладожская нерпа не покидает свои места на удаленных лудах в случае прохода моторного катера на расстоянии 300–400 м, а звери, лежащие на лудах, расположенных на расстоянии от 20 до 100 м от берега, редко реагируют на перемещения людей в подлеске<sup>14</sup>, но с береговых залежек в аналогичных случаях происходят массовые сходы тюленей [1, 3]. В 62% случаев одиночные линяющие сайменские кольчатые нерпы настораживались при приближении лодки в среднем на расстояние 240 м (30–600 м), а в 25% случаев – уходили в воду (при сокращении расстояния до 146 м (30–500 м)). Такое поведение объясняют привыканием к человеку – некоторые лежбища расположены в нескольких сотнях метров от строений [52]. На репродуктивном береговом лежбище в устье р. Пунта-Банда (Мексика) тихоокеанских обыкновенных тюленей беспокоили 0,58–0,81 раза в час. Основными источниками беспокойства признаны наземный транспорт и люди, попадающие в район лежбища пешком (рыболовы и т. п.)<sup>15</sup>, при этом уход животных с суши имеет большие негативные последствия, чем последствия испуга в воде (в силу большой энергетической стоимости передвижения животных по суше) [61], с чем трудно не согласиться ввиду того, каких усилий требуется байкальской нерпе, чтобы быстро покинуть коренной берег. Тюлени покидали лежбища, когда расстояние до источника опасности (лодка) сокращалось до <100 м, но звери сходили в воду при остановке и изменении направления движения лодки и характера подхода [61]. По другим данным, те же тюлени покидали лежбище при приближении моторной лодки на расстояние 28–260 м, но при повторных попытках приблизиться к лежбищу тюлени подпускали лодку ближе [66]. На другом лежбище обыкновенных тюленей беспокоили в течение 71% времени (главным образом люди в каноэ, а не лодки, пешеходы или самолеты) [29]. Наиболее сильная реакция наблюдалась при подходе байдарок-каноэ – в 86% случаев тюлени уходили в воду (при подходе моторных лодок и парусников, соответственно, в 74 и 0%) [40]. В островной колонии серого тюленя на о-ве Бласкет (Ирландия) звери начинали реагировать повышением бдительности и сходом части животных в воду при подходе судна на расстояние

<sup>14</sup> В то же время выход человека на берег напротив луды приводил к массовому сходу животных в воду.

<sup>15</sup> Сравнивали источники беспокойства: моторные небольшие лодки и водные мотоциклы, безмоторные судна (байдарки и др.), наземные транспортные средства (мотоциклы и грузовики), шум, создаваемый самолетами, автомобильными сигнализациями и грузовиками, и люди-«пешеходы».

<sup>13</sup> Если быть точным, то мы не знаем, возвращаются ли те особи, которые были согнаны, или приходят другие тюлени (особенно во втором случае).

до 500 м, а также на присутствие туристов на пляже [67]. На побережье Южного Девона (Великобритания) наибольшее беспокойство серым тюленям доставляли байдарки и частные моторные лодки, а расстояние до животных играло главную роль в развитии их реакции. На дистанции 50–100 м у  $\approx 62\%$  тюленей повышалась бдительность, 15% начинали перемещаться со своих мест, а 11% особой устремлялись в воду. При приближении на дистанцию 5–25 м 97% тюленей проявляли повышенную бдительность, а 65% животных уходили в воду [36].

По сравнению с серым тюленем байкальская нерпа, несомненно, более осторожная: говорить, что нерпы подпустят лодку на 5–25 м, не приходится<sup>16</sup>, однако благодаря отсутствию наземных хищников в обозримом прошлом байкальская нерпа, возможно, все же менее осторожная, чем некоторые близкородственные виды. Мы привели лишь несколько ссылок, но исследования реакции тюленей на движение судов (имеются в виду любые плавательные средства – от каное до круизных лайнеров) проведены на многих видах [31], в том числе на дальневосточных видах настоящих тюленей [19]. Нередко такие исследования имеют решающее значение при разработке рекомендаций по устойчивому землепользованию и туризму [52].

Добавим, что флот, задействованный на озере Байкал, достаточно многочисленный. В 2021 году на учете в Восточно-Сибирском филиале Российского речного регистра стояло 293 судна разных типов (по назначению). Нас больше интересуют развозные и прогулочные (в нашей терминологии «туристические») суда – главные источники беспокойства животных на береговых лежбищах – таких судов 115 шт. (в 2020 году было 123). Но на учете стоят еще 153 судна (было 188), отнесенных к «другим» (каким?!). При этом 155 судов находятся в личном пользовании, а 97 принадлежат коммерческим организациям. Наконец, в 2021 году на акватории озера Байкал зарегистрированы 2388 маломерных судов (по Иркутской области – 2176, по Республике Бурятия – 212)<sup>17</sup>.

Таким образом, всего нагляднее и ошутимее на характер и интенсивность использования береговых лежбищ байкальской нерпой оказывают факторы антропогенной природы, даже если лежбища находятся на особо охраняемых природных территориях. В связи с этим становится понятной необходимость раз-

<sup>16</sup> При подкрадывании к нерпам, лежащим на плавающей льдине, охотники-нерповщики на лодке (без мотора), оборудованной маскировочным белым парусом, подплывали к ним на расстояние выстрела (25–50 м), а к линяющим животным можно подойти совсем близко (и даже поймать нерпу руками).

<sup>17</sup> К маломерным судам относятся суда длиной до 20 м вместимостью до 12 человек (Кодекс внутреннего водного транспорта Российской Федерации от 07.03.2001 № 24-ФЗ) (Государственный доклад «О состоянии озера Байкал и мерах по его охране в 2021 году». – Иркутск: ФГБУН Институт географии им. В.Б. Сочавы СО РАН, 2022. 370 с.).

работки дополнительных природоохранных мер для всех известных локаций, где расположены лежбища, так как все они вполне доступны и подвержены фактору беспокойства со стороны человека. Защита среды обитания – один из наиболее важных приоритетов сохранения биоразнообразия, особенно в условиях развивающегося туристического бизнеса. Под защитой мы понимаем не только сохранение соответствующих ландшафтов в первозданном виде, как правило, весьма хрупких и легкоранимых, но и их защиту от чрезмерного, часто потребительского наплыва людей. Единых правил упорядочения деятельности человека в области «нерпичьего» туризма не существует, они должны разрабатываться с учетом поведенческих реакций каждого конкретного вида тюленей, однако опыт зарубежных коллег свидетельствует, что эффективное управление требует комбинированного подхода к обучению и правоприменению [36]. Приведем некоторые наши рекомендации.

Лежбища морских млекопитающих относятся к пространствам строгого режима ограничений хозяйственной деятельности («зоны полного покоя»)<sup>18</sup>, поэтому прежде всего следует установить точные границы всех существующих лежбищ, в первую очередь, на северо-восточном берегу озера Байкал (включая буферные зоны с обеих сторон лежбищного участка шириной 500 м) и на Ушканьих островах, и обозначить их на местности предупредительными баннерами. Свободное посещение упомянутых лежбищ и какая-либо деятельность (включая рыболовство и рекреацию) в границах лежбищ и на прилегающей акватории в радиусе 3 км должны быть запрещены. Необходимо не допускать пересечения границы лежбища или создания каких-либо воздействий (например, проникновение домашних животных, включая собак, за границы зон полного покоя), которые могут ощущаться тюленями, если бы животные находились на границе зоны полного покоя, в том числе приближаться к границе с наветренной стороны или в штиль на расстояние ближе чем 500 м. Исходя из нашего опыта применения БПЛА при оценке численности зверей на Ушканьих островах следует также запретить полеты беспилотных летательных аппаратов над лежбищами ниже 200 м.

Для удовлетворения потребностей любителей природы официальное посещение береговых лежбищ в настоящее время допускается только в одном месте (северо-западный мыс о-ва Долгий архипелага Ушканьи острова, 53.86 N, 108.71 E). Эту практику можно сохранить с учетом следующих требований. Посещения должны быть в составе групп (численностью не более 10 человек), в сопровождении сотрудника За-

<sup>18</sup> Использованы некоторые материалы файла FRPT6rules\_7 Вода и жизнь: сборник проектов нормативных актов и комментариев к ним. М.: МИРМОС (Московская инициатива в развитие международного права окружающей среды), 2008. 307 с.

байкальского национального парка; экскурсии без сопроводительного лица от национального парка, равно как со «своим» экскурсоводом, не допускаются. Штатные работники учреждения, в обязанности которых входит охрана лежбища байкальской нерпы и проведение экскурсий, должны быть достаточно эрудированными, чтобы перед экскурсией не только проводить инструктаж о правилах поведения на лежбище, но и доносить до посетителей базовые сведения по экологии и биологии тюленей. В инструкцию наряду с другими должны быть включены требования запретительного характера. Например, чтобы не допускать схода нерп в воду, немедленно прерывать (прекращать) визуальный контакт человека с тюленями на лежбище, если животное проявляет признаки беспокойства или тревожности. Важно не допускать перемещения туристов в ту или иную сторону от смотровой площадки, чтобы не беспокоить животных, залегающих вне поля зрения с площадки.

Прежде чем требовать выполнения правил поведения туристов в районе лежбищ, необходимо их проинформировать об этих правилах. С этой целью, кроме прочего, начиная с буферных зон перед всеми лежбищами и особенно лежбищами, расположенными на северо-восточном берегу Байкала, и на границах самих лежбищ полезно разместить консультационные (а не запретительные) знаки (баннеры), напоминающие о недопустимых действиях посетителей [61]. На баннерах должно быть предоставлено простое научное объяснение потенциального негативного воздействия туризма на популяцию байкальской нерпы и в целом на экосистему оз. Байкал. Показано, что туристы, осведомленные о своем потенциальном воздействии на дикую природу, в целом поддерживают охранные меры и при посещении лежбищ тюленей ведут себя более адекватным образом [36].

Транспортные средства (суда, катера, лодки), доставляющие туристов, должны соблюдать скоростной режим при приближении к берегу в месте начала экскурсии и иметь разрешительные документы (от ФГБУ «Заповедное Подлеморье»). К берегу плавсредства должны подходить на малом ходу, не издавая никаких звуковых сигналов. В случае невозможности подхода непосредственно к берегу судно остается в прилегающей акватории без отдачи якоря, двигатель должен находиться в нейтральном состоянии или быть выключен в течение всего времени остановки судна. Туристы доставляются на берег лодками (тихим ходом или на веслах). Вокруг Ушканьих островов, равно как и мимо установленных локаций береговых лежбищ на северо-восточном берегу Байкала, возможен транзитный проход судов на расстоянии не менее 3 км от берега (независимо от того, присутствуют ли животные на лежбище в момент прохода). При этом судно не должно резко или периодически менять направление дви-

жения, за исключением аварийных ситуаций; капитан судна, вынужденно проходящего на расстоянии менее 1 км от лежбища (независимо, замечены на нем тюлени или нет), должен принять меры, чтобы судно шло с постоянной (минимальной) скоростью, пока расстояние не увеличится до 3 км. Стоянка каких-либо судов в 3-километровой прибрежной зоне вокруг Ушканьих островов должна быть запрещена, за исключением судов, застигнутых штормом и отстаивающихся в бухте Пещерка Большого Ушканьего острова.

Чтобы минимизировать ухудшение экологической обстановки и при этом обеспечить достижение устойчивого развития «тюленьего» туризма, необходимо определить и установить экологическую, природную емкость лежбищ (с учетом оптимальной интенсивности посещения того или иного природного объекта людьми), и сформулировать самые строгие нормы контроля их соблюдения на практике. Охранные мероприятия необходимо совмещать с экологическим просвещением в вопросах биологии тюленей, их важной роли в экосистеме Байкала и негативных последствиях нарушения естественного поведения животных. Люди должны знать, как подойти к животным, не вызывая беспокойства, как распознать момент, когда тюлени замечают что-то неладное, как в этом случае вести себя, как отступить (уйти) с места наблюдения на безопасное место и т. д. Более глубокое понимание поведения тюленей снизит уровень непреднамеренного нарушения повседневной деятельности животных. Повышение осведомленности посредством обучения и обмена информацией необходимо не только в среде туристов и различных заинтересованных сторон, но и среди местных жителей. Привлечение большего числа местных жителей к мероприятиям по сохранению мест обитания нерпы (а возможно, и к их мониторингу) может помочь смягчить конфликты, связанные с сохранением тюленей и развитием туризма. В идеале нужно интегрировать традиционную культуру коренных народов и местных жителей в индустрию туризма, чтобы эти люди были основной движущей силой хорошо организованного туризма в своем регионе.

В связи с растущим интересом к экотуризму и интенсификации рекреационной деятельности на берегах оз. Байкал необходимо получить более полные знания о расположенных по другим берегам озера местах выхода на берег тюленей, чтобы улучшить защиту популяции.

Наконец, отметим еще одну потенциальную угрозу природно-антропогенного генезиса. В литературе появились прогнозы о понижении уровня воды в крупных озерах (включая оз. Байкал) в связи с повышением температуры воды и испарением. В Каспийском море такая перспектива признана «смертоносной опасностью» (наряду с землетрясениями), которая приведет к потере высокопродуктивного и сезонно покрытого

льдом северного Каспийского шельфа и серьезно повлияет на уникальную экосистему озера, в том числе на каспийского тюленя [46, 59]. В докладе «The effects of climate change on the Caspian seal (*Pusa capsica*)» на 5-й Международной конференции «Океанология Персидского залива» (г. Тегеран, Исламская Республика Иран, 24–25 января 2022 года) Абдолрассул Агджу с коллегами высказали опасение, что с понижением уровня воды и потерей замерзающего мелководья на Северном Каспии каспийскому тюленю, чтобы выжить, придется в большей мере использовать берег. Трудно сказать, насколько эта угроза актуальна для холодноводного Байкала, но антропогенное влияние на уровень воды в озере – вполне реальная угроза. Например, планируемое строительство гидроузлов на р. Селенге в Монголии приведет не только к уменьшению речного стока, но и к трудно прогнозируемым экологическим последствиям, которые в итоге коснутся и высшего звена трофической цепи – байкальской нерпы.

### Заключение

На примере функционирования одного из главных береговых лежбищ байкальской нерпы, расположенном на о-ве Долгий (архипелаг Ушканьи острова) мы продемонстрировали наличие серьезного влияния человека на залегающих зверей. Проявляется оно в повышенном факторе беспокойства. Присутствие людей приводит к преждевременному, принудительному сходу животных с субстрата в воду, что в кратковременном масштабе времени нарушает их естественное поведение: звери не по своей воле покидают адекватную среду обитания, их численность на лежбище уменьшается (не все согнанные особи возвращаются на свои места), иногда падая до нуля; нарушается суточная динамика численности залегающих нерп; у линяющих особей затягивается процесс смены волосяного покрова, что, в свою очередь, в более отдаленном масштабе времени может иметь серьезные последствия.

У байкальской нерпы в прошлом было много береговых лежбищ в географически строго определенных местах, отвечающих комплексу факторов, специфичных для данного вида; при этом точные критерии выбора мест для залежек нам неизвестны. Однако в настоящее время число локаций, используемых нерпой для формирования залежек (лежбищ), сократилось до минимума. Наше исследование показало, что на данный момент действующие (регулярно посещаемые) лежбища сохранились практически только на Ушканьих островах. Лежбища, существующие в прошлом на северо-восточном берегу, на восточной стороне о-ва Ольхон и на двух-трех островах в проливе Малое море, используются нерпой спорадически, поскольку подвергаются значительному антропогенному воздействию. Между тем, заметная часть популяции (тысячи особей) ежегодно нуждается в лежбищах, и по мере

ухудшения ледового режима на озере в связи с глобальным потеплением востребованность в них у нерп увеличивается. Поэтому важно сохранить оставшиеся лежбища. Назрела необходимость разработать природоохранные меры для всех локаций береговых лежбищ и правила поведения туристов при посещении лежбищ и требовать их выполнения. Настоящая работа дает полезную информацию для разработки руководящих принципов сохранения популяции байкальской нерпы, руководств по коммерческому туризму и владельцам плавательных средств в аспекте смягчения воздействия человека на байкальскую нерпу. В частности, необходимо учитывать такие моменты в поведении байкальской нерпы, как многолетнюю привязанность зверей к определенным локациям и неспособность к созданию новых лежбищ, их осторожность и пугливость (включая неполное возвращение испуганных нерп на свои места), а также последствия чрезвычайного фактора беспокойства, упомянутые выше.

Неразумное развитие туризма обязательно окажет негативное воздействие на среду обитания байкальской нерпы в летний период, что в свою очередь нарушит естественное поведение тюленей и может привести к более серьезным последствиям. В относительно недалекой перспективе, судя по прогнозам, берег может стать местом воспроизводства популяции (в связи с критическими изменениями ледового режима).

Необходимо наладить изучение поведения тюленей на лежбищах, испытывающих незначительную антропогенную нагрузку, поскольку эти знания улучшат наше понимание того, как тюлени и люди могут жить в одной среде, как обеспечить устойчивое сосуществование эндемичного пресноводного тюленя, поистине уникального вида уже по географии обитания – в центре Азии за тысячи километров от морских водоемов. Развитие туризма и другой деятельности человека на берегах оз. Байкал должно учитывать интересы и потребности байкальской нерпы.

**Благодарности.** Авторы благодарят команду научно-исследовательского судна «Профессор А.А. Тресков» за добросовестную работу во время проведения экспедиционных рейсов и помощь в сборе первичных данных об антропогенной нагрузке.

**Финансирование работы.** Работа выполнена в рамках бюджетной темы № 121032900077-4 «Экологическая диагностика изменений некоторых элементов биогеоценозов территории Восточной Сибири».

**Соблюдение этических норм.** Настоящая статья не содержит результаты исследований с участием людей или животных в качестве объектов эксперимента. Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

## Литература

## Список русскоязычной литературы

1. Агафонова ЕВ, Казакова АА, Соколовская МВ, Шахназарова ВЮ. Характер размещения ладожской кольчатой нерпы (*Phoca hispida ladogensis*) на местах летних релаксационных залежек. В кн.: Морские млекопитающие Голарктики. Одесса; 2008. С. 30-3.
2. Агафонова ЕВ, Соколовская МВ. Особенности размещения летних залежек ладожской кольчатой нерпы (*Pusa hispida ladogensis*) и численность животных на них в Шхерном районе и на островах Валаамского архипелага. Динамика популяций охотничьих животных Северной Европы. Тезисы докладов. VII Международный симпозиум 24–28 сентября 2018 г., г. Петрозаводск, Республика Карелия, Россия. Петрозаводск: КарНЦ; 2018. С. 6-7.
3. Агафонова ЕВ, Соколовская МВ. Уровень осторожности ладожской кольчатой нерпы (*Pusa hispida ladogensis*) на летних релаксационных залежках разного типа: Тезисы докладов. VII Международный симпозиум «Динамика популяций охотничьих животных Северной Европы» 24–28 сентября 2018 г., г. Петрозаводск, Республика Карелия, Россия. Петрозаводск: КарНЦ РАН; 2018. С. 8–9.
4. Бадамшин БИ. Линька каспийского тюленя. В кн.: Морские млекопитающие. М.: Наука; 1965. С. 87-99.
5. Баянов АЮ, Корнев СИ. Образование нового берегового лежбища сивучей (*Eumetopias jubatus*) в г. Петропавловске-Камчатском. В кн.: Морские млекопитающие Голарктики. Одесса; 2008. С. 62-4.
6. Бурканов ВН, Третьяков АВ. Как приблизиться к лежбищу сивучей (*Eumetopias jubatus*), не вызывая паники среди животных? В кн.: Морские млекопитающие Голарктики. Москва: РОО «Совет по морским млекопитающим»; 2014. С. 107.
7. Витковский И. Заметки к вопросу о байкальской нерпе. Известия Восточно-Сибирского отдела Императорского Русского Географического общества. 1890;21(3):23-48.
8. Загребельный СВ. Предварительные данные о современной минимальной численности и распределении ларги (*Phoca largha*) в Анадырском лимане (Чукотка). В кн.: Морские млекопитающие Голарктики. Том 1. Москва: РОО Совет по морским млекопитающим; 2015. С. 191-6.
9. Иванов ТМ. Байкальская нерпа, ее биология и промысел. Известия Биолого-географического НИИ при Восточно-Сибирском государственном университете. 1938;8(1-2):1-119.
10. Иванов МК. Кожно-волосистой покров байкальской нерпы. В кн.: Морфофизиологические и экологические исследования байкальской нерпы. Новосибирск: Наука; 1982. С. 20-39.
11. Ивашин МВ, Попов ЛА, Цапко АС. Байкальский тюлень *Pusa sibirica* Gmelin, 1788. В кн.: Морские млекопитающие. М.: Пищевая промышленность; 1972. С. 78-81.
12. Кавры ВИ, Болтунов АН, Никифоров ВВ. Новые береговые лежбища моржей (*Odobenus rosmarus*) – ответ на изменение климата. В кн.: Морские млекопитающие Голарктики. Одесса; 2008. С. 248-51.
13. Коротнев АА. Отчет по исследованию озера Байкала летом 1900 года. В кн.: Юбилейный сборник к пятидесятилетию Восточно-Сибирского отдела Императорского Русского Географического общества. Киев; 1901. С. 13-28.
14. Купчинский АБ, Петров ЕА, Овдин МЕ. Первый опыт применения дистанционного мониторинга берегового лежбища байкальской нерпы (*Pusa sibirica* Gm.). Биота и среда природных территорий. 2021;(2):77-94.
15. Лисицына ТЮ. Коммуникативные механизмы поддержания структуры береговых залежек настоящих тюленей (*Phocidae*). В кн.: Морские млекопитающие Голарктики. Одесса; 2008. С. 321-3.
16. Неведомская ИА. Локализация лежбищ морских млекопитающих на Курильских островах. В кн.: Морские млекопитающие Голарктики. М.: РОО Совет по морским млекопитающим; 2004. С. 422-5.
17. Неведомская ИА, Еременко НА, Соков ДВ. Характеристика лежбищ, предпочитаемых различными видами морских млекопитающих на территории Южно-Курильского района. В кн.: Морские млекопитающие Голарктики. Архангельск; 2000. С. 284-9.
18. Пастухов ВД. Байкальская нерпа: биологические основы рационального использования и охраны ресурсов. Новосибирск: Наука; 1993.
19. Пермяков ПА, Трухин АМ. Антропогенное воздействие на настоящих тюленей (*CARNIVORA: PHOCIDAE*) в устье залива Пильтун (о. Сахалин). Экология. 2021;(4):271-7.
20. Петров ЕА, Купчинский АБ, Фиалков ВА, Бадардинов АА. Значение береговых лежбищ в жизни байкальской нерпы (*Pusa sibirica* Gmelin 1788 *Pinnipedia*). 1. Обзор. Зоологический журн. 2021;100(5):590-600.
21. Петров ЕА, Купчинский АБ, Фиалков ВА, Бадардинов АА. Значение берега в жизни байкальской нерпы (*Pusa sibirica* Gmelin,



- 1788, Pinnipedia). 3. Функционирование лежбищ байкальской нерпы на о. Тонкий (Ушканьи острова, оз. Байкал) по материалам видеонаблюдений. Зоологический журн. 2021;100(7):823-40.
22. Петров ЕА, Купчинский АБ, Фиалков ВА, Бадардинов АА. Значение берега в жизни байкальской нерпы (*Pusa sibirica* Gmelin, 1788, Pinnipedia). 2. Поведение на лежбищах. Зоологический журн. 2021;100(6):671-85.
23. Петров ЕА, Купчинский АБ, Фиалков ВА, Бадардинов АА. Значение берега в жизни байкальской нерпы (*Pusa sibirica* Gmelin, 1788, Pinnipedia). 4. Поведение нерпы на береговых лежбищах на о. Тонкий (архипелаг Ушканьи острова, оз. Байкал) по материалам видеонаблюдений. Зоологический журн. 2021;100(10):1175-94.
24. Петров ЕА, Купчинский АБ. Основная причина выхода байкальской нерпы (*Pusa sibirica* Gm.) на береговые лежбища – растянутая смена волосяного покрова (линька) на фоне потепления. Зоологический журн. 2023;102(2): 201-14.
25. Сватош ЗФ. Байкальский тюлень (*Phoca baicalensis*) и промысел его. В кн.: Н. Шарлемань, ред. Природа и охота. Изд-во ВУСОР; 1923. С. 28-49.
26. Фиалков ВА, Бадардинов АА, Кузеванова ЕН, Егранов ВВ. Совершенствование метода дистанционного мониторинга за флорой и фауной ООПТ Байкальской природной территории. Вестник ИрГСХА. 2013;57(2):149-55.
27. Фиалков ВА, Бадардинов АА, Егранов ВВ, Мельников ЮИ. Байкал в режиме реального времени: технические решения и научно-просветительские задачи. В кн.: Русинек ОТ, ред. Развитие жизни в процессе абиотических изменений на Земле. Материалы III Всероссийской научно-практической конференции. Пос. Листвянка, Иркутская область 23–30 сентября 2014 г. Иркутск: Институт географии им. В.Б. Сочавы СО РАН; 2014. С. 476-83.
28. Шибанова ПЮ, Ильина ПО, Глазова ТД, Глазов ДМ, Соловьева МА, Разуваев АЕ, Рожнов ВВ. Первый опыт проведения регулярных учетов численности байкальской нерпы (*Pusa sibirica* Gmelin, 1788) на летних береговых лежбищах архипелага Ушканьи острова методом видеосъемки беспилотным летательным аппаратом. В кн.: Морские млекопитающие Голарктики: сборник тезисов XI Международной конференции, 01–05 Марта 2021 г., Москва. М.: РОО Совет по морским млекопитающим; 2021. С. 109.
- Общий список литературы/Reference**
1. Agafonova YeV, Kazakova AA, Sokolovskaya MV, Shakhnazarova VYu. [The features of distribution of the Ladoga ringed seal (*Phoca hispida ladogensis*) in the places of summer relaxation haulouts]. In: Morskiye Mlekovpitayushchiye Golarktiki. Odessa; 2008. P. 30-3. (In Russ.)
  2. Agafonova YeV, Sokolovskaya MV. [Peculiarities of locations of summer haulouts of the Ladoga ringed seal (*Pusa hispida ladogensis*) and population sizes therein the Skherny region and on the islands of the Valaam archipelago]. In: Dinamika Populyatsiy Okhotnich'ikh Zhivotnykh Severnoy Yevropy. Tezisy Dokladov VII Mezhdunarodnyi Simpozium 24–28 Sentyabrya 2018 g., g. Petrozavodsk, Respublika Kareliya, Rossiya. Petrozavodsk: KarNTS; 2018. P. 6-7. (In Russ.)
  3. Agafonova YeV, Sokolovskaya MV. Caution level of the Ladoga ringed seal (*Pusa hispida ladogensis*) on summer relaxation haulouts of various types. In: Dinamika Populyatsiy Okhotnich'ikh Zhivotnykh Severnoy Yevropy: Tezisy dokladov. VII Mezhdunarodnyi Simpozium. 24–28 Sentyabrya 2018 g., g. Petrozavodsk, Respublika Kareliya, Rossiya. Petrozavodsk: KarNTS RAN. 2018. P. 8-9. (In Russ.)
  4. Badamshin BI. [Molting of the Caspian seal]. In: Morskiye Mlekovpitayushchiye. Moscow: Nauka; 1965. P. 87-99. (In Russ.)
  5. Bayanov AYu, Kornev SI. [Establishment of a new coastal rookery of sea lions (*Eumetopias jubatus*) in Petropavlovsk-Kamchatsky]. In: Morskiye Mlekovpitayushchiye Golarktiki. Odessa; 2008. P. 62-4. (In Russ.)
  6. Burkanov VN, Tret'yakov AV. [How to approach a sea lion (*Eumetopias jubatus*) rookery without causing panic among the animals?]. In: Morskiye Mlekovpitayushchiye Golarktiki. Moscow: ROO «Sovet po Morskim Mlekovpitayushchim»; 2014. P. 107. (In Russ.)
  7. Vitkovsky I. [Notes on the issue of the Baikal seal]. In: Izvestiya Vostochno-Sibirskogo Otdela Imperatorskogo Russkogo Geograficheskogo Obshchestva. 1890;21(3):23-48. (In Russ.)
  8. Zagrebely SV. [Preliminary data on the current minimum abundance and distribution of spotted seals (*Phoca largha*) in the Anadyr Estuary (Chukotka)]. In: Morskiye Mlekovpitayushchiye Golarktiki. Tom 1. Moscow: ROO Sovet po Morskim Mlekovpitayushchim; 2015. P. 191-96. (In Russ.)
  9. Ivanov TM. [Baikal seal, its biology and trade]. Izvestiya Biologo-Geograficheskogo NII pri Vostochno-Sibirskom Gosudarstvennom Universitete. 1938;8(1-2):1-119. (In Russ.)

10. Ivanov MK. [The skin and hair cover of the Baikal seal]. In: *Morfofiziologicheskiye i Ekologicheskiye Issledovaniya Baykal'skoy Nerpy*. Novosibirsk: Nauka; 1982. P. 20–39. (In Russ.)
11. Ivashin MV, Popov LA, Tsapko AS. [Baikal seal *Pusa sibirica* Gmelin, 1788]. In: *Morskiye Mlekopitayushchiye*. Moscow: Pishchevaya Promyshlennost; 1972. P. 78-81. (In Russ.)
12. Kavry VI, Boltunov AN, Nikiforov VV. [New coastal rookeries of walruses (*Odobenus rosmarus*) – a response to climate change]. In: *Morskiye Mlekopitayushchiye Golarktiki*. Odessa; 2008. P. 30-3. (In Russ.)
13. Korotnev AA. [Report on the study of Lake Baikal in the summer of 1900]. In: *Yubileyniy Sbornik k Piatidesyatiletuyu Vostochno-Sibirskogo Otdela Imperatorskogo Russkogo Geograficheskogo Obshchestva*. Kiev; 1901. P. 13-28. (In Russ.)
14. Kupchinsky AB, Petrov EA, Ovdin MYe. [The first attempt of remote monitoring of the Baikal seal's (*Pusa sibirica* Gm.) coastal rookery]. *Biota i Sreda Prirodnikh Territoriy*. 2021;(2):77-94. (In Russ.)
15. Lisitsyna TYu. [Communication mechanisms for maintaining the structure of coastal haulouts of true seals (*Phocidae*)]. In: *Morskiye Mlekopitayushchiye Golarktiki*. Odessa; 2008. P. 321-23. (In Russ.)
16. Nevedomskaya IA. [Localization of rookeries of marine mammals on the Kuril Islands]. In: *Morskiye mlekopitayushchiye Golarktiki*. Moscow: ROO «Sovet po Morskim Mlekopitayushchim»; 2004. P. 422-5. (In Russ.)
17. Nevedomskaya IA, Yeremenko NA, Sokov DV. [Characteristics of rookeries preferred by various species of marine mammals in the territory of the South Kuril region]. In: *Morskiye Mlekopitayushchiye Golarktiki*. Arkhangelsk; 2000. P. 284-9. (In Russ.)
18. Pastukhov VD. *Baykal'skaya Nerpa: Biologicheskiye Osnovy Ratsionalnogo Ispolzovaniya i Okhrany Resursov*. [Baikal Seal: Biological Basis for the Rational Use and Protection of Resources]. Novosibirsk: Nauka; 1993. (In Russ.)
19. Permyakov PA, Trukhin AM. [Anthropogenic impact on true seals (*CARNIVORA: PHOCIDAE*) at the mouth of Piltun Bay (Sakhalin Island)]. *Ekologiya*. 2021;(4):271-7. (In Russ.)
20. Petrov YeA, Kupchinsky AB, Fialkov VA, Badardinov AA. [The importance of shore rooms in the life of the Baikal seal (*Pusa sibirica* Gmelin 1788, Pinnipedia). 1. A Review]. *Zoologicheskiy Zhurnal*. 2021;100(5):590-600. (In Russ.)
21. Petrov EA, Kupchinsky AB, Fialkov VA, Badardinov AA. [The Importance of coastal rookeries in the life of the Baikal seal (*Pusa sibirica* Gmelin, 1788, Pinnipedia). 3. Functioning of the Baikal seal Rookeries on Tonkiy Island (Ushkany Islands, Lake Baikal), based on video observations]. *Zoologicheskiy Zhurnal*. 2021;100(7):823-40. (In Russ.)
22. Petrov EA, Kupchinsky AB, Fialkov VA, Badardinov AA. [The Importance of coastal rookeries in the life of the Baikal seal (*Pusa sibirica* Gmelin, 1788, Pinnipedia). 2. Rookery behavior]. *Zoologicheskiy Zhurnal*. 2021;100(6):671-85. (In Russ.)
23. Petrov EA, Kupchinsky AB, Fialkov VA, Badardinov AA. [The importance of coastal Rookeries in the life of the Baikal seal (*Pusa sibirica* Gmelin, 1788, Pinnipedia). 4. Behavior of seals on coastal rookeries of Tonkiy Island (Ushkany Islands, Lake Baikal), based on video observations]. *Zoologicheskiy zhurnal*. 2021;100(10):1175–94. (In Russ.)
24. Petrov EA, Kupchinsky AB. [The main cause of the appearance of the Baikal seal (*Pusa sibirica* Gm.) on coastal rookeries is the extended change of hairline (molting) against the background of warming]. *Zoologicheskiy Zhurnal*. 2023;102(2): 201-14. (In Russ.)
25. Svatosh ZF. Baikal seal (*Phoca baicalensis*) and its trade. In: Sharleman N, ed. *Priroda i Okhota*. Izdatelstvo VUSOR; 1923. P. 28-49. (In Russ.)
26. Fialkov VA, Badardinov AA, Kuzevanova EN, Yegranov VV. [Improving the method of remote monitoring of the flora and fauna of the protected areas of the Baikal natural territory]. *Vestnik IRGSHA*. 2013;57(2):149-55. (In Russ.)
27. Fialkov VA, Badardinov AA, Yegranov VV, Melnikov YuI. [Baikal in real time: technical solutions and scientific and educational tasks]. In: Rusinok OT, ed. *Razvitiye Zhizni v Protseste Abioticheskikh Izmeneniy na Zemle. Materialy III Vserossiyskoy Nauchno-Prakticheskoy Konferentsii*. Pos. Listvianka, Irkutskaya Oblast 23-30 Sentyabrya 2014 Goda. Irkutsk: Institut Geografii im. V.B. Sochavy SO RAN; 2014. P. 476-83. (In Russ.)
28. Shibanova PYu, Ilyina PO, Glazova TD, Glazov DM, Solovyova MA, Razuvayev AYe, Rozhnov VV. [The first experience of conducting regular counts of the number of Baikal seals (*Pusa sibirica* Gmelin, 1788) on summer coastal haulouts of the Ushkany Islands archipelago using video recording with an unmanned aerial vehicle]. In: *Morskiye Mlekopitayushchiye Golarktiki: Sbornik Tezisev XI Mezhdunarodnoy Konferentsii, 01-05 Marta 2021 g.*, Moscow: ROO Sovet po Morskim Mlekopitayushchim; 2021. P. 109. (In Russ.)

29. Allen SG, Ainley DG, Page GW, Ribic CA. The effect of disturbance on harbor seal haulout patterns at Bolinas Lagoon, California. *Fishery Bull.* 1984;82(3):493-500.
30. Biard V, Nykanen M, Niemi M, Kunnasranta M. Extreme moulting site fidelity of the Saimaa ringed seal. *Mammal Biol Zeitschrift fur Saugetierkunde.* 2022;10.1007/s42991-021-00209-z.
31. Blundell GM, Pendleton GW. Factors affecting haul-out behavior of harbor seals (*Phoca vitulina*) in Tidewater Glacier Inlets in Alaska: Can tourism vessels and seals coexist? // *PLOS One.* 2015;10(5): e0125486.
32. Boveng PL, Bengtson JL, Withrow DE, Cesarone JC, Simpkins MA, Frost KJ, Burns JJ. The abundance of harbor seals in the Gulf of Alaska. *Mar Mam Sci.* 2003;(19):111-27.
33. Brasseur S, der Werf BV, Creuwels JCS. Deprivation indicates necessity for haul-out in harbor seals. *Mar Mam Sci.* 1996;12(4):619-24.
34. Carlens H, Lydersen C, Krafft BA, Kovacs KM. Spring haul-out behavior of ringed seals (*Pusa hispida*) in Kongsfjorden, Svalbard. *Mar Mam Sci.* 2006;22(2):379-93.
35. Condy PR. Annual cycle of the southern elephant seal *Mirounga leonina* (Linn.) at Marion Island. *African Zool.* 1979;(14):95-102.
36. Curtin S, Richards S, Westcott S. Tourism and grey seals in South Devon: management strategies, voluntary controls and tourists' perceptions of disturbance. *Curr Iss Tourism.* 2009;12(1):59-81.
37. Daniel RG, Jemison LA, Pendleton GW, Crowley SM. Molting phenology of harbor seals on Tugidak Island, Alaska. *Mar Mam Sci.* 2003;(19):128-40.
38. Grigg EK, Green DE, Allen SG, Markowitz H. Nocturnal and diurnal haul-out patterns of harbor seals (*Phoca vitulina richardsi*) at Castro Rocks, San Francisco Bay, California. *Calif Fish Game.* 2002;88(1):15-27.
39. Helm B, Ben-Shlomo R, Sheriff MJ, Hut RA, Foster R, Barnes BM, Dominoni D. Annual rhythms that underlie phenology: biological timekeeping meets environmental change. *Proc Biol Sci.* 2013;280(1765):20130016.
40. Henry E, Hammil MO. Impact of small boats on the haulout activity of harbor seals (*Phoca vitulina*) in Metis Bay, Sanit Lawrence Estuary, Quebec, Canada. *Aquat Mam.* 2001;(27):140-8.
41. Yochem PK, Stewart BS, Delong RL, Demaster DP. Diel haul-out patterns and site fidelity of harbor seals *Phoca vitulina richardsi* on San Miguel island California USA in autumn. *Mar Mam Sci.* 1987;3(4):323-32.
42. Kelly BP, Burns JJ, Quakenbush LT. Responses of ringed seals (*Phoca hispida*) to noise disturbance. *Port Ocean Engineer Arctic Condit.* 1988;(II): 27-38.
43. Kvadsheim PH, Aarseth JJ. Thermal function of phocid seal fur. *Mar Mam Sci.* 2002;(18):952-62.
44. Kunnasranta M. Behavioural biology of two ringed seal (*Phoca hispida*) subspecies in the large European lakes Saimaa and Ladoga. PhD Dissertations in Biology. University of Joensuu. 2001; 52 p. ISSN 1457-2486; n. 7.
45. Kunnasranta M, Hyvärinen H, Häkkinen J, Koskela JT. Dive types and circadian behaviour patterns of Saimaa ringed seals *Phoca hispida saimensis* during the open-water season. *Acta Theriol.* 2002;47(1):63-72.
46. Leroy S, Gracheva R, Medvedev A. Natural hazards and disasters around the Caspian Sea. *Natural Hazards.* 2022;(114):2435-78.
47. London JM, Ver Hoef JM, Jeffries SJ, Lance MM, Boveng PL. Haul-out behavior of harbor seals (*Phoca vitulina*) in Hood Canal, Washington. *PLoS One.* 2012;7(6): e38180.
48. Lowry LF, Frost KJ, Devis R, DeMaster DP, Suydam RS. Movements and behavior of satellite-tagged spotted seals (*Phoca largha*) in the Bering and Chukchi Seas. *Polar Biol.* 1994;(19):221-30.
49. Lyytikäinen M, Pätynen J, Hyvärinen H, Sipilä T, Kunnasranta M. Mercury and selenium balance in endangered Saimaa ringed seal depend on age and sex. *Environ Sci Technol.* 2015;(49): 11808-16.
50. Mo G, Gili C, Ferrando P. Do photoperiod and temperature influence the molt cycle of *Phoca vitulina* in captivity? *Mar Mam Sci.* 2006;16(3):570-7.
51. Moulton VD, Miller EH, Ochoa-Acuña H. Haulout behaviour of captive harp seals (*Pagophilus groenlandicus*): Incidence, seasonality, and relationships to weather. *App Anim Behav Sci.* 2000;(65):367-78.
52. Niemi M, Auttila M, Valtonen A, Viljanen M, Kunnasranta M. Haulout patterns of Saimaa ringed seals and their response to boat traffic during the moulting season. *Endang Species Res.* 2013;(22):115-24.
53. Niemi M, Nykanen M, Biard V, Kurkilahti M, Kunnasranta M. Molting phenology of a lacustrine ringed seal, *Pusa hispida saimensis*. *Ecol Evol.* 2022;(12):1-15.
54. Nordstrom C. Haul-out selection by Pacific harbor seals (*Phoca vitulina richardii*): Isolation and perceived predation risk. *Mar Mam Sci.* 2002;(18):194-205.
55. Paterson W, Sparling CE, Thompson D, Pomeroy PP, Currie JI, McCafferty DJ. Seals like it hot: Changes in surface temperature of harbour seals

- (*Phoca vitulina*) from late pregnancy to moult. *J Therm Biol.* 2012;(37):454-61.
56. Paterson WD, Moss SE, Ryan M, John CI, McCafferty DJ, Thompson D. Increased metabolic rate of hauled-out harbor seals (*Phoca vitulina*) during the molt. *Physiol Biochem Zool.* 2021;94(3):152-61.
  57. Pauli BD, Terhune JM. Tidal and temporal interaction on harbour seal haul-out patterns. *Aquat Mam.* 1987;13(3):93-5.
  58. Petrov EA, Kupchinsky AB, Fialkov VA. Summer coastal rookeries and perspectives of the Baikal seal (*Pusa sibirica*) population in the conditions of the global warming. *Biosyst Divers.* 2021;29(4):387-92.
  59. Prange M, Wilke T, Wesselingh FP. The other side of sea level change. *Comm Earth Environ.* 2020;1(69):1-4.
  60. Reder S, Lydersen C, Arnold W, Kovacs KM. Haulout behaviour of High Arctic harbour seals (*Phoca vitulina vitulina*) in Svalbard, Norway. *Polar Biol.* 2003;(27):6-16.
  61. Ruiz-Mar MG, Heckel G, Solana-Arellano E, Schramm Y, García-Aguilar MC, Arteaga MC. Human activities disturb haul out and nursing behavior of Pacific harbor seals at Punta Banda Estuary, Mexico. *PLoS One.* 2022;17(7): e0270129.
  62. Schop J, Aarts G, Kirkwood R, Cremer JSM, Brasseur SMJ. Onset and duration of gray seal (*Halichoerus grypus*) molt in the Wadden Sea, and the role of environmental conditions. *Mar Mam Sci.* 2017;33(3):830-46.
  63. Shijin W, Yaqiong M, Xueyan Z, Jia X. Polar tourism and environment change: opportunity, impact and adaptation. *Polar Sci.* 2020;(25):100544.
  64. Smith TG, Hammil MO. Ecology of the ringed seal, *Phoca hispida*, in its fast ice breeding habitat. *Can J Zool.* 1981;(59):965-81.
  65. Sjöberg M, McConnell B, Fedak M. Haulout patterns of grey seals *Halichoerus grypus* in the Baltic Sea. *Wildlife Biol.* 1999;5(1):37-47.
  66. Suryan RM, Harvey JT. Variability in reactions of Pacific harbor seals, *Phoca vitulina richardsi*, to disturbance. *Fishery Bull (Washington DC).* 1999;97(2):332-9.
  67. Tadeo MP, Gammell M, O'Brien J. Assessment of anthropogenic disturbances due to ecotourism on a grey seal (*Halichoerus grypus*) colony in the Blasket Islands SAC, Southwest Ireland, and recommendations on best practices. *Aquat Mam.* 2021;47(3):268-82.
  68. Tapia-Harris C, Heckel G. Molting phenology of the Pacific harbor seal (*Phoca vitulina richardii*) on two islands off the Baja California Peninsula, Mexico. *Mar Mam Sci.* 2017;33(3):817-29.
  69. Terhune JM, Almon M. Variability of harbour seal numbers on haul-out sites. *Aquat Mam.* 1983;(10):71-8.
  70. Terhune JM, Brillant SW. Harbour seal vigilance decreases over time since haul out. *Anim Behav.* 1996;(51):757-63.
  71. Thometz NM, Rosen DAS, Hermann-Sorensen H, Meranda M, Pardini M, Reichmuth C. Maintaining control: metabolism of molting Arctic seals in water and when hauled out. *J Exp Biol.* 2023;226(1):jeb244862.
  72. Trukhanova S, Andrievskaya EM, Alekseev VA, Sokolovskaya MV. Trace elements in Ladoga ringed seal (*Pusa hispida ladogensis*) hair. *Marine Pollut Bull.* 2022;(181):022,113896.
  73. Westcott SM, Stringell TB. Grey seal distribution and abundance in North Wales, 2002-2003. *Marine Monitoring Report No. 13.* Produced for the Countryside Council for Wales. 2004. 80 p. ([www.researchgate.net/publication/256843074](http://www.researchgate.net/publication/256843074)...).



# СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА ИЗМЕНЕНИЙ СОДЕРЖАНИЯ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИХ ПИГМЕНТОВ В ЛИСТЯХ БЕРЕЗЫ ПОВИСЛОЙ *BETULA PENDULA* В УСЛОВИЯХ СТЕРЛИТАМАКСКОГО ПРОМЫШЛЕННОГО ЦЕНТРА

Р.Х. Гиниятуллин, О.В. Тагирова, Р.С. Иванов,  
А.Ю. Кулагин\*

Уфимский Институт биологии – обособленное структурное подразделение ФГБНУ Уфимский федеральный исследовательский центр Российской академии наук, г. Уфа, Россия

\* Эл. почта: coolagin@list.ru

Статья поступила в редакцию 20.04.2023; принята к печати 26.09.2023

Представлены результаты исследований по оценке относительного жизненного состояния насаждений березы повислой *Betula pendula* в условиях загрязнения Стерлитамакского промышленного центра (СПЦ). В целом березовые насаждения в условиях длительного и интенсивного промышленного загрязнения относятся к категории «здоровые». Внешние признаки угнетения проявляются в уменьшении густоты кроны, увеличении количества мертвых ветвей, поражении ассимиляционного аппарата хлорозами и некрозами. Установлены различия содержания хлорофиллов в листьях деревьев березы в условиях загрязнения СПЦ в течение вегетации. В зоне сильного загрязнения отмечается пониженное суммарное содержание хлорофиллов в листьях, при сравнении с зоной слабого загрязнения. В условиях загрязнения в период активного роста березы (июнь-июль) отмечается высокое содержание хлорофиллов и повышенный азотный баланс (NBI) в листьях в зонах как сильного загрязнения, так и слабого загрязнения. Это свидетельствует об адаптивном обеспечении устойчивого функционирования фотосинтетического аппарата в условиях смешанного типа загрязнения окружающей среды.

**Ключевые слова:** береза повислая, относительное жизненное состояние, листья, хлорофиллы, флавоноиды, индекс азотного баланса, адаптация.

## SEASONAL DYNAMICS OF CHANGES IN THE CONTENT OF PHOTOSYNTHETIC PIGMENTS IN LEAVES OF THE BIRCH *BETULA PENDULA* IN THE CONDITIONS OF THE STERLITAMAK INDUSTRIAL CENTER

R.H. Giniyatullin, O.V. Tagirova, R.S. Ivanov, A.Yu. Kulagin\*

Ufa Institute of Biology of the Ufa Federal Research Center of Russian Academy of Sciences, Ufa, Russia

\* E-mail: coolagin@list.ru

The paper presents the results of studies on the assessment of the relative vitality of the drooping birch *Betula pendula* plantations in the conditions of pollution by the Sterlitamak Industrial Center (SIC). In general, birch plantations growing under long-term and intense industrial pollution are classified as “healthy”. The external signs of suppression are manifested as a decrease in crown density, an increase in the number of dead branches, and damage to the assimilation apparatus by chlorosis and necrosis. Differences in the content of chlorophyll in the leaves of birch trees under the conditions of pollution by SIC during the growing season were found. In the severe pollution zone, the total content of chlorophylls in the leaves is reduced, compared with that in the low pollution zone. Upon pollution during the period of active growth of birch (June-July), a high content of chlorophylls and an increased nitrogen balance (NBI) in the leaves are noted both in the zone of severe pollution and the zone of low pollution. This suggests the possibility of an adaptive sustainability of the functioning of the photosynthetic apparatus under a mixed type of environmental pollution.

**Keywords:** Silver birch, relative vitality, leaves, chlorophylls, flavonoids, nitrogen balance index, adaptation.

### ВВЕДЕНИЕ

Береза повислая (*Betula pendula* Roth) получила широкое распространение при озеленении населенных

пунктов и при создании насаждений в санитарно-защитных зонах промышленных центров [1, 11]. В условиях Стерлитамакского промышленного центра (СПЦ)

береза успешно произрастает в уличных насаждениях, в скверах и парках, в жилой зоне и в санитарно-защитной зоне северной части города вблизи промышленных предприятий [4]. При антропогенном загрязнении окружающей среды отмечаются изменения в пигментном комплексе растений [3], при этом действие большинства абиотических стрессовых факторов приводит к снижению содержания пигментов в листьях [8]. Изменения в пигментном комплексе ассимиляционного аппарата в ответ на стрессовые воздействия могут рассматриваться как адаптивные реакции растений [18, 19]. При этом суммарное содержание хлорофиллов  $a$  и  $b$ , а также их соотношение может использоваться в качестве индикатора стресса растений [6]. Следует отметить, что особенности физиологических изменений

растений видоспецифичны и значительно различаются в зависимости от таксономического положения, условий произрастания, типа загрязнения окружающей среды и других факторов [9, 11].

В данной работе представлена характеристика состояния деревьев березы в санитарно-защитных насаждениях СПЦ, произрастающих в условиях смешанного типа загрязнения окружающей среды. Получены данные о количественных изменениях содержания хлорофиллов ( $a + b$ ), флавоноидов и индекса азотного баланса растений (NBI), который представляет собой соотношение количества хлорофиллов и флавоноидов (азота/углерода), в листьях березы в течение вегетационного периода в условиях загрязнения окружающей среды СПЦ.



**Рис. 1.** Схема расположения постоянных пробных площадей в насаждениях березы повислой (*Betula pendula* Roth) в Стерлитамакском промышленном центре  
[\[https://www.google.com.hk/maps/place/Sterlitamak,+Republic+of+Bashkortostan/@53.6857819,55.9466957,4078m/data=!3m1!1e3!4m6!3m5!1s0x43d81034af987c9b:0x21a735497b8fc4c218m2!3d53.63042114d55.9308009!16zL20vMDZzb-R6?hl=en\]](https://www.google.com.hk/maps/place/Sterlitamak,+Republic+of+Bashkortostan/@53.6857819,55.9466957,4078m/data=!3m1!1e3!4m6!3m5!1s0x43d81034af987c9b:0x21a735497b8fc4c218m2!3d53.63042114d55.9308009!16zL20vMDZzb-R6?hl=en)

## ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Зона исследования входит в Уршакско-Бельский район Чермасанско-Ашкадарского округа Южно-лесостепной подзоны провинции Высокого Заволжья лесостепной части Русской равнины [2]. Естественная травянистая растительность представлена степными, луговыми и болотными флористическими комплексами. Климат района характеризуется континентальностью и недостаточным увлажнением. Средняя годовая температура воздуха составляет +3,2 °С, среднее годовое количество осадков – 498,9 мм. Преобладают ветры южного и юго-западного направлений. Почвообразующими породами служат делювиальные и аллювиально-делювиальные отложения. В почвенном покрове преобладают типичные и выщелоченные черноземы [2].

Данные природно-климатические условия соответствуют дендрэкологическим особенностям березы повислой, что проявляется в успешном произрастании как в естественных лесных насаждениях, так и в лесных культурах.

Исследования проводились в березовых насаждениях, расположенных на различном удалении от промышленных предприятий на сети постоянных пробных площадей (ППП) в условиях СПЦ [4]. Объектами исследований были деревья березы повислой, произрастающие вблизи промышленной зоны в условиях сильного загрязнения (ППП № 1) и в условиях слабого загрязнения (ППП № 2) (рис. 1). Возраст насаждений – 65 лет (лесные культуры 1963 года посадки).

Оценка относительного жизненного состояния (ОЖС) насаждений выполнена на основе учета состояния отдельных деревьев по методике В.А. Алексева [5] с изменениями для лиственных древесных растений [4].

На каждой ППП было выделено по 10 «здоровых» деревьев березы. На каждом дереве пронумеровали по 10 листьев, расположенных на брахибластах. Динамику изменений содержания хлорофиллов и флавоноидов в листьях березы оценивали в июне – июле – августе 2022 года.

В режиме реального времени (11–13 часов, 13–15 числа каждого месяца) измеряли содержание пигментов на верхней поверхности листьев растений и фиксировали индекс азотного баланса (NBI), который представляет собой соотношение количества хлорофиллов и флавоноидов (азота/углерода). Использовали прибор Dualex Scientific+ (Force-A, Франция)<sup>2</sup>. Измерения количественного содержания фотосинтетических пигментов хлорофиллов ( $a + b$ ) и флавоноидов проводились в диапазоне от 0,00 до 3,00 мкг/см<sup>2</sup> (в расчете

на сырую массу), при точности абсорбции 5%. Индекс азотного баланса – запатентованный фирмой Force-A показатель, называемый NBI® (Nitrogen Balance Index). NBI рассчитывается в условных единицах (у. е.) прибора Dualex. NBI дает возможность получать как можно более раннюю информацию об азотном статусе растения [13].

Произведен расчет содержания пигментов в листьях 10 деревьев березы в течение вегетационного периода для насаждений, произрастающих в условиях сильного загрязнения и в условиях слабого загрязнения окружающей среды. Фактический материал обрабатывали статистически с использованием общепринятых методов с помощью пакета программы MS Excel версии 2016.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Санитарное состояние является одним из важнейших показателей общего состояния березовых древостоев в промышленном центре. В целом на ППП березовые древостои, произрастающие в условиях промышленного загрязнения, по ОЖС находятся в удовлетворительном состоянии. Большинство деревьев березы повислой в условиях СПЦ относятся к категории «здоровые» (табл. 1).

На ОЖС древостоев негативное воздействие оказывают промышленные предприятия, расположенные в северной части г. Стерлитамак. В условиях нефтехимического и химического загрязнения не происходит массовой гибели деревьев березы в насаждениях, но наблюдается снижение ОЖС древостоев. С приближением к источнику загрязнения у деревьев березы отмечается снижение густоты кроны, увеличение количества мертвых ветвей, распространение хлорозов, межжилковых и краевых некрозов листьев. В насаждениях имеются «ослабленные», «сильно ослабленные» и «отмирающие» деревья. Однако значительная часть деревьев березы на ППП № 1 и № 2 в условиях СПЦ относится к категории «здоровые». Следует отметить, что часть деревьев в насаждении относится к категории «ослабленные», при этом со временем доля таких деревьев в условиях загрязнения окружающей среды СПЦ будет увеличиваться.

В условиях СПЦ в листьях березы, как при сильном, так и слабом загрязнении выявлены изменения в содержании фотосинтетических пигментов (рис. 2). В течение вегетации в листьях в зоне сильного загрязнения деревьев отмечается пониженное суммарное содержание хлорофиллов, при сравнении с зоной слабого загрязнения. Это соотносится с фактом снижения ОЖС деревьев березы на ППП № 1 в условиях стресса [17].

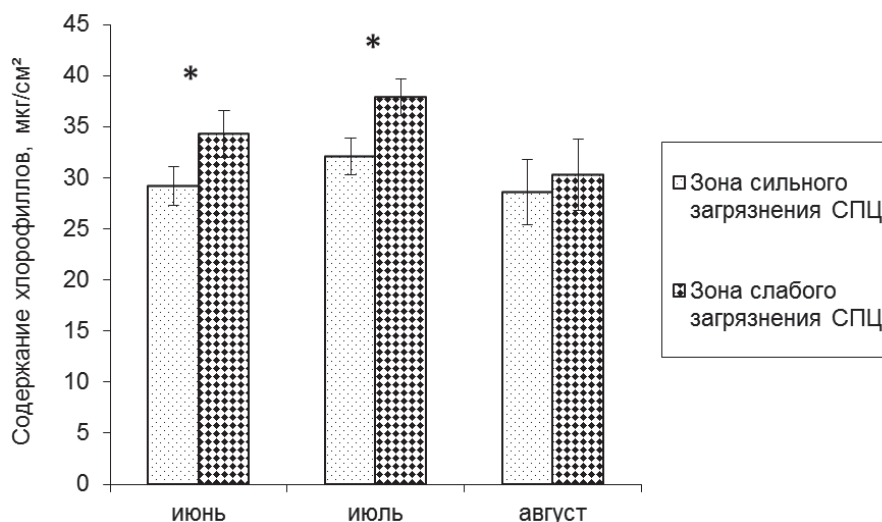
Суммарное содержание хлорофиллов  $a + b$  в листьях березы в зоне сильного загрязнения на ППП № 1 в условиях СПЦ изменяется от 28,6 до 32,1 мкг/см<sup>2</sup>. Среднее

<sup>2</sup> <http://www.dynamax.com/images/uploads/papers/Dualex.pdf>.

**Относительное жизненное состояние (ОЖС) насаждений березы повислой *B. pendula* в условиях Стерлитамакского промышленного центра**

ППП	Число деревьев на ППП по категориям, шт.						ОЖС насаждения	
	Все	Здоровые	Ослабленные	Сильно ослабленные	Отмирающие	Сухие	Ln, %*	Категория
№ 1	20	11	7	1	1	0	81,75	Здоровое
№ 2	20	13	6	1	0	0	88,25	Здоровое

\* Ln, % – вычисленное ОЖС насаждения, рассчитанное на число деревьев по категориям ОЖС.



**Рис. 2.** Содержание хлорофиллов *a + b* (мкг/см<sup>2</sup>) в листьях деревьев березы повислой *B. pendula* в течение вегетационного периода в условиях загрязнения Стерлитамакского промышленного центра. Представлены средние значения и их ошибки (*n* = 10). Достоверно различающиеся средние значения помечены звездочками (*p* < 0,05, *t*-тест)

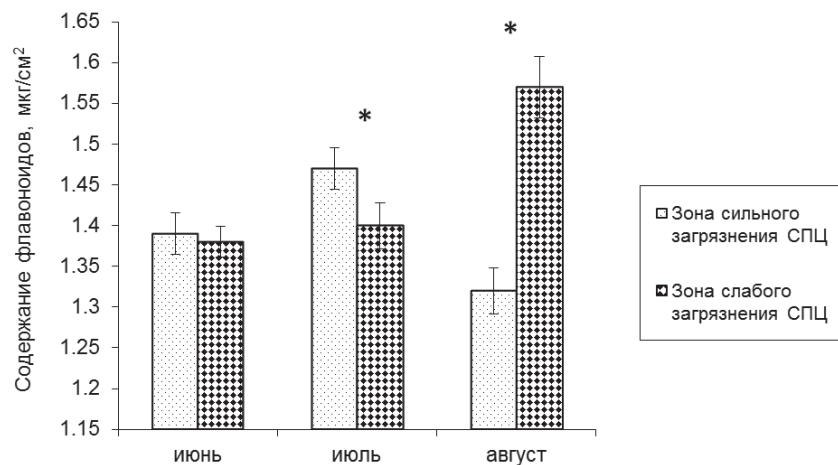
содержание хлорофиллов в листьях деревьев в зоне слабого загрязнения на ППП № 2 составляет (мкг/см<sup>2</sup>) 34,3 ± 2,09 в июне, 37,9 ± 1,8 в июле и 30,3 ± 3,5 в августе. Наибольшее суммарное содержание хлорофиллов в листьях деревьев березы в условиях СПЦ отмечается в середине вегетационного периода (июль). Именно в этот период складываются оптимальные условия для роста и развития деревьев. К концу вегетационного периода содержание хлорофиллов в листьях закономерно снижается. Однако содержание хлорофилла в листьях березы в зоне слабого загрязнения в конце вегетации (август) в среднем снижалось на 7,6 мкг/см<sup>2</sup>, а в зоне загрязнения – на 3,5 мкг/см<sup>2</sup> по сравнению с июлем. Следовательно, пониженное содержание хлорофиллов в листьях березы является индикатором загрязнения окружающей среды, что согласуется с опубликованными данными [12, 14].

При определении количественного содержания флавоноидов в листьях березы повислой в условиях СПЦ показано, что оценки содержания флавоноидов в зоне сильного загрязнения и в зоне слабого загрязнения в июне не различаются, а в июле различаются незначи-

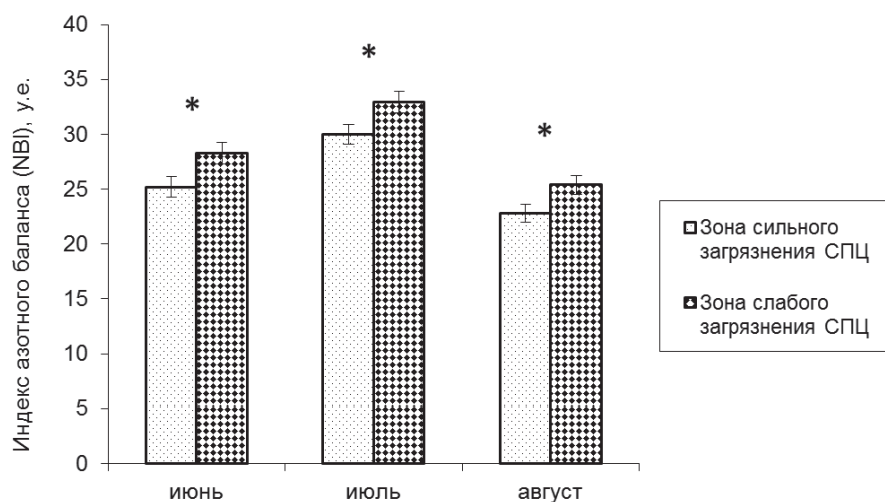
тельно (рис. 3). При этом в конце вегетации (август) происходит резкое увеличение содержания флавоноидов в листьях березы в зоне слабого загрязнения и снижение в условиях сильного загрязнения. Это свидетельствует о нарушениях в адаптации структурно-функционального комплекса ассимиляционного аппарата, которые возникают при длительном произрастании растений в условиях загрязнения окружающей среды и экстремальных условиях произрастания, что не противоречит ранее высказанным суждениям [7, 15, 16].

Изменения в соотношении хлорофиллов и флавоноидов, происходящие в растениях в течение вегетационного периода, характеризуются индексом азотного баланса NBI (Nitrogen Balance Index) растений, который является индикатором изменения соотношения C/N в активно фотосинтезирующих листьях березы. Установлено, что сумма хлорофиллов (*a + b*) в листьях деревьев березы в июле увеличилась на 9,0–9,4%, что повлияло на увеличение индекса азотного баланса на 13,9–16% (рис. 4). В конце вегетационного периода





**Рис. 3.** Содержание флавоноидов (мкг/см<sup>2</sup>) в листьях деревьев березы повислой *B. pendula* в течение вегетационного периода в условиях загрязнения Стерлитамакского промышленного центра. Представлены средние значения и их ошибки ( $n = 10$ ). Достоверно различающиеся средние значения помечены звездочками ( $p < 0,05$ ,  $t$ -тест)



**Рис. 4.** Изменение индекса азотного баланса (NBI) (у. е.) в листьях деревьев березы повислой *B. pendula* в течение вегетационного периода в условиях загрязнения Стерлитамакского промышленного центра. Представлены средние значения и их ошибки ( $n = 10$ ). Достоверно различающиеся средние значения помечены звездочками ( $p < 0,05$ ,  $t$ -тест)

отмечается снижение рассматриваемых показателей на 7,2–7,5 у. е. В зоне слабого загрязнения в условиях СПЦ в сформированных листьях березы наблюдается повышение NBI в июне и июле (до 28,3–32,9 у. е.), при этом в конце вегетации NBI снижается до 25,4 у. е.

Для листьев деревьев березы в зоне сильного загрязнения наибольшие значения NBI отмечались в июле (30,0 у. е.), при этом в конце вегетации значение снизилось до 22,8 у. е. В конце вегетационного периода в условиях СПЦ в листьях деревьев березы отмечалось уменьшение содержания хлорофиллов и снижение индекса азотного баланса, как в зоне сильного загрязнения, так и в зоне слабого загрязнения. Достоверных различий индекса азотного баланса в листьях у деревьев березы в зоне сильного загрязнения и в зоне

слабого загрязнения в течение вегетационного периода не обнаружено. Это свидетельствует о сбалансированности структурно-функционального комплекса пигментной системы, а также об успешной адаптации березы повислой к условиям загрязнения СПЦ.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Насаждения березы повислой, произрастающие в условиях промышленного загрязнения СПЦ по относительному жизненному состоянию в целом относятся к категории «здоровые». Внешние признаки угнетения проявляются в уменьшении густоты кроны, увеличении количества мертвых ветвей, поражении ассимиляционного аппарата хлорозами и некрозами. Оценка динамики содержания хлорофиллов, флаво-

ноидов и индекса азотного баланса в листьях березы в насаждениях за вегетационный период 2022 года (характеризуется средними многолетними значениями климатических показателей) [10] в условиях загрязнения СПЦ позволяет отметить адаптивный характер реакции пигментного комплекса на воздействие промышленных выбросов. Содержание хлорофиллов и флавоноидов в листьях березы изменяется в зависимости от техногенной нагрузки: отмечено снижение содержания фотосинтетических пигментов в листьях у деревьев березы в условиях слабого загрязнения СПЦ. Установлено, что в период активного роста листьев (июнь-июль) высокое содержание хлорофиллов и повышение азотного баланса (NBI) отмечается в листьях березы как в зоне сильного загрязнения, так и в зоне слабого загрязнения. Это свидетельствует об успешной реализации адаптивного потенциала ассимиляционных органов в части обеспечения

устойчивого функционирования фотосинтетического аппарата в условиях смешанного типа загрязнения окружающей среды.

*Работа выполнена с использованием оборудования центра коллективного пользования «Агидель» в рамках плановых исследований по бюджетной теме № 123020700152-5 FMRS-2023-0008 «Устойчивость лесобразующих древесных видов и эколого-биологические адаптации с учетом антропогенной трансформации ландшафтно-природных комплексов».*

*Конфликт интересов: авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.*

*Соблюдение этических стандартов: настоящая статья не содержит каких-либо исследований с участием людей и животных в качестве объектов исследований.*

## Литература

### Список русскоязычной литературы

1. Антипов ВГ. Устойчивость древесных растений к промышленным газам. Минск: Наука и техника; 1979.
2. Кадильникова ИП, Тайчинов СИ. Условия почвообразования на территории Башкирии и его провинциальные черты. В кн.: Почвы Башкирии. Т. 1. Уфа: БФ АН СССР; 1973. С. 15-62.
3. Кириенко НН, Терлеева ПС. Влияние техногенного загрязнения территории на содержание фотосинтетических пигментов в листьях лекарственных растений. В кн.: Проблемы современной аграрной науки. Красноярск; КрасГАУ; 2009. С. 50-4.
4. Кулагин АЮ, Гиниятуллин РХ, Уразгильдин РВ. Средостабилизирующая роль лесных насаждений в условиях Стерлитамакского промышленного центра. Уфа: Гилем; 2010.
5. Алексеев ВА, ред. Лесные экосистемы и атмосферное загрязнение. Л.: Наука; 1990.
6. Муратова АЮ, Любунь ЕВ, Сунгурцева ИЮ, Нуржанова АА, Турковская ОВ. Физиолого-биохимические реакции *Miscanthus × giganteus* на загрязнение почвы тяжелыми металлами. Экобиотех. 2019;2(4):482-93.
7. Тарчевский ИА, Андрианова ЮЕ. Содержание пигментов как показатель мощности развития фотосинтетического аппарата у пшеницы. Физиология растений. 1980;27(2):341-8.
8. Удовенко ГВ. Устойчивость растений к абиотическим стрессам. В кн.: Теоретические осно-

вы селекции растений. Т. 2. Физиологические основы селекции растений. СПб.: ВИР; 1995. С. 293-346.

9. Уразгильдин РВ, Кулагин АЮ. Повреждения, адаптации, стратегии древесных видов в условиях техногенеза: структурно-функциональные уровни реализации адаптивного потенциала. Успехи современной биологии. 2022;142(1):52-69. DOI: 10.31857/S0042132422010082.
10. Кадильников ИП и др., ред. Физико-географическое районирование Башкирской АССР. Уфа; 1964.
11. Тарабрин ВП, Кондратюк ЕН, Башкатов ВГ и др. Фитотоксичность органических и неорганических загрязнителей. Киев: Наукова думка; 1986.
12. Фролов АК, Горышина ТК. Особенности фотосинтетического аппарата некоторых древесных пород в городских условиях. Ботан. журн. 1982;67(5):599-9.

### Общий список литературы/References

1. Antipov VG. Ustoychivost Drevesnykh Rasteniy k Promyshennym Gazam. [Resistance of Woody Plants to Industrial Gases]. Minsk: Nauka i Tekhnika; 1979. (In Russ.)
2. Kadilnikova IP, Taychinov SI. [Conditions of soil formation in the territory of Bashkiria and its provincial features]. In: Pochvy Bashkirii. T. 1. [Soils of Bashkiria. Vol. 1]. Ufa: BF AN SSSR; 1973. P. 15-62. (In Russ.)



# ИТОГИ МЕЖДУНАРОДНОЙ НАУЧНО-ПРАКТИЧЕСКОЙ КОНФЕРЕНЦИИ «БИОЛОГИЗАЦИЯ ЗЕМЛЕПОЛЬЗОВАНИЯ: ПОЧВА, ТЕХНОЛОГИИ, ПРОДУКЦИЯ», Москва, 28-31 августа 2023 г.

**М.В. Дабахов\*<sup>1</sup>, Е.В. Федосеева<sup>2</sup>**

<sup>1</sup> Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова  
и <sup>2</sup> Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова, Москва, Россия

\* Эл. почта: [mvd1969@yandex.ru](mailto:mvd1969@yandex.ru)

Статья поступила в редакцию 15.09.2023; принята к печати 21.09.2023

Рассмотрены тематика и основные положения докладов, вошедших в научную программу конференции, проведенной на площадке факультета почвоведения и биологического факультета МГУ им. Ломоносова. В докладах представлены вопросы обеспечения оптимального функционирования почвы как компонента окружающей среды, разработки и внедрения биологических средств защиты растений, совершенствования правовой защиты почв, а также использования методов информатизации в целях обеспечения производства экологически чистой продукции и снижения химической нагрузки на агроэкосистемы.

*Ключевые слова:* органическое земледелие, биологизация, биопрепараты, химическая нагрузка, плодородие.

## A RESUME OF THE INTERNATIONAL CONFERENCE "BIOLOGIZATION OF LAND USE: SOIL, TECHNOLOGY, AND PRODUCTION". Moscow, 28-31 August 2023.

**M.V. Dabakhov\*<sup>1</sup>, Ye.V. Fedoseyeva<sup>2</sup>**

<sup>1</sup> M.V. Lomonosov Moscow State University and <sup>2</sup> A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution,  
Moscow, Russia

\* Email: [mvd1969@yandex.ru](mailto:mvd1969@yandex.ru)

The scopes and main claims of presentation included in the program of the Conference held at the Departments of Soil Science and Biology of M.V. Lomonosov Moscow State University are reviewed. The presentations addressed issues related to sustaining an optimal functioning of soils as a component of the environment, to developing and implementing the biological means of plant protection, to improving the juridical aspects of soil protection, and to using informatics approaches to ensure the production of environmentally harmless crops and to reduce the chemical impact on agricultural ecosystems.

*Keywords:* organic agriculture, biologization, biopreparations, chemical load, soil fertility.

Одним из знаковых событий научной жизни, состоявшихся 28–31 августа на площадке биологического факультета и факультета почвоведения МГУ имени М.В. Ломоносова, стал Международный форум «Агробиотехнологии: достижения и перспективы развития», в котором представлены доклады от более чем 60 организаций из России, а также шести стран ближнего и дальнего зарубежья. В качестве приоритетных целей мероприятия, организаторами которого выступили МГУ имени М.В. Ломоносова, Почвенный институт имени В.В. Докучаева, Институт проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова, РГАУ-

МСХА имени К.А. Тимирязева, а также Компания Иннопрактика, были заявлены:

- оценка современного состояния и перспектив рынка экологически чистой продукции, а также биологических и технических средств для ее производства;
- анализ современных разработок в области агро- и биотехнологий, направленных на максимально полное использование природного потенциала агроэкосистем;
- знакомство с современными разработками в области мониторинга и оптимизации экологического состояния и плодородия почв;

– информирование научного и производственного сообщества о практике разработки и применения нормативно-правовой базы по обеспечению экологически обоснованного производства сельскохозяйственной продукции и землепользования.

Центральным событием форума стала Международная научно-практическая конференция «Биологизация землепользования: почва, технологии, продукция».

Необходимо отметить, что проблематика конференции носила достаточно дискуссионный характер. Известно, что понятие «экологически чистая продукция» часто ассоциируется с технологиями органического земледелия, предусматривающими значительные ограничения в использовании, а зачастую и полный отказ от средств и материалов (в первую очередь от минеральных удобрений и химических средств защиты растений), которые являются основой интенсивного сельского хозяйства, обеспечивающего продовольственную безопасность растущего населения Земли. Однако многие исследователи указывают, что эти ограничения, зачастую достаточно искусственные, могут стать причиной снижения плодородия почв, роста пораженности культур болезнями и вредителями [2, 4]. Фактически, как отмечено Президентом Национального агрохимического союза Овчаренко М.М., «органическое» производство с приемлемым уровнем продуктивности может осуществляться только на почвах с определенным уровнем плодородия. Так, элементы биологического земледелия европейские землепользователи начали внедрять на почвах с рН более 5,5 при содержании доступного фосфора и обменного калия более 600 мг/кг почвы. На таких почвах после внесения микробных препаратов биологический урожай без внесения удобрений может составлять 45-50 ц/га [1, с.64-68].

С другой стороны, существует очевидная потребность в снижении химической нагрузки на агроэкосистемы, которая становится причиной загрязнения и деградации почв и сопредельных сред и компонентов ландшафтов [3]. Нельзя не учитывать и социальный аспект проблемы – ухудшение экологического состояния сельских территорий все чаще становится причиной протестов и жалоб в надзорные органы со стороны проживающего на них населения [1, с.88-95].

В ходе пленарных докладов был поднят вопрос о целесообразности рассмотрения органического земледелия как приемлемой альтернативы традиционным и интенсивным технологиям производства сельскохозяйственной продукции. Председателем Правления Союза органического земледелия С.А. Коршуновым было отмечено, что с точки зрения обеспечения населения продовольствием органическое земледелие в отдельные годы может иметь высокую эффек-

тивность, однако в долговременной перспективе его производительность существенно ниже, что связано с проблемами в поиске биопрепаратов с надлежащим качеством и эффективностью, уровнем компетентности специалистов, работающих в данной сфере, а также необходимостью отводить значительные площади под сидераты и травы, что требуется для поддержания уровня плодородия почв на приемлемом уровне. Таким образом, стоимость «органической» продукции может превышать стоимость «обычной» на 20–40%, а по некоторым наименованиям до 300%.

Докладчик от Евразийского центра по продовольственной безопасности МГУ имени М.В. Ломоносова С.А. Ламанов отметил, что типичный потребитель продукции органического земледелия относится к образованным группам населения, имеет доход выше среднего, проживает в городе, заботится о здоровом питании, имеет малолетних детей и готов переплачивать за органическую продукцию 40–100% к цене традиционной продукции (при переплате до 30% к закупкам органической продукции подключается средний класс) [1, с. 51–57].

В ходе обсуждения докладов участники конференции пришли к выводу, что продукция органического земледелия имеет спрос, который должен быть удовлетворен, однако заместить ею продукцию традиционного и интенсивного сельского хозяйства невозможно. Тем не менее, ввиду потребности в снижении химической нагрузки на почвенный покров и в целом на агроландшафты, указано, что высокую актуальность имеет разработка препаратов биологического происхождения, а также интегрированных систем обеспечения культур минеральным питанием и защитой от болезней и вредителей, которые позволят сократить потребность в агрохимикатах без ущерба продуктивности сельскохозяйственных угодий. Такие технологии могут быть отнесены к биологизированным.

В связи с этим встает вопрос обеспечения предприятий АПК кадрами, имеющими компетенции в данной сфере. В рамках пленарного дня этому был посвящен ряд докладов образовательного блока. В докладе руководителя Центра агробиотехнологий (Приволжский исследовательский медицинский университет) Е.В. Дабаховой подчеркнута необходимость разработки новых профстандартов, а также актуализация уже существующих в части квалификаций, которые будут вовлечены в органическое и биологизированное сельское хозяйство; их разработка и утверждение относится к сфере деятельности Совета по профессиональным квалификациям АПК. Требования к профессиональным квалификациям в свою очередь являются основой для Федеральных образовательных стандартов и, далее, программ подготовки специалистов учреждений высшего и среднего профессионального образования [1, с. 35-40].

Значимость работы со школьниками в рамках подготовки будущих специалистов в области сельского хозяйства отмечена заместителем декана факультета почвоведения МГУ имени М.В. Ломоносова по работе со школьниками А.А. Бобрик, а также представителем Фонда «Органика» Д.М. Шелеховым [1, с. 31-34]. Показано, что важным инструментом подготовки кадров для такого сельского хозяйства могут стать агроклассы, которые кроме профориентационной работы способны сформировать понимание значимости органических и биологизированных производств в сельском хозяйстве. К этому проекту необходимо привлечение сельскохозяйственных организаций, которые могут выступить в качестве площадок по демонстрации агробιοтехнологий.

О проектах Роскачества в данной области, к которым в качестве стажеров привлекаются студенты магистратуры профильных вузов, рассказала заместитель руководителя Е.А. Саратцева. В этом же докладе отмечено, что в настоящее время процессами сертификации органических производств охвачено 48 регионов страны, имеется уже около 1000 позиций в ассортименте органической продукции. Осуществляется и государственная поддержка органических производств, которая включает льготную сертификацию Роскачеством субъектов малого и среднего бизнеса, компенсации производителям, организация их участия в выставках, гранты от Фонда «Органика» и ряд других мер.

В блоке докладов пленарного дня представлен ряд сообщений, посвященных новым агробιοтехнологиям, основанным на разработке приемов микробиологической защиты растений и их перспективам в России. С этой темой выступила директор Федерального научного центра защиты растений А.М. Асатурова. Результаты исследований по оценке возможности сорбции гуминовых кислот на микробных клетках и создания бактогумусовых препаратов нового поколения для повышения устойчивости и активности целевых микробных популяций в объектах окружающей среды представил заведующий кафедрой биологии почв факультета почвоведения МГУ имени М.В. Ломоносова А.Л. Степанов [1, с. 73-74].

Эта тема была ведущей и в рамках секции «Современные агробιοтехнологии в производстве продукции земледелия», где наибольшее внимание привлекли результаты исследований новых биологических средств защиты растений.

С учетом того, что в настоящее время имеется недостаточно результативных разработок, связанных с применением энтомофагов для борьбы с вредителями, чрезвычайный интерес представляют исследования Сибирского ФНЦ агробιοтехнологий РАН по оценке возможности применения биоагентов (хищ-

ных клопов) для борьбы с некоторыми видами тепличных фитофагов [1, с. 201-203].

Значительное внимание в докладах уделялось исследованиям, направленным на разработку приемов защиты растений, основой для которых являлось применение сидератов, при минерализации которых образуются буофумиганты [1, с. 118-120], на создание биопрепаратов из различных штаммов микроорганизмов и их метаболитов, обладающих фунгицидными и бактерицидными свойствами [1, с. 113-117, 166-170, 393-399]. Эта же тема поднята в серии докладов, представленных сотрудниками ФНЦ биологической защиты растений.

В сообщении А.Д. Темралеевой [1, с. 75-80] показаны возможности использования отдельных штаммов цианобактерий в качестве стимуляторов роста, а также для защиты от фитопатогенов.

Вопросы разработки и производственных испытаний систем интегрированной защиты растений с применением новых биопрепаратов, проводимых ООО «Иннагро» рассмотрены Е.Д. Киселевым. Сеть производственных опытов, осуществляемых в рамках обширной программы при сотрудничестве с региональными производителями сельхозпродукции, охватывает многие регионы страны: Нижегородскую и Воронежскую области, Краснодарский и Ставропольский края и еще 27 регионов.

Показательно, что важное место в разработке биопрепаратов и определению их роли в создании альтернативы агрохимикатов занимают ученые, работающие на производствах. Результаты своих исследований представили сотрудники ООО «НВП БашИнком», ООО «БИОТА», ООО ЦИОН РУС, ООО «Органик Парк».

Влияние систем земледелия на сохранение и воспроизводство плодородия почв как центрального элемента системы экологизации сельского хозяйства рассматривалось на секции «Роль биологизации земледелия в оптимизации экологического состояния и повышении устойчивости сельскохозяйственных земель и сопредельных сред».

В рамках секции можно выделить два основных блока. Первый посвящен вопросам, связанным с оценкой роли биологизации земледелия в сохранении почв России. Именно эта тема рассмотрена руководителем Некоммерческого партнерства «Национальное движение берегающего земледелия» Л.В. Орловой.

На основе многолетних результатов агрохимических обследований, проводившихся в Белгородской области, показано влияние мероприятий по биологизации земледелия, осуществлявшихся с 2011 года. В частности, за период наблюдений отмечен значительный прирост урожайности основных культур региона (подсолнечник, озимая пшеница, ячмень,

кукуруза, соя, сахарная свекла) – на 24–44%. Насыщенность севооборотов органическими удобрениями увеличилась с 4,8 до 9,6 т/га, что позволило получить прирост средневзвешенного содержания органического вещества в почвах на 0,3%. В сумме за 2015–2022 годы было произвестковано 488,4 тыс. га кислых почв, что позволило сократить долю кислых почв с 45,8 до 28,6%. [1, с. 58-63].

Профессор Санкт-Петербургского государственного университета С.Н. Чуков в своем докладе рассмотрел экологические функции органического вещества в почвах, отметив особую его роль в пространственной организации почвенной массы, обеспечении минерального питания, а также его физиологическую и биопротекторную активность [1, с. 322-327].

С.Н. Макаров ознакомил слушателей с результатами апробации различных экологических и экономических показателей, которые используются в подходах к оценке деградации почв и земель (оценка ущерба, показателя/индекса нейтрального баланса деградации земель, соотношения стоимости «бездействия» к стоимости «действия») на примере шести регионов Российской Федерации: Волгоградской, Белгородской, Калининградской, Пензенской, Самарской и Владимирской областей [1, с. 425-432].

С.Ю. Розов на примере Агрообъединения «Кубань» ознакомил слушателей с подходом к построению адаптивно-ландшафтной системы земледелия на основе принципа снижения почвенно-экологических рисков, а также системы ранжирования полей на основе интегрального балла качества, разработанного с учетом показателей, являющихся наиболее критичными для конкретной культуры, возделываемой в определенных почвенно-климатических и ландшафтных условиях [1, с. 284-289].

Необходимо отметить вызвавший высокий интерес у слушателей доклад А.А. Кокоревой, представившей результаты совместных исследований сотрудников факультета почвоведения МГУ имени М.В. Ломоносова, ВНИИ фитопатологии и ООО «Центр экопестицидных исследований» по вопросам математического моделирования миграции подвижных пестицидов в почве, которое может быть базой экологического нормирования новых средств защиты растений, поступающих на рынок агрохимикатов [1, с. 244-251].

Второй блок докладов посвящен вопросам законодательного регулирования охраны почв, а также экологического нормирования химических элементов и соединений в почвах. В них озвучена проблема наличия значительных пробелов в системе законодательной охраны почв как компонента окружающей среды. Проблема связана в первую очередь с тем, что почва, в отличие от прочих компонентов природной среды, перечисленных в ст. 1 закона «Об охране окружающей среды» № 7-ФЗ от 10.01.2002 не обеспечена защитой

на уровне федерального закона. Этим обусловлены разбалансированность и противоречивость нормативных актов, регламентирующих землепользование, что ведет, в свою очередь, к возникновению споров между природопользователями и государственными надзорными органами [1, с. 88-95, 279-283, 227-233].

В рамках секции «Развитие информатизации и систем мониторинга агробиоценозов в производстве экологически чистой продукции» рассмотрено одно из наиболее актуальных направлений исследований, связанных с развитием цифровизации процессов мониторинга и управления природными ресурсами. Одним из лидеров в данной области является Почвенный институт имени В.В. Докучаева, сотрудники которого представили ряд докладов о применении цифровых технологий при оценке и управлении рисками деградационных процессов, а также уязвимости культур к неблагоприятным факторам среды.

Результатами исследований по использованию информатизации и цифровизации при оценке качества земель, управлении посевами, оптимизации агроландшафта поделились представители научных коллективов РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева, факультета почвоведения МГУ имени М.В. Ломоносова, Агрофизического научно-исследовательского института.

В рамках секции «Вопросы диверсификации сортов и видов сельскохозяйственных культур для обеспечения биологизации землепользования» был затронут важный аспект агробиотехнологий, связанный с повышением адаптационной способности растениеводства к внешним факторам среды при расширении селекционной работы и введении новых культур в использование. С этой точки зрения интересна работа научного коллектива Института агробиотехнологий РГАУ-МСХА по использованию квиноа в биологическом земледелии в средней полосе России [1, с. 81-87].

Нижегородские аграрии (ООО УК Националь) ознакомили слушателей с результатами работы по испытанию новых отечественных гибридов сахарной свеклы в самом северном ареале ее распространения – зоне серых лесных почв [1, с.404-409]. Целый ряд докладов представителей Института химии и фитотехнологии Академии наук республики Кыргызстан, Института микробиологии Академии наук республики Узбекистан, факультета почвоведения МГУ имени М.В. Ломоносова, ВНИИ фитопатологии, Федерального научного центра садоводства, Омского ГАУ и других научных коллективов был посвящен исследованиям по селекции сортов полевых и садовых культур в различных регионах страны и зарубежья.

В рамках Круглого стола, завершившего программу конференции, были обобщены ее ито-

ги, а также результаты обсуждений и дискуссий, принята резолюция, которая включила в себя ряд рекомендаций и предложений, в том числе органам исполнительной и законодательной власти. Предложения составили три блока.

1. Образовательно-просветительский. Совету по профессиональным квалификациям АПК рекомендована разработка и актуализация профстандартов с учетом требований биологизированного сельского хозяйства. Министерству сельского хозяйства и Министерству просвещения РФ предложено включить факультет почвоведения МГУ имени М.В. Ломоносова в состав организаций, участвующих в реализации проекта агроклассов. Научным периодическим изданиям, работающим в сфере экологии, почвоведения и аграрных наук, предложено организовать дискуссионную площадку с участием представителей научного и производственного сообщества, а также законодательной и исполнительной власти для обсуждения проблем внедрения инновационных технологий в сельское хозяйство.

2. Законодательно-нормативный. На основе существующей правоприменительной практики призна-

но необходимым возобновить работу по разработке и принятию федерального закона о почвах. Кроме этого, для ускорения и повышения эффективности разработки системы экологических нормативов в области охраны почв целесообразно привлечь к этой работе ученых и специалистов вузов, в том числе МГУ имени М.В. Ломоносова. Отмечена необходимость нормативного оформления понятия «биологизированное сельское хозяйство» и требований к агробiotехнологиям и почвам, которые в нем задействованы.

3. Производственный. Даны рекомендации уполномоченным органам исполнительной власти по обеспечению ускоренного прохождения процедуры регистрации биопрепаратов и поддержке инициативы по обеспечению потребителей доступной информации о сертифицированной органической продукции и ее узнаваемости.

*Обзор подготовлен в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации «Почвенные информационные системы и оптимизация использования почвенных ресурсов» (Номер ЦИТИС: 121040800147-0).*

## Литература

### Список русскоязычной литературы

1. Биологизация землепользования: почва, технологии, продукция. Материалы международной научно-практической конференции (Москва, 28–31 августа 2023 г.). Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова. Москва: Постер-М; 2023.
2. Верзилина НД, Стекольников КЕ, ред. Проблемы органического земледелия в ЦЧР: материалы международной научно-практической конференции (Воронеж, 14–15 ноября 2015 г.), Воронеж: ФГБОУ ВО Воронежский ГАУ; 2019. С. 45-56.
3. Захаров ВП, Таланова АН. Развитие рынка экологически чистой сельскохозяйственной продукции в современных условиях хозяйствования. Экономика и управление в XXI веке: тенденции развития. 2011;(2):158-69.
4. Стекольников КЕ. Органическое земледелие в России – благо или катастрофа? Биосфера. 2020;12(1-2):53-62.

### Общий список литературы / References

1. [Biologization of Land Use: Soil, Technology, Production. Proceedings of International Scientific and Practical Conference (Moscow, August 28–31, 2023)]. Moscow: Poster-M. 2023. (In Russ.)
2. Verzilina ND, Stekolnikov KE. [Problems of Organic Farming in the Central Agricultural District. Proceedings of International Scientific and Practical Conference (Voronezh, November 14-15, 2015)]. Voronezh; 2019. (In Russ.)
3. Zakharov VP, Talanova AN. [Development of the market of environmentally friendly agricultural products in modern economic conditions]. Ekonomika i Upravleniye v XXI Veke Tendentsii Razvitiya. 2011;(2):158-69. (In Russ.)
4. Stekolnikov KE. [Organic agriculture in Russia: A good or a disaster?] Biosfera. 2020;12(1-2):53-62. (In Russ.)



**Дополнение к статье:**

Шеллер МА, Татаринцев АИ, Сухих ТВ, Ибе АА, Михайлов ПВ.  
**Видовая идентификация *Heterobasidion annosum* (fr.) Bref.**  
**в очагах усыхания сосны обыкновенной**  
**на территории Национального парка «Шушенский бор».**  
**Биосфера. 2023;15(2);107-10.**  
**DOI: 10.24855/biosfera.v15i2.805.**

**Amendment to the paper:**

Sheller MA, Tatarintsev AI, Sukhikh TV, Ibe AA, Mikhaylov PV.  
**Identification of the fungal species *Heterobasidion annosum* (fr.) Bref.**  
**in the foci of drying of *Pinus Sylvestris* pines in Shushenskiy Bor national park.**  
**Biosfera. 2023;15(2);107-10.**  
**DOI: 10.24855/biosfera.v15i2.805.**

По просьбе авторов статья должна содержать следующее дополнение:

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» (№ FEFE-2020-0014).





Подписано в печать **25.10.2023.**

Дата выхода в свет **10.11.2023**

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**