

2024

Т. 16, № 3

**МЕЖДИСЦИПЛИНАРНЫЙ НАУЧНЫЙ
И ПРИКЛАДНОЙ ЖУРНАЛ**



БИОСФЕРА

ISSN 2077-1371 / www.21bs.ru

**ОЦЕНКА ДИНАМИКИ
РАСТИТЕЛЬНОСТИ
С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ**

**ЕВРОПЕЙСКИХ
ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ШКАЛ**
Е.С. Золотова, Н.С. Иванова
*APPLICATION OF EUROPEAN
ECOLOGICAL SCALES FOR
VEGETATION DYNAMICS ASSESSMENT*
Ye.S. Zolotova, N.S. Ivanova

**ПОСЛЕДСТВИЯ ИСКУССТВЕННОГО
СВЕТА НОЧЬЮ: НАРУШЕНИЕ
ЦИРКАДНОГО РИТМА
И МЕТАБОЛИЗМА**

А.Р. Унжаков
*CONSEQUENCES OF ARTIFICIAL LIGHT
AT NIGHT: DISRUPTION OF CIRCADIAN
RHYTHM AND METABOLISM*
A.R. Unzhakov

**РАСПРОСТРАНЕННЫЕ
ФИТОПАТОГЕНЫ ИЗ КОМПЛЕКСА
ВИДОВ *FUSARIUM FUJIKUROI***

Г.Д. Соколова и соавт.
*COMMON PHYTOPATHOGENS FROM THE
FUSARIUM FUJIKUROI SPECIES COMPLEX*
G.D. Sokolova, et al.

**ОЦЕНКА ВОЗДЕЙСТВИЯ
КОМПОНЕНТОВ КОММУНАЛЬНЫХ
ОТХОДОВ И МЕСТ
ИХ ХРАНЕНИЯ НА ЖИВОТНЫХ
И СРЕДУ ИХ ОБИТАНИЯ
В ПРИБАЙКАЛЬСКОМ
НАЦИОНАЛЬНОМ ПАРКЕ**

Е.Н. Соловьева и соавт.
*ASSESSMENT OF THE IMPACT
OF MUNICIPAL WASTE COMPONENTS
AND STORAGE PLACES ON ANIMALS
AND THEIR HABITATS IN PRIBAYKALSKIY
NATIONAL PARK*
Ye.N. Solovyeva et al.



16+

ФОТО: Е. Н. СОЛОВЬЕВА

© 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 16, № 3

Санкт-Петербург

2024



BIOSPHERE

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

Vol. 16, No. 3

Saint Petersburg

2024

© «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)****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

269

**ОЦЕНКА ДИНАМИКИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ
С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ ЕВРОПЕЙСКИХ
ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ШКАЛ**

Е.С. Золотова, Н.С. Иванова

*APPLICATION OF EUROPEAN ECOLOGICAL SCALES FOR
VEGETATION DYNAMICS ASSESSMENT*

Ye.S. Zolotova, N.S. Ivanova

ПРАКТИКА / PRACTICE

284

**О НЕОБХОДИМОСТИ РЕШЕНИЯ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ
ПРОБЛЕМ СЕЛЬСКОГО И ЛЕСНОГО ХОЗЯЙСТВА
РОССИИ ОБЪЕДИНЕНИЕ УСИЛИЙ
АГРОНОМИЧЕСКОЙ И ЛЕСНОЙ НАУКИ
НА ЛАНДШАФТНОЙ ОСНОВЕ**

И.В. Тихонова

*THE NEED TO SOLVE ENVIRONMENTAL PROBLEMS
OF AGRICULTURE AND FORESTRY IN RUSSIA BY
COMBINING THE EFFORTS OF AGRONOMIC AND
FORESTRY SCIENCE ON A LANDSCAPE BASIS*

I.V. Tikhonova

295

**ПОСЛЕДСТВИЯ ИСКУССТВЕННОГО СВЕТА
НОЧЬЮ: НАРУШЕНИЕ ЦИРКАДНОГО РИТМА
И МЕТАБОЛИЗМА**

А.Р. Унжаков

*CONSEQUENCES OF ARTIFICIAL LIGHT AT NIGHT:
DISRUPTION OF CIRCADIAN RHYTHM AND METABOLISM*

A.R. Unzhakov

311

**РАСПРОСТРАНЕННЫЕ ФИТОПАТОГЕНЫ
ИЗ КОМПЛЕКСА ВИДОВ FUSARIUM FUJIKUROI.
ЧАСТЬ 1. ОСНОВНЫЕ ПРОДУЦЕНТЫ
ФУМОНИЗИНОВ**

Г.Д. Соколова, Н.И. Будынков

*COMMON PHYTOPATHOGENS FROM THE FUSARIUM
FUJIKUROI SPECIES COMPLEX.*

PART 1. MAIN PRODUCERS OF FUMONISINS

G.D. Sokolova, N.I. Budynkov

325

**РАСПРОСТРАНЕННЫЕ ФИТОПАТОГЕНЫ
ИЗ КОМПЛЕКСА ВИДОВ FUSARIUM FUJIKUROI.
ЧАСТЬ 2. ПОРАЖАЕМЫЕ РАСТЕНИЯ,
МИКОТОКСИНЫ, ПОТЕНЦИАЛ В КАЧЕСТВЕ
ВОЗБУДИТЕЛЕЙ МИКОЗОВ ЧЕЛОВЕКА**

Г.Д. Соколова, Н.И. Будынков, Е.Е. Целипанова

336

*COMMON PHYTOPATHOGENS FROM THE FUSARIUM
FUJIKUROI SPECIES COMPLEX.*

*PART 2. AFFECTED PLANTS AND MYCOTOXINS AND
THEIR POTENTIAL AS AGENTS OF HUMAN MYCOSES*
G.D. Sokolova, N.I. Budynkov, E.E. Tselipanova

**ОЦЕНКА ВОЗДЕЙСТВИЯ КОМПОНЕНТОВ
КОММУНАЛЬНЫХ ОТХОДОВ И МЕСТ
ИХ ХРАНЕНИЯ НА ЖИВОТНЫХ И СРЕДУ
ИХ ОБИТАНИЯ В ПРИБАЙКАЛЬСКОМ
НАЦИОНАЛЬНОМ ПАРКЕ**

**Е.Н. Соловьева, Л.А. Эпова, Т.В. Десятова,
М.Н. Алексеенко, А.М. Стронская,
П.И. Жовтук, С.Ю. Артемьева,
И.И. Подлипский**

*ASSESSMENT OF THE IMPACT OF MUNICIPAL WASTE
COMPONENTS AND STORAGE PLACES ON ANIMALS
AND THEIR HABITATS IN PRIBAYKALSKIY NATIONAL
PARK*

*Ye.N. Solovyeva, L.A. Epova, T.V. Desiatova,
M.N. Alekseyenko, A.M. Stronskaya, P.I. Zhovtiuk,
S.Yu. Artemyeva, I.I. Podlipskiy*

352

**ОПРЕДЕЛЕНИЕ ПРЕДЕЛОВ УСТОЙЧИВОСТИ
ЭКОСИСТЕМНЫХ ФУНКЦИЙ ГОРНО-
ЛУГОВОЙ ЧЕРНОЗЕМОВИДНОЙ ПОЧВЫ ПРИ
ЗАГРЯЗНЕНИИ ЦИНКОМ**

**А.А. Кузина, Е.С. Храпай, С.И. Колесников,
Т.В. Минникова, К.Ш. Казеев**

*DETERMINATION OF THE LIMITS OF TOLERANCE OF
ECOSYSTEMIC CHARACTERISTICS OF MOUNTAIN-
MEADOW CHERNOZEM-LIKE SOILS TO POLLUTION
WITH ZINC*

*A.A. Kuzina, Ye.S. Khrapay, S.I. Kolesnikova,
T.V. Minnikova, K.S. Kazeev*

ПРИРОДА / NATURE

360

**МОРФОМЕТРИЯ И ВОДНЫЙ РЕЖИМ ЛИСТЬЕВ
НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА
БОЯРЫШНИК (CRATAEGUS L.)
ПРИ ИНТРОДУКЦИИ В УСЛОВИЯХ
СЕМИАРИДНОГО КЛИМАТА**

Д.Г. Федорова, М.А. Шишова

*MORPHOMETRIC FEATURES AND WATER REGIMEN
OF LEAVES OF SEVERAL PLANTS OF THE HAWTHORN
GENUS (CRATAEGUS L.) UPON INTRODUCTION TO
SEMIARID CLIMATE CONDITIONS*

D.G. Fedorova, M.A. Shishova

368

**РАСТИТЕЛЬНЫЕ СООБЩЕСТВА С GLOBULARIA
PUNCTATA В САМАРСКОМ ПОВОЛЖЬЕ**

В.В. Бондарева, Т.М. Лысенко

PLANT COMMUNITIES COMPRISING GLOBULARIA

PUNCTATA IN SAMARA VOLGA REGION

V.V. Bondareva, T.M. Lysenko

377

**РЕЦЕНЗИИ И ДИСКУССИИ /
VIEWS AND REVIEWS**

Г.О. Османова

Рецензия на книгу:

**д.б.н., профессора Л.А. Животовского
«Твои следы на ландшафтах науки»**

G.O. Osmanova

A review of the book

**“TVOI SLEDY NA LANDSHAFTAKH NAUKI” [YOUR
TRACES ON THE LANDSCAPES OF SCIENCE] BY PROF.
L.A. ZHIVOTOVSKY**



ОЦЕНКА ДИНАМИКИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ ЕВРОПЕЙСКИХ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ШКАЛ

Е.С. Золотова¹, Н.С. Иванова^{2*}

¹Институт геологии и геохимии им. академика А.Н. Заварицкого УрО РАН, Екатеринбург, Россия;

²Ботанический сад Уро РАН, г. Екатеринбург, Россия

* Эл. почта: i.n.s@bk.ru

Статья поступила в редакцию 05.07.2024; принята к печати 29.08.2024

Исследование динамики растительности и взаимосвязей между факторами среды и фитоценозами – актуальная задача для целей устойчивого природопользования и сохранения биоразнообразия. С использованием методических рекомендаций PRISMA 2020 проведен обзор исследований динамики растительности, выполненных на основе экологических шкал Элленберга и Ландольта в период с 2019 по 2023 год. Анализ включал распределение публикаций по годам, странам, типам растительных сообществ, направлениям исследований, цитируемости и выявил особенности применения данных шкал. Установлена широкая география использования и высокая эффективность данных методов для решения широкого спектра актуальных задач. Выявлено, что для изучения лесных экосистем чаще применялись шкалы Элленберга, а для нарушенных ландшафтов и отдельных видов – шкалы Ландольта, одновременно с этим для лугов, болот и прибрежной растительности оба метода использовались почти с одинаковой частотой. Для оценки климатогенной и восстановительной динамики чаще применялись шкалы Ландольта, чем Элленберга. Достаточно много исследований направлено на изучение антропогенных изменений. Для этих целей чаще использовали шкалы Элленберга, однако шкалы Ландольта также давали хорошие результаты. Оценка цитируемости наглядно продемонстрировала высокий интерес к экологическим шкалам и их востребованность у исследователей. Результаты проведенного анализа будут способствовать дальнейшему развитию концепции экологических индикаторов, а также помогут исследователям ориентироваться в современном состоянии проблемы, понять сильные стороны экологических шкал Ландольта и Элленберга.

Ключевые слова: динамика растительности, шкалы Элленберга, шкалы Ландольта, мета-анализ, фитоиндикация.

APPLICATION OF EUROPEAN ECOLOGICAL SCALES FOR VEGETATION DYNAMICS ASSESSMENT

Ye.S. Zolotova¹, N.S. Ivanova^{2*}

Zavaritskiy Institute of Geology and Chemistry and ²Botanical Garden, Urals Branch of the Russian Academy of Sciences, Yekaterinburg, Russia

Email: i.n.s@bk.ru

Studies of vegetation dynamics with account for relations between environmental factors and phytocenosis are important sustainable nature management and biodiversity maintenance. Based on PRISMA 2000 recommendations, a systematic review of vegetation dynamics studies using Ellenberg and Landolt in 2019 through 2023 has been carried out. The analysis included distributions of published studies numbers over years, countries, plant community types, study objectives, and citation rates. The scales proved to be used widely in the geographical terms and to be highly efficient for solving a wide range of topical problems. Ellenberg scales were used more often in studies of forest ecosystems, whereas Landolt scales, in studies of damaged landscapes and of separate species. In studies of disturbed meadows, marshes and costal vegetation, both scales were used at equal rates. In studies of climate-related and restorative dynamics, Landolt scale was used more often than Ellenberg scale. Many studies addressed the anthropogenic changes. Ellenberg scales were used more often in such cases; however, Landolt scales performance was good too. Citing rates show that the ecological scales are popular and in high demand among researchers. The results of the present analysis will facilitate further developments of the ecological indicator concept and be helpful in orientation in the current state of affairs in this field and in understanding the advantages of Landolt and Ellenberg scales.

Keywords: vegetation dynamics, Ellenberg scales, Landolt scales, meta-analysis, phytointication.

Введение

Природные экосистемы по всему миру подвергаются возрастающему воздействию антропогенного

фактора и изменению климата [74, 96]. Понимание динамики экосистем и системы взаимосвязей между средой обитания и биоценозами имеют ключевое

значение для надежных прогнозов в области устойчивого природопользования, сохранения биоразнообразия и рисков экологических кризисов [28, 29, 43, 56, 104]. Оценка комплекса факторов окружающей среды, определяющих состав, структуру и динамику растительных сообществ [17, 54, 55, 82], чаще всего долгий, трудоемкий и дорогостоящий процесс. В связи с этим большой интерес представляет оценка местообитаний по значениям экологических показателей [34, 86, 105]. Они позволяют оценить совокупное воздействие факторов, поскольку связывают признаки растительности и градиенты ведущих факторов среды [107].

К настоящему времени разработаны десятки различных экологических индикаторов, которые имеют широкий спектр применения [1, 34, 53, 107]. Наиболее обширную географию использования имеют точечные европейские шкалы Г. Элленберга [40] и Э. Ландольта [65]. В странах постсоветского пространства популярны диапазонные экологические шкалы Л.Г. Раменского [9] и Д.Н. Цыганова [20]. Можно отметить исследование на основе шкал Раменского, посвященное фундаментальным проблемам растительных инвазий и трансформации экологических ниш растений [11], а также ряд работ, в которых эти шкалы используются для оценки факторов среды обитания [8, 15]. Шкалы Д.Н. Цыганова успешно применялись в лесотипологических исследованиях на Урале [5], при изучении светлохвойных лесов подзоны южной тайги [3], травяных сосняков в Иркутской области [19], экологических режимов почв острова Сахалин [10], для фитоиндикации техногенного подтопления в зоне влияния полигона промышленных отходов [2] и сравнительной характеристики факторов организации сгетальных сообществ Ленинградской области и республики Башкортостан [22]. Несмотря на хорошие результаты применения шкал Цыганова и Раменского для изучения растительности, у них сравнительно узкая география использования, и они мало представлены в мировых научных исследованиях.

Экологические шкалы Элленберга разработаны на основе полевых наблюдений преимущественно в Германии и Альпах [40]. Охарактеризовано 2494 растения по 6 факторам: освещенность, влажность, температура, континентальность климата, кислотность почвы, содержание азота. Отношение вида к влаге оценивается в 12 баллов, остальные параметры – в 9 баллов. Отдельно отмечено засоление почв по трехбалльной шкале.

Экологические шкалы Ландольта разработаны для флоры Швейцарии [65]. Охарактеризовано более 3400 растений [66] по 8 факторам. По шести факторам шкалы совпадают со шкалами Элленберга, но дополнительно есть шкалы по степени гранулированности

(аэрации) и трофности почв. Каждый фактор оценивается пятью баллами, где 1 означает низкий, а 5 – высокий. Значения индикатора Ландольта используются реже, чем значения индикатора Элленберга [57]. Однако они наиболее эффективны при анализе альпийских сообществ [85].

Несмотря на то что точечные европейские шкалы Г. Элленберга и Э. Ландольта разработаны для Европы, они также достаточно широко используются в России. Здесь следует отметить публикации группы ученых из МГУ им. М.В. Ломоносова, посвященные оценке внутрибиогеоценозной изменчивости лесных подстилок и подчиненных ярусов в еловых фитоценозах [12, 13] и индикационной роли травянистых растений в почвенно-экологических исследованиях [16]. Апробация шкал Ландольта проводилась для оценки факторов среды при изучении структуры и динамики растительности осушенного луга в условиях разной тепловлагообеспеченности [4], а также при исследованиях предгорных и горных широколиственных грабовых, дубово-грабовых и ясневых лесов Северо-Западного Кавказа и их сравнительном анализе с лесными фитоценозами Центрального Кавказа (Грузия), севера Турции, Балкан и Крыма [21].

Точечные экологические шкалы, к которым относятся рассматриваемые европейские шкалы, представляют собой таблицы, где отношение вида к отдельным факторам выражено в виде балльной оценки, отражающей положение экологического оптимума вида на градиенте фактора. Окончательная оценка растительного сообщества по экологическим шкалам основана на оценках всех видов растений. Существуют разные методы расчета итогового балла [37], которые реализованы, в частности, в пакетах *Vegan* и *BiodiversityR* в свободной программной среде R, а также в разработанном отечественном программном продукте [7, 108].

Для того чтобы экологические шкалы успешно развивались дальше, необходимы в первую очередь анализ современного состояния проблемы и оценка эффективности различных шкал для исследования динамики растительности. Однако, несмотря на то что имеется ряд литературных обзоров, посвященных разным аспектам экологических шкал [24, 57, 67, 107], детальный систематический анализ исследований динамики растительности, реализованных с помощью экологических шкал, проведен не был.

В связи с этим мы поставили цель провести обзор исследований динамики растительности, выполненных на основе экологических шкал Элленберга и Ландольта за последние 5 лет, проанализировать современное состояние проблемы, оценить эффективность данных экологических индикаторов для решения поставленных задач и выявить их сильные стороны.

Материал и методика

При проведении исследований мы использовали методические рекомендации PRISMA [78] и методические рекомендации для экологических исследований [73]. Для поиска информации применялись следующие базы данных: ScienceDirect, Mendeley и Google Scholar. Поисковые запросы включали: «Landolt indicator value», «Landolt indicator values» и «Ellenberg indicator value», «Ellenberg indicator values». В качестве критерия качества использована индексация в базах данных Scopus и/или Web of Science. Литература проанализирована за последние 5 лет (2019–2023 годы). Для экологических шкал Элленберга отобрано 170 статей, где они были в числе основных методов анализа. По экологическим шкалам Ландольта отобрано 70 статей. Информация (год публикации, авторы, название статьи и журнала, DOI, аннотация) об отобранных публикациях заносилась в Excel. Далее на основе названия и аннотации были отобраны публикации, посвященные динамике растительности. В итоге выбраны по Элленбергу 51 статья, а по Ландольту 26 статей. На рис. 1 показано распределение исследований по годам.

Сбор данных и заполнение таблицы в Excel проведено с 1 апреля по 20 мая 2024 года.

Результаты и обсуждение

География и направления исследований

Проведенные ранее исследования [57, 107] показали, что экологические шкалы Элленберга и Ландольта хорошо себя зарекомендовали для решения различных задач: от классификации и ординации самой разнообразной растительности в различных климатических зонах и совершенствования методики оценки биогеоценозов до анализа экологических ниш отдельных видов растений (рис. 2).

Однако при том, что направления современных исследований с использованием экологических шкал Элленберга и Ландольта весьма разнообразны, наиболее часто они используются для изучения и анализа динамики растительности. Данной проблеме посвящено 37% всех исследований с использованием экологических шкал Ландольта и 32% исследований с использованием экологических шкал Элленберга.

Больше всего исследований по динамике растительности на основе экологических шкал Элленберга проводилось в Германии (18), а по экологическим шкалам Ландольта – в Швейцарии (10) (табл. 1). География исследований значительно шире по шкалам Элленберга, чем по шкалам Ландольта.

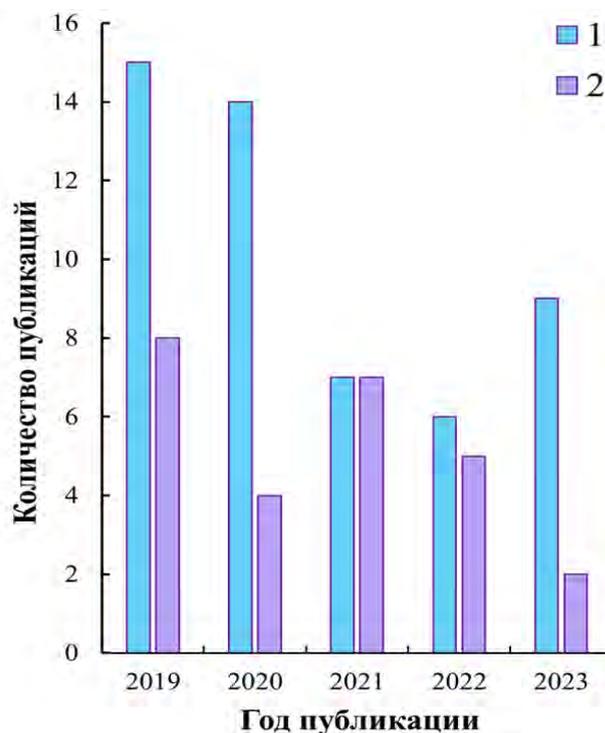


Рис. 1. Распределение по годам количества публикаций по динамике растительности, где использованы экологические шкалы Элленберга (1) и Ландольта (2)



Рис. 2. Задачи, для которых используются экологические шкалы

Табл. 1

Распределение стран по количеству проведенных исследований по динамике растительности с использованием экологических шкал Элленберга и Ландольта за 2019–2023 годы

Страна	Число исследований	
	Шкалы Элленберга	Шкалы Ландольта
Германия	18	0
Швейцария	0	10
Италия	4	5
Австрия	0	3
Словения	1	3
Россия	1	2
Чехия	4	0
Англия	3	0
Польша	3	0
Франция	2	1
Эстония	2	0
Словакия	2	0
Дания	2	0
Грузия	0	1

Примечание: Единичные исследования на основе шкал Элленберга проведены в Финляндии [83], Швеции [69], Венгрии [25], Испании [75], Литве [101], Бельгии [102] и на Мальте [97].

Исследования динамики растительности по экологическим шкалам проводились как для флоры больших территорий (с использованием шкал Элленберга – 12% общего числа исследований по данной шкале; с использованием шкал Ландольта – 31%), так и для отдельных типов растительности (табл. 2). Для изучения динамики лесных экосистем чаще всего использовались шкалы Элленберга [26, 39, 49, 81, 84]. Для лугов и пастбищ [58, 76, 89, 102], а также болот и прибрежной растительности [42, 48, 93, 97] оба метода применялись почти с одинаковой частотой. При помощи шкал Ландольта чаще оценивали динамику растительности нарушенных ландшафтов, например, карьеров [92], а также отдельных видов, таких как альпийские орхидеи [46] и плантации *Pinus nigra* [35]. Отдельно стоит упомянуть исследование по флоре городских территорий с использованием шкал Элленберга [45].

Экологические шкалы Элленберга и Ландольта хорошо зарекомендовали себя для изучения многолетней динамики различных растительных сообществ, например, двадцатилетней динамики на средиземноморских альпийских пастбищах [103], изменения биоразнообразия мохообразных в лесах Англии с 1800 по 2022 год [32], сопоставление палинологического богатства и филогенетического разнообразия на протяжении 10 000-летней истории болот Сааремаа (Эстония) [27], реконструирование окружающей среды в голоцене [80].

Для оценки климатогенной динамики чаще используются шкалы Ландольта [33, 47, 60, 68, 88, 91, 94, 98], чем Элленберга [39, 70, 97]. Под воздействием изменения температур изучена трансформация растительности: лесной [39, 94], луговой [68] и водно-болотной [97], субарктической [60] и субальпийской [98].

Проведено моделирование будущих климатических и антропогенных изменений на основе выборки из 1095 видов растений Северной Италии, характерных и для южноевропейской растительности [33]; рассчитано вымирание и колонизация 135 видов из Европейских Альп при сравнении модели распределения видов с повторно обследованными участками [88]. Проанализирована выживаемость популяции, тенденции в численности и динамика изменения аре-

ала альпийских орхидей за 28 лет на всем диапазоне высот (66–2970 м) в одной из горячих точек растительного разнообразия Европы (Италия, Трентино) [47], а также оценены флористические сдвиги в течение XX века на основе исторической (1900–1930 годы) и текущей (2000–2017 годы) флористической съемки кантона Цюрих, Швейцария [91]. Для изучения влияния климата на изменения в составе разных типов растительных сообществ Франции за 2009–2017 годы вычислялись средние тепловые предпочтения сообществ на основе шкал Элленберга [70]. Отдельно стоит упомянуть исследование с использованием линейных смешанных моделей по изучению влияния микроклимата на видовой состав и реакцию на засуху растительности известковых лугов [71].

Достаточно много исследований по динамике растительности посвящено антропогенным изменениям, чаще для таких целей использовали шкалы Элленберга [30, 51, 62, 72, 76, 87, 106]. Однако шкалы Ландольта тоже давали хорошие результаты [58, 76, 77, 79], это направление исследований составило 15% общего числа исследований по динамике, сделанных с использованием данной шкалы за последние пять лет, а для Элленберга – 25%. Была исследована антропогенная трансформация лугов [31, 58, 72, 77, 79], лесов [62, 87, 95], влажных пустошей и болот [51, 72, 89] под влиянием хозяйственных мероприятий. Рассмотрено влияние известкования почв на насаждения сосны *Pinus sylvestris*, дуба *Quercus robur*, бука *Fagus sylvatica*, ели *Picea abies* за 25 лет [99]. Проанализировано изменение растительности и переменных окружающей среды с 1951 по 2016 год из-за постройки шлюза на реке Дове-Эльбе [23].

Восстановительным сукцессиям посвящено 31% исследований по шкалам Ландольта, а по шкалам Элленберга – 14% общего числа исследований по динамике по каждой из шкал. Например, с использованием шкал Элленберга изучено влияние сплошных рубок на восстановление прежней луговой растительности [44], восстановление пастбищ с помощью местных семян [61], проанализировано изменение лесного подлеска с 1993 по 2016 год в связи с изменением лесопользования и местными природными нарушениями (ветровалами) [64], обследованы пахот-

Табл. 2

Основные типы растительности, для которых исследована динамика с использованием экологических шкал за 2019–2023 годы

Растительные сообщества	Число исследований, % общего числа для каждой шкалы	
	Элленберг	Ландольт
Лесные экосистемы	39	15
Луга, пастбища	29	23
Болота и прибрежная растительность	14	12
Нарушенные ландшафты	2	8
Отдельные виды	0	8

ные растительные сообщества полей кукурузы, чтобы оценить изменения, произошедшие за 50 лет [41]. Шкалы Ландольта применялись для исследования естественного возобновления лесной растительности [35, 36, 63], пихты Дугласа в лесных насаждениях в Швейцарии [46], восстановления болот после прекращения выпаса [48], изучения долгосрочных эффектов восстановления растительности на оползневых склонах, карьерах [92] и для изучения влияния перемещения наносов на растительные сообщества [52]. Также стоит упомянуть интересное исследование по анализу влияния сукцессии известковых лугов на бабочек [50].

Анализ цитируемости

Проведенный нами анализ цитируемости наглядно продемонстрировал высокий интерес к экологическим шкалам и их востребованность у исследователей. Выявлено, что 93,5% статей, посвященных динамике растительности и выполненных с использованием экологических шкал за 2019–2023 годы, упоминались в других исследованиях хотя бы 1 раз (рис. 3). Кроме того, установлено наличие большого количества высокоцитируемых статей. Так, например, 58,4% статей цитировались 5 и более раз, а 37,7% – 10 и более раз. Процент статей с цитируемостью 20 и более также является очень высоким и составляет 18,2%. Отдельно следует отметить статьи с максимальной цитируемостью. На рис. 4 они сформировали обособленную группу из 4 статей. На них стоит обратить особое внимание. Наиболее активно (63 раза) цитируется статья коллектива австрийских авторов, посвященная динамике локальных ареалов нелесных растений в Европейских Альпах в связи с климатическими сменами [88]. Авторы сравнили модели распределения 135 видов растений с полевыми данными. Исследование имеет масштабный характер: было обследовано 1576 участков, расположенных в Австрии, Швейцарии, Италии, Словении и Германии. В результате установлено, что 60% изученных видов не исчезли на всех участках, которые модели классифицировали как непригодные, а 38% видов не смогли заселить все участки, которые, согласно моделям, стали пригодными для их произрастания. В целом 93% видов показали по крайней мере один тип запаздывающего ответа. При этом авторы подчеркнули, что они включили в анализ только наиболее часто встречающиеся виды и сделали предположение, что полученные ими цифры, характеризующие эффект запаздывания, могут быть заниженными. Данное исследование несомненно имеет большое значение как для развития концепции экологических индикаторов, так и для совершенствования концептуальных основ теории динамики растительных сообществ, их уязвимости и устойчивости.

Вторая по цитируемости статья (57 цитирований) выполнена коллективом авторов из Германии, Великобритании и Нидерландов и посвящена моделированию смен растительности различных типов полустепных лугов в Западной и Центральной Европе [38]. Это исследование представляет собой мета-анализ повторных исследований растительности. Авторы проанализировали 23 набора данных, включая 13 наборов данных по влажным лугам, 6 по сухим лугам и 4 по другим типам лугов. Период между исследованиями варьировал до 75 лет. При этом эдафические условия оценивались по средним значениям индикаторов Элленберга для влажности почвы, азоту и pH. Результаты исследований подтвердили повсеместное ухудшение состояния полустепных лугов, при этом наибольшая уязвимость выявлена у высокопродуктивных лугов. Выявлено, что основными причинами смен растительности являются внесение удобрений и выпадение азота. Полученные результаты важны для устойчивого использования пастбищ.

Третье место по цитируемости (49 цитирований) занимает статья коллектива авторов из Германии и Швейцарии, посвященная изучению устойчивости пастбищ к высокой интенсивности землепользования [31]. В результате исследований было установлено, что 34% видов растений отрицательно реагируют на высокую интенсивность землепользования и только 10% видов проявляют положительную взаимосвязь. Также выявлено, что внесение удобрений и частота скашивания являются основными факторами, трансформирующими структуру пастбищ, при этом влияние интенсивности выпаса менее выражено.

Четвертое место среди наиболее цитируемых статей (28 цитирований) принадлежит исследованию влияния ветровалов на адаптацию растительности к более теплему климату, которое провели ученые из Франции [39]. На основе флористических исследований (139 постоянных пробных площадей), проведенных в 2002 и 2018 годах в лесах, пострадавших от ветровалов 1999 года, авторы оценили изменения растительных сообществ в окнах полога древостоя по сравнению с ненарушенными лесными участками. Для каждой пробной площади были рассчитаны температурный индекс сообщества и индекс освещенности сообщества со значениями видового оптимума температуры и светового индикатора Элленберга соответственно. Авторы доказали, что температурный индекс сообщества значительно увеличился за исследуемый временной период (в среднем на 0,11 °C за десятилетие). В тот же период индекс освещенности сообщества снизился, что указывает на то, что термофилизация сообщества не была прямым результатом образования окон в пологе древостоя. Сравнение окон в пологе древостоя и ненарушенных участков на основе разработанных авторами моделей показало, что после восстановле-

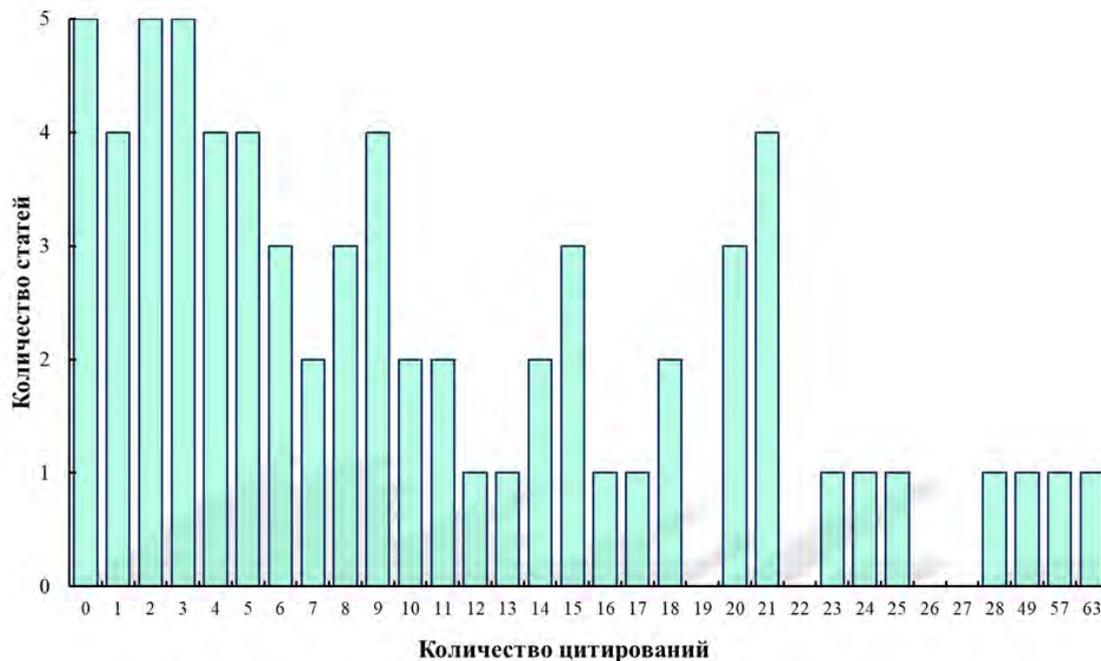


Рис. 3. Распределение по цитируемости статей, посвященных динамике растительности, выполненных с использованием экологических шкал за 2019–2023 годы

ния полога термофилизация в окнах полога древостоя выражена сильнее в горах (+0,54 °C), чем на равнинных участках (+0,12 °C). Анализ видового состава и экологических ниш видов позволил авторам сделать вывод о том, что различия между восстановившейся в окнах полога лесной растительностью и растительностью ненарушенных лесов связана с инвазией адаптированных к теплу видов и сокращения количества видов, адаптированных к холоду. Авторы доказали, что режим нарушений играет ключевую роль в адаптации лесных сообществ к потеплению климата. Данный вывод является важным для лучшего понимания механизмов адаптации фитоценозов.

Таким образом, за последние пять лет с использованием экологических шкал проведены интересные и разноплановые исследования динамики растительности. Высокая цитируемость доказывает их теоретическую и практическую значимость, а также позволяет предположить, что экологические шкалы будут активно развиваться дальше на основе непрерывно получаемых новых результатов высокого научного уровня.

Проблемы исследования динамики растительности с использованием экологических шкал

1. Обширные многолетние исследования структуры и динамики растительных сообществ и создание различных геоботанических баз данных привело научное общество к эпохе больших экологических

массивов информации. С одной стороны, это делает возможным получение более точных региональных оценок и прогнозов динамики растительных сообществ, повышение эффективности природопользования и охраны природы, а также позволяет перейти на новый уровень исследований: трансконтинентальный и глобальный. С другой стороны, остро ощущается недостаток соответствующих методов анализа. Остается открытым вопрос, насколько широко в географическом плане можно использовать экологические шкалы. Современные исследования показали, что география применения экологических шкал Элленберга и Ландольта расширяется. Однако их эффективность недостаточно доказана для исследований на уровне Евразии. Здесь исследователи сталкиваются с проблемой трансформации экологических ниш в различных биоклиматических зонах [11]. Это общеизвестно. Тем не менее, масштабы трансформации экологических ниш по-прежнему остаются недостаточно изученными, особенно для техногенных ландшафтов. Понимание трансформации экологических ниш стимулирует проведение корректировок имеющихся и разработку новых региональных экологических шкал с внесением соответствующих поправок. Причем, если страны находятся недалеко от европейских стран, для которых разработаны шкалы Элленберга и Ландольта, то поправки могут быть относительно небольшие, в отличие от тех, которые необходимо вносить в более удаленных регионах, в том числе в России. Таким образом, с одной стороны, разработка региональных

экологических шкал позволяет существенно повысить их эффективность в пределах отдельного региона, а другой, осложняет сравнение результатов исследований для разных стран. Кроме того, использование региональных шкал затрудняет переход к анализу больших территорий, для которого требуется применение единых экологических шкал на всей территории исследования.

2. Изменение видового состава происходит постепенно и не всегда четко следует за трансформацией среды обитания. Эффект запаздывания проявляется как для появления новых видов, более приспособленных к изменившимся условиям, так и к исчезновению видов, для которых условия среды стали малопригодными [88]. Однако каких-либо точных количественных оценок, характеризующих время запаздывания, не существует. Кроме того, можно предположить, что данный эффект будет зависеть от биоклиматической зоны, разных типов воздействий и многих других факторов.

3. Изменение климата может привести к сложным изменениям в видовом составе, пространственной структуре, экологических процессах и функциональных услугах фитоценозов и исказить естественный ход восстановительных и дигрессивных сукцессий. Несмотря на то, что синергетические эффекты от наложения различных типов динамики, несомненно, имеют место, данная проблема остается мало изученной. Более того, синергетические эффекты значительно затрудняют исследование как климатической динамики, так и восстановительных и дигрессивных сукцессий. Разумеется, что при использовании экологических шкал данную проблему необходимо учитывать, так как есть вероятность получения ложных выводов. Однако ответов на данные вопросы современные исследования не предоставляют.

4. В проанализированных нами исследованиях на основе экологических шкал не была затронута проблема конвергенции растительных сообществ. В обзоре, посвященном российским лесным типологиям, подчеркивалось, что данное явление проявляется очень часто как на вырубках, так в коренных и производных лесах [18]. На вырубках и гарях это связано с тем, что однотипные внешние воздействия сходным образом трансформируют среду обитания, и в различных лесорастительных условиях формируются физиономически сходные растительные сообщества. С другой стороны, в коренных и производных лесах четко проявляется влияние эдификатора, который оказывает влияние на видовой состав и структуру подчиненных ярусов, и фитоценозы приобретают физиономическое сходство в различных местообитаниях. Разумеется, что видовые составы данных растительных сообществ не идентичны, но на сегод-

няшний момент не проведена количественная оценка степени варьирования конвергенции растительных сообществ. Также мы не нашли сведений, насколько данное явление осложняет фитоиндикацию среды обитания на основе экологических шкал.

5. Вышеперечисленные проблемы приводят к сложности построения эффективных моделей динамики растительности. Прогнозирование динамики растительности, например, на основе моделей процессов или машинного обучения, требует большого количества точных и репрезентативных данных для обучения алгоритмов и проверки параметров. Причем данные должны быть получены по одинаковым методикам. Текущая нехватка высококачественных наборов данных мониторинга, эффекты запаздывания, конвергенция растительных сообществ и синергетические эффекты снижают точность имеющихся моделей и, соответственно, прогнозов. Это осложняет разработку системы устойчивого природопользования и сохранения биоразнообразия, а также требует дополнительных исследований.

Приоритетные направления дальнейших исследований

Совершенствование методов оценки факторов среды и мониторинга, а также реализации перехода от изучения исторических и современных условий к прогнозам на будущее остаются актуальными и востребованными направлениями. В связи с этим, на наш взгляд, является перспективным совершенствование существующих экологических шкал на основе критериев научности, сопоставимости, точности (в том числе для больших территорий) и чувствительности к изменениям. Поэтому для будущих исследований приоритетными могут быть следующие направления.

1. Устранение существующих пробелов в изучении растительности. Так как точные количественные данные являются основой для экологического анализа, необходимы дальнейшие масштабные многолетние исследования по сбору данных о структуре и динамике растительности, а также факторах среды обитания, дополнение имеющихся баз данных и создание новых. Если для стран Евросоюза таких данных накоплено уже достаточно для глубокого экологического анализа, то на карте Российской Федерации еще очень много «пустых зон», которые только предстоит заполнить. Данная работа потребует много усилий. Однако она остро необходима для создания надежной основы для дальнейших исследований.

2. Проверка эффективности и разработка методики корректировки экологических шкал для разных биоклиматических зон и типов растительности. Здесь в качестве примера можно привести исследование большого международного коллектива авторов по разработке новейшей шкалы Ecological Indicator

Values for Europe (EIVE) [34]. Авторы постарались использовать все известные экологические шкалы и их региональные варианты, содержащие оценки растений относительно положения их экологической ниши (а потенциально, и ширины ниши) по экологическим градиентам. В итоге они использовали 31 экологическую шкалу, в том числе шкалы Элленберга, Ландольта, Цыганова, Раменского и другие. EIVE на сегодняшний день является наиболее полной системой значений экологических показателей для европейских сосудистых растений и включает данные по 14 714 таксонам для влажности почвы (M), 13 748 таксонам для азота (N), 14 254 таксонам для кислотности почвы (R), 14 054 таксонов для освещенности (L) и 14 496 таксонов для температуры (T). Другим примером скрупулезного и масштабного исследования является разработка экологических шкал для почти 9000 европейских таксонов сосудистых растений на основе экологических шкал Элленберга [100]. Однако проверки эффективности данных шкал для территорий Российской Федерации проведены не были. Устранение данного пробела является одной из актуальных задач. Для России проверка применимости, эффективности и сопоставимости оценок была проведена для экологических шкал Цыганова, Элленберга и Ландольта [6]. Авторы выявили, что, несмотря на разницу диапазонов балловых значений у различных шкал, нормированные значения соответствующих показателей оказались сопоставимыми и в целом дали хорошие результаты для изучения сукцессий в сосняке сложном (*Pineta sylvestris composita (nemoroboroherbosa)*) подзоны хвойно-широколиственных лесов. Оценки факторов среды на основе всех трех шкал коррелировали в процессе сукцессий. Апробация шкал Раменского, Цыганова и Ландольта для условий Воронежской области выполнена на примере изучения послепожарных сукцессий [14]. Авторы получили положительный результат для всех трех тестируемых экологических шкал. Однако четких выводов о границах применимости данных шкал и необходимости корректировок исследователи не приводят. Поэтому, несмотря на положительные результаты по апробации шкал Элленберга, Ландольта, Цыганова и Раменского на территории Российской Федерации, данные проблемы требуют более тщательных и масштабных исследований для различных биоклиматических зон и типов растительных сообществ, особенно в техногенных ландшафтах.

3. Изучение эффектов запаздывания. Для этих целей необходимы специальные исследования с получением строго количественных данных о динамике как растительности, так и факторов среды обитания. Для реализации данного научного направления можно использовать опыт коллектива австрийских авторов [88].

4. Разработка прогнозных моделей динамики растительных сообществ. С одной стороны, данное направление даст надежную основу для природопользования и охраны природы, а с другой стороны, будет способствовать проверке качества и глубины понимания механизмов климатических и антропогенных смен растительности. Здесь важно понимание особенностей как трансформации экологических ниш, так и эффектов запаздывания в изменении видового состава в процессе климатических сдвигов и дигрессивно-демутационных сукцессий. Выявление особенностей и разработка обоснованных строгих количественных корректировок дадут ключ к успешному прогнозированию динамики растительности при различных будущих сценариях изменения климата.

Заключение

Мета-анализ исследований за 2019–2023 годы, проведенных по динамике растительности на основе экологических шкал Ландольта и Элленберга, показал широкую географию использования и высокую эффективность данных методов для решения широкого спектра актуальных задач. Анализ включал распределение публикаций по годам, странам, типам растительных сообществ, направлениям исследований, цитируемости и выявил особенности применения данных шкал. Например, география исследований продолжает оставаться более широкой для шкал Элленберга, чем для шкал Ландольта; кроме того, для изучения динамики лесных экосистем чаще применялись шкалы Элленберга, а для нарушенных ландшафтов и отдельных видов – шкалы Ландольта; вместе с тем, для лугов, болот и прибрежной растительности оба метода использовались почти с одинаковой частотой. Для оценки климатогенной динамики чаще применялись шкалы Ландольта, чем Элленберга. Достаточно много исследований направлено на изучение антропогенных изменений, чаще для этих целей использовали шкалы Элленберга, однако шкалы Ландольта тоже давали хорошие результаты. Восстановительным сукцессиям посвящен 31% исследований общего количества публикаций по шкалам Ландольта, а по шкалам Элленберга – 14%. Проведенный нами анализ цитируемости наглядно продемонстрировал высокий интерес к экологическим шкалам и их востребованность у исследователей.

Результаты проведенного анализа будут способствовать дальнейшему развитию концепции экологических индикаторов, а также помогут исследователям ориентироваться в современном состоянии проблемы, понять сильные стороны экологических шкал Ландольта и Элленберга.

Работа выполнена в рамках государственного задания ИГТ УрО РАН (тема № 123011800011-2) и государственного задания Ботанического сада УрО РАН.

Литература

Список русскоязычной литературы

1. Бузук ГН. Определение экологического пространства растительных сообществ методом идеального индикатора с помощью объединенных европейских экологических шкал Н. Ellenberg. Вестник фармации. 2023;2(100):72-81. doi: 10.52540/2074-9457.2023.2.72.
2. Гусев АП. Фитоиндикаторы техногенного подтопления в зоне влияния полигона промышленных отходов. Вестник Воронежского государственного университета. Серия: Геология. 2015;(1):128-31.
3. Ефимова СН, Домнина ЕА. Использование шкал Д.Н. Цыганова для оценки условий местообитаний растений соснового леса в подзоне южной тайги. Вестник современных исследований. 2018;5(1):17-19.
4. Захарова ОА. Экологические особенности лугового фитоценоза на осушительном объекте. Вестник Рязанского государственного агротехнологического университета им. П.А. Костычева. 2021;13(1):12-18. doi: 10.36508/RSATU.2021.49.1.002.
5. Золотова Е, Иванова НС. Использование шкал Д.Н. Цыганова для анализа экологического пространства типов леса Среднего Урала. Фундаментальные исследования. 2015;2(23):5114-9.
6. Зубкова ЕВ, Андреева МВ, Припутина ИВ. Изменения видового состава и экологических условий в сосняке сложном подзоны хвойно-широколиственных лесов в условиях заповедного режима. Биосфера. 2020;12(4):214-22. doi: 10.24855/biosfera.v12i4.563.
7. Зубкова ЕВ, Ханина ЛГ, Грохлина ТИ, Дорогова ЮА. Компьютерная обработка геоботанических описаний по экологическим шкалам с помощью программы EcoScaleWin. Йошкар-Ола: Марийский государственный университет; 2008.
8. Лапенко НГ. Эколого-ценотические аспекты формирования степных фитоценозов. Сельскохозяйственный журнал. 2023;2(16):37-44. doi: 10.48612/FARC/2687-1254/004.2.16.2023.
9. Раменский ЛГ, Цаценкин ИА, Чижиков ОН, Антипин НА. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М.: Сельхозгиз; 1956.
10. Рожкова-Тиминова ИО, Шепелева ЛФ. Экологические режимы почв и их агрохимические свойства в южной части острова Сахалин. Достижения науки и техники АПК. 2023;37(10):10-4. doi: 10.53859/02352451_2023_37_10_10.
11. Селедец ВП. Трансформация экологических ниш видов растений в различных биоклиматических зонах (Приморский край, Дальний Восток России). Растительный мир Азиатской России: Вестник Центрального сибирского ботанического сада СО РАН. 2019;(1):84-90. doi: 10.21782/RMAR1995-2449-2019-1(84-90).
12. Семенюк ОВ, Телеснина ВМ, Богатырев ЛГ, Бенедиктова АИ, Кузнецова ЯД. Оценка внутрибиогеоценозной изменчивости лесных подстилок и травяно-кустарничковой растительности в еловых насаждениях. Почвоведение. 2020;(1):31-43. doi: 10.31857/S0032180X2001013X.
13. Семенюк ОВ, Телеснина ВМ, Богатырев ЛГ, Бенедиктова АИ. Подстилки еловых насаждений в пределах мегаполиса как объект экологического мониторинга. Вестник Московского университета. Серия 17. Почвоведение. 2023;(1):36-45. doi:10.55959/MSU0137-0944-17-2023-78-1-36-45.
14. Стародубцева ЕА, Ханина ЛГ. Послепожарная сукцессия в сосняках черничниках Воронежского заповедника. Фиторазнообразие Восточной Европы. 2023;17(3):187-212. doi: 10.24412/2072-8816-2023-17-3-187-212.
15. Таран ГС, Тюрин ВН. *Mentha arvensis-Rorippa amphibiae*, новая ассоциация из пойм Оби и Иртыша, и ее экологическая характеристика. Вестник Оренбургского государственного педагогического университета. 2023;3(47):108-27. doi: 10.32516/2303-9922.2023.47.7.
16. Телеснина ВМ, Семенюк ОВ. Индикационная роль травяного яруса в почвенно-экологических исследованиях в условиях ухода за озелененными территориями г. Москвы (на примере территории МГУ). Вестник Московского университета. Серия 17. Почвоведение. 2022; (1):42-51.
17. Федоров НИ, Жигунова СН, Мартыненко ВБ, Широких ПС, Михайленко ОИ. Влияние климата и рельефа на распространение лесных сообществ в разных ботанико-географических районах южно-уральского региона. Экология. 2022;(6):411-20. doi: 10.31857/S036705972206004X.
18. Фомин ВВ, Иванова НС, Залесов СВ, Попов АС, Михайлович АП. Лесные типологии в Российской Федерации. Известия высших учебных заведений. Лесной журнал. 2023;6:9-30. doi: 10.37482/0536-1036-2023-6-9-30.
19. Харпухаева ТМ, Афанасьева ЛВ, Калугина ОВ. Ценофлора травяных сосняков Тайшетского и Братского районов Иркутской области. Известия Иркутского государственного университета. Серия: Биология. Экология. 2023;44:37-52. doi: 10.26516/2073-3372.2023.44.37.

20. Цыганов ДН. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М.: Наука; 1983.
21. Шевченко НЕ, Браславская ТЮ. Широколиственные леса Северо-Западного Кавказа. I. Порядок *Carpinetalia betuli* P. Fukarek 1968. Растительность России. 2021;(42):118-45. doi: 10.31111/vegrus/2021.42.118.
22. Ямалов СМ, Лебедева МВ, Лунева НН, Хасанова ГР, Шигапов ЗХ. Сравнительная характеристика факторов организации сегетальных сообществ Ленинградской области и республики Башкортостан. Самарский научный вестник. 2019;8(3):92-8. doi:10.17816/snv201983116.

Общий список литературы/References

1. Buzuk GN. [Determination of ecological environment of plant coenoses by the ideal indicator method using combined European ecological Ellenberg-type indicator values]. Vestnik Farmatsii. 2023;2(100):72-81. doi: 10.52540/2074-9457.2023.2.72. (In Russ.)
2. Gusev AP. [Phytoindicators of technogenic flooding in the impact zone of dump of industrial wastes]. Vestnik Voronezhskogo Gosudarstvennogo Universiteta Ser Geol. 2015;(1):128-31. (In Russ.)
3. Yefimova SN, Domnina EA. [Using D.N. Tsyganov scales for assessing the habitat conditions of pine-forest plants in the southern taiga subzone]. Vestnik Sovremennykh Issledovaniy. 2018;5(1):17-9. (In Russ.)
4. Zakharova OA. [Ecological features of meadow phytocenosis at a draining facility]. Vestnik Riazanskogo Gosydarstvennogo Agrotekhnologicheskogo Universiteta im PA Kostycheva. 2021;13(1):12-8. doi: 10.36508/RSATU.2021.49.1.002. (In Russ.)
5. Zolotova Ye, Ivanova NS. Using DN. [Tsyganov's scales for analysis of the ecological space of forest types in Middle Urals]. Fundamentalnye Issledovaniya. 2015;2(23):5114-9. (In Russ.)
6. Zubkova YeV, Andreyeva MV, Pripulina IV. [Changes in species composition and ecological conditions in a complex pine forest of the coniferous-deciduous forests subzone under the nature reserve regimen]. Biosfera. 2020;12(4):214-22. doi: 10.24855/biosfera.v12i4.563.
7. Zubkova YeV, Khanina LG, Grokhлина TI, Dorogova YuA. Kompyuternaya Obrabotka Geobotanicheskikh Opisanii po Ekologicheskim Shkalam s Pomoshchyu Programmy EcoScaleWin. [Computer Processing of Geobotanical Descriptions According to Ecological scales using the program EcoScaleWin]. Yoshkar-Ola; Mariyskiy Gosudarstvennyi Universitet; 2008. (In Russ.)
8. Lapenko NG. [Ecological and coenotic aspects of the steppe phytocenosis formation]. Selskokhosiya-stvennyi Zhurnal. 2023;2(16):37-44. doi: 10.48612/FARC/2687-1254/004.2.16.2023. (In Russ.)
9. Ramensky LG, Tsatsenkin IA, Chizhikov ON, Antipin NA. Ekologicheskaya Otsenka Kormovykh Ugodyy po Rastitelnomu Pokrovu. [Ecological Assessment of Fodder Lands by Vegetation Cover]. Moscow: Selkhoziz; 1956. (In Russ.)
10. Rozhkova-Timina IO, Shepeleva LF. [Ecological regimes of soils and their agrochemical properties in the southern part of Sakhalin Island]. Dostizheniya Nauki i Tekhniki APK. 2023;37(10):10-4. doi: 10.53859/02352451_2023_37_10_10.
11. Seledets VP. [Transformation of ecological niches of plant species in different bioclimatic zones (Primorskiy Kray, Far East of Russia)]. Rasitelyni Mir Aziatskoy Rossii. 2019;(1):84-90. doi:10.21782/RMAR1995-2449-2019-1(84-90). (In Russ.)
12. Semeniuk OV, Telesnina VM, Bogatyrev LG, Benediktova AI, Kuznetsova YaD. Assessment of intra-biogeocenotic variability of forest litters and dwarf shrub-herbaceous vegetation in spruce stands. Eurasian Soil Science. 2020;53(1):27-38. doi: 10.1134/S1064229320010135.
13. Semenyuk OV, Telesnina VM, Bogatyrev LG, Benediktova AI. [The litters of spruce stands within a megalopolis as an object of ecological monitoring]. Vetenik Moskovskogo Universiteta Ser 17 Pochvovedeniye. 2023;(1):36-45. doi:10.55959/MSU0137-0944-17-2023-78-1-36-45. (In Russ.)
14. Starodubtseva EaA, Khanina LG. Post-fire succession in blueberry pine forests of the Voronezh Nature Reserve. Phytodiversity of Eastern Europe. 2023;17(3):187-212. doi: 10.24412/2072-8816-2023-17-3-187-212.
15. Taran GS, Tyurin VN. [Mentho arvensis-Roripetum amphibiae, a new association from the Ob and Irtysh floodplains, and its ecological characteristics]. Vetenik Orenburgskogo Gosudarstvennogo Pedagogicheskogo Universiteta. 2023;3(47):108-27. doi: 10.32516/2303-9922.2023.47.7. (In Russ.)
16. Telesnina VM, Semeniuk OV. [The indicative role of the grass tier in soil-ecological research in the condition of caring for the green areas of Moscow (case study of the MSU territory)]. Vetenik Moskovskogo Universiteta Ser 17 Pochvovedeniye. 2022;(1):42-51.
17. Fedorov NI, Zhigunova SN, Martynenko VB, Shirokikh PS, Mikhaylenko OI. [Influence of climate and topography on the distribution of forest communities in different botanical and geographical areas of the South Ural region]. Ekologiya. 2022;(6):411-20. doi: 10.31857/S036705972206004X. (In Russ.)
18. Fomin VV, Ivanova NS, Zalesov SV, Popov AS, Mikhaylovich AP. [Forest typologies in the Russian Federation. Lesnoy Zhurnal]. 2023;6:9-30. doi: 10.37482/0536-1036-2023-6-9-30. (In Russ.)

19. Kharpukhayeva TM, Afanasyeva LV, Kalugina OV. [Coenofloras of Taishet and Bratsk Districts of the Irkutsk Region (East Siberia)]. Vestnik Irkutskogo Gosudarstvennogo Universiteta Ser Biol Ecol. 2023;44:37-52. doi: 10.26516/2073-3372.2023.44.37. (In Russ.)
20. Tsyganov DN. Fitoindikatsiya Ekologicheskikh Rezhimov v Podzone Khvoyno-Shirokolistvennykh Lesov. [Phytoindication of Ecological regimens in the Subzone of Coniferous-Deciduous Forests]. Moscow: Nauka; 1983. (In Russ.)
21. Shevchenko NE, Braslavskaya TYu. [Broad-leaved forests in the North-Western Caucasus. I. Order Carpinetalia betuli P. Fukarek 1968]. Rastitelnost Rossii. 2021;(42):118-45. doi: 10.31111/vegetus/2021.42.118.
22. Yamalov SM, Lebedeva MV, Luneva NN, Khasanova GR, Shigapov ZKh. [Comparison of weed communities organization factors in the Leningrad Region and the Republic of Bashkortostan]. Samarskiy Nauchiy Vestnik. 2019;8(3):92-8. doi:10.17816/snv201983116. (In Russ.)
23. Asdonk M, Lenzewski N, Jensen K, Ludwig K. Diversity decrease due to loss of tidal influence at the Dove Elbe River between 1951 and 2016. Funct Ecol Plants. 2019;258:151438. doi: 10.1016/j.flora.2019.151438.
24. Bartelheimer M, Poschlod P. Functional characterizations of Ellenberg indicator values – a review on ecophysiological determinants. Funct Ecol. 2016;30(4):506-16. doi: 10.1111/1365-2435.12531.
25. Bátori Z, Tölgyesi C, Li G, Erdős L, Gajdács M, Kelemen A. Forest age and topographic position jointly shape the species richness and composition of vascular plants in karstic habitats. Ann Forest Sci. 2023;80(1). doi: 10.1186/s13595-023-01183-x.
26. Baumann M, Dittrich S, Körner M, von Oheimb G. Temporal changes in the ground vegetation in spruce forests in the Erzgebirge (Ore Mountains) – bryophytes are better indicators of the impact of liming and of sulphur and nitrogen deposition than the herb layer. App Vegetat Sci. 2021;24(3):e12598. doi: 10.1111/avsc.12598.
27. Blaus A, Reitalu T, Poska A, Vassiljev J, Veski S. Mire plant diversity change over the last 10,000 years: Importance of isostatic land uplift, climate and local conditions. J Ecol. 2021;109(10):3634-51. doi: 10.1111/1365-2745.13742.
28. Bouchard E, Searle EB, Drapeau P, Liang J et al. Global patterns and environmental drivers of forest functional composition. Glob Ecol Biogeogr. 2024;33(2):303-24. doi: 10.1111/geb.13790.
29. Braun-Blanquet J. Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde. Berlin/Heidelberg: Springer; 1928.
30. Bruelheide H, Jansen F, Jandt U, Bernhardt-Römermann M, Bonn A, Bowler D, Dengler J et al. Using incomplete floristic monitoring data from habitat mapping programmes to detect species trends. Divers Distribut. 2020;26(7):782-94. doi: 10.1111/ddi.13058.
31. Busch V, Klaus VH, Schäfer D, Prati D, Boch S, Müller J et al. Will I stay or will I go? Plant species-specific response and tolerance to high land-use intensity in temperate grassland ecosystems. J Vegetat Sci. 2019;30(4):674-86. doi: 10.1111/jvs.12749.
32. Callaghan DA, Gadsdon S. How basic bryophyte recording provides information on major changes in key conservation localities: a case study of Epping Forest, England, an internationally significant site. J Bryol. 2023;45(2):159-71. doi: 10.1080/03736687.2023.2229189.
33. Dalle Fratte M, Brusa G, Pierce S, Zanzottera M, Cerabolini BEL. Plant trait variation along environmental indicators to infer global change impacts. Funct Ecol Plants. 2019;254:113-21. doi: 10.1016/j.flora.2018.12.004.
34. Dengler J, Jansen F, Chusova O, Hüllbusch E, Nobis MP, Van Meerbeek K, et al. Ecological Indicator Values for Europe (EIVE) 1.0. Vegetat Class Survey. 2023;4:7-29. doi: 10.3897/VCS.98324.
35. Diaci J, Adamič T, Rozman A, Fidej G, Roženberger D. Conversion of *Pinus nigra* plantations with natural regeneration in the Slovenian Karst: The importance of intermediate, gradually formed canopy gaps. Forests. 2019;10:e1136. doi: 10.3390/f10121136.
36. Diaci J, Rozman J, Rozman A. Regeneration gap and microsite niche partitioning in a high alpine forest: Are Norway spruce seedlings more drought-tolerant than beech seedlings? Forest Ecol Manag. 2020;455:e117688. doi: 10.1016/j.foreco.2019.117688.
37. Diekmann M. Species indicator values as an important tool in applied plant ecology – A review. Basic Appl Ecol. 2003;4:493-506. doi: 10.1078/1439-1791-00185.
38. Diekmann M, Andres C, Becker T, Bennie J, Blüml V, Bullock JM et al. Patterns of long-term vegetation change vary between different types of semi-natural grasslands in Western and Central Europe. J Vegetat Sci. 2019;30(2):187-202. doi: 10.1111/jvs.12727.
39. Dietz L, Collet C, Dupouey JL, Lacombe E, Laurent L, Gégout JC. Windstorm-induced canopy openings accelerate temperate forest adaptation to global warming. Glob Ecol Biogeogr 2020;29:2067–77. doi: 10.1111/geb.13177.
40. Ellenberg H. Zeigerwerte der Gefasspflanzen Mitteleuropas. Gottingen; 1974.
41. Fanfarillo E, Kasperski A, Giuliani A, Abbate G. Shifts of arable plant communities after ag-

- ricultural intensification: a floristic and ecological diachronic analysis in maize fields of Latium (central Italy). *Bot Lett.* 2019;166(3):356-65. doi: 10.1080/23818107.2019.1638829.
42. Fogliata P, Cislighi A, Sala P et al. An ecological analysis of the riparian vegetation for improving the riverine ecosystem management: the case of Lombardy region (North Italy). *Landscape Ecol Eng.* 2021;17:375-86. doi: 10.1007/s11355-021-00451-0.
 43. Fomin V, Ivanova N, Mikhailovich A, Zolotova E. Problem of climate-driven dynamics in the genetic forest typology. *Modern synthetic methodologies for creating drugs and functional materials (mosm2020): AIP Conf Proc.* 2021;2388:030007. doi: 10.1063/5.0068806.
 44. Frantík T, Trylč L. Recovery of grassland after clear-cutting of invasive *Robinia pseudoacacia* – Long-term study in Prague (Czech Republic). *J Nat Conserv.* 2023;73:126420. doi: 10.1016/j.jnc.2023.126420.
 45. Fratarcangeli C, Giuliano Fanelli G, Testolin R, Buffi F, Travaglini A. Floristic changes of vascular flora in the city of Rome through grid-cell census over 23 years. *Urban Ecosyst.* 2022;25:1851-64. doi: 10.1007/s11252-022-01293-w.
 46. Frei ER, Moser B, Wohlgenuth T. Competitive ability of natural Douglas fir regeneration in central European close-to-nature forests. *Forest Ecol Manag.* 2022;503:119767. doi: 10.1016/j.foreco.2021.119767.
 47. Geppert C, Perazza G, Wilson RJ et al. Consistent population declines but idiosyncratic range shifts in Alpine orchids under global change. *Nat Comm.* 2020;11:5835. doi: 10.1038/s41467-020-19680-2.
 48. Graf UH, Bergamini A, Bedoll A, Boch S, Kuchler H, Kuchler M, Ecker K. Regeneration potential of a degraded alpine mountain bog: complex regeneration patterns after grazing cessation and partial rewetting. *Mires Peat.* 2022;(28):01. doi: 10.19189/MaP.2021.SNPG.StA.2246.
 49. Günther K, Schmidt M, Quitt H, Heinken T. Vegetation change in the forests between the Elbe and Havel rivers (NE Germany) from 1960 to 2015. *Tuexenia.* 2021;41:53-85. doi: 10.14471/2021.41.005.
 50. Habel JC, Segerer AH, Ulrich W, Schmitt T. Succession matters: Community shifts in moths over three decades increases multifunctionality in intermediate successional stages. *Sci Rep.* 2019;9(1):5586. doi: 10.1038/s41598-019-41571-w.
 51. Hájek M, Horsáková V, Hájková P, Coufal R, Dítě D, Němec T, Horsák M. Habitat extremity and conservation management stabilise endangered calcareous fens in a changing world. *Sci Total Environ.* 2020;719:134693. doi: 10.1016/j.scitotenv.2019.134693.
 52. Haselberger S, Ohler L-M, Junker RR, Otto J-C, Glade T, Kraushaar S. Quantification of biogeomorphic interactions between small-scale sediment transport and primary vegetation succession on proglacial slopes of the Gepatschferner, Austria. *Earth Surf Process Landforms.* 2021;46:1941-52. doi: 10.1002/esp.5136.
 53. Hellegers M, Ozinga WA, Hinsberg A, Huijbregts MAJ, Hennekens SM, Schaminée JHJ, Dengler J, Schipper AM. Evaluating the ecological realism of plant species distribution models with ecological indicator values. *Ecography.* 2020;43(1):161-70. doi: 10.1111/ecog.04291.
 54. Ivanova N. Global overview of the application of the Braun-Blanquet approach in research. *Forests.* 2024;15:937. doi: 10.3390/f15060937.
 55. Ivanova N, Petrova I. Species abundance distributions: Investigation of adaptation mechanisms of plant communities. *E3S Web Conf.* 2021;254:02003. doi: 10.1051/e3sconf/202125402003.
 56. Ivanova N, Fomin V, Kusbach A. Experience of forest ecological classification in assessment of vegetation dynamics. *Sustainability.* 2022;14(6):3384. doi: 10.3390/su14063384.
 57. Ivanova N, Zolotova E. Landolt indicator values in modern research: A review. *Sustainability.* 2023;15(12):e9618. doi: 10.3390/su15129618.
 58. Jamin A, Peintinger M, Gimmi U, Holderegger R, Bergamini A. Evidence for a possible extinction debt in Swiss wetland specialist plants. *Ecol Evol.* 2020;10:1264-77. doi: 10.1002/ece3.5980.
 59. Kaiser T, Ahlborn J. Long-term vegetation monitoring in the floodplain grasslands of the lower Havel Valley (northeastern Germany) and conclusions for sustainable management practices. *J Nat Conserv.* 2021;63:126053. doi: 10.1016/j.jnc.2021.126053.
 60. Kapfer J, Popova K. Changes in subarctic vegetation after one century of land use and climate change. *J Veg Sci.* 2021;32:e12854. doi: 10.1111/jvs.12854.
 61. Kaulfuß F, Rosbakh S, Reisch C. Grassland restoration by local seed mixtures: New evidence from a practical 15-year restoration study. *App Veg Sci.* 2022;25(2):e12652. doi:10.1111/avsc.12652.
 62. Kermavnar J, Marinšek A, Eler K, Kutnar, L. Evaluating short-term impacts of forest management and microsite conditions on understory vegetation in temperate fir-beech forests: Floristic, ecological, and trait-based perspective. *Forests.* 2019;10(10):909. doi: 10.3390/f10100909.
 63. Khanina LG, Bobrovsky MV, Zhmaylov IV. Vegetation diversity on the microsites caused by tree uprooting during a catastrophic windthrow in temperate broadleaved forests. *Russ J Ecosyst Ecol.* 2019;4:1-17. doi: 10.21685/2500-0578-2019-3-1.



64. Klynge D, Svenning JC, Skov F. Floristic changes in the understory vegetation of a managed forest in Denmark over a period of 23 years – Possible drivers of change and implications for nature and biodiversity conservation. *Forest Ecol Manag.* 2020;466:118128. doi: 10.1016/j.foreco.2020.118128.
65. Landolt E. *Okologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora.* Zurich: Veroff Geobot Inst ETH; 1977.
66. Landolt E, et al. *Flora indicativa.* Ecological indicator values and biological attributes of the flora of Switzerland and the Alps. Bern: Haupt-Verlag; 2010.
67. LaPaix R, Freedman B, Patriquin D. (2009). Ground vegetation as an indicator of ecological integrity. *Environ Rev.* 2009;17. doi: 10.1139/A09-012.
68. Liberati L, Messerli S, Matteodo M, Vittoz P. Contrasting impacts of climate change on the vegetation of windy ridges and snowbeds in the Swiss Alps. *Alpine Bot.* 2019;129:95-105. doi: 10.1007/s00035-019-00223-5.
69. Löfgren O, Hall K, Schmid BC, Prentice HC. Grasslands ancient and modern: Soil nutrients, habitat age and their relation to Ellenberg N. *J Veg Sci.* 2020;31(3):367-79. doi: 10.1111/jvs.12856.
70. Martin G, Devictor V, Motard E, MacHon N, Porcher E. Short-term climate-induced change in French plant communities. *Biol Lett.* 2019;15(7):0280. doi: 10.1098/rsbl.2019.0280.
71. Mazalla L, Diekmann M, Duprè C. Microclimate shapes vegetation response to drought in calcareous grasslands. *App Veg Sci.* 2022;25(3): e12672. doi: 10.1111/avsc.12672.
72. Mazalla L, Ludwig G, Pepler-Lisbach C. Nardus grasslands and wet heaths are affected differently by reintroduction of management and pH recovery. *Tuexenia* 2021;41:227-52. doi: 10.14471/2021.41.010.
73. Mengist W, Soromessa T, Legese G. Method for conducting systematic literature review and meta-analysis for environmental science research. *MethodsX.* 2020;7:100777 doi: 10.1016/j.mex.2019.100777.
74. Meng N, Wang NA, Cheng H, Liu X, Niu Z. Impacts of climate change and anthropogenic activities on the normalized difference vegetation index of desertified areas in northern China. *J Geogr Sci.* 2023;33(3):483-507. doi: 10.1007/s11442-023-2093-y.
75. Merle H, Garmendia A, Hernández H, Ferriol M. Vegetation change over a period of 46 years in a Mediterranean mountain massif (Penyagolosa, Spain). *Appl Veg Sci.* 2020;23(4):495-507. doi: 10.1111/avsc.12507.
76. Midolo G, Herben T, Axmanová I, Marcenò C, Pätzsch R, Bruelheide H, et al. Disturbance indicator values for European plants. *Glob Ecol Biogeogr.* 2023;32(1): 24-34. doi: 10.1111/geb.13603.
77. Nicod C, Gillet F. Recent changes in mountain hay meadows of high conservation value in eastern France. *Appl Veg Sci.* 2021;24:e12573. doi: 10.1111/avsc.12573.
78. Page MJ, Moher D, Bossuyt PM, Boutron I et al. PRISMA 2020 explanation and elaboration: updated guidance and exemplars for reporting systematic reviews. *BMJ.* 2021;372:160. doi: 10.1136/bmj.n160.
79. Pittarello M, Probo M, Perotti E. et al. Grazing management plans improve pasture selection by cattle and forage quality in sub-alpine and alpine grasslands. *J. M. Sci.* 2019;16:2126-2135. doi: 10.1007/s11629-019-5522-8.
80. Poska A, Väli V, Vassiljev J, Alliksaar T, Saarse L. Timing and drivers of local to regional scale land-cover changes in the hemiboreal forest zone during the Holocene: A pollen-based study from South Estonia. *Quat Sci Rev.* 2022;277: 107351 doi: 10.1016/j.quascirev.2021.107351.
81. Prausová R, Doležal J, Rejmánek M. Nine decades of major compositional changes in a Central European beech forest protected area. *Plant Ecol.* 2020;221:1005-6. doi: 10.1007/s11258-020-01057-6.
82. Ramos MB, Maciel MGR, da Cunha SS, de Souza SM, Pedrosa KM, de Souza JJLL, et al. The role of chronic anthropogenic disturbances in plant community assembly along a water availability gradient in Brazil's semiarid Caatinga region. *Forest Ecol Manag.* 2023; 538:120980. doi: 10.1016/j.foreco.2023.120980.
83. Rehell S, Laitinen J, Oksanen J, Siira OP. Mire margin to expanse gradient in part relates to nutrients gradient: Evidence from successional mire basins, north finland. *Mires Peat.* 2019;24:1-12. doi: 10.19189/MaP.2018.OMB.353.
84. Řepka R, Keclíková J, Šebesta J. Comparison of forest species-diversity and composition inside and outside of the Holedná Game Reserve (The City of Brno, Czech Republic). *J Landscape Ecol.* 2021;14:1–18. doi: 10.2478/jlecol-2021-0001.
85. Reutimann P, Billeter R, Dengler J. Effects of grazing versus mowing on the vegetation of wet grasslands in the northern Pre-Alps, Switzerland. *Appl Veg Sci.* 2023;26:e12706. doi: 10.1111/avsc.12706.
86. Rodríguez JP, Sucre B, Mileham K. et al. Addressing the biodiversity paradox: mismatch between the co-Occurrence of biological diversity and the human, financial and institutional resources to address its decline. *Diversity.* 2022;14(9):708. doi: 10.3390/d14090708.
87. Roth M, Müller-Meißner A, Michiels HG, Hauck M. Vegetation changes in the understory of nitrogen-sensitive temperate forests over the past

- 70 years. *Forest Ecology and Management*. 2022; 503:119754. doi: 10.1016/j.foreco.2021.119754.
88. Rumpf SB, Hülber K, Wessely J et al. Extinction debts and colonization credits of non-forest plants in the European Alps. *Nat Commun*. 2019;10:4293. doi: 10.1038/s41467-019-12343-x.
 89. Sand-Jensen K, Jørgensen H, Larsen JR. Long-term influence of hay-cutting on plant species richness, biodiversity and soil fertility in a Danish fen. *Ecol Engineering*. 2019;134:93-100. doi: 10.1016/j.ecoleng.2019.05.009.
 90. Skálová H, Hadincová V, Krahulec F, Pecháčková S, Herben T. Dynamics of a mountain grassland: Environment predicts long-term trends, while species' traits predict short-term fluctuations. *J Veg Sci*. 2022;33:1. doi: 10.1111/jvs.13138.
 91. Scherrer D, Bürgi M, Gessler A, Kessler M, Nobis MP, Wohlgemuth T. Abundance changes of neophytes and native species indicate a thermophilisation and eutrophisation of the Swiss flora during the 20th century. *Ecol Indic*. 2022; 135:108558 doi: 10.1016/j.ecolind.2022.108558.
 92. Scotton M, Andreatta D. Anti-erosion rehabilitation: Effects of revegetation method and site traits on introduced and native plant cover and richness. *Sci Total Environ*. 2021;776:145915. doi: 10.1016/j.scitotenv.2021.145915.
 93. Smith PH, Lockford P. Fifteen years of habitat, floristic and vegetation change on a pioneer sand-dune and slack system at Ainsdale, north Merseyside, UK. *Brit Irish Bot*. 2021;3(2). doi: 10.33928/bib.2021.03.232.
 94. Staubli E, Dengler J, Billeter R, Wohlgemuth T. Changes in biodiversity and species composition of temperate beech forests in Switzerland over 26 years. *Tuexenia*. 2021;41:87–108. doi: 10.14471/2021.41.007.
 95. Tardella FM, Postiglione N, Tavoloni M, Catorci A. Changes in species and functional composition in the herb layer of sub-Mediterranean *Ostrya carpinifolia* abandoned coppices. *Plant Ecol*. 2019;220(11):1043-1055. doi: 10.1007/s11258-019-00973-6.
 96. Tariq A, Graciano C, Sardans J, Zeng F, Hughes AC, Ahmed Z, et al. Plant root mechanisms and their effects on carbon and nutrient accumulation in desert ecosystems under changes in land use and climate. *New Phytologist* 2024;242(3):916-934. doi: 10.1111/nph.19676.
 97. Tavilla G, Lamoliere A, Gabarretta J, Attard V, Henwood J, Stevens DT, et al. Climate change and wetland ecosystems: the effects on halophilous vegetation diversity in Il-Ballut ta' Marsaxlokk Natura 2000 Site (Malta). *Land*. 2023;12(9). doi: 10.3390/land12091679.
 98. Tephnadze-Hoernchen N, Kikvidze Z, Nakhutsrishvili G, Abdaladze O. Subalpine vegetation along the soil moisture gradient under the climate change conditions: re-visitation approach (the Central Great Caucasus). *Bocconea*. 2021;29:297-310. doi: 10.7320/Bocc29.297.
 99. Thomas FM, Krug K, Zoldan J, Schröck HW. Long-term effects of liming on the species composition of the herb layer in temperate Central-European forests. *Forest Ecol Manag*. 2019;437:49-58. doi: 10.1016/j.foreco.2019.01.026.
 100. Tichý L., Axmanová I., Dengler J., Guarino R., Jansen F., Midolo G. et al. Ellenberg-type indicator values for European vascular plant species. *J Veg Sci*. 2023;34:e13168. doi: 10.1111/jvs.13168.
 101. Uogintas D, Rasomavicius V. Impact of short-term abandonment on the structure and functions of semi-natural dry grasslands. *Botanica*. 2020;26(1):40-8. doi: 10.2478/botlit-2020-0004.
 102. Van Den Berge S, Tessens S, Baeten L, Vanderschaeve C, Verheyen K. Contrasting vegetation change (1974–2015) in hedgerows and forests in an intensively used agricultural landscape. *App Veg Sci*. 2019;22(2):269-81. doi: 10.1111/avsc.12424.
 103. Varricchione M, Carranza ML, Di Cecco V, Di Martino L, Stanisci A. Warmer and poorer: the fate of Alpine calcareous grasslands in Central Apennines (Italy). *Diversity*. 2022;14(9):695. doi: 10.3390/d14090695.
 104. Zavyalov K, Ivanova N, Potapenko A, Ayan S. Influence of soil fertility on the ability of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) to adapt to technogenic pollution. *CERNE*. 2019;25(4):326-31. doi: 10.1590/01047760201925042670.
 105. Zhivotovsky LA, Osmanova GO. Phyto-indicator of variation in environmental conditions. *Biol Bull Russ. Acad Sci*. 2021;48:207-13. doi: 10.1134/S1062359021020151.
 106. Ziaja M, Wójcik T, Wrzesień M. Phytosociological data in assessment of anthropogenic changes in vegetation of Rzeszów reservoir. *Sustainability*. 2021;13:e9071. doi: 10.3390/su13169071.
 107. Zolotova E, Ivanova N, Ivanova S. Global overview of modern research based on Ellenberg indicator values. *Diversity*. 2023;15(1):14. doi: 10.3390/d15010014.
 108. Zverev A. Methodological aspects of using indicator values in biodiversity analysis. *Contemp Probl Ecol*. 2020;13:321-32. doi: 10.1134/S1995425520040125.

О НЕОБХОДИМОСТИ РЕШЕНИЯ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ПРОБЛЕМ СЕЛЬСКОГО И ЛЕСНОГО ХОЗЯЙСТВА РОССИИ ОБЪЕДИНЕНИЕМ УСИЛИЙ АГРОНОМИЧЕСКОЙ И ЛЕСНОЙ НАУКИ НА ЛАНДШАФТНОЙ ОСНОВЕ

И.В. Тихонова

Западно-Сибирское отделение Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН – филиал ФИЦ КНЦ СО РАН,
Красноярск, Россия

Эл. почта: selection@ksc.krasn.ru

Статья поступила в редакцию 17.04.2024; принята к печати 10.10.2024

Рассмотрены причины продолжающегося опустынивания земель и пути решения экологических проблем земледелия и лесного хозяйства на основании сведений из научной литературы и личного опыта, включая результаты собственных исследований с использованием ГИС. Анализ археологической и палеоботанической литературы, а также почвенно-экологических и лесоводственных работ по оценке современного состояния растительности и почв свидетельствует о тесной причинно-следственной связи центров происхождения древних культур с современным состоянием этих территорий (ввиду большой длительности поселений, особенностей сложившейся практики хозяйствования и природно-климатических условий). То же относится к территории России, где также выделены ареалы местообитаний древних культур. Показана ключевая роль лесов в поддержании экологического равновесия и благоприятных для жизни условий, а также необходимость преодоления критически низкого соотношения площади лесов и нелесных земель не только на глобальном уровне, но и в России совместными усилиями специалистов лесного и сельского хозяйства. Цель данной статьи – привлечь внимание специалистов, обозначив проблему, и предложить общие подходы к ее решению.

Ключевые слова: экологические проблемы, сельское хозяйство, лесное хозяйство, общество, ареалы древнего земледелия.

THE NEED TO SOLVE ENVIRONMENTAL PROBLEMS OF AGRICULTURE AND FORESTRY IN RUSSIA BY COMBINING THE EFFORTS OF AGRONOMIC AND FORESTRY SCIENCE ON A LANDSCAPE BASIS

I.V. Tikhonova

West-Siberian Department of the Sukachev Institute of Forest, Krasnoyarsk Science Center of the Siberian Branch of
the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia

Email: selection@ksc.krasn.ru

The causes of the ongoing desertification of lands and the approaches to solving the resulting environmental problems in agriculture and forestry are considered based on published data and personal experience including the original research using GIS and. Analysis of archaeological and paleobotanical literature, as well as of ecological soil and forestry studies indicates that there is a close cause-and-effect relationship between the centers of origin of ancient cultures and the current state of these territories (due to the long duration of settlements, the peculiarities of established economic practices, and the natural climatic conditions). The same applies to the territory of Russia, where habitats of ancient cultures have also been identified. The key role of forests in maintaining ecological balance and favorable living conditions is shown. The need to overcome the critically low ratio of forest area to non-forest lands is pressing not only at the global level, but also in Russia. This can be done only by joint efforts of forestry and agricultural specialists. The purpose of this article is to attract the attention of specialists to the problem by identifying it and offering general approaches to its solution.

Keywords: environmental problems, agriculture, forestry, community, areas of ancient agriculture.

Введение

По некоторым оценкам, современное влияние человека на природу по масштабам разрушений на порядок превышает природные катастрофы [62]. Разви-

тие человеческой цивилизации уже к началу XX века вышло на уровень биосферы. В 1938 году В.И. Вернадский прозорливо писал: «Мы присутствуем и жизненно участвуем в создании в биосфере нового геоло-

гического фактора, небывалого в ней по мощности. ...Создание ноосферы из биосферы есть природное явление, более глубокое и мощное в своей основе, чем человеческая история...» [15]. Предлагаю обратить внимание на его упоминание о человеческой истории и задаться вопросом: впервые ли такое происходит на Земле в глобальном масштабе, когда человеческая цивилизация прямо или косвенно воздействует на разные ее слои от геологического до атмосферы и климата даже в пределах последних 13 тыс. лет?

Предыстория отношений человека к природе

В научной литературе приведено много примеров существенных изменений в составе растительности по мере развития земледелия на разных континентах. В Евразии, Южной и Северной Америке выделяют 7–8 древних центров земледелия (из них ни одного в Северной Евразии), предполагая, что оно зародилось на юго-западе Евразии – в Месопотамии около 10–12 тыс. лет назад [3, 14]. При этом известно, что на территории современной России земледелие существовало во времена неолита (9–6 тыс. л. н.) и мезолита (12–9 тыс. л. н.), и по-видимому этот временной рубеж нельзя считать наиболее древним в связи с обнаруже-

нием множества памятников высокоразвитых цивилизаций от Атлантического до Тихого океана периода палеолита с характерными изменениями в растительном покрове [11, 19, 24, 31, 35, 42, 43, 47, 53, 61, 73, 75], и отмечается преемственность культур времен палеолита и мезолита не только в восточно-европейской части и на Урале, но также в Средней и Восточной Сибири [77].

Если обратиться к современной географической карте мира и историческим описаниям, можно заметить, что центры древнего земледелия Евразии и Африки (Юго-Восточная, Средняя, Передняя Азия, Северная Африка) (рис. 1) уже несколько тысячелетий являются наиболее засушливыми «омертвевшими» районами на Земле, где вырубка лесов, орошаемое земледелие и неумеренно зарегулированный сток и потребление воды в реках Сырдарья, Амударья, Тигр, Евфрат, Нил и др. привело к обширному засолению и опустыниванию огромных территорий, высыханию рек и озер [2, 3, 54]. Достаточно привести только один яркий и поучительный пример глобального «климатического» катаклизма, случившегося 4,2 тыс. л. н., – обширная 200–300-летняя засуха, зафиксированная многими исследователями данного региона [81, 93], способствовавшая гибели государств Малой Азии и Северо-Восточной Африки.

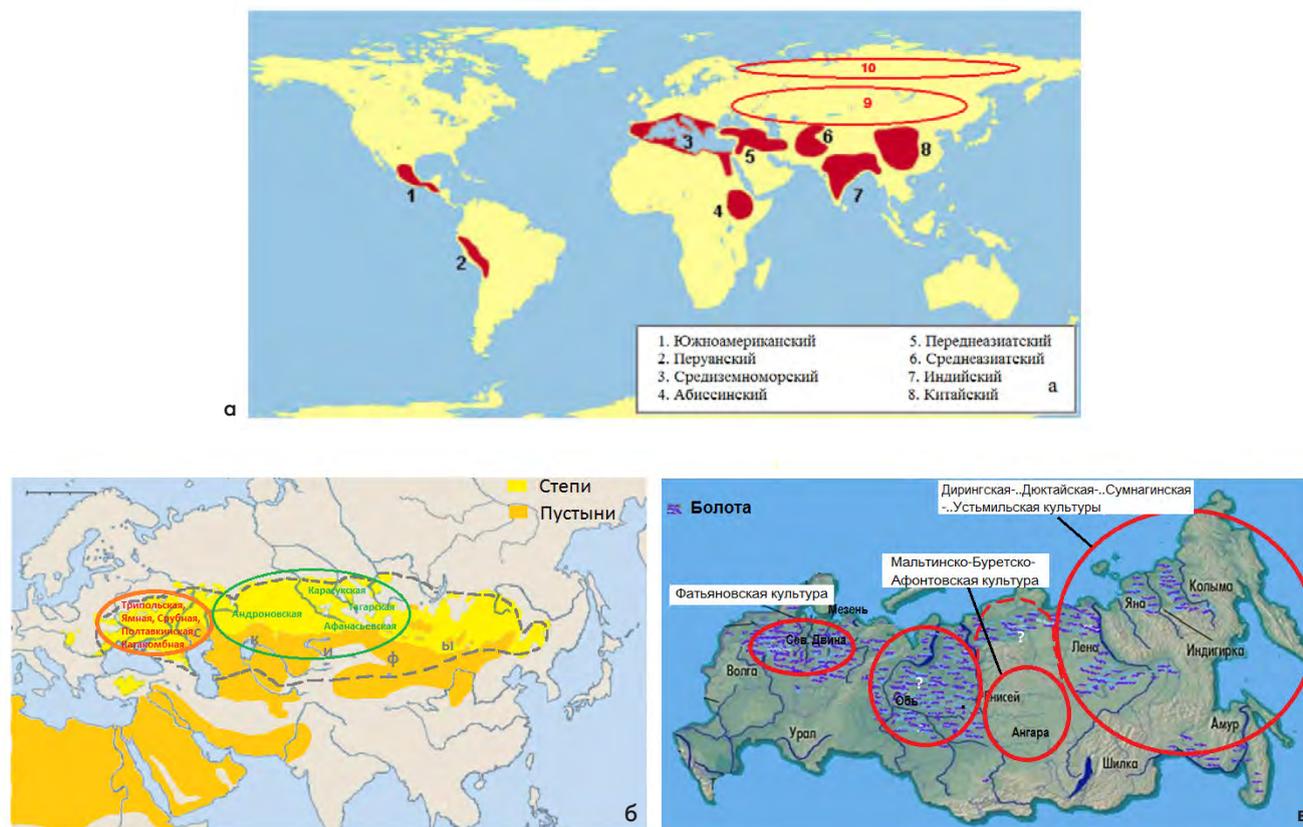


Рис. 1. Центры древнего земледелия в мире (а) и ареалы древних культур на территории современной России (б, в)

На юге России, как и в Европе, подобные процессы деградации почв, падения плодородия и засоления, а также засухи распространились позже [9, 27, 68, 81, 90].

Так как Россия – лесная страна, то практика земледелия здесь испокон веков была тесно связана с хозяйствованием в лесах [38, 69]. Отмечено, например, что трипольская, ямная и срубная культуры на юге европейской части страны (в промежутке между 6 и 3,5 тыс. л. н.) по времени совпадают со смещением границы лесов, лесостепей, а затем и степей на север от побережий Черного и Каспийского морей [64]. Территориальные границы срубной культуры скифов (3,6–2,5 тыс. л. н.) полностью совпадают с современной зоной Причерноморских степей, как и ареал скифских племен в целом – с аридной зоной Евразии. Появление сухостепной растительности, каштановых солончаковых почв и солонцов в Нижнем Поволжье также приурочено к ямной и полтавкинской культурам (4–3,6 тыс. л. н.). Те же изменения в скифо-сарматский период происходили на юге Западной Сибири, включая территории Казахстана [23], Средней [60; 80] и Восточной Сибири [7] (рис. 16). С андроновской, афанасьевской, тагарской, карасукской культурами «европеоидов» (5,5–2,5 тыс. л. н.), а затем с окуневской культурой монголоидов на Алтае, в Хакасии, в Туве, на юге Красноярского края связывают постепенное сокращение площади темнохвойных лесов и остепнение [10, 51]. Признаки широкого влияния подсечно-огневого земледелия и выпаса скота на леса в границах СССР обнаружены не только в южных, но и в северных районах, в частности, в Новгородской области в Приильменье, в Ярославской, Псковской, Вологодской, Костромской, Московской и других областях (во времена фатьяновской культуры). Там в результате вырубок наблюдалось заболачивание [41, 49, 65]. На северо-востоке признаки заболачивания наблюдаются в границах ареала преемственных диригской-дюктайской-сумнагинской культур [47]. Результаты палеоботанических исследований показывают, что признаки лесопользования, скотоводства и земледелия в Средней и Западной Сибири обнаруживаются, начиная с 13 тыс. л. н., с выделением нескольких периодов и существенным увеличением антропогенной нагрузки в последние 3 тыс. лет [39], как и в Монголии [29]. Поэтому вероятно число центров происхождения культурных растений со временем будет расширено территориями Северной Евразии, а перечни растений для каждого из них будут уточнены. Со времени 13–11 тыс. л. н. в разных районах Северной Евразии, в том числе и в Средней Сибири, прослеживается такое «удивительное явление», как смещение природных зон – лесной, степной и тундровой растительности [5, 26, 39, 52, 72], которое могло произойти в прошлом (и наблюдается сегодня как следствие уничтожения лесов), главным образом, под влиянием хозяйственной деятельности человека [40, 55, 79].

При этом большинством исследователей отмечается повсеместное усиление деградации лесов, начиная со средневековья (V–XV вв. н. э.), и особенно в последние три столетия с XVIII века. К этому периоду приурочены широкое распространение подсечно-огневого земледелия в северо-западных районах страны и развитие пахотного земледелия на юге лесной зоны, сокращение общей площади лесов и ареалов темнохвойных ели и пихты, расширение зоны степей [65], а также регрессия Каспийского [78] и Аральского [3] морей, озер выше упомянутого Приильменья [78] (в прошлом в несколько раз более многоводных) с широкой полосой огромных пней и кочек, примыкающей к современному урезу воды, и еще более сильное высыхание в прошлом многоводных озер Нижнего Поволжья, объясняемые уменьшением стока и полным высыханием части впадающих рек. Интенсивное сокращение лесов и остепнение в Сибири наблюдалось, начиная с 2,5–1,5 тыс. л. н., и этот процесс усилился с XIV века по настоящее время [10, 20, 39, 51, 60] с кратковременным перерывом в 30 лет в СССР до середины XX века [17]. В некоторых районах в последние столетия площадь лесов была сокращена в 10 и более раз [38]. За последние 200 лет были полностью уничтожены многие сосновые боры в Казахстане [25, 59], сегодня это пустынный край с лесистостью менее 5%.

Проведем для примера анализ современной лесистости небольшого района. Как известно, Красноярская, Ачинская и Канская лесостепи Средней Сибири являются «островными» и расположены в окружении тайги [8]. Ведущая роль в составе их растительного покрова также отводится лесным фитоценозам [4], лесистость варьирует от 20 до 50%. Данные лесостепи тяготеют к берегам крупных рек, занимаемая ими площадь обратно пропорциональна обилию населенных пунктов, и по мере удаления от городов и основных транспортных магистралей заметно сокращается доля распаханых земель, повышается лесистость территории, а лесостепь постепенно переходит в подтайгу и далее – в тайгу. Все это указывает на антропогенное происхождение северных лесостепей Средней Сибири, появившихся в результате вырубки южной тайги [55, 66]. Необходимо отметить, что в составе лесов здесь преобладают вторичные березняки и сосново-березовые леса, доля чистых сосняков невелика, они приурочены ближе к окраинам лесостепи. Таким способом можно выполнить анализ с привлечением исторических документов обо всех малолесных и безлесных районах страны.

Динамика лесного покрова в мире в целом такова, что за прошедшие 10–12 тыс. лет на земле уничтожено 2/3 лесов, на их месте образовалось 500 млн га пустынь и еще больше степей [17, 67, 74]. Современная лесистость суши составляет 25–27%, скорость сокращения лесов в мире лишь в последние 20 лет замедли-

лась с -1 до $-0,3\%$ в год. В России темпы сокращения лесов остаются наиболее высокими, общая площадь земель, подверженных риску опустынивания, составляет более 100 млн га [16], неуклонно сокращается площадь и продуктивность лесов, ухудшается их качество [21, 79], все это наряду с современным целенаправленным увеличением площади лесов в соседних странах, а также предысторией более бережного отношения народа к лесам в допетровской России может указывать на длительный колониальный характер экономики страны (с короткими перерывами). Наибольшие опасения вызывает сокращение лесов в засушливой Южной Сибири: усыхают леса в Забайкалье [1], темнохвойные леса – по всей Южной Сибири и на Дальнем Востоке [50]. Следует обратить внимание на то, что для бассейна р. Нил [3] было отмечено постепенное уничтожение человеком лесов в историческом прошлом наряду с расширением возделываемых земель, а после сокращения относительной площади лесов ниже 30% произошло резкое ухудшение состояния почвы и высыхание рек; при лесистости ниже 10–15% экосистемы не восстанавливались. Очевидно, что 30% – это примерная пороговая величина (на что не обратили внимание исследователи истории вопроса), которая может немного варьировать в зависимости от географического положения места. Таким образом, если обратиться к биосфере в целом, современный уровень лесистости континентов в среднем уже преодолел примерную пороговую величину (!). Поэтому мы также можем предположить, что современное потепление на протяжении последних 200 лет [86, 89], способствующее гибели лесов [85], в большой степени обусловлено предварительным уничтожением значительной части лесов бореальной зоны за этот период. Отмечено, что современные сельское и лесное хозяйство становятся все более чувствительными к участвующим экстремальным погодным явлениям [91, 92], и согласно одному из глобальных прогнозов [83, 84], основанных на анализе современных климатических трендов, при сохранении тенденции территории на большей части Африки, Австралии, южной Азии, а также частично Америки, Европы и Средней Азии в XXI веке станут еще более засушливыми.

Все выше перечисленное свидетельствует о ранимости природы и способности человека в короткие сроки организовать экологическое бедствие не только для себя, но и для потомков, а также о достаточно узком диапазоне условий и методов их регулирования для поддержания длительного экологического равновесия в унисон с ритмами Биосферы и Космоса.

Современное отношение общества к экологической проблеме

Учитывая вышесказанное, коротко дадим общую оценку современного отношения общества к экологи-

ческим проблемам, возникшим в результате сложившейся практики природопользования. Очевидно, что в настоящее время развитие человеческой цивилизации достигло такого этапа, когда:

1) поставлен в целом довольно точный и всеми признанный диагноз критического состояния основных компонентов биосферы; осознана исчерпаемость многих ресурсов на планете, взаимозависимость всех процессов в биосфере и возможность самоуничтожения человечества вместе с разрушением среды его обитания;

2) установлены причинно-следственные связи наступившего экологического кризиса вследствие неверно выбранного направления развития, – от мировоззренческой основы до социально-экономических решений и наблюдаемых повсюду результатов организованной на их основе и стихийно сложившейся деятельности людей;

3) сделан общий прогноз на будущее при условии дальнейшего движения в том же направлении; прогноз неутешительный, и он существенно разнится для разных групп населения, разных стран, вследствие принимаемых политических решений;

4) разрабатываются пути выхода из кризиса, направления дальнейшего развития, которые сильно различаются, и даже предпринимаются некоторые усилия, нередко направленные для достижения совершенно иных целей, использующие экологические проблемы для благовидного прикрытия по сути противоположной от заявленной деятельности международных фондов. Доминирует и воплощается противостественная идея избирательного сокращения большей части населения вместо его воспитания.

Необходимо подчеркнуть при этом, что экологические проблемы в сложившемся миропорядке (в условиях капитализма) на всех уровнях управления недооцениваются, потому что главная ценность капиталистического строя – капитал – предполагает соответствующие методы и социальную среду для ее достижения (индивидуализм, конкуренцию и, следовательно, хищническое отношение к природе и друг к другу), поэтому он не может служить фундаментом для решения общенародных проблем. Между тем, их накопилось так много (на географических картах видно, насколько мы ограничили среду своего возможного обитания – рис. 2), и восстановительные работы настолько трудоемки, что могут быть решены только сообща, – в условиях настоящего (не бюрократического) социализма, настоящего местного самоуправления, свободы воли и ответственности каждого.

Тотальное уничтожение лесов северо-запада, Сибири и Дальнего Востока России в последние десятилетия [79]¹ указывает на глубокое невежество госу-

¹ По личным наблюдениям автора, с 2009 года огромный вред нашим лесам наносят не только рубки и пожары, но и химические следы



Рис. 2. Географическая карта мира, где зеленым или серым цветом окрашены лесные территории, желтым или коричневым – зоны опустынивания

дарств-распорядителей лесными ресурсами России и незнание ими законов процессов циркуляции вещества и энергии в биосфере, масштабов климатообразующей роли лесов, которая распространяется далеко за пределы государства. Уничтожая леса в России, в т. ч. леса вокруг оз. Байкал, Китай или европейские страны, тем самым, в не меньшей степени наносят также урон климату на своей территории, несмотря на наращивание площади своих лесов. Очевидно, они не осознают единства всей биосферы и ее лесной зоны: чем больше массив леса, тем больше его климаторегулирующий эффект. Леса Европы не выстоят в окружении больших просторов степей и пустынь в России, риск гибели лесов в Китае от уничтожения лесов Северной Азии, на наш взгляд, еще больше.

Перспективы и возможности

Из нарастающего кризиса следует, что мы живем накануне больших перемен, прежде всего, в мировоззрении и, как следствие этого, перемен во всех сферах жизни.

При этом очевидно, что лесное и сельское хозяйство являются ключевыми отраслями как в нарушении, так и в восстановлении экологического равновесия и экономики, что подтверждает приведенная выше исто-

авиалайнеров китайских авиалиний (ограниченное исследование влияния последних на человека проводит только одна общественная организация в Санкт-Петербурге, подобных исследований в научно-исследовательских организациях не проводится, либо их результаты не публикуются). А то, что сотворили с лесами вокруг Байкала, иначе как экологической катастрофой не назовешь.

рическая сводка, а также результаты многолетних исследований лесоводов, почвоведов, экологов и агрономов, убедительно доказавших, что леса являются мощным стабилизирующим средой фактором в разных условиях увлажнения, из-за чего уничтожение лесов при недостатке влаги ведет к иссушению почвы, а при избытке – к заболачиванию [16, 32, 38, 55, 56, 65, 79]. Еще более 100 лет назад в 1898 году Василий Васильевич Докучаев обращал внимание на причинную связь засух с сельскохозяйственной практикой² (его учеником и воплощением многих его идей, в том числе о ноосфере, был В.И. Вернадский). Не случайно поэтому другой его ученик, Леонид Иванович Прасолов возглавил разработку Государственного плана преобразования природы в 1949 году, согласно которому к 1965 году в СССР должны были облесить более 6 млн га земель, чему не суждено было сбыться из-за отмены Плана в первый же год правления Н.С. Хрущева, с последующей распашкой целинных земель и гибелью значительной части высаженных лесных насаждений без финансирования работ по уходу за ними.

Сельское и лесное хозяйство – эти две основных ветви человеческой деятельности – тесно взаимосвязаны; в недалеком прошлом наши предки были в равной степени хорошо осведомлены о жизни леса и о приемах полеводства и животноводства, не было отдельных

² Это подтвердили дальнейшие исследования по лесной мелиорации. По мнению академика Владимира Николаевича Виноградова (1975), «природа выступает строгим и бескомпромиссным экзаменатором систем земледелия», и у нас есть способы исправить допущенные ошибки.

профессий лесника, крестьянина, строителя, охотника и рыбака. Многие известные ученые (М.В. Ломоносов, Д.И. Менделеев, В.В. Докучаев и др.) восхищались смекалкой и наблюдательностью простых крестьян. И если бы в новейшей истории не произошло подмены ценностей, то сегодня наша природа находилась бы в лучшем состоянии, о чем наглядно свидетельствует сохранение широкой бореальной зоны лесов в России по сравнению с европейскими странами еще 200–300 лет назад. В качестве *коллективного подсознательного ответа* и интуитивного понимания народом основных причин обострившихся 100–200 лет назад экологических проблем можно рассматривать появление целой плеяды известных лесоводов с широким взглядом на природу и глубоким пониманием роли лесов в XVIII–XX веках, таких как А.Т. Болотов, А.А. Нартов, А.Е. Теплоухов, Н.М. Зотов, Ф.К. Арнольд, В.В. Докучаев, Д.Н. Кайгородов, М.К. Турский, Г.Ф. Морозов, Е.В. Алексеев, Г.Н. Высоцкий, Н.С. Нестеров, В.Д. Огиевский, М.Е. Ткаченко, В.Н. Сукачев, П.С. Погребняк, А.Б. Жуков, Б.П. Колесников и др. Причем большинство их были выходцами из малолесных земель (!). Однако необходимо отметить, что даже традиционные способы ведения хозяйства в России не были везде экологически безупречными [12, 16, 34, 38, 41, 69]; в исторической литературе, посвященной голоцену, для территории России не отмечено масштабов нарушенности лесов и земель, подобных современным. Поэтому просто обратиться к опыту предков в современной экологической ситуации недостаточно. Необходимо, на наш взгляд, искать новые решения.

В прошлом, когда было много свободной земли, крестьяне могли после кратковременного землепользования на месте выжженной лесосеки освоить новый участок, оставив старый восстанавливаться и зарастать лесом, или временно продлить его использование с меньшей нагрузкой – в качестве сенокоса и пастбища [49]. При небольшой численности населения и при нахождении оптимальной пропорции площади лесов и пахоты, такая технология могла бы долго и устойчиво существовать. В ее рамках в некоторых районах страны можно было бы продлить сельскохозяйственное использование земли и немного сократить оборот рубки (в настоящее время он составляет 100–140 лет), введя условие обязательного содействия естественному или искусственному восстановлению лесов и долговременного контроля его выполнения, например. При такой системе и лесное, и сельское хозяйство могут частично находиться в одних руках (за исключением резервных, защитных, заповедных лесов и широкой сети генетических резерватов в популяциях).

Современная ситуация сложнее и требует более сложных государственных решений: многие пашни и прочие сельхозугодья сильно нарушены и истощены

длительной эксплуатацией с использованием разрушительных технологий агрикультуры (включающих многократные обработки почвы тяжелой техникой, применение гербицидов, химических удобрений, умеренный полив, вывоз почвы с корнеплодами при уборке комбайном, выращивание генетически модифицированных организмов и пр.), следствием чего является обязательное постепенное иссушение почвы, нарушение ее структуры, обеднение, эрозия, подзолообразование, засоление, гибель полезной микрофлоры, снижение устойчивости и разнообразия природных экосистем [37, 49, 63, 86, 87, 93].

С учетом современного состояния наших полей и лесов на такой большой территории, без использования геоинформационных систем (ГИС) в планировании и подборе требуемых мер по восстановлению нарушенных ландшафтов – не обойтись [6, 27, 44, 68]. Поскольку леса – наиболее эффективный (без побочных эффектов) инструмент восстановления природы [13, 16, 18, 22, 34, 45, 57, 58]³, наиболее мощный и масштабный по охвату территории их покровительственного влияния, то на лесное хозяйство России возлагается большая ответственность в решении экологических проблем. Однако роль сельскохозяйственной науки в замедлении негативных процессов не менее значима. В этой связи наибольший вклад, на наш взгляд, внесли авторы системы органического земледелия: Иван Евгеньевич Овсинский [48], Эдвард Фолкнер [76], Виталий Петрович Реутов [59]. Интересно, что И.Е. Овсинский⁴ изложил новую систему, наблюдая за работой крестьян на Дальнем Востоке, а В.П. Реутов развил ту систему, которую использовало русское казачество – коренное население Северного Казахстана⁵. Ее основными достоинствами являются более стабильные и высокие урожаи, уменьшение количества обработок почвы, задержка влаги на полях, восстановление плодородия почвы и отказ от уничтожения почвенной микрофлоры гербицидами, разработка естественных способов борьбы с сорняками, с помощью которых можно уменьшить негативные последствия пахотного земледелия. К перечисленным агротехническим подходам можно прибавить селекционные методы повышения урожаев и даже борьбы с сорняками двумя разными способами, разработан-

³ Дмитрий Иванович Менделеев (1892) писал так: «Соответствие лесной поверхности с площадью лугов и пашен составляет основное условие земледельческого благоустройства как для отдельных местностей, так и целых стран»... «истребление лесов грозит неисчислимыми бедствиями, особенно же уменьшением равномерности климата и увеличением пагубных для урожаев засух».

⁴ В связи с тем, что работа И.Е. Овсинского сразу не была воспринята и вызвала много критики, отметим, что она была основательно в течение 30 лет проверена А.А. Коневой в Новосибирской области, которая подтвердила ее преимущества: исключительную устойчивость посевов и к засухам, и к переувлажнению, более высокие урожаи.

⁵ До 1922 года назывался Какказкстаном.

ные В.А. Драгавцевым [30]. Эти технологии более рационального земледелия должны сменить используемые в России западные технологии. И чем скорее, тем лучше.

В качестве конкретных мер предлагается следующее:

1. Разработать долгосрочную государственную программу повышения лесистости малолесных территорий страны, объединив усилия нескольких ведущих научных коллективов, включая специалистов лесоводов, агрономов, почвоведов, гидрологов, экологов, селекционеров, зоологов и специалистов ГИС. Она должна стать лучше той, что была написана в 1949 году. При этом в качестве ориентира лучше ставить не ограничитель (что мы можем реально сделать сейчас), а маяк – то, что нужно сделать, чтобы добиться восстановления всех сильно нарушенных территорий и устойчивого землепользования, исключения вероятности деградации новых земель.

2. Разработать региональные дифференцированные поэтапные подпрограммы лесопользования, лесовыращивания, агролесомелиорации, а также условий сельскохозяйственного использования восстановленных земель с привлечением соответствующих местных специалистов, с учетом имеющихся знаний в области биогеографии, популяционной биологии, лесомелиорации для решения экологических проблем регионов, возможности получения консультаций от разработчиков госпрограммы.

3. Совместными усилиями депутатов, чиновников, ученых, практиков сельского и лесного хозяйства, при ведущей роли специалистов научных организаций разработать не только общегосударственные (в части установления минимально необходимых показателей лесистости, условий финансового стимулирования экологической деятельности, законодательного обеспечения), но и региональные нормативно-правовые документы для более рационального ведения лесного и сельского хозяйства, с учетом местных условий, обеспеченности кадрами и пр.

В этой связи отметим, что переход к интенсивной системе лесного и сельского хозяйства продиктован острой необходимостью, поэтому для скорейшего осуществления программы требуется всяческое содействие со стороны органов государственной власти России (законодательное и финансовое обеспечение) как на этапе организации и проведения исследований, так и широкого внедрения эффективных разработок (в т. ч. предлагаемого В.А. Драгавцевым селекционного фитотрона [30]). Поскольку выращивание лесов требует значительных капиталовложений с длительным сроком их окупаемости, восстановление благоприятной среды обитания с помощью лесовыращивания на сильно нарушенных малолесных территориях должно

быть в основном возложено на государство, частично – на частное предпринимательство с условием содействия ему путем:

а) беспроцентного кредитования для целей выращивания лесных плантаций (а это невозможно без национализации госбанка России), с вариантами контроля получателей кредита: получение кредита поэтапно, после выполненных этапов работ и посадки лесонасаждений, либо предварительная выплата с отложенным погашением кредита – без процентов для тех, кто создал полноценные плантации, и с процентами (на общих основаниях) для тех, кто этого не сделал;

б) отсрочки платежей дифференцированного земельного налога до момента получения первых доходов;

в) страхования затрат за счет государства;

г) возможности длительной аренды земли при условии российского гражданства арендатора и ценза оседлости, с гарантией выплаты минимальных доходов в случае досрочного расторжения договора аренды земли со стороны государства (исключая случаи нарушения обязательств арендатором, стихийных бедствий и пр. – в этом случае действует предыдущий пункт – страхование);

д) создания условий, стимулирующих сельхозпроизводителей к одновременному ведению сельского и лесного хозяйства на используемых землях с/х назначения, с оплатой государством расходов на выращивание полезащитных насаждений по достижении ими 10–15 лет, либо через возврат части налоговых выплат за тот же период. В долгосрочной перспективе теория и практика плантационного агро-лесоводства, очевидно, будет стремиться к натурализации искусственных экосистем, приближения их к устройству устойчивых природных лесостепных экосистем, с достаточным уровнем видового, популяционно-генетического и функционального разнообразия.

4. До вышеперечисленных шагов необходимо полностью запретить широколесосечные рубки в эксплуатационных лесах, в несколько раз уменьшить расчетную лесосеку до величины, соответствующей скорости восстановления лесов [79]. По результатам наших исследований и сведениям из литературы, наименее разрушительны для восстановления и сохранения продуктивности лесов сплошные узколесосечные рубки с шириной участка не более двух высот древостоя, а также однократные выборочные рубки низкой и средней интенсивности. Узколесосечные рубки использовали на юге Западной Сибири до начала XX века, сегодня они относятся к высокопродуктивным насаждениям, характеризуются высокими показателями генетического разнообразия [36, 71]. Постепенные выборочные рубки (это почти все современные выборочные рубки), проводимые в несколько приемов, ведут к уничтожению сохраненного в пер-

вую рубку подроста, уплотнению, задернению почвы, и как следствие, – к снижению продуктивности и качества насаждений.

5. Необходимо широкое распространение экологического просвещения не только в вузах и школах,

но и среди работников лесного и сельского хозяйства, населения в целом.

Исследования выполнены в рамках бюджетного проекта FWES-2024-0028 (Рег. № НИОКТР 124012900557-0).

Литература/References

1. Абакумова ВЮ, Малых ОФ, Вахнина ИЛ. Усыхание березняков Российской части бассейна реки Онон в конце XX – начале XXI века. География и природные ресурсы. 2017;(1):163-70.
2. Айдаров ИП. Очерки по истории и развитию орошения в СССР и России. М.: Изд-во МГУП; 2006.
3. Андрианов БВ. Земледелие наших предков. М.: Наука; 1978.
4. Антипова ЕМ. Флора внутриконтинентальных островных лесостепей Средней Сибири. Красноярск: Красноярский гос пед ун-т им. ВП Астафьева; 2012.
5. Бадер ОН. Проблема смещения ландшафтных зон в голоцене и археология. В кн.: Первобытный человек, его материальная культура и природная среда. М.: Институт географии АН СССР; 1974. С. 83-5.
6. Барталев СА, Егоров ВА, Жарко ВО, Лупян ЕА, Плотников ДЕ, Хвостиков СА, Шабанов НВ. Спутниковое картографирование растительного покрова России. Москва: ИКИ РАН; 2016.
7. Белова ВА, Барышева ЕМ, Кольцова ВГ, Кутафьева ТК, Никольская МВ, Савина ЛН. Растительность Восточной Сибири в голоцене. В кн.: Поздний плейстоцен и голоцен юга Восточной Сибири. Новосибирск: Наука СО; 1982. С. 64-70.
8. Берг ЛС. Географические зоны Советского Союза. М.: Изд-во ОГИЗ; 1947.
9. Бессмертный ЮЛ. Климат и сельское хозяйство во Франции (800–1800 гг.). В кн.: Общество и природа: Исторические этапы и формы взаимодействия. М.: Наука; 1981. С. 169-81.
10. Бляхарчук ТА. Реконструкция лесной и высокогорно-степной растительности юго-западной части Тувы с позднеледниковья до современности. География и природные ресурсы. 2008;(1):89-96.
11. Боголюбов НН. К геологической истории Калужского края в ледниковый период. СПб.: Типография ИН Скороходова; 1905. С. 111-9.
12. Болотов АТ. Работы по лесоводству (О рублении, поправлении и заведении лесов. Труды вольного экономического общества. Ч. 4; 1766). В кн.: Болотов АТ. Избранные сочинения по агрономии, плодоводству, лесоводству, ботанике. М.: Московское общ-во испытателей природы; 1952. С. 295-356.
13. Бudyко МИ. Изменение теплового баланса при осуществлении Сталинского плана преобразования природы. Метеорология и гидрология. 1951;(12):17-22.
14. Вавилов НИ. Центры происхождения культурных растений. Избранные труды. М., Л.: Изд-во Академии наук СССР; Том 5; 1965.
15. Вернадский ВИ. Биосфера и ноосфера. М.: Айрис-пресс; 2012.
16. Виноградов ВН. Лес и проблемы пустынь. Лесное хозяйство. 1977;(9):55-60.
17. Воеводова ЕН. Концепция зависимости климатической зональности от лесистости. Электронный Журнал BioDat. 2013;1-19. <http://biodat.ru/doc/lib/voevod.pdf>.
18. Воейков АИ. О влиянии лесов на климат. В кн.: Избранные произведения Воейкова. М., Л.: Издательство Академии наук СССР; Том 3; 1957. С. 42-58.
19. Волков Ф. Палеолитическая стоянка в с. Мезене Черниговской губернии. Труды XIV Археологического съезда. 1909;3:262-70.
20. Волкова ВС, Кулькова ИА. Климатические оптимумы в кайнозой Западной Сибири (по палинологическим данным). Стратиграфия и геологическая корреляция. 1994;2(1):108-12.
21. Втюрина ОП, Скудин ВМ, Соколов ВА. Динамика лесов Красноярского края. Красноярск: Дарма-печать; 2013.
22. Гольцберг ИА. Изменение длительности безморозного периода на межполосных полях. В кн.: Труды Главной геофизической обсерватории им. А.И. Воейкова. СПб.: Гидрометеоиздат; Том 36; 1992. С. 94-104.
23. Гордягин АЯ. Материалы для познания почв и растительности Западной Сибири: Труды Общ-ва естествоиспытателей при Казанском ун-те. Том 34, 35. Казань: Типография Императорского ун-та; 1900-1901.

24. Городцов ВА. Археология. Каменный век. Том 1. М.-Петроград: Государственное изд-во; 1923.
25. Грибанов ЛН. К истории степных боров Западной Сибири и Северного Казахстана. Бот журн. 1957;42(4):556-70.
26. Гуман МА. Антропогенные изменения растительного покрова центральных районов Русской равнины в голоцене (по палинологическим данным). (автореф дис ... канд. географ. наук). М.: Институт географии АН СССР; 1983.
27. Данилова ИВ, Рыжкова ВА, Корец МА. Алгоритм автоматизированного картографирования современного состояния и динамики лесов на основе ГИС. Вестник Новосибирского гос ун-та. Сер. Информационные технологии. 2010;8(4):15-24.
28. Докучаев ВВ. Наши степи прежде и теперь. 2-е изд. М.: Сельхозгиз; 1953.
29. Дорофенюк НИ, Тарасов ПЕ. Растительность и уровни озер севера Монголии за последние 12500 лет, по данным палинологического и диатомового анализов. Стратиграфия геологическая корреляция. 1998;6(1):73-87.
30. Драгавцев ВА. Проблемы преодоления разрывов между генами и признаками в современной селекции. Известия ТСХА. 2009;(2):110-22.
31. Дроздов НИ. Этапы развития каменного века в плейстоцене Средней Сибири. (автореф дис... докт. истор. наук). Новосибирск: Ин-т археологии и этнографии СО РАН; 1992.
32. Жуков АБ. Развитие лесоводства в СССР за 40 лет. В кн.: Достижения науки в лесном хозяйстве СССР за 40 лет. М.: Гослесбумиздат; 1957. С. 68-88.
33. Засоленные почвы России. Шишов ЛЛ, Панкова ЕИ, ред. М.: Академкнига; 2006.
34. Зотов НМ. Письма о лесоводстве. Газета «Лесоводство и охота». 1858;(11):125-26.
35. Исрапилов МИ. Наскальные рисунки Дагестана и изменения полюсов и наклона оси Земли в голоцене. Махачкала: Юпитер; 2003.
36. Ишутин ЯН, Бушков НТ, Гопиенко КА, Ильичев ЮН, Тараканов ВВ. Естественное лесовозобновление на вырубках по горям Приобских боров Алтая: проблемы и перспективы. Лесн хоз-во. 2006;(1):12-15.
37. Кузнецов ВВ, Куликов АМ. Генетически модифицированные организмы и полученные из них продукты: реальные и потенциальные риски. Российский хим журн. 2005;XLIX(4): 70-83.
38. Колданов ВЯ. Степное лесоразведение. М.: Лесная промышленность; 1967.
39. Кошечев АЛ. Заболачивание вырубок и меры борьбы с ними. М.: Изд-во АН СССР; 1955.
40. Кошкарлова ВЛ, Кошкарлов АД. Оценка антропогенного воздействия на лесные экосистемы Сибири в позднеледниковье и голоцене по палеокарпологическим данным. География и природные ресурсы. 2007;(2):34-40.
41. Кременецкий КВ. Палеоэкология древнейших земледельцев и скотоводов Русской равнины. М.: Наука; 1991.
42. Криштофович НИ. Станции древнейшего палеолитического человека на территории Европейской России и их геологический возраст. В кн.: Дневник XI Съезда русских естествоиспытателей и врачей. СПб.: Изд-во Распорядительного комитета Съезда; 1902. Том 4, с. 133-4.
43. Ларичев ВЕ. Палеолит Северной, Центральной и Восточной Азии. Формирование основ современных представлений о культурах древнекаменного века Азии: 1871–1960 гг. (автореф дис... докт. истор. наук). Новосибирск: Ин-т археологии и этнографии СО РАН; 1971.
44. Лозин ДВ, Лупян ЕА, Балашов ИВ, Барталев СА. Оценка гибели северных лесов от пожаров в XXI веке на основе анализа данных прибора MODIS об интенсивности горения. Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса. 2023;20(2):292-301.
45. Менделеев ДИ. Собрание сочинений ДИ Менделеева: Работы по лесоводству и сельскохозяйственной мелиорации 1892 г. М.: Изд-во АН СССР; 1954. С. 301-6.
46. Молчанов АА. Влияние леса на окружающую среду. М.: Наука; 1978.
47. Мочанов ЮА, Федосеева СА. Археология, палеолит Северо-Восточной Азии, внетропическая прародина человечества и древнейшие этапы заселения человеком Америки. Якутск: Ин-т гуманитарн исслед АН Респ Саха; 2002.
48. Овсинский ИЕ. Новая система земледелия. М.: Типография ВМ Саблина; 1909.
49. Осипов ВВ, Гаврилова НК. Аграрное освоение и динамика лесостепи Нечерноземной зоны РСФСР. М.: Наука; 1983.
50. Павлов ИН. Биотические и абиотические факторы усыхания хвойных лесов Сибири и Дальнего Востока. Сиб экол журн. 2015;(4):537-54.
51. Павлова ЕВ, Махрова МЛ, Ямских ГЮ. Долина реки Абакан: этапы антропогенеза и типы хозяйствования. Вестник Хакаского гос ун-та им. Н.Ф. Катанова. 2012;(2):134-8.
52. Палеогеографическая основа современных ландшафтов. Величко АА, ред. М.: Наука; 1994.
53. Палеолит СССР. Рыбаков БА, ред. М.: Наука; 1984.
54. Панкова ЕИ, Айдаров ИП, Ямнова ИА, Новикова АФ, Благоволин НС. Природное и антро-

- погенное засоление бассейна Аральского моря. М.: РАСХН; 1996.
55. Побединский АВ. Рубки и возобновление в таежных лесах СССР. М.: Лесная промышленность; 1973.
 56. Поздняков ЛК, Протопопов ВВ. Отечественные исследования в области лесной гидрологии и климатологии. В кн.: Достижения лесной науки за 50 лет. Красноярск: Красноярское книжное изд-во; 1967. С. 63-80.
 57. Протопопов ВВ. Средообразующая роль темнохвойного леса. Новосибирск: Наука СО; 1975.
 58. Рахманов ВВ. Гидроклиматическая роль лесов. М.: Лесная промышленность; 1984.
 59. Реутов ВП. Русское органическое земледелие. Челябинск: ЧПО Книга; 2002.
 60. Рюмин ВВ. Этапы взаимодействия природы и человека в южно-минусинской котловине. В кн.: Природоохранные аспекты освоения ресурсов Минусинской котловины. Иркутск: Изд-во АН СССР СО; 1981. С. 18-30.
 61. Савенков И. О памятниках, оставленных на р. Енисее человеком, современником мамонта. Протокол общего собрания Варшавского общества естествоиспытателей. Том VII; 1896-1897.
 62. Санников СН, Санникова НС, Петрова ИВ. Очерки по теории лесной популяционной биологии. Екатеринбург: РИО УрО РАН; 2012.
 63. Семенюк ЕГ. Агроэкологические аспекты использования генетически модифицированных сельскохозяйственных культур. *Агрехимия*. 2001;(1):80-93.
 64. Смирнова ОВ, Тутубанова СА, Бобровский МВ, Коротков ВН, Ханина ЛГ. Реконструкция истории лесного пояса Восточной Европы и проблема поддержания биологического разнообразия. *Усп совр биол*. 2001;121(2):144-59.
 65. Смирнова ОВ, Киселева ЛЛ. Изменение видового состава и распространения Восточноевропейских широколиственных лесов в голоцене по споропыльцевым и археологическим данным. В кн.: Восточноевропейские широколиственные леса. М.: Наука; 1994.
 66. Сочава ВВ. Географические аспекты сибирской тайги. Новосибирск: Наука; 1980.
 67. Страхов ВВ, Писаренко АИ, Борисов ВА. Глобализация лесного хозяйства. Москва: ВНИИЦлесресурс; 2001.
 68. Талиев ВИ. Нерешенные проблемы русской ботанической географии (лес и степь). *Лесной журн*. 1904;34(3):1-17.
 69. Теплоухов АЕ. Исторический взгляд на лесохозяйство в Пермском имении Строгановых. Пермь: Типография Губернской земской управы; 1881.
 70. Тихонова ИВ, Мухортова ЛВ, Данилова ИВ, Михайлова ИА. Оценка лесорастительного потенциала почв республики Тыва для основных лесообразующих видов хвойных. *Лесоведение*. 2018;(3):194-209.
 71. Тихонова ИВ, Экарт АК, Кравченко АН, Зацепина КГ, Тихонова НА. Изменчивость генетических nSSR-маркеров в антропогенно-нарушенных популяциях сосны обыкновенной Средней и Западной Сибири: методические аспекты генетического мониторинга. *Сибирский экол журн*. 2023;(5):613-625.
 72. Тугаринов АЯ. Общий обзор фауны Якутии. В кн.: Якутия. Л.: АН СССР; 1927, с. 223-240.
 73. Уваров АС. Археология России. Каменный период. М.: Синодальная типография; 1881.
 74. Федоров АА, Яценко-Хмелевский АА. Охрана природы. В кн. Жизнь растений. Том. 1. Красильников НА, Уранов АА, ред. М.: Просвещение; 1974. С. 173-80.
 75. Федорова РВ. Природные ландшафты голоцена и их изменение под влиянием деятельности человека (по палинологическим исследованиям археологического памятника с. Костенок Воронежской области). В кн.: История биогеоценозов СССР в голоцене. М.: Наука; 1976. С. 132-58.
 76. Фолкнер Э. Безумие пахаря. Пер. с англ. М.: Сельхозгиз; 1959.
 77. Хлобыстин ЛП. Древняя история таймырского Заполярья и вопросы формирования культур севера Евразии. СПб.: Наука РАН; 1998.
 78. Шнитников АВ. Изменчивость общей увлажненности материков Северного полушария. М., Л.: Изд-во Акад. наук СССР; 1957.
 79. Шутов ИВ. Деградация лесного хозяйства России. СПб.: СПбНИИЛХ; 2006.
 80. Ямских АФ. Палеогеографические условия Тоджинской котловины в голоцене. В кн.: Природные условия и ресурсы юга Средней Сибири. Красноярск: Красноярский гос пед ин-т; 1983. С. 319.
 81. Balmford A, Bond W. Trends in the state of nature and their implications for human well-being. *Ecology Letters*. 2005;8:1218-34. doi: 10.1111/j.1461-0248.2005.00814.x.
 82. Bentalen I. Monsoon regime variations during the late holocene in the SW India. In: Third Millennium BC Climate Change and Old World Collapse. Conference Proceedings; 1997;1(49):475-88.
 83. Dai AG. Increasing drought under global warming in observations and models. *Nat Climate Change*. 2013;(3):52-8. doi.org/10.1038/nclimate1633.
 84. Duffy PB, Brando P, Asner GP, Field CB. Projections of future meteorological drought and

- wet periods in the Amazon. *Proc Natl Acad Sci USA*. 2015;112:13172-7. doi.org/10.1073/pnas.1421010112.
85. Davin E, De Noublet-Ducoudre N. Climatic impact of global-scale deforestation: radioactive versus nonradioactive processes. *J Climate*. 2010;23:97-112.
 86. Gepts P, Papa R. Possible effects of (trans)gene flow from crops on the genetic diversity from landraces and wild relatives. *Environ Biosafety Res*. 2003;2(2):89-103.
 87. Groot AT, Dicke M. Insect-resistant transgenic plants in a multi-trophic context. *Plant J*. 2002;31(4):387-406.
 88. Hulme M, Sheard N, and Markham A. *Global Climate Change Scenarios*. Norwich, UK: Climatic Research Unit; 1999. doi.org/10.1175/2009JCLI3102.1.
 89. IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change): *Climate Change 2001: The Scientific Basis. Third Assessment Report*. 2001. <http://www.ipcc.ch/>.
 90. Mace G, Masundire H, Baillie J, Ricketts T, Brooks T, Hoffmann M. Biodiversity. In: *Millennium Ecosystem Assessment. Current State and Trends. Ecosystems and human well-being*. Washington: Island Press, DC; 2005;1:77-126.
 91. McDowell N, Pockman WT, Allen CD, Breshears DD, Cobb N, Kolb T, Plaut J, Sperry J, West A, Williams DG, Yepez EA. Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? *New Phytologist*. 2008;78:719-39. doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02436.x.
 92. Meir P, Mencuccini M, Dewar RC. Drought-related tree mortality: addressing the gaps in understanding and prediction. *New Phytologist*. 2015;207:28-33. doi.org/10.1111/nph.13382.
 93. Séralinia GE, Clair E, Mesnage R, Gressa S, Defargea N, Malatestab M, Hennequinc D, Vendômoisa S. ~~RETRACTED~~: Long term toxicity of a Roundup herbicide and a Roundup-tolerant genetically modified maize. *Food Chem Toxicol*. 2012;50(11):4221-31.
 94. Weiss H, Courty MA, Wetterstrom W, Guichard F, Senior L, Meadow R, Curnow A. The genesis and collapse of third millenium north Mesopotamian civilization. *Science*. 1993;261:995-1003.



ПОСЛЕДСТВИЯ ИСКУССТВЕННОГО СВЕТА НОЧЬЮ: НАРУШЕНИЕ ЦИРКАДНОГО РИТМА И МЕТАБОЛИЗМА

А.Р. Унжаков

Институт биологии Карельского научного центра РАН, Петрозаводск, Россия

E-mail: al.unzhakov@yandex.ru

Статья поступила в редакцию 21.05.2024; принята к печати 28.06.2024

Загрязнение среды в ночное время искусственным освещением считается глобальной экологической проблемой. Более 80% населения планеты подвергается световому загрязнению. Из-за широкого использования искусственного освещения в ночное время снижается надежность такого важнейшего фактора жизнедеятельности, как цикла свет/темнота. Клинические исследования выявляют тесную связь между циркадной дисфункцией и таким патологическим состоянием, как циркадный синдром. Этот недавно предложенный термин обозначает комплекс ключевых компонентов метаболического синдрома, включая ожирение, сахарный диабет и сопутствующие заболевания, приводящий к нарушениям сна, депрессии, стеатогепатиту и когнитивным дисфункциям. Световое загрязнение нарушает метаболические процессы у млекопитающих в зависимости от его интенсивности, длины волны, изменений естественного фотопериода и само зависит от вида, пола и рациона. Под воздействием искусственного света в ночное время происходит рассогласование процессов метаболизма из-за нарушений сна и суточного режима приема пищи, изменений уровней гормонов, таких как мелатонин, глюкокортикоиды. Следует подчеркнуть, что метаболические расстройства, вызванные искусственным светом ночью, не являются необратимыми. Предлагаются вполне доступные пути его устранения, такие как восстановление естественного цикла свет/темнота, включение мелатонина в рацион, питание, ограниченное по времени, ношение очков, блокирующих синий свет, терапия ярким утренним светом и т. д. Такие подходы открывают широкие возможности для смягчения последствий светового загрязнения.

Ключевые слова: световое загрязнение, циркадные ритмы, циркадная дисфункция, метаболизм.

CONSEQUENCES OF ARTIFICIAL LIGHT AT NIGHT: DISRUPTION OF CIRCADIAN RHYTHM AND METABOLISM

A.R. Unzhakov

Institute of Biology, Karelian Research Centre of RAS, Petrozavodsk, Russia

al.unzhakov@yandex.ru

Pollution by artificial light at night is considered a global environmental problem. More than 80% of the world population is exposed to light pollution. Due to the widespread use of artificial lighting at night, the reliability of the most important environmental factor, the light/dark cycle, is reduced. Clinical studies reveal a strong association between circadian dysfunction and pathological conditions such as circadian syndrome. This newly coined term refers to key components of the metabolic syndrome, including obesity, diabetes mellitus, and its major comorbidities: sleep disturbances, depression, steatohepatitis, and cognitive dysfunction. Light pollution disruption of metabolic processes in mammals depends on light intensity, wavelength, changes in the natural photoperiod, and also on species, sex and diet. Under the influence of artificial light at night, a disarrangement in metabolic processes occurs due to sleep disturbances and daily food intake, and changes in the level of hormones such as melatonin and glucocorticoids. It should be emphasized that metabolic disorders caused by artificial light at night are not irreversible. Quite accessible approaches to their elimination are proposed, such as restoring the natural light/dark cycle, including melatonin in the diet, time-restricted eating, wearing blue light blocking glasses, bright morning light therapy, etc. Such approaches offer significant opportunities for mitigating the effects of light pollution.

Keywords: light pollution, circadian rhythms, circadian dysfunction, metabolism.

Введение

Фотопериод является одним из основных экологических сигналов, который регулирует биологические процессы у фоточувствительных организмов [72, 76,

100]. Благодаря регулярной смене дня и ночи биохимическая, физиологическая, клеточная и поведенческая активности синхронизируются с внешними суточными циклами [14, 37, 72, 88, 128]. В ходе длительной

эволюции жизни под влиянием цикла свет/темнота у животных сформировались циркадные (циркадианные) ритмы. Однако широкое внедрение электрического освещения и неразумное использование искусственного света привели к новому виду загрязнения окружающей среды, крупномасштабной проблеме, известной как световое загрязнение. Согласно исследованиям, более 80% населения Земли живет в условиях светового загрязнения неба, и более трети людей не могут видеть Млечный Путь [35]. В статье, опубликованной в 2023 году [67], сообщается, что ночное небо становится ярче с впечатляющей скоростью по всему миру. Основываясь на 51351 наблюдении ученых, которые сравнили свое видение небесных тел с картами звездного неба, авторы работы обнаружили, что с 2011 по 2022 год в среднем ночное небо становилось в год ярче на 9,6%, что эквивалентно удвоению яркости неба каждые 8 лет. Ученые считают, что тенденция к более яркому ночному небу связана с повсеместной установкой светоизлучающих диодов, которые излучают больший поток света, чем лампы накаливания [67]. Доказано, что воздействие искусственного света ночью представляет собой угрозу как для биоразнообразия видов [74, 76, 116], так и для здоровья человека [2, 15, 23, 63, 72, 124]. Исследования показали, что искусственный свет ночью вызывает негативные биологические последствия для насекомых [44, 59, 71], рептилий [128], рыб [6, 66, 90], а также птиц [5, 18, 56]. Кроме того, показано, что искусственное освещение ночью неблагоприятно влияет на гомеостаз ряда млекопитающих – хомяков [7], морских свинок [78], валлаби [110], летучих мышей [80] и др.

Воздействие света в ночное время стало существенной частью образа жизни современного человека [15]. Оно сопровождается серьезными нарушениями метаболизма [36, 134]. Известно, что искусственное ночное освещение вызывает преждевременное старение [2], способствует развитию ожирения [33, 75, 101], сахарного диабета 2-го типа [98, 113], сердечно-сосудистых [28, 122], онкологических [2, 70, 130], аллергических [29] заболеваний. Кроме того, световое загрязнение вызывает неврологические расстройства [50, 62], нарушение сна [20, 136], повреждение сетчатки [127], способствует заражению COVID-19 [4]. В настоящее время многочисленными исследованиями показано, что искусственное освещение оказывает более пагубное воздействие как на окружающую среду, так и на здоровье человека, чем предполагалось ранее [62]. Последствиями являются нарушение регуляции цикла сна-бодрствования, экспрессии генов, реструктуризации нейронов, кровотока, микробиоты кишечника, а также метаболизма.

Известно, что метаболические процессы в организме контролируются эндогенной циркадной системой, которая синхронизирована с внешней средой посред-

ством световой информации [14, 41, 45, 72, 128]. Основным входом, который поддерживает связь циркадной системы с внешним миром, является цикл свет/темнота. Свет окружающей среды передается в супрахиазматическое ядро (СХЯ) гипоталамуса через светочувствительные ганглиозные клетки сетчатки глаза. Через СХЯ осуществляется регуляция центральной циркадной системы, которая управляет многими процессами метаболизма [15, 45, 96]. В свою очередь, воздействие неестественного искусственного света может нарушить функцию циркадной системы и вызвать метаболические расстройства [14, 37, 45, 72, 128]. С учетом роли, которую свет играет в ежесуточных и сезонных физиологических и метаболических процессах, следует ожидать, что регулярное рассогласование цикла свет/темнота может иметь серьезные последствия для метаболизма. В этом обзоре зарубежной литературы рассматривается, как циркадная система координирует метаболические процессы, а также то, как свет управляет циркадным ритмом. Показана роль светового загрязнения в метаболизме млекопитающих и человека. Рассматриваются способы коррекции для предотвращения или смягчения циркадного синдрома, вызванного световым загрязнением.

Циркадная система: анатомические структуры мозга и связь с метаболизмом

В процессе эволюции фоточувствительные растения, животные и человек обрели циркадные ритмы, связанные со сменой дня и ночи. Организмы адаптировались к яркому солнечному свету (~100 000 лк) в течение дня [19] и низкоинтенсивному лунному свету (0,1–0,3 лк) в фазу полнолуния в ясную ночь [68]. Однако в последние годы человек испытывает гораздо более низкую интенсивность освещения (400–600 лк) днем и более высокую освещенность 100–300 лк вечером из-за освещения в офисах и домах [112]. Кроме того, в ночное время используются планшеты, смартфоны, компьютеры, излучающие свет интенсивностью 30–50 лк [112]. Таким образом, циркадные ритмы могут не соответствовать циклам окружающей среды, что может иметь негативные последствия для поведения, физиологии и метаболизма [45, 112].

Известно, что кроме палочек и колбочек, которые используются для формирования изображения, сетчатка млекопитающих содержит третий тип фоторецепторов, так называемые внутренне светочувствительные ганглиозные клетки (англ. Intrinsically photosensitive retinal ganglion cells – ipRGCs). Эти ipRGCs экспрессируют свой собственный фотопигмент – меланопсин – комплекс опсина с витамином А, который, как показано у грызунов, оптимально чувствителен к свету с длиной волны 484 нм [49, 93]. Считается, что эти светочувствительные ганглиозные клетки не участвуют

в формировании изображения, но именно они играют важную роль в регуляции циркадных ритмов [8]. ipRGCs проецируются в различные области центрального мозга, влияя на многие физиологические функции. Кроме регуляции циркадного ритма, ipRGCs участвуют в сужении зрачка, влияют на метаболические процессы, температуру тела, сон, психическое состояние. К настоящему времени обнаружено шесть основных типов ipRGCs (M1-M6), которые классифицируются в соответствии с их дендритной морфологией, экспрессией меланопсина, экспрессией генов и расположением центральных проекций. Наиболее изученным из ipRGCs является тип M1 [3]. О высокой чувствительности клеток этого типа свидетельствует не только их высокая плотность в сетчатке, но и тот факт, что их дендриты значительно перекрываются (примерно четыре раза), увеличивая максимальную площадь поверхности для захвата квантов света [8]. Палочки и колбочки с пиковой чувствительностью, варьирующейся в диапазоне от 440 до 580 нм, также вносят вклад в функции ipRGC, снижая пороги ответа ipRGC и увеличивая скорость разряда их потенциала действия [37, 93].

Циркадная система включает центральные осцилляторы в СХЯ гипоталамуса и периферические осцилляторы, функционирующие в органах [48, 121]. Периферические часы координируются часами СХЯ гипоталамуса, но также могут регулироваться светом и гормонами независимо от СХЯ [140]. Основным молекулярным механизмом, генерирующим циркадные ритмы у млекопитающих, является петля транскрипционно-трансляционной обратной связи, состоящая из положительных (*bmal1* и *clock*) и отрицательных (*per1*, *per2*, *per3* и *cry1*, *cry2*) элементов [26]; эти компоненты представляют собой ядро молекулярных часов. Белки *CLOCK* и *BMAL1* способствуют транскрипции генов *per* и *cry* и экспрессируются во время световой фазы в центральном осцилляторе. В цитоплазме белки *PER* и *CRY* фосфорилируются киназой 1 и АМФ-активируемой протеинкиназой, что делает их подверженными деградации. Нефосфорилированные *PER* и *CRY* образуют гетеродимеры, которые перемещаются в ядро, взаимодействуют с комплексом *CLOCK-BMAL1* и ингибируют собственную транскрипцию. Цикл от активации до ингибирования транскрипции так называемых часовых генов длится примерно 24 ч. Молекулярные часы также содержат дополнительные петли обратной связи, такие как петля, содержащая ядерные рецепторы *REV-ERB* и связывающие ретиноевую кислоту рецепторы, конкурирующие за ингибирование или активацию транскрипции *bmal1* соответственно [102]. Повреждение циркадианных часов (например, нокаут или гиперэкспрессия часовых генов) [18, 107] и нарушение регуляции циркадных часов (например, сменная рабо-

та и соответствующее нарушение циркадных ритмов) [34, 119] могут отрицательно сказываться на энергетическом обмене. Часовые гены связывают циркадные ритмы метаболизма глюкозы и липидов. Например, *BMAL1* способствует высвобождению инсулина и тем самым повышает толерантность к глюкозе [95]. Многие гены, кодирующие ферменты, которые участвуют в регуляции обмена веществ, также управляются молекулярными часами [121].

Циркадная система задает ритм метаболическим процессам [109]. Потребление и расход энергии варьируют в зависимости от суточных 24-часовых циклов сна/бодрствования, активности/отдыха и голодания/кормления [91]. Кроме того, биологические часы контролируют гормональные сигналы, связанные с энергетическим обменом, такие как передаваемые мелатонином, глюкокортикоидами, гормонами щитовидной железы, эстрогеном и др. [117]. Совместно молекулярные циркадианные часы и гормональные сигналы играют ключевую роль в циркадной системе в управлении метаболизмом и находятся под контролем СХЯ гипоталамуса [45].

Ряд структур мозга, отвечающих за координацию энергетического обмена, регуляции двигательной активности, потребления пищи, расхода энергии, уровней гормонов и метаболических процессов в тканях и органах [37], получают непосредственный входной световой сигнал от ipRGCs [15, 49]. Центральной областью, получающей световую информацию от ipRGC, является супрахиазматическое ядро (СХЯ) гипоталамуса [37, 49] – главные биологические часы. Молекулярный механизм этих биологических часов состоит из отрицательных петель обратной связи транскрипции и трансляции, вызывающих колебания в экспрессии генов и белков с периодом, близким к 24 часам (циркадный ритм) [102]. Ежесуточный цикл смены света и темноты синхронизирует внутренние циркадные часы в нейронах СХЯ с 24-часовым циклом внешней среды. Световая информация, достигающая СХЯ через ipRGC, является наиболее важным синхронизатором или «Zeitgeber» для нейронов СХЯ. В зависимости от времени воздействие света будет усиливать или ослаблять экспрессию определенных часовых генов [102].

СХЯ взаимодействует с аркуатным ядром гипоталамуса, которое регулирует суточные ритмы приема пищи и двигательной активности [21]. Дорсомедиальное ядро гипоталамуса, получая сигнал от СХЯ, участвует в координации суточных ритмов приема пищи и двигательной активности с циклом сна и бодрствования [37, 102]. Кроме того, СХЯ взаимодействует со структурой мозга межколенчатый (интергеникулятный) листок (*intergeniculate leaflet*, IGL), относящейся к латеральному коленчатому телу и расположенной на нижней латеральной стороне подушки таламуса.

IGL получает прямой сигнал от ipRGCs и дополнительно координирует циркадные ритмы [37, 49, 84]. Более того, СХЯ имеет проекции на боковой поводок (латеральная габенула) эпителиума – структуру, участвующую в регуляции уровней серотонина и дофамина, мотивационного поведения, памяти, обучения, настроения и сна. Латеральная габенула также получает афферентную иннервацию из латеральной гипоталамической области, которая регулирует питание и вознаграждение [116].

СХЯ, дорсомедиальное ядро гипоталамуса и ipRGCs также дают проекции в паравентрикулярное ядро гипоталамуса (PVN) и через него передают сигнал о времени суток в другие области мозга и на периферию. PVN, проецируясь на латеральный промежуточный столб спинного мозга, регулирует секрецию мелатонина эпифизом [48, 84]. Кроме того, PVN имеет симпатические проекции к надпочечникам, посредством которых оно модулирует чувствительность коры надпочечников к адренокортикотропному гормону (АКТГ), а также симпатические и парасимпатические проекции на щитовидную железу, поджелудочную железу, печень и белую жировую ткань [37]. Более того, PVN контролирует активность гипоталамо-гипофизарно-щитовидной и гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковой осей посредством высвобождения тиреолиберина и кортиколиберина [52]. Таким образом, благодаря влиянию на вегетативную и нейроэндокринную деятельность гипоталамуса циркадный ритм СХЯ передается в другие области мозга, железы внутренней секреции и периферические ткани [37]. Точно так же сами периферические ткани демонстрируют циркадный ритм в экспрессии часовых генов. Таким образом, механизм молекулярных часов присутствует не только в нейронах СХЯ, но и практически в каждой клетке. Поскольку периферические клетки не могут быть под непосредственным влиянием света, они зависят от СХЯ в синхронизацию своих часов с окружающей средой [37]. Кроме того, было показано, что периферические часы реагируют и на другие синхронизаторы, связанные с регуляцией уровня мелатонина [77], глюкокортикоидов, глюкозы [54], температуры тела [12], ритма физической активности [135], с приемом пищи, микробиомом [118]. В целом, СХЯ имеет широкий спектр воздействия, и, следовательно, эффекты квантов света, вероятно, оказывают влияние на многие периферические ткани [37].

Важной частью циркадной системы являются гормоны, которые действуют как сигналы связи центральных циркадных часов. Циркадные гормоны регулируют многочисленные процессы энергетического обмена [24]. Под контролем синтеза мелатонина эпифизом происходит передача световых сигналов от ipRGCs сетчатки глаза к центральным часам СХЯ, а затем к паравентрикулярному ядру [103]. Синтез ме-

латонина имеет четкий суточный ритм, зависящий от суточного вращения Земли вокруг своей оси [2, 15]. Кроме того, свет определяет функционирование молекулярных часов вентролатерального ядра СХЯ с участием нейромедиатора – вазоактивного интестинального пептида (ВИП), который, в свою очередь, передает сигнал на дорсомедиальную оболочку. Эта структура преобразует ритмические сигналы ВИП в циркадные колебания аргинин-вазопрессина, которые передаются на гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковую ось, что приводит к устойчивой циркадной секреции глюкокортикоидов [73]. Отсутствие устойчивых сигналов, передаваемых в СХЯ, нарушает циркадный ритм синтеза мелатонина и глюкокортикоидов. Таким образом, гормональная сигнализация находится на стыке циркадной регуляции и метаболических путей [15, 45], и сбой циркадных ритмов может привести к изменению метаболизма.

Роль светового загрязнения в нарушении метаболизма

Загрязнение искусственным освещением в ночное время считается глобальной экологической проблемой. Более 80% населения планеты подвергается световому загрязнению [72]. Эту проблему усугубляет то, что искусственно освещенные открытые площади растут на 2,2% в год, в то время как постоянно освещенные площади становятся ярче каждый год из-за быстрого роста населения и расширяющейся урбанизации. Кроме того, световому загрязнению способствуют рост распространенности работы в ночную смену и использование цифровых устройств [72]. В англоязычной научной литературе для обозначения этого явления широко используются две аббревиатуры: LAN (от англ. Light At Night – свет ночью) или ALAN (от англ. Artificial Light At Night – искусственный свет ночью). Кратко, LAN – это широкое введение искусственного света в ночную среду. В настоящее время наиболее изученным световым загрязнением является LAN, причем слабое (англ.: dim) световое загрязнение (dLAN) является относительно распространенным явлением. dLAN относится к ночному освещению с интенсивностью света около 5 люкс.

Увеличение частоты воздействия ALAN на организм человека совпало с глобальным ростом распространенности ожирения и метаболических нарушений [69, 114]. Данные эпидемиологических исследований подтверждают негативное влияние ALAN на метаболизм. В частности, ночное воздействие света высокой интенсивностью связано с увеличением массы тела, ожирением и сахарным диабетом у человека [98]. Учащение случаев дислипидемии и субклинического атеросклероза в этой связи свидетельствует о том, что ALAN может быть фактором риска развития патологии сердечно-сосудистой системы [37].

Метаболические нарушения, среди которых преобладают ожирение, сахарный диабет 2-го типа (СД2), ассоциированная с метаболизмом жировая болезнь печени (АМЖБП), широко распространены во всем мире. В настоящее время более 1,9 миллиарда человек во всем мире имеют избыточную массу тела. За этими внушительными цифрами, которые продолжают расти, стоят дополнительные затраты на здравоохранение, страдает и экономика [64]. В течение последних нескольких десятилетий огромное внимание уделяется изучению роли двух хорошо известных факторов в возникновении метаболических нарушений: рациона с высоким содержанием липидов и недостаточной физической активности. Несмотря на попытки устранить эти факторы, распространенность метаболических нарушений остается высокой, что требует новых подходов к этой проблеме и поиска эффективных путей коррекции [45]. Так, в последнее время неуклонно растет интерес исследователей к изучению роли светового загрязнения в развитии метаболических нарушений. В исследованиях на животных получены убедительные доказательства того, что LAN вызывает увеличение массы тела, даже если потребление калорий и физическая активность остаются постоянными. Нарушение сна и циркадных ритмов при воздействии искусственного ночного света может быть одним из дополнительных механизмов, способствующих росту ожирения, но он недостаточно изучен у человека. Обследование популяции 528 человек в Японии показало, что пожилые люди (средний возраст 72,8 года), которые спали в более светлых комнатах, имели достоверно более высокий индекс массы тела [98]. По сравнению с группой Dim (освещенность ночью во время сна в среднем <math>< 3</math> люкса; $n = 383$) в группе LAN (в среднем > 3 люкса; $n = 145$) наблюдались значительно более высокие уровни триглицеридов (119,7 против 99,5 мг/дл; $P < 0,01$) и холестерина липопротеинов низкой плотности (128,6 против 99,5 мг/дл; $P = 0,01$).

В исследовании Breakthrough Generations Study изучена с использованием полиномиальной регрессии связь между воздействием LAN и ожирением у 100 000 женщин в возрасте 16 лет и старше, проживавших в Великобритании с 2003 по 2012 год [83]. Вероятность ожирения по индексу массы тела увеличивалась с повышением уровня LAN ($P < 0,001$) даже с поправкой на потенциальные сопутствующие факторы, такие как продолжительность сна, употребление алкоголя, прием пищи, физическая активность и курение. Появляющиеся новые данные указывают на то, что ночное искусственное освещение, по-видимому, является одной из причин глобальных эпидемий нарушений метаболизма – избыточной массы тела, ожирения и АМЖБП [37]. В исследованиях на животных установлено, что воздействие нерегулярного света вызывает увеличение массы тела, даже если по-

требление калорий и физическая активность остаются постоянными [37, 83]. Таким образом, световое загрязнение способствует развитию ожирения и у человека [114], и LAN является важным параметром, который следует учитывать в дополнение к хорошо известным факторам. Однако свет и другие известные факторы не являются независимыми, а взаимодействуют друг с другом. Усиливать эффект воздействия искусственного света ночью могут такие внешние факторы, как неправильный рацион и гиподинамия [45].

Влияние света ночью на метаболические процессы у животных

Установлена причинно-следственная связь между воздействием света в ночное время и ожирением у самцов мышей [42]. У животных, которых содержали при ярком или при слабом (dLAN) свете ночью, обнаружили значительное увеличение массы тела. У них снизилась и толерантность к глюкозе по сравнению с мышами в стандартном (LD) режиме. Кроме того, сместилось время потребления пищи у мышей при слабом свете ночью, в отличие от особей, содержащихся при обычном режиме LD. Грызуны, ведущие ночной образ жизни, обычно съедают больше корма и более активны ночью; тем не менее, LAN может нарушать нормальный режим питания, не влияя на общее потребление пищи, а сдвигая время приема пищи на неактивное дневное время. Установлено, что мыши при режиме dLAN потребляли 55,5% своей пищи во время светлого времени суток по сравнению с 36,5% у мышей в обычном режиме LD [42]. Обнаружено, что слабый свет в дневное время влияет на массу тела так же, как воздействие слабого ночного света на самцов мышей линий Swiss Webster [87]. Мыши, подвергавшиеся воздействию ярких дней (≥ 125 люкс) и темных ночей (0 люкс), набирали значительно меньшую массу тела, чем те, которые подвергались воздействию ярких дней со слабым светом ночью (5 люкс). Механизмы, опосредующие эти эффекты, остаются невыясненными, но, вероятно, что слабое освещение днем может производить такие же неблагоприятные метаболические эффекты на организм, как и воздействие искусственного света в ночное время [87].

Показано, что у вида птиц, ведущего дневной образ жизни, у зебровой амадины *Taeniopygia guttata*, в условиях dLAN увеличилось время и частота кормления ночью. Предполагается, что режим слабого освещения ночью вынуждает этих птиц потреблять больше корма, прерывая сон, что приводит к увеличению массы тела [6]. Изменения в ежедневном потреблении пищи под воздействием LAN, которые вызывают увеличение потребления пищи во время прерывания сна, являются негативными факторами, способствующими ожирению и метаболическим нарушениям. Этот

феномен у животных похож на синдром ночного приема пищи у человека, при котором повышается риск ожирения, и нарушаются циркадные ритмы [10, 97]. Этот синдром (англ.: Night Eating Syndrome – NES) проявляется в аномальном пищевом поведении, в ночной гиперфагии, когда ночью потребляется более 25% калорий, составляющих суточную норму рациона, что сопровождается ночными пробуждениями при приеме пищи чаще чем 2 раза в неделю [10, 120].

В других исследованиях на мышах также изучали прямое влияние LAN на процессы метаболизма. Показано, что как продолжительное воздействие dLAN, так и прерывистое воздействие LAN (> 4 недель) могут привести к негативным метаболическим последствиям [40]. Даже при относительно коротком периоде (< 2 недель) низкоинтенсивного воздействия LAN (5 лк) произошли изменения в метаболизме у мышей: на фоне увеличения массы тела возросло окисление углеводов по сравнению с жирами, наблюдался сдвиг в суточной динамике температуры тела [11]. Эксперименты у крыс при свете низкой интенсивности (1–2 лк) ночью в течение 5 недель вызвали у животных сбой артериального давления и кардиометаболические расстройства, а также индуцировали инсулинорезистентность [112]. Таким образом, воздействие даже слабого света в ночное время вызывает у животных и у человека метаболические нарушения.

Механизмы влияния света в ночное время на метаболизм человека

Молекулярные, клеточные и физиологические механизмы, задействованные в LAN на уровне метаболизма и энергетического гомеостаза, сложны. LAN нарушает метаболические процессы в основном за счет изменения схемы ежедневного приема пищи/корма, изменения уровня гормонов и непосредственного изменения экспрессии часовых генов.

Искусственный свет ночью изменяет обычную схему приема пищи/корма. Считается, что как калорийность и состав рациона, так и правильно рассчитанная схема приема пищи имеют решающее значение для предотвращения циркадных и метаболических нарушений [1, 19]. Обследования людей, работающих в ночную смену, показало, что изменения времени приема пищи являются определяющим фактором циркадных и метаболических дисбалансов [46, 51, 88].

Свет ночью вызывает физиологические и метаболические нарушения, в том числе сбой работы таких гормонов, как мелатонин, глюкокортикоиды (ГК), эстроген и тиреоидные гормоны (ТГ). Наибольшее влияние свет оказывает на мелатонин – гормон, стимулирующий сон. У человека этот гормон достигает пика своей секреции ночью в темноте, он координирует не только суточные, но и сезонные ритмы различных

организмов [60]. Обнаружено, что воздействие LAN у взрослых людей на торможение синтеза мелатонина зависит от интенсивности освещения. Следует отметить, что дети дошкольного возраста наиболее чувствительны к влиянию света непосредственно перед сном и во время сна. Предполагается, что нарушение светового режима может негативно влиять на циркадную систему и играть ключевую роль в развитии и сохранении проблем со сном с раннего возраста [47].

Глюкокортикоиды являются важными гормонами циркадных ритмов, особенно в стрессовых условиях, поскольку световое загрязнение может интерпретироваться и как стрессор [41]. Чрезмерная секреция ГК (кортикостерон у грызунов, кортизол у человека) может привести к таким метаболическим дисфункциям, как гипергликемия, инсулинорезистентность, АМЖБП, ожирение, диабет [79]. Показано, что под воздействием LAN у птенцов большой синицы *Parus major* повышается концентрация кортикостерона, что отражает проявление физиологического стресса. Авторы считают, что, несмотря на отсутствие влияния на выживаемость, у птенцов, подвергшихся воздействию LAN, повышенные концентрации кортикостерона могут оказать последующее влияние на приспособленность и чувствительность к стрессу на более позднем этапе развития. Высокие концентрации кортизола в светлое время суток также обнаружили у ведущих дневной образ травяных крыс, подвергшихся воздействию dLAN [39].

Кроме того, воздействие LAN влияет на уровень эстрогенов. Сон регулируется гормонами яичников у женщин [130]. Уровень эндогенного эстрогена также связан с качеством сна [92]. Кроме того, LAN влияет на гипоталамо-гипофизарно-тиреоидную ось. Функция щитовидной железы и тиреоидные гормоны строго регулируются через СХЯ [57]. Искусственный свет ночью может привести к нарушениям метаболизма в щитовидной железе [66]. Изменение статуса работы щитовидной железы после относительно короткого двухнедельного воздействия LAN в условиях ночного интенсивного уличного освещения может иметь серьезные последствия для скорости метаболизма, а также процессов развития и репродуктивных процессов [66]. Взятые вместе, измененные уровни ряда гормонов могут вывести из равновесия метаболический гомеостаз.

Влияние режима постоянного света на метаболизм

В современном обществе воздействие постоянно-го освещения на организм человека неизбежно: ночная сменная работа, резкая смена часовых поясов при трансмеридианных перелётах (джет-лаг) и бессонница. Установлено, что свет (Light) и днем, и ночью (LL) приводит к увеличению массы тела и ожирению [55],

ухудшает толерантность к глюкозе, чувствительность к инсулину и вызывает гиперлипидемию [25], изменяет микробиоту кишечника и способствует прогрессированию МАЖБП [134]. При режиме LL изменяются уровни некоторых гормонов, связанных с метаболизмом; в том числе мелатонина [21], инсулина [61], тиреотропного гормона [81]. Режим постоянного света также нарушает в печени экспрессию часовых генов, влияющих на синтез, транспорт и окисление липидов [55]. Исследованиями на молекулярном уровне обнаружено, что под влиянием режима LL происходят нарушения в экспрессии часовых генов, включая *BMAL1*, *CRY1*, *PER1*, *REV-ERB α* , *REV-ERB β* , *ROR α* и *ROR γ* в печени и белой жировой ткани [137]. Установлено, что при режиме LL также значительно повышается экспрессия часовых генов *CLOCK* и *REV-ERB α* в тонком кишечнике [55].

По сравнению с режимом слабого или прерывистого света ночью режим постоянного света вызывает более серьезные нарушения физиологических функций и метаболизма. dLAN и LL в разной степени влияют на циркадные ритмы, что приводит к различным эффектам на периферические ткани, включая печень, жировую ткань и кишечник. Поведенческие последствия LL часто оценивают как нарушение ритмов двигательной активности и даже «расщепление ритма», что может быть связано с нарушением синхронности клеточных циркадианных осцилляторов, локализованных в СХЯ [112]. В целом, как режим LL, так и dLAN усугубляют прогрессирование метаболических нарушений в зависимости от степени воздействия.

Степень нарушения метаболических процессов зависит от параметров света

Длина волны. Видимый свет (400–700 нм) состоит из коротковолнового синего света (СС, 400–500 нм), средневолнового зеленого света (ЗС, 500–560 нм) и длинноволнового красного света (КС, 625–700 нм). Свет одинаковой интенсивности, но с разной длиной волны, может оказывать на организмы различное воздействие в зависимости от видовых особенностей чувствительности фоторецепторов [31, 45, 125].

Синий свет имеет самую высокую эффективность возбуждения для меланопсина, который через определенные области мозга модулирует биологические ритмы и энергетический обмен [82]. Этим можно объяснить, почему СС оказывает более сильное влияние на циркадные ритмы, чем свет с другими длинами волн [133]. Например, воздействие монохроматического СС с длиной волны 460 нм в течение 6,5 часа приводит к тому, что задержка фазы циркадного ритма человека в два раза больше, чем при монохроматическом СС с длиной волны 555 нм при той же плотности фотонов [45].

Именно синий свет особенно привлекает внимание исследователей из-за широкого использования светодиодного освещения и электронных устройств с насыщенным синим цветом [45]. Мета-анализ 15 исследований показал, что двухчасовое воздействие синего света (460 нм) вечером подавляет выработку мелатонина у человека [124]. При этом максимальный эффект подавления мелатонина достигается при самых коротких длинах волн (424 нм, фиолетовый оттенок). Следует отметить, что концентрация мелатонина восстанавливалась довольно быстро, в течение 15 минут после прекращения воздействия. Это свидетельствует о кратковременном влиянии света на секрецию мелатонина. Секреция мелатонина и ее подавление уменьшаются с возрастом, но индуцированное светом смещение циркадных фаз с возрастом сохраняется [124].

Негативное воздействие синего света на обменные процессы в основном изучено на метаболизме глюкозы. Показано, что интенсивное воздействие СС утром и вечером влияет на обмен глюкозы у здоровых взрослых добровольцев [22]. Изучено влияние СС на гомеостаз глюкозы у животных. Так, часовое воздействие СС ночью индуцировало более сильное возрастание уровня глюкозы в крови в пероральном тесте на толерантность к глюкозе у самцов травяных крыс *Arvicanthis ansorgei*, ведущих дневной образ жизни, и это сочеталось с заметным снижением уровня инсулина в плазме. У самок этих грызунов СС вызвал повышение уровней как глюкозы натошак, так и кортизола в плазме крови [82]. Воздействие СС интенсивностью 10 люкс на мышей линии C57BL/6J в течение 30 минут приводило к фазовому изменению циркадного ритма, повышению уровня фибриногена и увеличению экспрессии рецептора инсулина в печени [94]. Кроме того, постоянное воздействие СС может усугубить вызванный диетой с высоким содержанием жиров гепатоз у мышей, что может быть связано с изменениями часовых генов в центральных циркадных часах [45]. В других исследованиях, оценивающих стресс-реакции организмов при воздействии на них искусственными источниками освещения, было установлено, что у атлантического лосося *Salmo salar*, подвергнутого трехчасовому воздействию светодиодного СС высокой интенсивности, обнаружили повышенный уровень кортизола [89].

Фотопериод. Цикл свет-темнота (light-dark, LD) 12:12 считается «стандартом», отклонение от которого может привести к метаболическим нарушениям. В современном обществе фазовые сдвиги являются обычным явлением из-за смены часовых поясов, сменной работы или нарушения сна (бессонница). При хроническом фазовом сдвиге 24-часового цикла LD (то есть хронический джет-лаг, chronic jet lag, CJL) наблюдается внутренняя десинхронизация во всей циркадной системе [105]. При CJL у мышей обнаруже-

но увеличение массы тела, содержания тиреоидного гормона в плазме крови и размера адипоцитов [17]. Хронический фазовый сдвиг циркадианного ритма у крыс повлиял на метаболизм углеводов: произошло снижение уровней лептина, инсулина и глюкозы в сыворотке крови [53]. В группе C/JL при сравнении с контрольными крысами наблюдалось увеличение экспрессии часового гена BMAL1 в гипоталамусе, белой и бурой жировой тканях и печени [53]. Разница фаз между ритмом эндогенной активности и световым циклом сильно влияет на метаболическую активность гепатоцитов у ночного грызуна – песчанки Тарабула *Gerbillus tarabuli* [30]. Хронические нарушения центрального циркадного ритма, вызванные сдвигом LD, изменяют циркадный фенотип ткани толстой кишки и приводят к потере ее барьерной функции [129]. Изменения фотопериода могут привести к сбою ритма кортизола в плазме крови [99]. Он также регулирует уровни ТГ, которые участвуют в метаболической регуляции в зависимости от ежедневных и сезонных изменений окружающей среды. У млекопитающих в головном мозге и гипофизе существуют сезонные часы, управляемые фотопериодом, который влияет на уровни гипофизарного ТТГ и йодтирониндейодиназы 2 типа (DIO2), повышающие продукцию 3,3',5'-трийодтиронина (Т3). В течение длительного фотопериода более высокие уровни β -субъединицы TSH и DIO2 способствуют превращению тироксина (Т4) в Т3, что увеличивает расход энергии и скорость основного обмена в тканях организма. Более короткий фотопериод способствует доминированию активности DIO3, которая превращает Т4 в неактивный 3,3',5'-трийодтиронин (обратный Т3) и дийодтиронин Т2, что увеличивает потребление пищи и отложение жира [32]. В целом нарушения цикла LD вызывают внутреннюю десинхронизацию центральных циркадных осцилляторов с другими физиологическими и гормональными молекулярными циркадианскими ритмами.

Некоторые пути коррекции негативного воздействия искусственного света ночью

Фундаментальным подходом к решению проблемы метаболических нарушений, вызванных световым загрязнением, является снижение влияния искусственного света ночью. Однако это часто невозможно в современных условиях глобальной индустриализации и урбанизации, при сменной работе или смене часовых поясов. Тем не менее, возможны некоторые решения для ослабления метаболического стресса, вызванного световым загрязнением.

Использование мелатонина. Доказано, что экзогенная добавка мелатонина является эффективным средством для устранения метаболических нарушений, вызванных искусственным светом ночью. При посто-

янном свете мелатонин нормализует обмен липидов, микробиоту кишечника, работу циркадных часов печени и кишечника [55], а также снижает степень ожирения у морских свинок, стимулируя сигнальный путь через АМР-активируемую протеинкиназу (АМРК)/PPAR [78]. Иницирование синтеза мелатонина в ночное время у 4-месячных крыс в условиях светоиндуцированного нарушения циркадного ритма снижало возрастные метаболические нарушения [132].

Питание, ограниченное по времени. Аббревиатура ПОВ «питание, ограниченное по времени» (англ. time-restricted feeding – TRF) используется для обозначения подкатегории интервального (прерывистого) голодания, когда ежедневное потребление пищи ограничено временным окном 8 часов или менее в течение суток [115]. Считается, что ПОВ представляет новый подход к решению проблемы предотвращения метаболических расстройств при нарушениях потребления и усвоении нутриентов [138]. Исследования показали, что ПОВ может эффективно облегчать или даже обращать вспять дисбаланс метаболизма, вызванный световым загрязнением. Даже в условиях постоянного освещения ПОВ может в той или иной степени восстанавливать ритм, полностью утраченный при воздействии режима LL. ПОВ восстанавливает ритмическую экспрессию генов в печени, белой жировой ткани [137], двенадцатиперстной и толстой кишки [106], нарушенную при режиме LL. В случаях, когда режим LL вызывал сбой передачи сигналов от СХЯ, ПОВ восстанавливало нарушенные ритмы в двенадцатиперстной кишке, печени, толстой кишке [106]. Кроме того, восстановление ритмов периферических часов и синхронизация кормления по времени нормализуют массу тела и метаболизм глюкозы при ожирении у мышей [65]. ПОВ в значительной степени может смягчить световой стресс в зависимости от эффективности восстановления нарушенного циркадного ритма. В печени мышей при нарушении стандартного светового режима ПОВ восстанавливает ритмическую транскрипцию сотен генов, отвечающих за циркадный ритм, и независимо управляет суточной экспрессией генов, опосредующих метаболизм нутриентов [65]. Таким образом, ПОВ смягчает метаболические нарушения, вызванные световым загрязнением, эффективно восстанавливая поврежденные молекулярные циркадные часы.

Эффекты ПОВ исследованы у мышей с дефицитом часовых генов *cry1* и *cry2* на уровне организма или *bmal1* и *Rev-erba*/ β только в печени [18]. В этом исследовании ПОВ было эффективно для восстановления устойчивых ритмов в экспрессии генов, продукты которых участвуют в энергетическом метаболизме и использовании питательных веществ в печени, при всех нокаутах, а также в путях передачи сигналов от питательных веществ через АМРК и mTOR. ПОВ так-

же защищало нокаутированных животных от набора массы тела, индуцированного высокожировой диетой, от снижения толерантности к глюкозе, от стеатоза печени и дислипидемии. Это исследование доказывает, что соблюдение суточных ритмов в цикле голодания и кормления может быть достаточным для поддержания метаболического гомеостаза [18].

Соблюдение стандартного светового режима. В качестве сигнала от окружающей среды цикл LD 12:12 имеет первостепенное значение, поскольку он всегда был очень стабильным: жизнь на Земле развивалась в условиях «стандартного» LD. Однако за последние несколько десятилетий этот экологический сигнал утратил свою надежность из-за широкого использования искусственного освещения в ночное время [35, 112]. А отклонение от «стандартного» режима LD может привести к метаболическим нарушениям. Интересно отметить, что повторное восстановление режима устраняет метаболические нарушения, вызванные LAN. Показано, что LAN усугубляет метаболические аномалии, вызванные при сахарном диабете 2-го типа у мышей, но их можно устранить после возвращения подопытных животных в режим полной темноты в ночное время суток [113]. У мышей в условиях dLAN в течение 4 недель масса тела выше и снижение толерантности к глюкозе более выражено, чем у мышей, находящихся ночью в темноте. При этом толерантность к глюкозе восстанавливается к исходному уровню, если мыши возвращаются к стандартному режиму LD12:12 [42]. Следовательно, неблагоприятные метаболические эффекты LAN обратимы, а не постоянны.

Подавление синего света. С учетом того, что воздействие СС в ночное время может серьезно нарушать циркадные ритмы и тем самым приводить к метаболическим нарушениям в организме, эффективной защитой от них может быть также блокировка СС. Доказано, что у добровольцев, которые в течение 1 месяца по 2–3 часа перед сном пользовались очками, блокирующими синий свет, наблюдались стабилизация уровня глюкозы в плазме натощак, снижение резистентности к инсулину, повышение уровня фибриногена и улучшение качества сна [94]. Кроме того, ношение очков, блокирующих СС, во время вечернего просмотра смартфонов [132] может существенно ослабить подавление синтеза мелатонина, вызванное светодиодным освещением. Таким образом, ношение защитных очков против СС может быть эффективной мерой для блокировки или снижения эффекта СС перед сном. Подавление синего света в ночное время эффективно поддерживает циркадные ритмы и метаболизм [133].

Снижение интенсивности освещения вечером. Существенным источником воздействия вечернего света являются дисплеи, которые могут давать дополнительное освещение >60 люкс [13, 94], тем самым

подавляя выработку мелатонина и сдвигая фазы циркадных реакций. Исследования показали, что свет от современных дисплеев достаточен, чтобы уменьшить вечернее повышение уровня мелатонина, ухудшить качество сна и/или повысить тревожность [13, 94]. Следует отметить, что исследования нейроэндокринных, циркадных и тревожных реакций на воздействие света на клетки сетчатки глаза проводились у здоровых молодых людей. Даже среди этой группы результаты экспериментов показывают значительные (более чем десятикратные) меж-индивидуальные различия в чувствительности к подавлению вечернего подъема мелатонина, вызванному синим светом [104]. В другой работе также отмечают индивидуальную вариабельность чувствительности к свету в ночные часы [126]. Физиологические процессы, лежащие в основе этой индивидуальной чувствительности к свету в ночные часы, в настоящее время неизвестны.

Терапия ярким светом – это высоко интенсивное искусственное освещение утренним и дневным светом, что является альтернативой воздействию естественного света. Эта немедикаментозная методика успешно используется для предотвращения сбоя циркадного ритма [111]. Показано, что в отличие от dLAN или обычного LL, при терапии ярким светом снижается аппетит у людей с избыточной массой тела [27]. Продолжительное утреннее или дневное воздействие света высокой интенсивности (≥ 500 люкс) снижает риск ожирения, связанный со сбоем циркадных ритмов, улучшает качество сна и повышает уровень ночного мелатонина [27, 98], а также повышает чувствительность к инсулину. Кроме того, терапия ярким светом используется для лечения аффективных расстройств [85]. Так, после 4-недельного курса терапией ярким светом (14000 люкс) значительно снизился показатель депрессии по шкале Гамильтона как у пациентов с болезнью Альцгеймера ($n = 22$), так и у лиц, осуществляющих уход за ними ($n = 23$). Никаких изменений в концентрации амилоида в крови больных после воздействия ярким светом не наблюдалось, а интенсивность дельта- и тета-частот в электроэнцефалограммах у них снизилась [85].

Аналогичные результаты получены на животных, подвергавшихся ежедневному утреннему воздействию электрического света полного спектра 420–780 нм интенсивностью в 3000 люкс [9]. Ведущие в природе дневной образ жизни толстые песчаные крысы *Psammomys obesus*, подвергнутые воздействию яркого утреннего света, продемонстрировали при сравнении с контролем суточные ритмы с большей разницей в двигательной активности, с более высоким уровнем глюкозы в крови и экспрессии гена *per2* в СХЯ, почках и печени. Животные, получавшие светотерапию, также имели нормальный гликемический индекс, более высокую толерантность к глюкозе, меньшую массу

тела и сердца, у них выявили и менее выраженное тревожное поведение [9].

Известно, что экспозиция синему свету от экранов мобильных устройств и компьютеров в вечернее время может сильно ухудшить качество сна [108]. Нарушение сна и циркадных ритмов при воздействии искусственного ночного света может быть одним из механизмов, способствующих росту неврозов и ожирения, поэтому проведено исследование [108] эффектов вечернего просмотра планшета или компьютера на сон после дневного пребывания при ярком освещении. Основным выводом заключается в том, что после постоянного воздействия яркого солнечного света (~569 люкс) в течение 6,5 часа вечернее пребывание перед светящимся экраном в течение двух часов (21:00–23:00) не повлияло на качество сна у 14 молодых здоровых студентов. Результаты исследований явно демонстрируют то, как яркий дневной свет «борется» с воздействием синего экрана смартфонов по вечерам на качество сна. И помогает хорошая освещенность как в офисе, так и вне помещения. Однако исследователи не учитывали, что проверка электронной почты или социальных сетей до отхода ко сну может приводить к эмоциональному возбуждению, что также сказывается на качестве сна, и это является важным фактором, который нужно также брать во внимание.

Заключение

Световое загрязнение является актуальной экологической проблемой. Чередованием светлого и темного времени суток регулируются метаболические, клеточные и поведенческие ритмы у всех живых организмов, включая животных и человека [14, 26, 45, 67, 72, 76, 102]. Изобретение более ста лет назад электричества и искусственного освещения изменило как световой режим, так и продолжительность воздействия света на организм, позволило человеку самостоятельно выстраивать свой день, независимо от времени суток, а также обеспечило его безопасность. С ростом уровня урбанизации воздействие света в ночное время увеличивается. Это сопровождается множеством физиологических нарушений, вызывает болезни цивилизации, включая циркадный метаболический синдром и рак [2, 50, 70, 87, 88, 130, 139]. Воздействие

искусственного света в ночное время связано с серией деструктивных процессов в системе циркадных ритмов, включая изменение схемы приема пищи, изменения уровней гормонов, индукцию воспалительных реакций и так далее.

Роль светового загрязнения в метаболизме сложна и во многом зависит от интенсивности света, фотопериода и длины волны, а также от вида, пола и рациона. Примечательно, что метаболические нарушения, вызванные световым загрязнением, в какой-то степени обратимы. Многообещающие вмешательства, такие как добавки мелатонина, восстановление стандартного цикла LD, терапия ярким светом, ношение очков, блокирующих синий свет, предлагают пути решения для предотвращения метаболического стресса, вызванного неизбежным световым загрязнением.

В дальнейшем следует продолжить исследования по выяснению особенностей и механизмов метаболических нарушений, вызванных световым загрязнением, предпочтительно специфичных для воздействия определенного светового параметра или типа светового загрязнения. Хотя полное устранение LAN является невыполнимой задачей, существует необходимость в определении максимально допустимого уровня LAN и в выяснении более глубоких механизмов минимизации ущерба окружающей среде и здоровью человека. До сих пор существуют большие пробелы в понимании механизмов влияния светового загрязнения на метаболизм. В дополнение к участию центральных циркадных часов в СХЯ могут существовать неизвестные факторы, независимые от СХЯ или циркадной системы. Предлагаемые потенциальные вмешательства требуют тщательной оценки перед испытаниями на человеке, поскольку большинство экспериментальных исследований выполнено на грызунах, ведущих ночной образ жизни. Также необходимы дополнительные усилия для определения режимов использования осветительных приборов и электронных устройств с целью смягчения риска светового загрязнения.

Финансирование. Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания [тема FMEN-2022-0003].

Литература/References

1. Abay KA, Amare M. Night light intensity and women's body weight: evidence from Nigeria. *Econ Hum Biol.* 2018;31:238-48.
2. Anisimov VN. Light pollution, reproductive function and cancer risk. *Neuroendocrinol Lett.* 2006;27:35-52.

3. Aranda ML, Schmidt TM. Diversity of intrinsically photosensitive retinal ganglion cells: circuits and functions. *Cell Mol Life Sci.* 2021;78:889-907.
4. Argentiero A, Cerqueti R, Maggi M. Outdoor light pollution and COVID-19: the Italian case. *Environ Impact Assess Rev.* 2021;90:106602.
5. Aulsebrook AE, Connelly F, Johnsson RD, Jones TM. White and amber light at night disrupt sleep physiology in birds. *Curr Biol.* 2020;30:3657-63.
6. Batra T, Malik I, Kumar V. Illuminated night alters behavior and negatively affects physiology and metabolism in diurnal zebra finches. *Environ Pollut.* 2019;254:112916.
7. Bedrosian TA, Galan A, Vaughn CA, Weil ZM. Light at night alters daily patterns of cortisol and clock proteins in female Siberian hamsters. *J Neuroendocrinol.* 2013;25:590-6.
8. Berry MH, Moldavan M, Garrett T, Meadows M, Cravetchi O, White E, Leffler J, von Gersdorff H, Wright KM, Allen CN, Sivyer B. A melanopsin ganglion cell subtype forms a dorsal retinal mosaic projecting to the supraoptic nucleus. *Nat Commun.* 2023;14(1):1492.
9. Bilu C, Einat H, Zimmet V, Vishnevskia-Dai V. Beneficial effects of daytime high-intensity light exposure on daily rhythms, metabolic state and affect. *Sci Rep.* 2020;10:19782.
10. Blouchou A, Chamou V, Eleftheriades C, Poulimeneas D. Beat the clock: assessment of night eating syndrome and circadian rhythm in a sample of Greek adults. *Nutrients.* 2024;16(2):187.
11. Borniger JC, Maurya SK, Periasamy M, Nelson RJ. Acute dim light at night increases body mass, alters metabolism, and shifts core body temperature circadian rhythms. *Chronobiol Int.* 2014;31:917-25.
12. Brown SA, Zumbunn G, Fleury-Olela F, Preitner N. Rhythms of mammalian body temperature can sustain peripheral circadian clocks. *Curr Biol.* 2002;12:1574-1583.
13. Brown TM, Brainard GC, Cajochen C, Czeisler CA. Recommendations for daytime, evening, and nighttime indoor light exposure to best support physiology, sleep, and wakefulness in healthy adults. *PLoS Biol.* 2022;20(3):e3001571.
14. Buijs RM, Soto Tinoco EC, Hurtado Alvarado G, Escobar C. The circadian system: from clocks to physiology. *Handb Clin Neurol.* 2021;179:233-47.
15. Bumgarner JR, Nelson RJ. Light at night and disrupted circadian rhythms alter physiology and behavior. *Integr Comp Biol.* 2021;61(3):1160-69.
16. Cabrera-Cruz S, Smolinsky J, Buler J. Light pollution is greatest within migration passage areas for nocturnally-migrating birds around the world. *Sci Rep.* 2018;8(1):4799.
17. Casiraghi LP, Alzamendi A, Giovambattista A, Chiesa JJ. Effects of chronic forced circadian desynchronization on body weight and metabolism in male mice. *Phys Rep.* 2016;4:e12743.
18. Chaix A, Lin T, Le HD, Chang MW, Panda S. Time-restricted feeding prevents obesity and metabolic syndrome in mice lacking a circadian clock. *Cell Metabol.* 2019; 29:303-19.
19. Challet E. The circadian regulation of food intake. *Nat Rev Endocrinol.* 2019;15:393-405.
20. Chang A-M, Aeschbach D, Duffy JF, Czeisler CA. Evening use of light-emitting eReaders negatively affects sleep, circadian timing, and next-morning alertness. *Proc Natl Acad Sci USA.* 2015;112:1232-7.
21. Chen L, Zhou T, Wu N, O'Brien A, Venter J, Ceci L, Kyritsi K, Onori P, Gaudio E, Sybenga A, Xie L, Wu C, Fabris L, Invernizzi P, Zawieja D, Liangpunsakul S, Meng F, Francis H, Alpini G, Huang Q, Glaser S. Pinealectomy or light exposure exacerbates biliary damage and liver fibrosis in cholestatic rats through decreased melatonin synthesis. *BiochimBiophys Acta Mol Basis Dis.* 2019;1865:1525-39.
22. Cheung IN, Zee:C, Shalman D, Malkani RG. Morning and evening blue-enriched light exposure alters metabolic function in normal weight adults. *PLoS One.* 2016;11:e0155601.
23. Cho Y, Ryu S-H, Lee BR, Kim KH, Lee E, Choi J. Effects of artificial light at night on human health: A literature review of observational and experimental studies applied to exposure assessment. *Chronobiol Int.* 2015;32:1-17.
24. Cipolla-Neto J, Amaral FG, Afeche SC, Tan DX, Reiter RJ. Melatonin, energy metabolism, and obesity: a review. *J Pineal Res.* 2014;56:371-81.
25. Coomans CP, van den Berg SA, Houben T, van Klinken JB. Detrimental effects of constant light exposure and high-fat diet on circadian energy metabolism and insulin sensitivity. *Faseb J.* 2013;27:1721-32.
26. Cox KH, Takahashi JS. Circadian clock genes and the transcriptional architecture of the clock mechanism. *J Mol Endocrinol.* 2019;63:93-102.
27. Danilenko KV, Mustafina SV, Pechenkina EA. Bright light for weight loss: results of a controlled crossover trial. *Obes Facts.* 2013;6:28-38.
28. Davies TW, Smyth T. Why artificial light at night should be a focus for global change research in the 21st century. *Glob Change Biol.* 2018;24:972-82.
29. Deprato A, Maidstone R, Cros AP, Adan A. Influence of light at night on allergic diseases: a systematic review and meta-analysis. *BMC Med.* 2024;22:67.
30. Derbouz Rouibate A, Benhafri N, Ouali-Hassenaoui S, Dekar-Madoui A. The Light/Dark

- cycle disruption affects hepatic function both in metabolic parameters and tissue structure in a nocturnal desert rodent: Gerbillustarabuli. *Folia Histochem Cytobiol.* 2020;58:182-97.
31. Dominoni DM, Kjellberg JJ, de Jong M, Visser ME, Spoelstra K. Artificial light at night, in interaction with spring temperature, modulates timing of reproduction in a passerine bird. *Ecol.* 2020;30:e02062.
 32. Ebling F. Hypothalamic control of seasonal changes in food intake and body weight. *Front Neuroendocrinol.* 2015;37:97-107.
 33. Esaki Y, Obayashi K, Saeki K, Fujita K. Bedroom light exposure at night and obesity in individuals with bipolar disorder: a cross-sectional analysis of the APPLE cohort. *PhysiolBehav.* 2021;230:113281.
 34. Espitia-Bautista E, Velasco-Ramos M, Osnaya-Ramirez I, Angeles-Castellanos M. Social jet-lag potentates obesity and metabolic syndrome when combined with cafeteria diet in rats. *Metabolism.* 2017;72:83-93.
 35. Falchi F, Cinzano V, Duriscoe D, Kyba CC. The new world atlas of artificial night sky brightness. *Sci Adv.* 2016;2:e1600377.
 36. Fan X, Chen D, Wang Y, Tan Y. Light intensity alters the effects of light-induced circadian disruption on glucose and lipid metabolism in mice. *Am J Physiol Endocrinol Metab.* 2022; 322:1-9.
 37. Fleury G, Masis-Vargas A, Kalsbeek A. Metabolic implications of exposure to light at night: lessons from animal and human studies. *Obesity.* 2020;28:S18-S28.
 38. Fonken LK, Aubrecht TG, Melendez-Fernandez OH, Weil ZM, Nelson RJ. Dim light at night disrupts molecular circadian rhythms and increases body weight. *J Biol Rhythm.* 2013a;28:262-71.
 39. Fonken LK, Haim A, Nelson RJ. Dim light at night increases immune function in Nile grass rats, a diurnal rodent. *Chronobiol Int.* 2012;29:26-34.
 40. Fonken LK, Lieberman RA, Weil ZM, Nelson RJ. Dim light at night exaggerates weight gain and inflammation associated with a high-fat diet in male mice. *Endocrinology.* 2013b;154:3817-25.
 41. Fonken LK, Nelson RJ. The effects of light at night on circadian clocks and metabolism. *Endocr Rev.* 2014;35:648-70.
 42. Fonken LK, Workman JL, Walton JC, Weil ZM. Light at night increases body mass by shifting the time of food intake. *Proc Natl Acad Sci USA.* 2010;107:18664-69.
 43. Grubisic M, Haim A, Bhusal, Dominoni DM. Light pollution, circadian photoreception, and melatonin in vertebrates. *Sustainability.* 2019;11:6400.
 44. Grubisic M, van Grunsven R, Kyba C, Manfrin A. Insect declines and agroecosystems: Does light pollution matter? *Ann Appl Biol.* 2018;173:180-9.
 45. Guan Q, Wang Z, Cao J, Dong Y. The role of light pollution in mammalian metabolic homeostasis and its potential interventions: A critical review. *Environ Pollut.* 2022;312:120045.
 46. Guerrero-Vargas NN, Espitia-Bautista E, Buijs RM, Escobar C. Shift-work: is time of eating determining metabolic health? Evidence from animal models. *Proc Nutr Soc.* 2018;77:199-215.
 47. Hartstein LE, Behn CD, Akacem LD, Stack N. High sensitivity of melatonin suppression response to evening light in preschool-aged children. *J Pineal Res.* 2022;72:e12780.
 48. Hastings MH, Maywood ES, Brancaccio M. Generation of circadian rhythms in the suprachiasmatic nucleus. *Nat Rev Neurosci.* 2018;19:453-69.
 49. Hattar S, Kumar M, Park A, Tong V. Central projections of melanopsin-expressing retinal ganglion cells in the mouse. *J Comp Neurol.* 2006;497:326-49.
 50. Helbich M, Browning M, Huss A. Outdoor light at night, air pollution and depressive symptoms: a cross-sectional study in The Netherlands. *Sci Total Environ.* 2020;744:140914.
 51. Hemmer A, Mareschal J, Dibner C, Pralong JA. The effects of shift work on cardio-metabolic diseases and eating patterns. *Nutrients.* 2021;22:4178.
 52. Herman JP, McKlveen JM, Ghosal S, Kopp B. Regulation of the hypothalamic-pituitary-adrenocortical stress response. *Comp Physiol.* 2016;6:603-21.
 53. Herrero L, Valcarcel L, da Silva CA, Albert N. Altered circadian rhythm and metabolic gene profile in rats subjected to advanced light phase shifts. *PLoS One.* 2015;10:e0122570.
 54. Hirota T, Okano T, Kokame K, Shirotani-Ikejima H. Glucose down-regulates *Per1* and *Per2* mRNA levels and induces circadian gene expression in cultured rat-1 fibroblasts. *J Biol Chem.* 2002;277:44244-51.
 55. Hong F, Pan S, Xu V, Xue T, Melatonin orchestrates lipid homeostasis through the hepatointestinal circadian clock and microbiota during constant light exposure. *Cells.* 2020;9:489.
 56. Hui CK, Chen N, Chakraborty A, Alaasam V. Dim artificial light at night alters immediate early gene expression throughout the avian brain. *Front Neurosci.* 2023;17:1194996.
 57. Ikegami K, Refetoff S, Van Cauter E, Yoshimura T. Interconnection between circadian clocks and thyroid function. *Nat Rev Endocrinol.* 2019;15:590-600.

58. Irachi S, Hall DJ, Fleming MS, Maugars G. Photoperiodic regulation of pituitary thyroid-stimulating hormone and brain deiodinase in Atlantic salmon. *Mol Cell Endocrinol*. 2021;519:111056.
59. Jiang XL, Ren Z, Hai XX, Zhang L, Exposure to artificial light at night mediates the locomotion activity and oviposition capacity of *Dastarcushelophoroides* (Fairmaire). *Front Physiol*. 2023;14:1063601.
60. Kamruzzaman ASM, Hiragaki S, Watari Y, Natsukawa T. Clock-controlled arylalkylamine-N-acetyltransferase (aaNAT) regulates circadian rhythms of locomotor activity in the American cockroach, *Periplaneta americana*, via melatonin/MT2-like receptor. *J Pineal Res*. 2021;71:e12751.
61. Kang X, Jia L, Li Y, Zhang X. Acupuncture attenuates hyperglycaemia and improves ovarian function in female rats subjected to continuous light exposure. *Acupunct Med*. 2017;35:352-59.
62. Karska J, Kowalski S, Gładka A, Brzecka A. Artificial light and neurodegeneration: does light pollution impact the development of Alzheimer's disease? *Geroscience*. 2024;46,(1):87-97.
63. Katabaro M, Yan Y, Hu T, Yu Q. A review of the effects of artificial light at night in urban areas on the ecosystem level and the remedial measures. *Front Public Health*. 2022;10:969945.
64. Koenen M, Hill MA, Cohen V, Sowers JR. Obesity, adipose tissue and vascular dysfunction. *Circ Res*. 2021;128:951-96.
65. Kolbe I, Leinweber B, Brandenburger M, Oster H. Circadian clock network desynchrony promotes weight gain and alters glucose homeostasis in mice. *Mol Metabol*. 2019;30:140-51.
66. Kupprat F, Kloas W, Kruger A, Schmalsch C. Misbalance of thyroid hormones after two weeks of exposure to artificial light at night in Eurasian perch *Perca fluviatilis*. *Conserv Physiol*. 2021;9:coaa124.
67. Kyba CCM, Altıntaş YO, Walker CE, Newhouse M. Citizen scientists report global rapid reductions in the visibility of stars from 2011 to 2022. *Science*. 2023;379:265-68.
68. Kyba CCM, Mohar A, Posch T. How bright is moonlight? *Astron Geophys*. 2017;58:31-2.
69. Lai KY, Sarkar C, Ni MY, Gallacher J. Exposure to light at night (LAN) and risk of obesity: a systematic review and meta-analysis of observational studies. *Environ Res*. 2020;187:109637.
70. Lamphar H, Kocifaj M, Limon-Romero J, Paredes-Tavares J. Light pollution as a factor in breast and prostate cancer. *Sci Total Environ*. 2022;806:150918.
71. Lateef RS, Pokharel B, Shafin TN. Dozing off with drosophila: the effect of disrupted circadian rhythms and sleep disturbance on mortality, mood, and addiction. *Neurosci Insights*. 2023;18:26331055231218698.
72. Lei T, Hua H, Du H, Xia J. Molecular mechanisms of artificial light at night affecting circadian rhythm disturbance. *Arch Toxicol*. 2024;98(2):395-408.
73. Li Y, Androulakis IP. Light entrainment of the SCN circadian clock and implications for personalized alterations of corticosterone rhythms in shift work and jet lag. *Sci Rep*. 2021;11:17929.
74. Liddle TA, Stevenson TJ, Majumdar G, Liddle TA. Photoperiodic regulation of avian physiology: From external coincidence to seasonal reproduction. *J Exp Zool A Ecol Integr Physiol*. 2022;337(9-10):890-901.
75. Lin LZ, Zeng XW, Deb B, Tabet M. Outdoor light at night, overweight, and obesity in school-aged children and adolescents. *Environ Pollut*. 2022;305:119306.
76. Liu JA, Melendez-Fernández OH, Bumgarner JR, Nelson RJ. Effects of light pollution on photoperiod-driven seasonality. *Horm Behav*. 2022;141:105150.
77. Liu L, Wang Z, Cao J, Dong Y. Effect of melatonin on monochromatic light-induced changes in clock gene circadian expression in the chick liver. *J Photochem Photobiol B Biol*. 2019;197:111537.
78. Liu W, Zhang Y, Chen Q, Liu S. Melatonin alleviates glucose and lipid metabolism disorders in Guinea pigs caused by different artificial light rhythms. *J Diabetes Res*. 2020;21:4927403.
79. Magomedova L, Cummins CL. Glucocorticoids and metabolic control. *Handb Exp Pharmacol*. 2016;233:73-93.
80. Mariton L, Kerbirou C, Bas Y, Zanda B. Even low light pollution levels affect the spatial distribution and timing of activity of a light tolerant bat species. *Environ Pollut*. 2022;305:119267.
81. Maroni MJ, Capri KM, Cushman AV, Monteiro De Pina IK. Constant light alters serum hormone levels related to thyroid function in male CD-1 mice. *Chronobiol Int* 2018;35:1456-63.
82. Masis-Vargas A, Hicks D, Kalsbeek A, Mendoza J. Blue light at night acutely impairs glucose tolerance and increases sugar intake in the diurnal rodent *Arvicanthis ansorgei* in a sex-dependent manner. *Phys Rep*. 2019;7:e14257.
83. McFadden E, Jones ME, Schoemaker MJ, Ashworth A. The relationship between obesity and exposure to light at night: cross-sectional analyses of over 100,000 women in the Breakthrough Generations Study. *Am J Epidemiol*. 2014;180:245-50.
84. Merchan MJr, Covenas R, Plaza I, Abecia JA. Anatomy of hypothalamic and diencephalic nuclei involved in seasonal fertility regulation in ewes. *Front Vet Sci*. 2023;10:1101024.

85. Mei X, Zou C, Si Z, Xu T. Antidepressant effect of bright light therapy on patients with Alzheimer's disease and their caregivers. *Front Pharmacol.* 2023;14:1235406.
86. Melendez-Fernandez OH, Liu JA, Nelson RJ. Circadian rhythms disrupted by light at night and mistimed food intake alter hormonal rhythms and metabolism. *Int J Mol Sci.* 2023;24(4):3392.
87. Melendez-Fernandez OH, Walton JC, DeVries AC, Nelson RJ. The role of daylight exposure on body mass in male mice. *Physiol Behav.* 2023a;266:114186.
88. Mentzelou M, Papadopoulou SK, Papandreou D, Spanoudaki M. Evaluating the relationship between circadian rhythms and sleep, metabolic and cardiovascular disorders: current clinical evidence in human studies. *Metabolites.* 2023b;13(3):370.
89. Migaud H, Cowan M, Taylor J, Ferguson HW. The effect of spectral composition and light intensity on melatonin, stress and retinal damage in post-smolt Atlantic salmon, *Salmo salar*. *Aquaculture.* 2007;270:390-404.
90. Mishra I, Knerr RM, Stewart AA, Payette WI. Light at night disrupts diel patterns of cytokine gene expression and endocrine profiles in zebra finch (*Taeniopygia guttata*). *Sci Rep.* 2019;9:15833.
91. Moran-Ramos S, Baez-Ruiz A, Buijs RM, Escobar C. When to eat? The influence of circadian rhythms on metabolic health: are animal studies providing the evidence? *Nutr Res Rev.* 2016;29:180-93.
92. Morssinkhof MWL, van Wylick DW, Priester-Vink S, van der Werf YD. Associations between sex hormones, sleep problems and depression: a systematic review. *Neurosci Biobehav Rev.* 2020;118:669-80.
93. Mure LS. Intrinsically Photosensitive retinal ganglion cells of the human retina. *Front Neurol.* 2021;12:636330.
94. Nagai N, Ayaki M, Yanagawa T, Hattori A. Suppression of blue light at night ameliorates metabolic abnormalities by controlling circadian rhythms. *Invest Ophthalmol Vis Sci.* 2019;60:3786-93.
95. Nakata M, Kumari, Kita R, Katsui N. Circadian clock component BMAL1 in the paraventricular nucleus regulates glucose metabolism. *Nutrients.* 2021;13:4487.
96. Nelson RJ, Chbeir S. Dark matters: effects of light at night on metabolism. *Proc Nutr Soc.* 2018;77:223-29.
97. Nolan LJ, Geliebter A. Factor structure of the Night Eating Diagnostic Questionnaire (NEDQ) and an evaluation of the diagnostic criteria of the night eating syndrome. *J Eat Disord.* 2019;7:39.
98. Obayashi K, Yamagami Y, Kurumatani N, Saeki K. Bedroom lighting environment and incident diabetes mellitus: a longitudinal study of the HEIJO-KYO cohort. *Sleep Med.* 2020;65:1-3.
99. Oishi K, Higo-Yamamoto S, Yamamoto S, Yasumoto Y. Disrupted light-dark cycle abolishes circadian expression of peripheral clock genes without inducing behavioral arrhythmicity in mice. *Biochem Biophys Res Commun.* 2015;458:256-61.
100. Ouyang JQ, de Jong M, van Grunsven RHA, Matson KD. Restless roosts: Light pollution affects behavior, sleep, and physiology in a free-living songbird. *Glob Chang Biol.* 2017;23:4987-94.
101. Park YM, White AJ, Jackson L, Weinberg CR. Association of exposure to artificial light at night while sleeping with risk of obesity in women. *JAMA Intern Med* 2019;179:1061-71.
102. Patke A, Young MW, Axelrod S. Molecular mechanisms and physiological importance of circadian rhythms. *Nat Rev Mol Cell Biol.* 2020;21:67-84.
103. Perreau-Lenz S, Kalsbeek A, Garidou ML, Wortel J. Circadian and metabolic effects of light: implications in weight homeostasis and health. *Front Neurol.* 2017;8:558.
104. Phillips AJK, Vidadar V, Burns AC, McGlashan EM. High sensitivity and interindividual variability in the response of the human circadian system to evening light. *Proc Natl Acad Sci USA.* 2019;116(24):12019-24.
105. Plano SA, Casiraghi LP, Garcia Moro V, Paladino N. Circadian and metabolic effects of light: implications in weight homeostasis and health. *Front Neurol.* 2017;8:558.
106. Polidarova L, Sladek M, Sotak M, Pacha J. Hepatic, duodenal, and colonic circadian clocks differ in their persistence under conditions of constant light and in their entrainment by restricted feeding. *Chronobiol Int.* 2011;28:204-15.
107. Rakshit K, Matveyenko AV. Induction of core circadian clock transcription factor Bmal1 enhances β -cell function and protects against obesity-induced glucose intolerance. *Diabetes.* 2021;70:143-54.
108. Rantell FH, Ekstrand E, Rapp L, Lagermalm A. Two hours of evening reading on a self-luminous tablet vs. reading a physical book does not alter sleep after daytime bright light exposure. *Sleep Med.* 2016;23:111-18.
109. Reinke H, Asher G. Crosstalk between metabolism and circadian clocks. *Nat Rev Mol Cell Biol.* 2019;20:227-41.

110. Robert KA, Lesku JA, Partecke J., Chambers B. Artificial light at night desynchronizes strictly seasonal reproduction in a wild mammal. *Proc Biol Sci.* 2015;282:20151745.
111. Rogers VE, Mowbray C, Rahmaty Z, Hinds VS. A morning bright light therapy intervention to improve circadian health in adolescent cancer survivors: methods and preliminary feasibility. *J Pediatr Oncol Nurs.* 2021;38:70-81.
112. Rumanova VS, Okuliarova M, Zeman M. Differential effects of constant light and dim light at night on the circadian control of metabolism and behavior. *Int J Mol Sci.* 2020;21:5478.
113. Russart KG, Chbeir SA, Nelson RJ, Magalang UJ. Light at night exacerbates metabolic dysfunction in a polygenic mouse model of type 2 diabetes mellitus. *Life Sci.* 2019;231:116574.
114. Rybnikova NA, Haim A, Portnov BA. Does artificial light-at-night exposure contribute to the worldwide obesity pandemic? *Int J Obes.* 2016;40:815-23.
115. Rynders CA, Thomas EA, Zaman A, Pan Z. Effectiveness of intermittent fasting and time-restricted feeding compared to continuous energy restriction for weight loss. *Nutrients.* 2019;11:2442.
116. Sanders D, Frago E, Kehoe R, Patterson C. A meta-analysis of biological impacts of artificial light at night. *Nat Ecol Evol.* 2021;5:1-8.
117. Sawant OB, Horton AM, Zucaro OF, Chan R. The circadian clock gene *Bmal1* controls thyroid hormone-mediated spectral identity and cone photoreceptor function. *Cell Rep.* 2017;21:692-706.
118. Segers A, Desmet L, Thijs T, Verbeke K. The circadian clock regulates the diurnal levels of microbial short-chain fatty acids and their rhythmic effects on colon contractility in mice. *Acta Physiol.* 2019;225:e13193.
119. Shah A, Turkistani A, Luenam K, Yaqub S. Is shift work sleep disorder a risk factor for metabolic syndrome and its components? A systematic review of cross-sectional studies. *Metab Syndr Relat Disord.* 2022;20:1-10.
120. Shoar S, Naderan M, Mahmoodzadeh H, Shoar N. Night eating syndrome: a psychiatric disease, a sleep disorder, a delayed circadian eating rhythm, and/or a metabolic condition? *Expert Rev Endocrinol Metab.* 2019;14(5):351-58.
121. Sinturel F, Spaleniak W, Dibner C. Circadian rhythm of lipid metabolism. *Biochem Soc Trans.* 2022;50:1191-204.
122. Sorensen TB, Wilson R, Gregson J, Shankar B. Is night-time light intensity associated with cardiovascular disease risk factors among adults in early-stage urbanisation in South India? A cross-sectional study of the Andhra Pradesh Children and Parents Study. *BMJ Open.* 2020;10:e036213.
123. Stamatakis AM, Van Swieten M, Basiri M, Blair GA. Lateral hypothalamic area glutamatergic neurons and their projections to the lateral habenula regulate feeding and reward. *J Neurosci.* 2016;36:302-11.
124. Tahkamo L, Partonen T, Pesonen A. Systematic review of light exposure impact on human circadian rhythm. *Chronobiol Int.* 2018;36:151-70.
125. Taira H, Kondo S, Kumashiro Y, Mayama S. Differences in dynamic behavior of single diatom cells caused by changing wavelengths. *Micron.* 2018;108:1-5.
126. Touitou Y, Reinberg A, Touitou D. Association between light at night, melatonin secretion, sleep deprivation, and the internal clock: Health impacts and mechanisms of circadian disruption. *Life Sci.* 2017;173:94-106.
127. Touitou Y, Point S. Effects and mechanisms of action of light-emitting diodes on the human retina and internal clock. *Environ Res.* 2020;190:109942.
128. Touzot M, Lefebure T, Lengagne T, Secondi J. Transcriptome-wide deregulation of gene expression by artificial light at night in tadpoles of common toads. *Sci Total Environ.* 2022;818:151734.
129. Tran L, Jochum SB, Shaikh M, Wilber S. Circadian misalignment by environmental light/dark shifting causes circadian disruption in colon. *PLoS One.* 2021;16:e0251604.
130. Urbano T, Vinceti M, Wise LA, Filippini T. Light at night and risk of breast cancer: a systematic review and dose-response meta-analysis. *Int J Health Geogr.* 2021;20:44.
131. van der Lely S, Frey S, Garbazza C, Wirz-Justice A. Blue blocker glasses as a countermeasure for alerting effects of evening light-emitting diode screen exposure in male teenagers. *J Adolesc Health.* 2015;56:113-19.
132. Vinogradova I, Anisimov V. Melatonin prevents the development of the metabolic syndrome in male rats exposed to different light/dark regimens. *Biogerontology.* 2013;14:401-9.
133. Wahl S, Engelhardt M, Schaupp, Lappe C. The inner clock-Blue light sets the human rhythm. *J Biophot.* 2019;12:e201900102.
134. Wei L, Yue F, Xing L, Wu S. Constant light exposure alters gut microbiota and promotes the progression of steatohepatitis in high fat diet rats. *Front Microbiol.* 2020;11:1975.
135. Wolff G, Esser KA. Scheduled exercise phase shifts the circadian clock in skeletal muscle. *Med Sci Sport Exerc.* 2012;44:1663-70.

136. Xu Y-X, Zhang J-H, Tao F-B, Sun Y. Association between exposure to light at night (LAN) and sleep problems: A systematic review and meta-analysis of observational studies. *Sci Total Environ.* 2023;857:159303.
137. Yamamuro D, Takahashi M, Nagashima S, Wakabayashi T. Peripheral circadian rhythms in the liver and white adipose tissue of mice are attenuated by constant light and restored by time-restricted feeding. *PLoS One.* 2020;15:e0234439.
138. Zeb F, Wu X, Fatima S, Zaman MH. Time-restricted feeding regulates molecular mechanisms with involvement of circadian rhythm to prevent metabolic diseases. *Nutrition.* 2021;89:111244.
139. Zeman M, Okuliarova M, Rumanova VS. Disturbances of hormonal circadian rhythms by light pollution. *Int J Mol Sci.* 2023;24(8):7255.
140. Zhang S, Dai M, Wang X, Jiang SH. Signalling entrains the peripheral circadian clock. *Cell Signal.* 2020;69:109433.



РАСПРОСТРАНЕННЫЕ ФИТОПАТОГЕНЫ ИЗ КОМПЛЕКСА ВИДОВ *FUSARIUM FUJIKUROI*. ЧАСТЬ 1. ОСНОВНЫЕ ПРОДУЦЕНТЫ ФУМОНИЗИНОВ

Г.Д. Соколова, Н.И. Будынкков*

Всероссийский научно-исследовательский институт фитопатологии, Большие Вяземы, Россия

* Эл. почта: oranzar@yandex.ru

Статья поступила в редакцию 27.06.2024; принята к печати 30.08.2024

Обзор посвящен видам *F. verticillioides*, *F. fujikuroi* и *F. proliferatum*, привлекающим внимание фитопатологов разнообразием таксономических групп поражаемых растений и способностью контаминировать продукты растениеводства фумонизинами, принадлежащими к группе регулируемых микотоксинов. Значительный прогресс в изучении фитопатогенов связан с использованием молекулярно-генетических методов. В работе рассматриваются факторы, влияющие на образование фумонизинов, а также молекулярно-генетические особенности структуры геномов фитопатогенов, которые поддерживают внутривидовую генетическую вариабельность и обеспечивают экологическую адаптивность видов.

Ключевые слова: *F. fujikuroi*, *F. proliferatum*, *F. verticillioides*, фитопатогены, фумонизины.

COMMON PHYTOPATHOGENS FROM THE *FUSARIUM FUJIKUROI* SPECIES COMPLEX. PART 1. MAIN PRODUCERS OF FUMONISINS

G.D. Sokolova, N.I. Budynkov*

All-Russian Institute of Phytopathology, Bolshiye Vyazemy, Russia

* E-mail: oranzar@yandex.ru

The review is devoted to *Fusarium* species *F. verticillioides*, *F. fujikuroi* and *F. proliferatum*, which attract the attention of phytopathologists due to the diversity of taxonomic groups of affected plants and the ability to contaminate crop products with fumonisins, which belong to the group of regulated mycotoxins. Significant progress in the study of plant pathogens is associated with the use of molecular genetic methods. The work considers the factors influencing the formation of fumonisins, as well as the molecular genetic features of the structure of the genomes of phytopathogens, which support intraspecific genetic variability and ensure the ecological adaptability of species.

Key words: *F. fujikuroi*, *F. proliferatum*, *F. verticillioides*, phytopathogens, fumonisins.

Введение

Современная систематика грибов рода *Fusarium* использует филогенетический подход и строится на основе мультилокусного молекулярного анализа геномов с учетом морфологических и биологических свойств грибов. Одна из основных ветвей филогенетического древа рода *Fusarium* представлена комплексом видов *Fusarium fujikuroi* (*F. fujikuroi* species complex, FFS комплекс, FFSC, или, по названию половой стадии, *Gibberella fujikuroi* species complex, GFSC) [45, 77, 78]. В состав комплекса вошло большинство видов *Fusarium*, ранее относимых к секции *Liseola*. Морфологические признаки этой группы грибов очень близки. Макроконидии мало пригодны для дифференциации видов. Использование характеристик микроконидий, их формы, образования в длинных или коротких цепочках или ложных головках, наличие

или отсутствие полифиалид позволило разным авторам различить в этой секции несколько видов, таких как *F. moniliforme* Sheldon, *F. proliferatum* (Matsushima) Nirenberg, *F. subglutinans* (Wollenw, Reinking) Nelson, Toussoun, Marasas [69]. Однако из-за внутривидовых популяционных вариаций и зависимости признаков от условий культивирования видовые характеристики могут перекрываться, что приводит к неоднозначной идентификации грибов в разных лабораториях. Во избежание путаницы некоторые микологи предлагали даже оставить одно название этой группы грибов – *F. moniliforme* Sheldon [56].

Привлечение внимания к рассмотрению половой стадии грибов с использованием лабораторных тестов на спаривание позволило идентифицировать несколько спаривающихся популяций (mating population, MP), которые обозначались буквами латинского алфавита

А, В, С, D и так далее по мере обнаружения половых стадий. Телеоморфы популяций различались размером перитециев и аскоспор, и было предложено считать их разновидностями *Gibberella fujikuroi* (Sawada) Wollenw. В публикациях они могли обозначаться как *G. fujikutoi* MP A (или *G. fujikutoi* var. *moniliformis*), *G. fujikutoi* MP B (или *G. fujikutoi* var. *subglutinans*), *G. fujikutoi* MP C (или *G. fujikutoi* var. *fujikuroi*), *G. fujikutoi* MP D (или *G. fujikutoi* var. *intermedia*). Анаморфой всех разновидностей оставалась *F. moniliforme* [54, 56]. Для каждой спаривающейся популяции, по сути являющейся биологическим гетероталличным видом, были подобраны пары тестеров, которые продуцировали фертильные перитеции, когда один член пары использовался как мужской, а другой – как женский партнер. При этом тестерные изоляты одного вида не скрещивались с тестерами другого. Однако со временем выяснилось, что некоторые изоляты в популяциях близкородственных видов способны к межвидовому скрещиванию [58, 105]. Благодаря использованию молекулярно-генетических методов удалось найти локус спаривания в геноме грибов и идентифицировать аллели, отвечающие за мужской и женский типы спаривания. Было предложено стандартизировать обозначения идиоморф как *MAT-1* и *MAT-2* вместо прежней «-/+» терминологии [51]. Разрабатываемые диагностические PCR-праймеры для идентификации аллелей в локусах спаривания не только упрощали поиск партнеров для спаривания, но позволяли изучать виды, не имеющие половой стадии, а также гомоталлические виды, содержащие в геноме оба аллеля.

По мере расширения молекулярных исследований популяций патогенов, поражающих разные виды растений, список спаривающихся популяций уточнялся и пополнялся. Так, изоляты из пораженных растений сахарного тростника, кукурузы и сосны, первоначаль-

но относимые к *G. fujikutoi* MP B, были выделены в отдельные виды – *F. sacchari* (MP B), *F. subglutinans* (MP E) и *F. circinatum* (MP H), соответственно [104]. В комплекс вошло несколько видов, ранее относимых к секции *Dlaminia*, среди них *F. nygamai*. В отличие от видов секции *Liseola*, они могли образовывать хламидоспоры [73]. Кроме того в ходе исследований выявлялись виды, у которых половую стадию не удалось обнаружить. Сформированное к началу 2000-х годов филогенетическое древо FFS комплекса подразделялось на три клады, которые были обозначены как американская, азиатская и африканская, по месту происхождения основных растений-хозяев грибов в каждой кладе [75, 76]. С последующим пополнением комплекса новыми видами африканская клада подразделилась на две группы, обозначенные как А и В [96]. Каждый филогенетический вид (phylospecies) получал название конидиальной стадии, а также телеоморфы, если таковая была обнаружена. Поэтому ведущие микологи призвали не использовать далее название *F. moniliforme* [100]. В 2021 году опубликована уточненная структура комплекса FFS, построенная на основе морфологии, биологических свойств и молекулярного филогенетического анализа типовых образцов из нидерландской (Westerdijk Fungal Biodiversity Institute, CBS) и американской (the USDA Agricultural Research Service, NRRL) микологических коллекций. В комплекс вошло около 60 филогенетических видов [130], из них половая стадия обнаружена у 11 видов [65], восемь из которых приведены в табл. 1. Для корректной идентификации видов приходится прибегать к молекулярным методам [27, 78, 113]. Повышение доступности секвенирования приводит к расширению молекулярно-генетических исследований и, как следствие, к росту обнаруживаемых филогенетических видов. Сообщалось, что комплекс насчитывает уже 84 вида [48].

Табл. 1

Гетероталлические представители (спаривающиеся популяции, MP) FFS-комплекса

Анаморфа	Телеоморфа	MP	Литература
<i>F. verticillioides</i> (Sacc.) Nirenberg	<i>G. moniliformis</i> Wineland	A	[72, 124]
<i>F. sacchari</i> (E.J. Butler) W. Gams	<i>G. sacchari</i> Summerell. J.F. Leslie	B	[42, 57]
<i>F. fujikuroi</i> Nirenberg	<i>G. fujikuroi</i> (Sawada) S. Ito	C	[72]
<i>F. proliferatum</i> (Matsush.) Nirenberg	<i>G. intermedia</i> (Kuhlman) Samuels	D	[46, 54, 69, 72, 95]
<i>F. subglutinans</i> (Wollenw. & Reinking) P.E. Nelson, Toussoun & Marasas	<i>G. subglutinans</i> (E. Edwards) P.E. Nelson, Toussoun & Marasas	E	[69]
<i>F. thapsinum</i> Klittich, J.F. Leslie, P.E. Nelson & Marasas	<i>G. thapsina</i> Klittich, J.F. Leslie, P.E. Nelson & Marasas	F	[53]
<i>F. nygamai</i> L.W. Burgess, Trimboli	<i>G. nygamai</i> Klaasen, Nelson	G	[20, 52]
<i>F. circinatum</i> Nirenberg & O'Donnell	<i>G. circinata</i> Nirenberg & O'Donnell	H	[16, 17, 73]

Необходимо отметить, что при уточнении филогенетического древа таксономисты столкнулись с отсутствием необходимых типовых образцов для некоторых видов. Это коснулось, в частности, *F. proliferatum* (Matsush.) Nirenberg. Вид, впервые описанный как *Cephalosporium proliferatum* [62], впоследствии был перенесен в род *Fusarium* [46, 69, 72]. Филогенетическое древо FFS-комплекса, опубликованное в 1998 году [75], включало репрезентативные образцы *F. proliferatum* (CBS 217.76 и NRRL 25089), которые кластеризовались вместе с изолятом CBS 258.54 *F. annulatum* Bugnic. [19]. Поскольку название *F. proliferatum* более широко использовалось в литературе, было предложено считать его предпочтительным, а *F. annulatum* синонимом, хотя официально это не было зафиксировано. Название *F. proliferatum* (Matsush.) Nirenberg широко использовалось, пока не появилась работа группы авторов, занимающихся уточнением структуры филогенетического древа членов FFSC [130]. Авторы обратили внимание, что первоначальный образец, впервые выделенный и описанный в работе [62], а впоследствии известный как *F. proliferatum* (Matsush.) Nirenberg ex Gerlach & Nirenberg, не сохранился. В связи с этим в качестве эпитипа *F. proliferatum* (Matsush.) Nirenberg использовался изолят CBS 480.96, депонированный в 1995 году, сходный с описанным [62] по морфологии, субстрату (лесная почва) и месту выделения (Папуа-Новая Гвинея). Эпитип CBS 480.96 и типовой изолят *F. annulatum* CBS 258.54 филогенетически разделены, и было предложено [130] использовать изолят CBS 480.96 в качестве типового для вида *F. proliferatum* (Matsush.) Nirenberg, а ранее описанные изоляты этого вида отнести к виду *F. annulatum* Bugnic. В описании *F. annulatum* Bugnic. авторы [130] ссылаются на прежнее описание *F. proliferatum* (Matsushima) Nirenberg. Сведения внесены в базу данных Fusarioid-ID, связанную с MycoBank Database *Fusarium* [27]. Недавно проведенный мультилокусный филогенетический анализ, включающий изоляты CBS 480.96 и CBS 258.54, показал, что взятые для сравнения репрезентативный изолят CBS 217.76 и несколько других изолятов, которые до новой таксономической трактовки [130] относились к *F. proliferatum* (Matsush.) Nirenberg, кластеризовались вместе с CBS 258.54 и отдельно от CBS 480.96, то есть в новой трактовке их надо относить к *F. annulatum* [48]. Публикации, посвященные *F. annulatum*, пока единичны [97].

Относительно образования фумонизинов нами найдена только одна работа, в которой тестируемая культура *F. annulatum* фумонизинов не продуцировала [68]. Основной массив опубликованной информации до появления работы [130] был связан, по сложившейся практике, с видом *F. proliferatum* (Matsush.) Nirenberg, и название его синонима – *F. annulatum*, в

публикациях не упоминалось. В данном обзоре название *F. proliferatum* (Matsush.) Nirenberg используется в сложившемся ранее контексте. В новой трактовке [130] *F. proliferatum* (Matsush.) Nirenberg – это филогенетически другой вид.

Целью данного обзора являлось обобщение литературных данных, касающихся фитопатогенных свойств *F. verticillioides* (африканская клада), *F. fujikuroi* и *F. proliferatum* (азиатская клада) как основных продуцентов микотоксинов из группы фумонизинов на зерновых культурах. Обращено внимание на внутривидовое генетическое разнообразие изолятов в популяциях патогенов, влияющее на способность поражать разные виды растений, а также на уровень продуцирования фумонизинов. Информация по другим указанным в таблице видам будет приведена в последующем обзоре: «Распространенные фитопатогены из комплекса видов *Fusarium fujikuroi*. Часть 2. Поражаемые растения, микотоксины, потенциал в качестве возбудителей микозов человека».

F. verticillioides

Фитопатогенный гриб *F. verticillioides* тесно связан с кукурузой (*Zea mays* L.) в качестве растения-хозяина и широко распространен по всему миру в местах выращивания этой культуры [11, 38]. Наличие инфекции в почве или посевном материале может инициировать поражение корней растений, последующее угнетение роста, увядание или гибель всходов, а также загнивание прикорневой части и поражение стебля [79]. В зависимости от уровня инфекционной нагрузки, погодных условий и сортовых особенностей растения-хозяина, *F. verticillioides* может вести себя как эндофит, бессимптомно колонизируя стебель растения и формирующиеся початки кукурузы [28, 112].

В период вегетации растений дополнительным источником инфекции выступают находящиеся в воздухе propagулы патогена [30, 92]. Воздушное инфицирование выбрасываемых пестичных столбиков с последующим прорастанием гриба внутрь початка нередко является наиболее эффективным путем заражения формирующегося зерна *F. verticillioides* [32]. Повышению инфицированности способствуют растительноядные насекомые, обитающие на кукурузе и выступающие переносчиками инфекционных агентов. К тому же, повреждая ткани растений, они облегчают проникновение грибной инфекции [99]. Отмечалось также, что изоляты *F. verticillioides* выделяют летучие вещества, привлекающие некоторые виды насекомых [9]. Для борьбы с насекомыми помимо традиционно используемых инсектицидов [12] выводятся сорта и гибриды растений, устойчивые к поражению насекомыми. Например, созданы генетически модифицированные сорта кукурузы, которые несут ген, выделенный из бактерии *Bacillus thuringiensis* (Bt ку-

куруза). Гены разных подвидов *B. thuringiensis* кодируют белки, отличающиеся по степени токсичности для разных видов насекомых [121, 129]. В частности, белок CryIA(b) токсичен для таких распространенных и вредоносных вредителей, как европейский кукурузный мотылек (European corn borer, *Ostrinia nubilalis* Hbn) и азиатский кукурузный мотылек (Asian Corn Borer, *Ostrinia furnacalis*). Снижение численности насекомых позволяет уменьшить не только вред, наносимый насекомыми, но и снизить пораженность растений фитопатогеном и, как следствие, уменьшить уровень загрязнения зерна грибными метаболитами, в том числе опасными для здоровья потребителей [13].

Среди вторичных метаболитов *F. verticillioides* в 1988 году были идентифицированы фумонизины. Патоген продуцирует в основном фумонизины типа В: FB1, FB2, FB3 и реже FB4 [111]. Доминирует наиболее токсичный из них FB1 [44, 122, 131]. Он отнесен к числу основных микотоксинов, предельно допустимые уровни содержания которых регламентируются в кукурузном зерне, поставляемом для использования в пищевых или кормовых целях во многих странах. Биосинтез фумонизинов обеспечивается наличием в геноме гриба кластера из 16 генов (*FUM* кластер). Кластер включает гены, вовлеченные в процесс биосинтеза фумонизинов, а также гены, кодирующие регуляторные и транспортные белки [18, 89]. Кроме генетических особенностей *FUM* кластера (pathway-specific regulators) на продуцирование фумонизинов оказывают влияние общие регуляторные механизмы жизненного цикла гриба (global regulators), включая эпигенетические модификации (epigenetic modification) [116].

Как показывает сравнительный геномный анализ, изоляты в популяциях генетически не однородны [31, 67]. Повышенной вариативности генома *F. verticillioides*, а также других представителей FFSC способствует наличие в геноме дополнительной (accessory, dispensable, supernumerary) двенадцатой хромосомы [50, 126, 127]. Подобные хромосомы относятся к типу В-хромосом. В отличие от основного набора А-хромосом они короче других, менее консервативны по структуре, могут подвергаться перегруппировкам, полной или частичной делеции при мейозе и способны оказывать влияние на адаптивные возможности вида. Количество основных и дополнительных хромосом может варьировать среди изолятов одного вида. Так, в работе [118] кариотип изолята *F. verticillioides* 66290 был представлен как 10+1, изолятов *F. fujikuroi* 66288 и 66292 как 11+1, изолятов *F. proliferatum* 66289 и 36220 как 10+2 и 11+2, а изолятов *F. nuyamai* 66291 и 66293 как 12 и 13+2, соответственно.

Вариации в различных участках генома, а также координированная регуляция первичного и вторичного метаболизма под действием внешних факторов при-

водят к широкому разнообразию свойств изолятов, составляющих популяции, что позволяет патогену занимать разные экологические ниши. Образование фумонизинов может служить одним из примеров влияния окружающей среды на вторичный метаболизм гриба. Так, уровень образования фумонизинов оказывается зависимым от таких факторов, как температура, влажность, компоненты субстрата, освещенность в разных спектральных диапазонах, наличие соседствующих или конкурирующих организмов [23, 98, 101], а также от генетических особенностей колонизируемого растения [83, 84, 87]. Молекулярные механизмы регуляции роста гриба и образования фумонизинов активно изучаются [59, 109, 128, 132, 135].

Экологическая пластичность позволяет *F. verticillioides* паразитировать не только на разных сортах и гибридах кукурузы, но и на других видах растений. Сообщалось, например, о *F. verticillioides* как источнике контаминации зерна пшеницы (*Triticum aestivum*) фумонизинами в Кении в 2016–2017 годах [80], а также об изолятах *F. verticillioides*, выделенных из образцов пшеницы с симптомами гнилей корней и корневой шейки в Сирии в 2017–2018 годах [137]. *F. verticillioides* может быть представлен среди патогенов, поражающих рис [70], просо [93], сорго [28, 36], горох [123], сахарный тростник [60]. Интересно, что при изучении патогенности гриба на сахарном тростнике выяснилось, какие сложные взаимоотношения могут складываться между *F. verticillioides* и паразитирующими на тростнике насекомыми, в частности, огневкой сахарного тростника (Sugar-cane borer, *Diatraea saccharalis*) [37, 40]. Для гусениц *D. saccharalis* пораженные патогеном ткани растений оказываются более привлекательными в сравнении со здоровыми. Поглощенный гриб сохраняется в гусеницах, переходит в куколки, потом в имаго, далее попадает в яйца взрослых особей *D. saccharalis* и вертикально переносится в потомство. При этом особи, яйца которых содержат *F. verticillioides*, делают кладки предпочтительно на здоровых растениях, в то время как особи, яйца которых свободны от *F. verticillioides*, откладывают яйца на зараженных *F. verticillioides* растениях. Такая манипуляция поведением насекомого способствует распространению патогена и увеличению пораженности растений [37].

F. verticillioides может не только поражать вегетирующие растения, но и представлять угрозу возобновления роста гриба в собранном урожае. Это касается не только зерна, но и другой сельскохозяйственной продукции. Например, *F. verticillioides* может поражать плоды бананов (*Musa* spp.) [66, 94]. Филогенетический анализ, основанный на мультилокусном секвенировании, показал, что изоляты из бананов образуют две кладки, одна из которых относится к виду *F. verticillioides*, а другая – к неизвестному ранее филогенетиче-

скому виду, который называли *F. musae* [115]. Обитающий на соцветиях и отживших банановых листьях *F. musae* может при уборке урожая заноситься на место срезки кистей бананов. Признаки поражения не заметны при сборе и упаковке бананов, но могут появиться во время их доставки из тропических регионов в отдаленные страны-потребители, а также в период созревания и хранения. Заболевание начинается с загнивания места перехода в кисть бананов (crown rot) и впоследствии распространяется на плоды, приводя к их размягчению и почернению [114]. Анализ подгнивших бананов, продаваемых в Венгрии, показал, что бананы, импортированные из Африки, были поражены *F. verticillioides*, а импортированные из стран Центральной и Южной Америки – *F. musae* [64].

В отличие от *F. verticillioides* изоляты *F. musae* не продуцируют фузонизины из-за отсутствия основной части генов *FUM*-кластера. Детектируются лишь концевые гены *FUM21* и *FUM19* этого кластера [47]. Структура *FUM* кластера генов (число, порядок расположения, ориентация) единообразна у разных представителей FFSC, однако области, граничащие с *FUM* кластером, могут различаться, указывая на разное местоположение *FUM*-кластера в геноме. Это позволяет предполагать, что кластер в ходе эволюции мог быть утерян отдельными членами FFSC или приобретен в результате горизонтального переноса. Так, например, *FUM* кластер видов *F. verticillioides* и *F. nygamai*, относящихся к африканской кладе, окружен последовательностями типа GC1. Тогда как у видов *F. proliferatum* и *F. fujikuroi* из азиатской клады эти последовательности другие, они отнесены к типу GC2 [89]. Как было показано, пограничные последовательности остаточной части *FUM* кластера *F. musae* аналогичны *F. verticillioides* [47].

F. fujikuroi

F. fujikuroi наиболее известен как патоген, вызывающий баканаэ (bakanae) риса (*Oryza sativa* L.) – заболевания, впервые описанного в Японии в 1898 году. В настоящее время фитопатоген распространен в странах Америки, Европы, Азии и Африки. Характерным симптомом заболевания является чрезмерно вытянутый тонкий стебель у проростков риса («foolish seedling»). Заболевание может приводить к гибели растений на разных этапах роста в зависимости от инфекционной нагрузки, особенностей изолята гриба, восприимчивости растения-хозяина, а также агротехнических и погодно-климатических условий в период вегетации. Споры патогена с пораженных частей растений разносятся ветром, могут попадать на метелки здоровых растений и инфицировать зерно. Зараженное зерно служит источником распространения гриба на новые посевы, а остатки пораженных растений в поле сохраняют инфекционный потенциал

патогена в почве и могут поражать рис при бесменном выращивании его на одном месте [5, 24, 103, 110]. Необычное вытягивание стебля растений риса связано со способностью *F. fujikuroi* продуцировать гибберелловую кислоту (гиббереллин, GA3) и некоторые ее производные. Гиббереллины – одна из групп фитогормонов, регулирующих разнообразные процессы развития растений, в том числе рост и взаимодействие с фитопатогенами [102]. Сообщалось также о способности *F. fujikuroi* стимулировать выработку растением собственных фитогормонов. При этом менее восприимчивые к заболеванию сорта биосинтезировали меньше гиббереллинов по сравнению с высокочувствительными сортами [85].

При изучении изолятов *F. fujikuroi*, поражающих рис, был выделен еще один патотип фитопатогена, симптомы поражения которым проявлялись в виде угнетения прорастания, задержки или остановки роста растений. Изоляты этого патотипа не продуцировали детектируемых количеств гиббереллинов, но биосинтезировали фузонизины. Филогенетический анализ, основанный на сиквенсах генов фактора элонгации трансляции *TEF-1a* и второй по величине субъединицы РНК-полимеразы II (RPB2), показал, что изоляты *F. fujikuroi*, продуцирующие гиббереллин или фузонизины, образуют отдельные филогенетические подгруппы [71, 106, 107], обозначенные как G (gibberellin) и F (fumonisin) подгруппы [106]. Производство гиббереллинов или фузонизинов обусловлено наличием в геноме грибов кластеров, соответственно, *GA* или *FUM* генов. Частичная делеция генов или мутации в разных частях кластеров могут блокировать образование метаболитов. Так, причиной незначительных количеств или отсутствия образования гиббереллинов среди изученных в Японии изолятов *F. fujikuroi* F-подгруппы являлись нуклеотидные замены в промоторной части кластера *GA* генов, блокирующие экспрессию генов *P450-1* и *P450-4* [7]. В случае изолятов G-подгруппы неспособность продуцировать фузонизины связана с блокирующими мутациями в *FUM* кластере генов [108].

F. fujikuroi является одним из немногих членов FFSC, продуцирующих гиббереллины. Сообщалось лишь об отдельных изолятах таких видов, как *F. proliferatum*, *F. sacchari* и *F. konzum*, способных биосинтезировать небольшие количества гибберелинов [8]. Отмечено, что изоляты *F. fujikuroi* G-подгруппы обычно обнаруживаются в посевах риса, тогда как F-подгруппа не только на рисе, но и на других культурах [107], например, таких как кукуруза и соя [82, 91]. Авторы работы [14] обнаружили *F. fujikuroi* на плодах винограда, используемого в виноделии. По оценке *in vitro* выделенные изоляты гриба продуцировали фузонизины В₁, В₂ и В₃ на уровне контрольного изолята *F. verticillioides* [14].

К настоящему времени секвенированы геномы нескольких изолятов *F. fujikuroi* из разных регионов [25, 85, 86]. Наблюдаемые вариации в сиквенсах могут определять фенотипические особенности изолятов, такие как морфология, скорость роста и цвет колоний на питательных средах, вирулентность, индуцируемые симптомы на пораженных растениях, образование фумонизинов и гиббереллинов, а также ответные реакции на внешние факторы [85]. Как показал сравнительный анализ сиквенсов разных изолятов *F. fujikuroi*, наиболее изменчивой частью генома являются субтеломерные области хромосом (примерно 350 kb от конца каждой хромосомы) [25]. Субтеломерные области составляют около 18% геномов, однако на них приходится 32% внутривидовых однонуклеотидных полиморфизмов (SNP) и примерно 42% генетического материала связано с локусами транспозонов. Кроме того, эти области обогащены транскрипционными факторами, а также генами, связанными с продукцией вторичных метаболитов и их транспортерами [25]. Подобная структура может свидетельствовать об активном вовлечении субтеломерных областей в появление вариаций в других частях хромосом и, как следствие, в наблюдаемое разнообразие свойств изолятов и широкие адаптационные возможности популяций *F. fujikuroi*.

F. proliferatum

F. proliferatum, наряду с *F. verticillioides*, принадлежит к основным патогенам кукурузы и потенциальным лидерам по количеству образуемых фумонизинов [15, 39, 61]. Например, виды *F. verticillioides* и *F. proliferatum* составляли 90% среди 234 изолятов рода *Fusarium*, выделенных из пораженных початков и зерна кукурузы в разных провинциях Ирана в 2015–2016 годах. Оба вида продуцировали FB1, при этом изоляты *F. proliferatum* могли продуцировать еще FB2 и FB3 [34]. Соотношение видов может меняться в зависимости от региона выращивания кукурузы и погодных условий. Заражение растения одним из патогенов не предотвращает заражения другим [39]. В азиатских странах к числу распространенных на кукурузе патогенов относится также *F. fujikuroi*. Так, по оценке корейских исследователей в 2011–2015 годах рейтинг по частоте встречаемости в кукурузных образцах распределялся следующим образом: *F. verticillioides* (33,9%), *F. fujikuroi* (25,3%) and *F. proliferatum* (21,1%). При этом по способности продуцировать фумонизины изоляты этих видов были сравнимы [26].

Филогенетически *F. proliferatum* близок к *F. fujikuroi*, и между некоторыми изолятами возможны межвидовые скрещивания [58, 105]. *F. proliferatum* может поражать рис, вызывая заболевания с разными симптомами, такими как деформация и гнили проростков [10, 33], влагилищные гнили [88], гнили коло-

сков риса (rice spikelet rot disease, RSRD). Заболевание RSRD распространилось в Китае, что сопровождается потерями урожая и повышает риски загрязнения зерна фумонизинами [55, 119]. Геном одного из изолятов *F. proliferatum* (Fp9), вызывающих колосковую гниль риса, был секвенирован. Размер генома оценивается в 43,9 Mb с предсказанными 14054 протеин-кодирующими генами, 11,32% из которых считаются вовлеченными во взаимодействие с растениями-хозяевами и 9,98% – в трансмембранный транспорт, включая представителей суперсемейства посредников (major facilitator superfamily, MFS). По сравнению с другими грибами наблюдался расширенный состав генов, разрушающих клеточную стенку, а также MFS-транспортеров. Многие видоспецифичные гены располагались в субтеломерных областях [119].

Для оценки внутривидового разнообразия было отобрано и секвенировано 67 изолятов *F. proliferatum* из основных регионов выращивания риса в Китае [120]. При сравнительном анализе сиквенсов геномов было обнаружено 5 908 467 случаев однонуклеотидных полиморфизмов (SNP) и 833 вставок. Полиморфизмы были представлены в разных частях генома. Чуть более половины SNP (59,45%) располагались в кодирующих доменах. Большинство (81,8%) функционально аннотированных генов с несинонимичными заменами приходилось на семейства, кодирующие ферменты углеводного обмена, цитохромов P450, секретлируемых белков, трансмембранных переносчиков, а также вторичных метаболитов. Количество фумонизина (FB1), продуцируемого изолятами *F. proliferatum* на зерне риса, сильно варьировало. Авторам удалось отследить полиморфизмы, ассоциированные с продуцированием фумонизинов, и составить список 35 топ-генов, предположительно влияющих на их образование. Влияние пяти из этих генов было подтверждено путем создания штаммов с делецией каждого из генов, и показано, что разные уровни продуцирования микотоксина могут быть связаны не только с *FUM* кластером.

Большое генетическое разнообразие изолятов, образующих популяции *F. proliferatum*, обеспечивает патогену высокую экологическую адаптивность [120]. Среди представителей FFSC этот фитопатоген выделяется наиболее широким кругом растений-хозяев. Так, в качестве минорного компонента патокомплекса фузариоза колоса пшеницы *F. proliferatum* может выступать источником контаминации зерна пшеницы фумонизинами [3, 21, 22, 81]. *F. proliferatum* может поражать просо и сорго [117], овес [63], сою [134], горох [123], коноплю [90], хлопок [136], сахарный тростник [29, 74], листья и стебель томатов [43], корни и луковицы чеснока [4, 41] и лука [6], плоды бананов [125] и ананаса [49], соцветия и грозди винограда [133], корни финиковой пальмы [2], а также корневую систему сеянцев некоторых хвойных в лесных питомниках Сибири [1].

Заключение

Наличие в структуре генома, кроме основной консервативной части, областей, подверженных более частым изменениям (субтеломерные участки хромосом, В-хромосомы), обеспечивает внутривидовую генетическую вариабельность, необходимую для выживания представителей FFSC в широком диапазоне варьирующих условий окружающей среды и типов субстрата. Адаптивные возможности популяций *F. verticillioides*, *F. fujikuroi* и *F. proliferatum* позволяют колонизировать широкий круг разнообразных видов растений, в частности, зерновые, относящиеся к основным продовольственным культурам. Способность контаминировать сельскохозяйственную продукцию потенциально канцерогенными фузонинами привлекает повышенное внимание к фитопатогенам этого комплекса. Так, анализ литературных данных за последние 30 лет позволил авторам работы [35] ранжировать продукты питания на основе зерновых по наличию в них фузонизинов. По распространенности фузонизинов получился следующий ряд: другие зерновые продукты > продукты на основе кукурузы > продукты на основе риса > про-

дукты на основе пшеницы > продукты на основе овса > продукты на основе ячменя. По концентрации фузонизинов: продукты на основе кукурузы > продукты на основе пшеницы > другие зерновые продукты > продукты на основе ячменя > продукты на основе риса > продукты на основе овса. Наблюдаемые климатические изменения создают стрессовые условия для сельскохозяйственных растений и сопутствующей микобиоты. Это может сопровождаться расширением ареала распространения и сменой доминирующих токсигенных видов на выращиваемых культурах. Необходимы систематические мониторинговые исследования, а также комплексные усилия специалистов разного профиля по выведению устойчивых сортов, изучению молекулярных механизмов регуляции продуцирования микотоксинов и путей их блокировки, поиску новых средств борьбы с фитопатогенами. Не менее важным является подбор оптимальных условий хранения собранного урожая, предотвращающих дальнейшее токсинообразование, а также способов переработки, минимизирующих содержание микотоксинов в продуктах питания человека и кормах для животных.

Литература

Список русскоязычной литературы

1. Литовка ЮА, Рязанова ТВ. Ареал и представленность микромицетов рода *Fusarium* в лесных питомниках Средней и Южной Сибири. Хвойные бореальной зоны. 2014;32(1–2):18–24.

Общий список литературы/Reference List

1. Litovka YuA, Ryazanova TV. [Areas and representation of micromycetes of the genus *Fusarium* in forest nursery in Central and Southern Siberia]. *Khvoynye Borealnoy Zony*. 2014;32(1-2):18-24. (In Russ.)
2. Almiman BF, Shittu TA, Muthumeenakshi S, Baroncelli R, Sreenivasaprasad S. Genome sequence of the mycotoxigenic crop pathogen *Fusarium proliferatum* strain ITEM 2341 from date palm. *Microbiol Resource Announc*. 2018;7(9):e00964-18. doi: 10.1128/MRA.00964-18.
3. Amato B, Pfohl K, Tonti S, Nipoti P, Dastjerdi R, Pisi A, Karlovsky P, Prodi A. *Fusarium proliferatum* and fumonisin B1 co-occur with *Fusarium* species causing *Fusarium* head blight in durum wheat in Italy. *J Appl Bot Food Qual*. 2015;88:228-33. doi: 10.5073/JABFQ.2015.088.033.
4. Anisimova OK, Seredin TM, Danilova OA, Filyushin M. First report of *Fusarium proliferatum* causing garlic clove rot in Russian Federation. *Plant Dis*. 2021;105(10):3308. doi: 10.1094/PDIS-12-20-2743-PDN.
5. Aragona M, Campos-Soriano L, Piombo E, Romano E, Segundo BS, Spadaro D, Infantino A. Imaging the invasion of rice roots by the bakanae agent *Fusarium fujikuroi* using a GFP-tagged isolate. *Eur J Plant Pathol*. 2021;161(1):25-36. doi: 10.1007/s10658-021-02301-z.
6. Armitage AD, Taylor A, Hulin MT, Jackson AC, Harrison RJ, Clarkson JP. Draft genome sequence of an onion basal rot isolate of *Fusarium proliferatum*. *Microbiol Resource Announc*. 2019;8:e01385-18. doi: 10.1128/MRA.01385-18.
7. Bao WX, Inagaki S, Tatebayashi S, Sultana S, Shimizu M, Kageyama K, Suga H. Expression difference of *P450-1* and *P450-4* between G- and F-groups of *Fusarium fujikuroi*. *Eur J Plant Pathol*. 2021;159:27-36. doi:10.1007/s10658-020-02133-3.
8. Bao WX, Suga H. Genetic background of variable gibberellin production in the *Fusarium fujik-*

- uroi* species complex. Rev Agricult Sc. 2021;9:32–42. doi: 10.7831/ras.9.0_32.
9. Bartelt RJ, Wicklow DT. Volatiles from *Fusarium verticillioides* (Sacc.) Nirenb. and their attractiveness to nitidulid beetles. J Agric Food Chem. 1999;47(6):2447-54. doi: 10.1021/jf9901340.
 10. Bashyal BM, Aggarwal R, Sharma S, Gupta S, Singh UB. Single and combined effects of three *Fusarium* species associated with rice seeds on the severity of bakanae disease of rice. J Plant Pathol. 2016;98(3):405-12. <http://www.jstor.org/stable/44280482>.
 11. Blacutt AA, Gold SE, Voss KA, Gao M, Glenn AE. *Fusarium verticillioides*: Advancements in understanding the toxicity, virulence, and niche adaptations of a model mycotoxigenic pathogen of maize. Phytopathology. 2018;108(3):312-326. doi: 10.1094/phyto-06-17-0203-rvw.
 12. Blandino M, Reyneri A, Vanara F, Pascale M, Haidukowski M, Campagna C. Management of fumonisin contamination in maize kernels through the timing of insecticide application against the European corn borer *Ostrinia nubilalis* Hübner. Food Addit Contam. Part A. 2009;26(11):1501-14. doi: 10.1080/02652030903207243.
 13. Blandino M, Scarpino V, Vanara F, Sulyok M, Krska R, Reyneri A. Role of the European corn borer (*Ostrinia nubilalis*) on contamination of maize with 13 *Fusarium* mycotoxins. Food Addit Contam. Part A. 2015;32(4):533-43. doi: 10.1080/19440049.2014.966158.
 14. Bolton SL, Brannen PM, Glenn AE. A novel population of *Fusarium fujikuroi* isolated from Southeastern U.S. winegrapes reveals the need to re-evaluate the species' fumonisin production. Toxins. 2016;8(9):254. doi: 10.3390/toxins8090254.
 15. Braun MS, Wink M. Exposure, occurrence, and chemistry of fumonisins and their cryptic derivatives. Compr Rev Food Sci Food Safety. 2018;17(3):769-91. doi: 10.1111/1541-4337.12334.
 16. Britz H, Coutinho TA, Wingfield MJ, Marasas WFO, Gordon TR, Leslie JF. *Fusarium subglutinans* f. sp. pini represents a distinct mating population in the *Gibberella fujikuroi* species complex. Appl Environ Microbiol. 1999;65(3):1198-201. doi: 10.1128/AEM.65.3.1198-1201.1999.
 17. Britz H, Coutinho TA, Wingfield MJ, Marasas WFO. Validation of the description of *Gibberella circinata* and morphological differentiation of the anamorph *Fusarium circinatum*. Sydowia. 2002;54:9-22.
 18. Brown DW, Butchko RAE, Busman M, Proctor RH. The *Fusarium verticillioides* *FUM* gene cluster encodes a Zn(II)2Cys6 protein that affects *FUM* gene expression and fumonisin production. Eukaryot Cell. 2007;6(7):1210-18. doi:10.1128/EC.00400-06.
 19. Bugnicourt MF. Une espèce fusarienne nouvelle, parasite du riz. Revue Générale de Botanique. 1952;59:13-18.
 20. Burgess LW, Trimboli D. Characterization and distribution of *Fusarium nygamai*, sp. nov. Mycologia. 1986;78(2):223-29. doi: 10.1080/00275514.1986.12025233.
 21. Cendoya E, Chiotta ML, Zchetti V, Chulze SN, Ramirez ML. Fumonisin and fumonisin-producing *Fusarium* occurrence in wheat and wheat by products: A review. J Cereal Sci. 2018a;80:158-66. doi: 10.1016/j.jcs.2018.02.010.
 22. Cendoya E, Monge MDP, Chiacchiera SM, Farnochi MC, Ramirez ML. Influence of water activity and temperature on growth and fumonisin production by *Fusarium proliferatum* strains on irradiated wheat grains. Int J Food Microbiol. 2018b;266:158-66. doi: 10.1016/j.ijfoodmicro.2017.12.001.
 23. Chen X, Abdallah MF, Landschoot S, Audenaert K, De Saeger S, Chen X, Rajkovic A. *Aspergillus flavus* and *Fusarium verticillioides* and their main mycotoxins: Global distribution and scenarios of interactions in maize. Toxins. 2023;15(9):577. doi: 10.3390/toxins15090577.
 24. Chen C-Y, Chen S-Y, Liu C-W, Wu D-H, Kuo C-C, Lin C-C, Chou H-P, Wang Y-Y, Tsai Y-C, Lai M-H, Chung C-L. Invasion and colonization pattern of *Fusarium fujikuroi* in rice. Phytopathology. 2020;110(12):1934-45. doi: 10.1094/PHYTO-03-20-0068-R.
 25. Chiara M, Fanelli F, Mulè G, Logrieco AF, Pesole G, Leslie JF, Horner DS, Toomajian C. Genome sequencing of multiple isolates highlights subtelomeric genomic diversity within *Fusarium fujikuroi*. Genome Biol Evol. 2015;7(11):3062-9. doi: 10.1093/gbe/evv198.
 26. Choi J-H, Lee S, Nah J-Y, Kim H-K, Paek J-S, Lee S, Ham H, Hong SK, Yun S-H, Lee T. Species composition of and fumonisin production by the *Fusarium fujikuroi* species complex isolated from Korean cereals. Int J Food Microbiol. 2018;267:62-9. doi: 10.1016/j.ijfoodmicro.2017.12.006.
 27. Crous PW, Lombard L, Sandoval-Denis M, Seifert KA, Schroers H-J, Chaverri P. et al. *Fusarium*: more than a node or a foot-shaped basal cell. Stud Mycol. 2021;98:100116. doi: 10.1016/j.simyco.2021.100116.
 28. Dastjerdi R, Karlovsky P. Systemic infection of maize, sorghum, rice, and beet seedlings with fumonisin-producing and nonproducing *Fusarium verticillioides* strains. Plant

- Pathol J. 2015;31(4):334-42. doi: 10.5423/PPJ.OA.05.2015.0088.
29. De Torres R, Dela Cueva F, Balendres MA. First report on the detection of fumonisin biosynthetic (FUM1) gene in *Fusarium verticillioides* and *F. proliferatum* associated with sugarcane diseases. Indian Phytopathol. 2020;73:555-59. doi: 10.1007/s42360-020-00215-0.
 30. Donát M, Csaba S, Zsuzsanna K, János B. Identification of airborne propagules of the *Gibberella fujikuroi* species complex during maize production. Aerobiologia. 2012;28:263-71. doi: 10.1007/s10453-011-9213-3.
 31. Dong S, Jiang K, Huai B, Ye L, You J, Ma Y, Tan G. Genetic variability and pathogenicity of *Fusarium verticillioides* isolates from the summer-sown maize regions in China. Plant Pathol. 2023;72(3):582-92. doi: 10.1111/ppa.13673.
 32. Duncan KE, Howard RJ. Biology of maize kernel infection by *Fusarium verticillioides*. Mol Plant Microbe Interact. 2010;23:6-16. doi: 10.1094/MPMI-23-1-0006.
 33. Egerci Y, Kinay-Teksür P, Uysal-Morca A. First report of bakanae disease caused by *Fusarium proliferatum* on rice in Turkey. J Plant Dis Prot. 2021;128(2):577-82. doi: 10.1007/s41348-020-00369-z.
 34. Fallahi M, Saremi H, Javan-Nikkhah M, Somma S, Haidukowski M, Logrieco AF, Moretti A. Isolation, molecular identification and mycotoxin profile of *Fusarium* species isolated from maize kernels in Iran. Toxins. 2019;11(5):297. doi: 10.3390/toxins11050297.
 35. Farhadi A, Fakhri Y, Kachuei R, Vasseghian Y, Huseyn E, Khaneghah AM. Prevalence and concentration of fumonisins in cereal-based foods: a global systematic review and meta-analysis study. Environ Sci Pollut Res. 2021;28(17):20998-1008. doi: 10.1007/s11356-021-12671-w.
 36. Ferrigo D, Mondin M, Raiola A. Pathogenic and genetic characterization of *Fusarium verticillioides* strains collected from maize and sorghum kernels. Agriculture. 2023;13(1):105. doi: 10.3390/agriculture13010105.
 37. Franco FP, Túler AC, Gallan DZ, Gonçalves FG, Favaris AP, Peñaflores MFGV, Leal WS, Moura DS, Bento JMS, Silva-Filho MC. Fungal phytopathogen modulates plant and insect responses to promote its dissemination. ISME J: Multidiscip J Microbial Ecol. 2021;15(12):3522-33. doi: 10.1038/s41396-021-01010-z.
 38. Gai X, Dong H, Wang S, Liu B, Zhang Z, Li X, Gao Z. Infection cycle of maize stalk rot and ear rot caused by *Fusarium verticillioides*. PLoS ONE. 2018;13(7):e0201588. doi: 10.1371/journal.pone.0201588.
 39. Gaige A, Todd T, Stack JP. Interspecific competition for colonization of maize plants between *Fusarium proliferatum* and *Fusarium verticillioides*. Plant Dis. 2020;104(8):2102-10. doi: 10.1094/PDIS-09-19-1964-RE.
 40. Gallan DZ, Henrique MO, Silva-Filho MC. The phytopathogen *Fusarium verticillioides* modifies the intestinal morphology of the sugarcane borer. Pathogens. 2023;12(3):433. doi: 10.3390/pathogens12030443.
 41. Gálvez L, Palmero D. *Fusarium* dry rot of garlic bulbs caused by *Fusarium proliferatum*: A review. Horticulturae. 2022;8(7):628. doi: 10.3390/horticulturae8070628.
 42. Gams W. *Cephalosporium*artige Schimmelpilze (Hyphomycetes). Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, Germany. 1971.
 43. Gao M-L, Luan Y-S, Yu H-N, Bao Y-M. First report of tomato leaf spot caused by *Fusarium proliferatum* in China. Can J Plant Pathol. 2016;38(3):400-4. doi: 10.1080/07060661.2016.1217277.
 44. Gao Z, Luo K, Zhu Q, Peng J, Liu C, Wang X, Li S, Zhang H. The natural occurrence, toxicity mechanisms and management strategies of fumonisin B1: A review. Environ Pollut. 2023;320:121065. doi: 10.1016/j.envpol.2023.121065.
 45. Geiser DM, Al-Hatmi AMS, Aoki T, Arie T, Balmas V, Barnes J. et al. Phylogenomic analysis of a 55.1-kb 19-gene dataset resolves a monophyletic *Fusarium* that includes the *Fusarium solani* species complex. Phytopathology. 2021;111(7):1064-79. doi: 10.1094/PHYTO-08-20-0330-LE.
 46. Gerlach W, Nirenberg H. The genus *Fusarium* – a pictorial atlas. Mitt. Biol. Bundesanst. Land-Forstw. 1982. V. 209. P. 1-406.
 47. Glenn AE, Zitomer NC, Zimeri AM, Williams LD, Riley RT, Proctor RH. Transformation-mediated complementation of a *FUM* gene cluster deletion in *Fusarium verticillioides* restores both fumonisin production and pathogenicity on maize seedlings. Mol Plant Microbe Interact. 2008;21:87-97. doi: 10.1094/MPMI-21-1-0087.
 48. Han SL, Wang MM, Ma ZY, Raza M, Zhao P, Liang JM, Gao M, Li YJ, Wang JW, Hu DM, Cai L. *Fusarium* diversity associated with diseased cereals in China, with an updated phylogenomic assessment of the genus. Stud Mycol. 2023;104(1):87-148. doi: 10.3114/sim.2022.104.02.
 49. Ibrahim NF, Mohd MH, Nor NMIM, Zakaria L. Mycotoxigenic potential of *Fusarium* species associated with pineapple diseases. Arch

- Phytopathol Plant Prot. 2020;53(5-6):217-29. doi: 10.1080/03235408.2020.1736971.
50. Jurgenson JE, Zeller KA, Leslie JF. An expanded genetic map of *Gibberella moniliformis* (*Fusarium verticillioides*). Appl Environ Microbiol. 2002;68:1972-79. doi: 10.1128/AEM.68.4.1972-1979.2002.
 51. Kerenyi Z, Zeller K, Hornok L, Leslie JF. Molecular standardization of mating type terminology in the *Gibberella fujikuroi* species complex. Appl Environ Microbiol. 1999;65(9):4071-76. doi: 10.1128/AEM.65.9.4071-4076.1999.
 52. Klaasen JA, Nelson PE. Identification of a mating population, *Gibberella nygamai* sp. nov., within the *Fusarium nygamai* anamorph. Mycologia. 1996;88(6):965-69. doi: 10.1080/00275514.1996.12026737.
 53. Klittich CJR, Leslie JF, Nelson PE, Marasas WFO. *Fusarium thapsinum* (*Gibberella thapsina*): A new species in section *Liseola* from sorghum. Mycologia. 1997;89(4):643-52. doi: 10.1080/00275514.1997.12026829.
 54. Kuhlman EG. Varieties of *Gibberella fujikuroi* with anamorph in *Fusarium* section *Liseola*. Mycologia. 1982;74(5):759-68. doi: 10.1080/00275514.1982.12021583.
 55. Lei S, Wan L, Liu L, Hou Y, Xu Y, Liang M, Gao J, Li Q, Huang S. Infection and colonization of pathogenic fungus *Fusarium proliferatum* in rice spikelet rot disease. Rice Sci. 2019;26:60-8. doi: 10.1016/j.rsci.2018.08.005.
 56. Leslie JF. Mating populations in *Gibberella fujikuroi* (*Fusarium* section *Liseola*). Phytopathology. 1991;81(9):1058-60.
 57. Leslie JF, Summerell BA, Bullock S, Doe FJ. Description of *Gibberella sacchari* and neotypification of its anamorph *Fusarium sacchari*. Mycologia. 2005;97(3):718-24. doi: 10.1080/15572536.2006.11832801.
 58. Leslie JF, Zeller KA, Wohler M, Summerell BA. Interfertility of two mating populations in the *Gibberella fujikuroi* species complex. Eur J Plant Pathol. 2004;110(5-6):611-18. doi: 10.1023/B:EJPP.0000032400.55446.d8.
 59. Lin M, Abubakar YS, Wei L, Wang J, Lu X, Lu G, Wang Z, Zhou J, Yu W. *Fusarium verticillioides* Pex7/20 mediates peroxisomal PTS2 pathway import, pathogenicity, and fumonisin B1 biosynthesis. Appl Microbiol Biotechnol. 2022;106(19-20):6595-6609. doi: 10.1007/s00253-022-12167-8.
 60. Lin Z, Zhang Y, Que Y, Chen R, Chen B, Zhang M. Characterization of *Fusarium verticillioides* isolates from Pokkah Boeng on sugarcane and the disease incidence in field. J Microbiol Exp. 2015;2(5):151-7. doi: 10.15406/jmen.2015.02.00061.
 61. Marin P, Magan N, Vazquez C, González-Jaén MT. Differential effect of environmental conditions on the growth and regulation of the fumonisin biosynthetic gene *FUM1* in the maize pathogens and fumonisin producers *Fusarium verticillioides* and *Fusarium proliferatum*. FEMS Microbiol Ecol. 2010;73(2):303-11. doi: 10.1111/j.1574-6941.2010.00894.x.
 62. Matsushima T. Microfungi of the Solomon Islands and Papua-New Guinea. Nippon Printing Publ. Co., Kobe. 1971.
 63. Molnár O. *Fusarium proliferatum* causing head blight on oat in Hungary. Eur J Plant Pathol. 2016;146(3):699-703. doi: 10.1007/s10658-016-0940-8.
 64. Molnár O, Bartók T, Szécsi A. Occurrence of *Fusarium verticillioides* and *Fusarium musae* on banana fruits marketed in Hungary. Acta Microbiol Immunol Hung. 2015;62(2):109-19. doi: 10.1556/030.62.2015.2.2.
 65. Moretti AN. Taxonomy of *Fusarium* genus: a continuous fight between lumpers and splitters. Zbornik Matice srpske za prirodne nauke. 2009;117:7-13. doi: 10.2298/ZMSPN0917007M.
 66. Moretti A, Mulè G, Susca A, González-Jaén MT, Logrieco A. Toxin profile, fertility and AFLP analysis of *Fusarium verticillioides* from banana fruits. Eur J Plant Pathol. 2004;110(5-6):601-9. doi: 10.1023/B:EJPP.0000032399.83330.d7.
 67. Navale VD, Sawant AM, Vamkudoth KR. Genetic diversity of toxigenic *Fusarium verticillioides* associated with maize grains, India. Genet Mol Biol. 2023;46(1):e20220073. doi: 10.1590/1678-4685-GMB-2022-0073.
 68. Nelson PE, Plattner RD, Shackelford DD, Desjardins AE. Fumonisin B1 production by *Fusarium* species other than *F. moniliforme* in section *Liseola* and by some related species. Appl Environ Microbiol. 1992;58(3):984-9. doi: 10.1128/aem.58.3.984-989.1992.
 69. Nelson PE, Toussoun TA, Marasas WFO. *Fusarium* Species: An Illustrated Manual for Identification. Pennsylvania State University Press, University Park. 1983.
 70. Nicolli CP, Haidukowski M, Susca A, Gomes LB, Logrieco A, Stea G, Del Ponte EM, Moretti A, Pfenning LH. *Fusarium fujikuroi* species complex in Brazilian rice: Unveiling increased phylogenetic diversity and toxigenic potential. Int J Food Microbiol. 2020;330:108667. doi: 10.1016/j.ijfoodmicro.2020.108667.
 71. Niehaus E-M, Kim H-K, Munsterkotter M, Janevska S, Arndt B. et al. Comparative

- genomics of geographically distant *Fusarium fujikuroi* isolates revealed two distinct pathotypes correlating with secondary metabolite profiles. *PLoS Pathog.* 2017;13(10):e1006670. doi: 10.1371/journal.ppat.1006670.
72. Nirenberg H. Untersuchungen über die morphologische und biologische Differenzierung in der *Fusarium* Sektion *Liseola*. *Mitt Biol Bundesanst Land-Forstw. Berlin-Dahem.* 1976;169:1–117.
 73. Nirenberg HI, O'Donnell K. New *Fusarium* species and combinations within the *Gibberella fujikuroi* species complex. *Mycologia.* 1998;90(3):434–58. doi: 10.2307/3761403.
 74. Noorabadi MT, Masiello M, Taherkhani K, Zare R, Torbati M, Haidukowski M, Somma S, Logrieco AF, Moretti A, Susca A. Phylogeny and mycotoxin profile of *Fusarium* species isolated from sugarcane in Southern Iran. *Microbiol Res.* 2021;252:126855. doi: 10.1016/j.micres.2021.126855.
 75. O'Donnell K, Cigelnik E, Nirenberg HI. Molecular systematics and phylogeography of the *Gibberella fujikuroi* species complex. *Mycologia.* 1998;90(3):465–493. doi: 10.1080/00275514.1998.12026933.
 76. O'Donnell K, Nirenberg HI, Aoki T, Cigelnik E. A multigene phylogeny of the *Gibberella fujikuroi* species complex: detection of additional phylogenetically distinct species. *Mycoscience.* 2000;41:61–78. doi: 10.1007/BF02464387.
 77. O'Donnell K, Ward TJ, Robert VARG, Crous PW, Geiser DM, Kang S. DNA sequence-based identification of *Fusarium*: current status and future directions. *Phytoparasitica.* 2015;43:583–95. doi: 10.1007/s12600-015-0484-z.
 78. O'Donnell K, Whitaker BK, Laraba I, Proctor RH, Brown DW, Broders K, Kim HS, McCormick SP, Busman M, Aoki T, Torres-Cruz TJ, Geiser DM. DNA sequence-based identification of *Fusarium*: A work in progress. *Plant Dis.* 2022;106(6):1597–609. doi: 10.1094/PDIS-09-21-2035-SR.
 79. Oren L, Ezrati S, Cohen D, Sharon A. Early events in the *Fusarium verticillioides*-maize interaction characterized by using a green fluorescent protein-expressing transgenic isolate. *Appl Environ Microbiol.* 2003;69(3):1695–701. doi:10.1128/AEM.69.3.1695-1701.2003.
 80. Otieno PK, Imbahale SS, Wekesa VW, Otipa M, Okoth S. Molecular determination of toxigenic potential of *Fusarium* spp. isolated from seeds of wheat (*Triticum aestivum*) genotypes and evaluation of levels of fumonisins in the grains at harvest in three major wheat producing counties in Kenya. *Int J Agronomy.* 2022;2022:ID 1428312. doi: 10.1155/2022/1428312.
 81. Palacios SA, Susca A, Haidukowski M, Stea G, Cendoya E, Ramírez ML, Chulze SN, Moretti A, Torres AM. Genetic variability and fumonisin production by *Fusarium proliferatum* isolated from durum wheat grains in Argentina. *Int J Food Microbiol.* 2015;201:35–41. doi: 10.1016/j.ijfoodmicro.2015.02.011.
 82. Pedrozo R, Fenoglio JJ, Little CR. First report of seedborne *Fusarium fujikuroi* and its potential to cause pre- and postemergent damping-off on soybean (*Glycine max*) in the United States. *Plant Dis.* 2015;99:1865. doi: 10.1094/PDIS-03-15-0321-PDN.
 83. Picot A, Barreau C, Caron D, Lannou C, Richard-Forget F. The dent stage of maize kernels is the most conducive for fumonisin biosynthesis under field conditions. *Appl Environ Microbiol.* 2011;77(23):8382–90. doi: 10.1128/AEM.05216-11.
 84. Picot A, Barreau C, Pinson-Gadais L, Caron D, Lannou C, Richard-Forget F. Factors of the *Fusarium verticillioides*-maize environment modulating fumonisin production. *Crit Rev Microbiol.* 2010;36(3):221–31. doi: 10.3109/10408411003720209.
 85. Piombo E, Bosio P, Acquadro A, Abbruscato P, Spadaro D. Different phenotypes, similar genomes: three newly sequenced *Fusarium fujikuroi* strains induce different symptoms in rice depending on temperature. *Phytopathology.* 2020;110(3):656–65. doi: 10.1094/PHYTO-09-19-0359-R.
 86. Piombo E, Rosati M, Sanna M, Mezzalama M, Gullino ML, Spadaro D. Sequencing of non-virulent strains of *Fusarium fujikuroi* reveals genes putatively involved in bakanae disease of rice. *Fungal Genet Biol.* 2021;156:103622. doi: 10.1016/j.fgb.2021.103622.
 87. Ponce-García N, Ortíz-Islas S, García-Lara S, Serna-Saldiva SO. Physical and chemical parameters, *Fusarium verticillioides* growth and fumonisin production in kernels of nine maize genotypes. *J Cereal Sci.* 2020;96:103128. doi: 10.1016/j.jcs.2020.103128.
 88. Pramunadipita S, Widiastuti A, Wibowo A, Priyatmojo A. Rep-PCR analysis of *Fusarium proliferatum* causing sheath rot disease and its relationship to light, pH, temperature and rice varieties. *Arch Phytopathol Plant Protect.* 2022;55(8):973–90. doi: 10.1080/03235408.2022.2081484.
 89. Proctor RH, Van Hove F, Susca A, Stea G, Busman M, van der Lee T, Waalwijk C, Moretti A, Todd J, Ward TJ. Birth, death and horizontal transfer of the fumonisin biosynthetic gene cluster during the evolutionary diversification of *Fusarium*.

- Mol Microbiol. 2013;90(2):290–306. doi: 10.1111/mmi.12362.
90. Punja ZK. First report of *Fusarium proliferatum* causing crown and stem rot, and pith necrosis, in cannabis (*Cannabis sativa* L., marijuana) plants. Can J Plant Pathol. 2021;43:236–55. doi: 10.1080/07060661.2020.1793222.
 91. Qiu J, Lu Y, He D, Lee Y-W, Ji F, Xu J, Shi J. *Fusarium fujikuroi* species complex associated with rice, maize, and soybean from Jiangsu province, China: Phylogenetic, pathogenic, and toxigenic analysis. Plant Dis. 2020;104(8):2193–201. doi: 10.1094/PDIS-09-19-1909-RE.
 92. Rossi V, Scandolaro A, Battilani P. Effect of environmental conditions on spore production by *Fusarium verticillioides*, the causal agent of maize ear rot. Eur J Plant Pathol. 2009;123(2):159–69. doi: 10.1007/s10658-008-9351-9.
 93. Saleh AA, Esele JP, Logrieco A, Ritieni A, Leslie JF. *Fusarium verticillioides* from finger millet in Uganda. Food Addit Contam Part A. 2012;29(11):1762–69. doi: 10.1080/19440049.2012.712062.
 94. Salem NM, AlMomany AM, Tahat MM, Aldakil H. First report of *Fusarium verticillioides* causing banana fruit rot in Jordan. Plant Dis. 2020;104(12):3255. doi: 10.1094/PDIS-05-20-1116-PDN.
 95. Samuels GJ, Nirenberg HI, Seifert KA. Perithecial species of *Fusarium*. In: Summerell BA, Leslie JF, Backhouse D. et al. (eds.). *Fusarium*: Paul E. Nelson Memorial symposium. American Phytopathological Society. St. Paul MN. 2001. P. 1–11.
 96. Sandoval-Denis M, Swart WJ, Crous PW. New *Fusarium* species from the Kruger National Park, South Africa. MycoKeys. 2018;34:63–92. doi: 10.3897/mycokeys.34.25974.
 97. Sanna M, Martino I, Guarnaccia V, Mezzalama M. Diversity and pathogenicity of *Fusarium* species associated with stalk and crown rot in maize in Northern Italy. Plants. 2023;12(22):3857. doi: 10.3390/plants12223857.
 98. Scarpino V, Sulyok M, Krska R, Reyneri A, Blandino M. The role of nitrogen fertilization on the occurrence of regulated, modified and emerging mycotoxins and fungal metabolites in maize kernels. Toxins. 2022;14(7):448. doi: 10.3390/toxins14070448.
 99. Schulthess F, Cardwell KF, Gounou S. The effects of endophytic *Fusarium verticillioides* on infestation of two maize varieties by lepidopteran stemborers and coleopteran grain feeders. Phytopathology. 2002;92(2):120–128. doi: 10.1094/PHTO.2002.92.2.120.
 100. Seifert KA, Aoki T, Baayen RP, Brayford D, Burgess LW, Chulze S, Gams W, Geiser D, de Gruyter J, Leslie JF, Logrieco A, Marasas WFO, Nirenberg HI, O'Donnell K, Rheeder J, Samuels GJ, Summerell BA, Thrane U, Waalwijk C. The name *Fusarium moniliforme* should no longer be used. Mycol Res. 2003;107:643–644. doi: 10.1017/S095375620323820X.
 101. Sherif M, Kirsch N, Splivallo R, Pfohl K, Karlovsky P. The role of mycotoxins in interactions between *Fusarium graminearum* and *F. verticillioides* growing in saprophytic cultures and co-infecting maize plants. Toxins. 2023;15(9):575. doi: 10.3390/toxins15090575.
 102. Siciliano I, Amaral Carneiro A, Spadaro D, Garibaldi A, Gullino ML. Jasmonic acid, abscisic acid and salicylic acid are involved in the phytoalexin responses of rice to *Fusarium fujikuroi*, a high gibberellin producer pathogen. J Agr Food Chem. 2015;63(37):8134–42. doi: 10.1021/acs.jafc.5b03018.
 103. Singh R, Kumar P, Laha GS. Present status of bakanae of rice caused by *Fusarium fujikuroi* Nirenb. Ind Phytopathol. 2019;72:587–97. doi: 10.1007/s42360-019-00125-w.
 104. Steenkamp ET, Coutinho TA, Desjardins AE, Wingfield BD, Marasas WFO, Wingfield MJ. *Gibberella fujikuroi* mating population E is associated with maize and teosinte. Mol Plant Pathol. 2001;2(4):215–21. doi: 10.1046/j.1464-6722.2001.00072.x.
 105. Studt L, Troncoso C, Gong F, Hedden P, Toomajian C, Leslie JF, Humpf H-U, Rojas MC, Tudzynski B. Segregation of secondary metabolite biosynthesis in hybrids of *Fusarium fujikuroi* and *Fusarium proliferatum*. Fungal Genet Biol. 2012;49(7):567–77. doi: 10.1016/j.fgb.2012.05.005.
 106. Suga H, Arai M, Fukasawa E, Motohashi K, Nakagawa H, Tateishi H, Fuji S, Shimizu M, Hyakumachi M. Genetic differentiation associated with fumonisin and gibberellin production in Japanese *Fusarium fujikuroi*. Appl Environ Microbiol. 2019;85(1):e02414–18. doi: 10.1128/AEM.02414-18.
 107. Suga H, Kitajima M, Nagumo R, Tsukiboshi T, Uegaki R, Nakajima T, Kushihiro M, Nakagawa H, Shimizu M, Kageyama K, Hyakumachi M. A single nucleotide polymorphism in the translation elongation factor 1 α gene correlates with the ability to produce fumonisin in Japanese *Fusarium fujikuroi*. Fungal Biol. 2014;118(4):402–12. doi: 10.1016/j.funbio.2014.02.005.
 108. Sultana S, Bao W, Shimizu M, Kageyama K, Suga H. Frequency of three mutations in the fumonisin biosynthetic gene cluster of *Fusarium fu-*

- fukuroi* that are predicted to block fumonisin production. World Mycotoxin J. 2021;14:49–59. doi: 10.3920/WMJ2020.2572.
109. Sultana S, Suga H. Genetic background of variable fumonisin production in the *Fusarium fujikuroi* species complex. Rev Agricult Sci. 2021;9:43–55. doi: 10.7831/ras.9.0_43.
 110. Sunani SK, Bashyal BM, Kharayat BS, Prakash G, Krishnan SG, Aggarwal R. Identification of rice seed infection routes of *Fusarium fujikuroi* inciting bakanae disease of rice. J Plant Pathol. 2020;102(1):113–21. doi: 10.1007/s42161-019-00390-8.
 111. Szécsi Á, Szekeres Á, Bartók T, Oros G, Mesterházy Á. Fumonisin B1-4-producing capacity of hungarian *Fusarium verticillioides* isolates. World Mycotoxin J. 2010;3:67–76. doi: 10.3920/WMJ2009.1152.
 112. Terna TP, Mohamed Nor NMI, Zakaria L. Histopathology of corn plants infected by endophytic fungi. Biology. 2022;11(5):641. doi: 10.3390/biology11050641.
 113. Torres-Cruz TJ, Whitaker BK, Proctor RH, Broders K, Laraba I, Kim HS, Brown DW, O'Donnell K, Estrada-Rodríguez TL, Lee YH, Cheong K., Wallace EC, McGee CT, Kang S, Geiser DM. FUSARIUM-ID v.3.0: An updated, downloadable resource for *Fusarium* species identification. Plant Dis. 2022;106(6):1610–16. doi: 10.1094/PDIS-09-21-2105-SR.
 114. Triest D, Hendrickx M. Postharvest disease of banana caused by *Fusarium musae*: a public health concern? PLoS Pathog. 2016;12(11):e1005940. doi: 10.1371/journal.ppat.1005940.
 115. Van Hove F, Waalwijk C, Logrieco A, Munaut F, Moretti A. *Gibberella musae* (*Fusarium musae*) sp. nov., a recently discovered species from banana is sister to *F. verticillioides*. Mycologia. 2011;103(3):570–85. doi: 10.3852/10-038.
 116. Visentin I, Montis V, Döll K, Alabouvette C, Tamietti G, Karlovsky P, Cardinale F. Transcription of genes in the biosynthetic pathway for fumonisin mycotoxins is epigenetically and differentially regulated in the fungal maize pathogen *Fusarium verticillioides*. Eukar Cell. 2012;11:252–59. doi: 10.1128/EC.05159-11.
 117. Vismer HF, Shephard GS, van der Westhuizen L, Mngqawa P, Bushula-Njah V, Leslie JF. Mycotoxins produced by *Fusarium proliferatum* and *F. pseudonygamai* on maize, sorghum and pearl millet grains in vitro. Int J Food Microbiol. 2019;296:31–6. doi: 10.1016/j.ijfoodmicro.2019.02.016.
 118. Waalwijk C, Taga M, Zheng S-L, Proctor RH, Vaughan MM, O'Donnell K. Karyotype evolution in *Fusarium*. IMA Fungus 2018;9:13–26. doi: 10.5598/ima fungus.2018.09.01.02.
 119. Wang L, Ge S, Liang W, Liao W, Li W, Jiao G, Wei X, Shao G, Xie L, Sheng Z, Hu S, Tang S, Hu P. Genome-wide characterization reveals variation potentially involved in pathogenicity and mycotoxins biosynthesis of *Fusarium proliferatum* causing spikelet rot disease in rice. Toxins. 2022a;14(8):568. doi: 10.3390/toxins14080568.
 120. Wang L, Liu Q, Ge S, Liang W, Liao W, Li W, Jiao G, Wei X, Shao G, Xie L, Sheng Z, Hu S, Tang S, Hu P. Genomic footprints related with adaptation and fumonisins production in *Fusarium proliferatum*. Front Microbiol. 2022b;13:1004454. doi: 10.3389/fmicb.2022.1004454.
 121. Wang Y, Zhao W, Han S, Wang L, Chang X, Liu K, Quan Y, He K. Seven years of monitoring susceptibility to Cry1Ab and Cry1F in Asian corn borer. Toxins. 2023;15(2):137. doi: 10.3390/toxins15020137.
 122. Wangia-Dixon RN, Nishimwe K. Molecular toxicology and carcinogenesis of fumonisins: a review. J Environ Sci Health Pt C. 2021;39(1):44–67. doi: 10.1080/26896583.2020.1867449.
 123. Waśkiewicz A, Stępień Ł, Wilman K, Kachlicki P. Diversity of pea-associated *F. proliferatum* and *F. verticillioides* populations revealed by *FUM1* sequence analysis and fumonisin biosynthesis. Toxins. 2013;5(3):488–503. doi: 10.3390/toxins5030488.
 124. Wineland GO. An ascigerous stage and synonymy for *Fusarium moniliforme*. J Agric Res. 1924;28(9):909–22. <https://www.biodiversitylibrary.org/item/280950>.
 125. Xie L, Wu Y, Wang Y, Jiang Y, Yang B, Duan X, Li T. Fumonisin B1 induced aggressiveness and infection mechanism of *Fusarium proliferatum* on banana fruit. Environ Pollut. 2021;288:117793. doi: 10.1016/j.envpol.2021.117793.
 126. Xu JR, Leslie JF. A genetic map of *Gibberella fujikuroi* mating population A (*Fusarium moniliforme*). Genetics. 1996;143(1):175–189.
 127. Xu J-R, Yan K, Dickman MB, Leslie JF. Electrophoretic karyotypes distinguish the biological species of *Gibberella fujikuroi* (*Fusarium* section *Liseola*). Mol Plant-Microbe Interact. 1995;8:74–84. doi: 10.1094/MPMI-8-0074.
 128. Yan H, Zhou Z, Shim WB. Two regulators of G-protein signaling (RGS) proteins FlbA1 and FlbA2 differentially regulate fumonisin B1 biosynthesis in *Fusarium verticillioides*. Curr Genet. 2021; 67(2):305–15. doi: 10.1007/s00294-020-01140-5.
 129. Yang X, Zhao S, Liu B, Gao Y, Hu C, Li W, Yang Y, Li G, Wang L, et al. Bt maize can provide non-chemical pest control and enhance food safe-

- ty in China. *Plant Biotechnol J.* 2022; 21(2):391-404. doi: 10.1111/pbi.13960.
130. Yilmaz N, Sandoval-Denis M, Lombard L, Visagie CM, Wingfield BD, Crous PW. Redefining species limits in the *Fusarium fujikuroi* species complex. *Persoonia.* 2021;46:129-62. doi: 10.3767/persoonia.2021.46.05.
131. Yu S, Jia B, Liu N, Yu D, Zhang S, Wu A. Fumonisin B1 triggers carcinogenesis via HDAC/PI3K/Akt signalling pathway in human esophageal epithelial cells. *Sci Total Environ.* 2021;787:147405. doi: 10.1016/j.scitotenv.2021.147405.
132. Yu W-Y, LIN M, Yan H-J, Wang J, Zhang S, Lu G, Wang Z, Shim W-B. The peroxisomal matrix shuttling receptor Pex5 plays a role in FB1 production and virulence in *Fusarium verticillioides*. *J Integrat Agricult.* 2022;21(10):2957-72. doi: 10.1016/j.jia.2022.07.044.
133. Yurchenko EG, Savchuk NV, Porotikova EV, Vinogradova SV. First report of grapevine (*Vitis* sp.) cluster blight caused by *Fusarium proliferatum* in Russia. *Plant Dis.* 2020;104:991 doi: 10.1094/PDIS-05-19-0938-PDN.
134. Zhao L, Wei X, Zheng T, Gou Y-N, Wang J, Deng J-X, Li M-J. Evaluation of pathogenic *Fusarium* spp. associated with soybean seed (*Glycine max*) in Hubei Province, China. *Plant Dis.* 2022;106(12):3178-86. doi: 10.1094/pdis-12-21-2793-re.
135. Zhou Z, Yan H, Kim MS, Shim WB. Distinct function of mediator subunits in fungal development, stress response, and secondary metabolism in maize pathogen *Fusarium verticillioides*. *Phytopathology.* 2022;112(8):1730-38. doi: 10.1094/PHYTO-12-21-0495-R.
136. Zhu Y, Abdelraheem A, Sanogo S, Wedegaertner T, Nichols R, Zhang JF. First report of cotton (*Gossypium*) wilt caused by *Fusarium proliferatum* in New Mexico, U.S.A. *Plant Dis.* 2019;103(10):2679. doi: 10.1094/PDIS-04-19-0713-PDN.
137. Zidan L, Jawdat D, Naffaa W. Morphology, pathogenicity, and molecular identification of some *Fusarium* species within the *Gibberella fujikuroi* species complex from wheat in Syria. *Curr Res Environ Appl Mycol (J Fungal Biol).* 2020;10(1):156-66. doi: 10.5943/cream/10/1/16.



РАСПРОСТРАНЕННЫЕ ФИТОПАТОГЕНЫ ИЗ КОМПЛЕКСА ВИДОВ *FUSARIUM FUJIKUROI*. ЧАСТЬ 2. ПОРАЖАЕМЫЕ РАСТЕНИЯ, МИКОТОКСИНЫ, ПОТЕНЦИАЛ В КАЧЕСТВЕ ВОЗБУДИТЕЛЕЙ МИКОЗОВ ЧЕЛОВЕКА

Г.Д. Соколова¹, Н.И. Будынков^{1*}, Е.Е. Целипанова^{2**}

¹Всероссийский научно-исследовательский институт фитопатологии, Большие Вяземы, Россия;

²Московский областной научно-исследовательский клинический институт им. М.Ф. Владимирского, Москва, Россия

Эл. почта: * oranzar@yandex.ru; ** elena-tselip@yandex.ru

Статья поступила в редакцию 23.06.2024; принята к публикации 30.08.2024

В обзоре продолжено рассмотрение патогенных и токсиногенных свойств гетероталлических видов, входящих в комплекс *Fusarium fujikuroi* (FFSC, комплекс FFS), а именно *F. subglutinans*, *F. circinatum*, *F. sacchari*, *F. thapsinum* и *F. nygamai*. В дополнение к данным о видовом разнообразии поражаемых растений и способности к образованию фумонизинов в обзор включены сведения о менее изученных метаболитах грибов из комплекса FFS с потенциальной токсичностью для теплокровных, таких как монилиформин, производные циклогексадепептидов (боверинин и энниатин), фузариевая кислота, фузаринин и фузапролиферин. Обращено внимание на случаи микозов у людей, когда возбудителями могут выступать представители FFSC.

Ключевые слова: комплекс видов *Fusarium fujikuroi*, фитопатогены, микотоксины, микозы человека.

COMMON PHYTOPATHOGENS FROM THE *FUSARIUM FUJIKUROI* SPECIES COMPLEX. PART 2. AFFECTED PLANTS AND MYCOTOXINS AND THEIR POTENTIAL AS AGENTS OF HUMAN MYCOSES

G.D. Sokolova¹, N.I. Budynkov^{1*}, E.E. Tselipanova^{2**}

¹All-Russian Institute of Phytopathology, Bolshiye Vyazemy, Russia;

²Moscow Regional Research and Clinical Institute, Moscow, Russia

Email: * oranzar@yandex.ru; ** elena-tselip@yandex.ru

The review continues considering the pathogenic properties of heterothallic species included in the *Fusarium fujikuroi* complex (FFSC) with emphasis on the species *F. subglutinans*, *F. circinatum*, *F. sacchari*, *F. thapsinum* and *F. nygamai*. In addition to data on the species diversity of affected plants and the ability to form fumonisins, the review includes information on less studied fungal metabolites from the FFS complex with potential toxicity to warm-blooded animals, such as moniliformin, cyclohexadepепptide derivatives (beauvericin and enniatins), fusaric acid, fusarins and fusaproliferin. Attention is drawn to cases of mycoses in humans, when the causative agents may be representatives of FFSC.

Keywords: *Fusarium fujikuroi* species complex, phytopathogens, mycotoxins, emerging mycotoxins, agents of human mycosis.

Введение

Комплекс видов *F. fujikuroi* (*F. fujikuroi* species complex, FFSC, или, по названию половой стадии, *Gibberella fujikuroi* species complex, GFSC) включает более 80 филогенетических видов [58], и их список продолжает увеличиваться. Основной путь размножения грибов этой группы – бесполой. Наличие половой стадии обнаружено у 11 гетероталлических видов (спаривающихся популяций, mating population, MP) [77]. Среди них *F. verticillioides*, *F. fujikuroi* и *F. proliferatum*, которым был посвящен предыдущий

обзор. Цель данного обзора состоит в обобщении информации о гетероталлических видах *F. subglutinans*, *F. circinatum* (американская клада), *F. sacchari* (азиатская клада), *F. thapsinum* и *F. nygamai* (африканская клада), являющихся членами FFSC.

F. subglutinans

F. subglutinans (Wollenw. & Reinking) Nelson, Toussoun, Marasas – один из распространенных фитопатогенов, который может поражать корни, стебель и початки кукурузы. Проведенный в 2002 году [105]

филогенетический анализ коллекции, включающей изоляты *F. subglutinans* из разных стран, выявил, что они подразделяются на две группы. В 2011 году [101] группа 1 была выделена в новый филогенетический вид – *F. temperatum* sp. nov. (*F. temperatum* Scaufl., Munaut). Соотношение изолятов *F. subglutinans* и *F. temperatum* на кукурузе различается в зависимости от региона выращивания. Так, в некоторых европейских странах (Бельгия, Польша, Германия) преобладает *F. temperatum* [63, 92, 100, 106]. Изоляты *F. temperatum* из Германии при инокуляции початков кукурузы проявляли более высокую агрессивность, чем изоляты *Fusarium verticilloides* и *F. subglutinans*. При этом все изоляты *F. temperatum* и *F. subglutinans* были патогенными для пшеницы и показали симптомы поражения колосьев от умеренной до серьезной степени тяжести [93]. Кроме кукурузы *F. temperatum* был обнаружен в семенах сорго в Сербии [70].

Относительно способности этих видов к образованию фумонизинов (FB) литературные сведения противоречивы. Например, по оценке 13 изолятов *F. subglutinans* и 12 изолятов *F. temperatum* из Аргентины был сделан вывод, что эти виды не могут биосинтезировать фумонизины из-за отсутствия необходимых генов для биосинтеза [51]. Однако ранее [49] на примере двух изолятов *F. temperatum* было показано, что представители этого вида способны продуцировать FB1, количество которого зависело от температуры, активности воды (aw), времени инкубации и взаимного влияния других образуемых грибом метаболитов, таких как фузапролиферин, монилиформин и боверидин. Могли продуцировать FB1 изоляты из Бельгии [101]. По сообщениям из Китая, тестируемые изоляты *F. temperatum* биосинтезировали фумонизины, причем со значительным преобладанием FB2 над FB1 [127]. Изоляты могли инфицировать пшеницу, но были более патогенными по отношению к кукурузе [127]. Корейские исследователи сообщали, что концентрация фумонизинов в стеблях кукурузы, инфицированных *F. temperatum*, была выше, чем в стеблях, инфицированных *F. subglutinans* [115]. В лабораторных условиях между этими филогенетически близкими видами могут наблюдаться перекрестные скрещивания [52, 70].

F. circinatum

Представитель комплекса FFSC, первоначально обозначаемый как *F. subglutinans* f. sp. *pini*, был обнаружен среди фитопатогенов, вызывающих смоляной рак разных видов сосны (pine pitch canker, PPC). После проведения тестов на спаривание патоген выделили в отдельный вид *F. circinatum* (Nirenberg, O'Donnell) emend. Britz, Coutinho, Wingfield, Marasas (MP H) [15, 16, 83]. В лабораторных условиях некоторые изоляты *F. circinatum* могли скрещиваться с изолятами *F.*

subglutinans [36, 47, 133], а также с изолятами *F. temperatum* [35].

F. circinatum может поражать растения сосны на всех стадиях жизни. Серьезность заболевания варьирует в зависимости от уровня инфекционной нагрузки, степени восприимчивости хозяина и условий окружающей среды [113, 131]. Поражение семян сосны приводит к замедлению роста, увяданию и гибели. Однако отмечены случаи, когда патоген эндофитно колонизировал развивающееся растение без визуальных признаков поражения. Например, в экспериментальных условиях ухудшение состояния корней сосны *Pinus radiata* наблюдалось лишь по истечении не менее 52 недель, когда у растений проявились уже надземные симптомы [114]. Бессимптомная колонизация семян сосны не позволяет визуально выявить зараженные растения в посадочном материале и исключить занесение патогена на новые территории. Перемещение зараженных семян или саженцев сосны по странам и континентам является одной из причин глобального распространения патогена. В европейских странах фитопатоген внесен в список карантинных организмов. Торговля потенциально зараженным материалом, таким как черенки, саженцы или семена сосны, ограничена. Проводятся международные совместные исследования по оценке эффективности разных молекулярных методов с целью создания стандартных диагностических протоколов, пригодных для целей скрининга *F. circinatum* и согласованного их использования [37, 62, 122].

Следует отметить, что в качестве растений-хозяев для *F. circinatum* могут служить также травянистые растения [22, 111]. Как было показано, один и тот же изолят гриба мог вести себя в травах как эндофит, а в отношении растений сосны выступал в качестве патогена [60]. В связи с этим фитосанитарная практика борьбы с *F. circinatum* должна учитывать, что важным источником инокулюма для сосновых лесов, питомников и ландшафтных насаждений могут выступать травы [61]. Из сельскохозяйственных культур *F. circinatum* может эндогенно колонизировать кукурузу [112].

F. sacchari

Патоген сахарного тростника (*Saccharum officinarum* L.), идентифицированный в 1913 году как *Cephalosporium sacchari*, в 1971 году был отнесен к *F. sacchari* (E.J. Butler) W. Gams. Половая стадия, первоначально описанная как *G. fujikutoi* var. *subglutinans*, или *G. fujikutoi* MP B, впоследствии была обозначена как *G. sacchari* [68]. В зависимости от восприимчивости сорта и климатических условий поражение фитопатогеном может проявляться в виде увядания растений, поражения стебля и листьев, а также в форме деформирования и отмирания верхушки растения – болезнь Покка Боенг (Pokkah Boeng) [11, 28, 33, 125].

Что касается других видов растений, то изоляты *F. sacchari* могут угнетать прорастание, вести себя как эндофиты или слабые паразиты по отношению к дикому рису или его культивируемым сортам, а также вызывать корневые и прикорневые поражения кукурузы и сорго [91]. Китайские фитопатологи сообщали об обнаружении *F. sacchari* в составе патогенов, вызывающих фузариозы початков кукурузы [38], а также колосьев пшеницы [126]. Имеются сведения о периодическом выделении изолятов *F. sacchari* среди патогенов сорго в Таиланде [76]. Сообщалось об обнаружении *F. sacchari* среди возбудителей фузариоза листьев бананов в Китае [29], а также о выделении *F. sacchari* из подгнивших плодов бананов, прибывших в Италию из Коста Рики [99].

F. thapsinum* и *F. nygamai

Несколько видов, относящихся к FFS комплексу, были впервые обнаружены среди патогенов сорго (*Sorghum bicolor* (L.) Moench), в том числе *F. nygamai* Burgess, Trimboli и *F. thapsinum* Klittich, Leslie, Nelson, Marasas. Попутно отметим, что в 2001 году появилось сообщение о выявлении на сорго еще одного вида – *F. andiyazi*, половую стадию которого не удалось получить в лабораторных условиях, несмотря на то, что изоляты обладали типами спаривания MAT-1 и MAT-2 [74, 90]. С открытием *F. andiyazi* этот вид стали идентифицировать наряду с *F. thapsinum* и *F. nygamai*. По степени патогенности в тестах на проростках сорго виды располагались в ряд: *F. thapsinum* > *F. andiyazi* > *F. nygamai* [69]. При этом высокие уровни фумонизинов продуцировали только изоляты *F. nygamai* [69]. Корейские фитопатологи сообщали о *F. thapsinum* и *F. proliferatum* как наиболее вирулентных из встречающихся на сорго видах *Fusarium* [26]. Одна-

ко по сведениям из Буркина-Фасо *F. thapsinum* может вести себя как эндофит на сорго [118].

Появились сведения об обнаружении видов *F. thapsinum*, *F. nygamai* и *F. andiyazi* в патоккомплексах других сельскохозяйственных культур, таких как кукуруза [71, 104, 117, 129], рис [8, 42, 73], пшеница [134], соя [89], фасоль [123], сахарная свекла [116], сахарный тростник [10, 11]. Заметим, что по данным из Уганды изоляты *F. andiyazi*, выделенные из хранившегося зерна кукурузы, обладали способностью продуцировать фумонизины [129].

Разнообразие вторичных метаболитов, продуцируемых представителями FFSC, с потенциальной токсичностью для теплокровных

Кроме фумонизинов – признанных микотоксинов, содержание которых регламентируется в продовольственном и фуражном зерне кукурузы («regulated mycotoxins»), представители FFSC могут продуцировать широкий набор других вторичных метаболитов с потенциальной токсичностью для потребителей сельскохозяйственной продукции. Из-за недостаточности накопленных данных для обоснования необходимости их контроля такие метаболиты обозначаются в литературе как «emerging mycotoxins» – эмерджентные микотоксины [65], а иногда как нерегулируемые микотоксины (unregulated mycotoxins). Наиболее известны из них монилиформин (MON), фузариевая кислота (fusaric acid, FA), фузарины (FUS), фузапролиферин (FUP), а также производные циклогексадепептидов – бовециин (beauvericin, BEA) и энниатины (enniatin, EN) [65]. Как видно из табл. 1, большинство представителей FFSC способно продуцировать указанные мета-

Табл. 1

Регламентируемые (фумонизины) и потенциальные (эмерджентные) микотоксины, продуцируемые представителями FFSC

Виды грибов	Фумонизины и потенциальные микотоксины*						Литература
	FB	BEA (ENN)	MON	FA	FUS	FUP	
<i>F. verticillioides</i>	+		+	+	+		[17, 18, 80]
<i>F. musae</i>				+			[102]
<i>F. sacchari</i>		+		+			[54, 86]
<i>F. fujikuroi</i>	+	+	+	+	+		[80, 81, 82, 107]
<i>F. proliferatum</i>	+	+	+	+		+	[7, 23, 80, 86, 132]
<i>F. subglutinans</i>		+	+	+		+	[34, 48, 102, 106]
<i>F. temperatum</i>	+	+	+	+		+	[49, 50, 51, 106, 115, 127, 128]
<i>F. thapsinum</i>			+	+	+		[69, 90]
<i>F. andiyazi</i>	+			+	+		[90, 129]
<i>F. nygamai</i>	+	+		+			[21, 69, 72, 97]
<i>F. circinatum</i>		+		+		+	[45, 78, 94]

* FB – фумонизины типа В; BEA, ENN – бовециин, энниатины; MON – монилиформин; FA – фузариевая кислота; FUS – фузарины; FUP – фузапролиферин.

Случаи микозов человека, вызываемых представителями FFSC

Представитель FFSC	Заболевание			
	Кератит	Онихомикоз	Инвазивный микоз	Другие
<i>F. verticillioides</i>			[27, 44, 103]	[13, 53]
<i>F. musae</i>			[124]	[43]
<i>F. sacchari</i>	[9, 24]	[56]	[55]	
<i>F. fujikuroi</i>				[3, 121]
<i>F. proliferatum</i>	[109]	[14, 57, 84, 85]	[1, 31, 32, 98, 110]	[59, 75, 88, 96, 108]
<i>F. subglutinans</i>				[20, 25]
<i>F. temperatum</i>	[4]			
<i>F. thapsinum</i>				[6]
<i>F. andiyazi</i>			[66]	
<i>F. nygamai</i>			[67]	

болиты. В связи с этим зерно, зараженное патогенами данного комплекса, кроме фумонизинов может содержать еще несколько вероятных микотоксинов [12, 64, 80]. Распространенность, частота встречаемости, концентрация в продуктах питания и кормах для животных, биологическая активность и токсикологический потенциал эмерджентных микотоксинов и их смесей с регулируемые микотоксинами нуждаются в дальнейших исследованиях [39–41, 46].

Грибы рода *Fusarium* относятся к универсальным (versatile, trans-kingdom) патогенам, способным колонизировать не только различные виды растений, но также поражать представителей других царств живой природы, в частности животных, в том числе человека [2, 95, 119]. Изоляты из комплекса FFS входят в число часто встречающихся этиологических агентов фузариозов человека, особенно среди сельскохозяйственных рабочих в регионах с тропическим и субтропическим климатом [30, 79, 120]. У иммунокомпетентных пациентов поражение может затрагивать глаза, кожные покровы, ногти. Инфицирование пациентов с нарушенным или ослабленным иммунитетом часто приводит к инвазивным и диссеминированным микозам, терапия которых осложняется устойчивостью патогенов к большинству противогрибковых препаратов. Успех излечения в значительной степени зависит от корректной идентификации выделенного у пациента изолята патогена и от определения степени его чувствительности к имеющимся противогрибковым препаратам [5, 87]. В табл. 2 приведены литературные данные о случаях фузариозов, вызванных разными видами грибов из комплекса FFS.

Заключение

Широкие адаптационные возможности микромицетов из комплекса FFS позволяют им обитать, размножаться и распространяться на различных субстратах, подстраивая свой метаболизм к абиотическим факторам окружающей среды, а также обеспечивая взаимодействие с биотическими факторами. Большие площади сельскохозяйственных земель, занятых обычно монокультурой, способствуют распространению фитопатогенов, которые могут успешно колонизировать данную культуру в складывающихся погодно-климатических условиях. Вредоносность представителей FFSC связана не только со снижением урожайности, но также с угрозой загрязнения собранного урожая микотоксинами. Традиционно проблемами фитосанитарного мониторинга и контроля растений занимаются фитопатологи и специалисты по защите растений. Однако в последние годы внимание к фитопатогенам возросло со стороны медицинских микологов, идентифицирующих данные виды грибов среди этиологических агентов инвазивных фузариозов с высоким риском летальности у людей с ослабленным иммунитетом. В октябре 2022 года Всемирная организация здравоохранения [19, 130] впервые опубликовала список из 19 приоритетных грибковых патогенов. Из трех категорий грибов – критического, высокого и среднего приоритета – *Fusarium* spp. вошли в группу высокого приоритета. Список составлен с целью сосредоточить внимание специалистов разного профиля на основных грибковых патогенах, вызывающих инвазивные заболевания, и стимулировать дальнейшие исследования по диагностике, фармацевтике и лекарственной резистентности патогенов.

Литература

Список русскоязычной литературы

1. Батманова НА, Багирова НС, Григорьевская ЗВ, Валиев ТТ, Бельшева ТС, Киргизов КИ, Варфоломеева СР. Успешная диагностика и лечение фузариоза у больной острым лейкозом. Гематология и трансфузиология. 2022;67(1):139-49. doi: 10.35754/0234-5730-2022-67-1-139-149.
2. Соколова ГД, Будынков НИ, Целипанова ЕЕ, Глинушкин АП. Разнообразие видов в комплексе *Fusarium solani* (*Neocosmospora*) и их патогенность для растений и человека. Микология и фитопатология. 2022;56(1):3–16.

Общий список литературы/Reference List

1. Batmanova NA, Bagirova NS, Grigorievskaya ZV, Valiev TT, Belysheva TS, Kirgizov KI, Varfolomeeva SR. [Successful diagnosis and treatment of fusariosis in patient with acute leukemia]. Gematologiya i Transfuziologiya. 2022;67(1):139-49. doi: 10.35754/0234-5730-2022-67-1-139-149. (In Russ.)
2. Sokolova GD, Budynkov NI, Tselipanova EE, Glinushkin AP. Species diversity in the *Fusarium solani* (*Neocosmospora*) complex and their pathogenicity for plants and humans. Doklady Biological Sciences. 2022;507(1):416-27. doi: 10.1134/s0012496622060217.
3. Aggarwal A, DelPilar-Morales E. Pelvic abscess by *Fusarium fujikuroi* in an immunocompetent woman. Infect Dis Clin Pract. 2021;29(6):e347–e351. doi: 10.1186/s12879-014-0588-y.
4. Al-Hatmi AMS, Bonifaz A, de Hoog GS, Vazquez-Maya L, Garcia-Carmona K, Jacques F, Meis JF, van Diepeningenn AD. Keratitis by *Fusarium temperatum*, a novel opportunist. BMC Infect Dis. 2014;14:588. doi: 10.1186/s12879-014-0588-y.
5. Al-Hatmi AMS, Van Diepeningen AD, Curfs-Breuker I, de Hoog GS, Meis JF. Specific antifungal susceptibility profiles of opportunists in the *Fusarium fujikuroi* complex. J Antimicrob Chemother. 2015;70(4):1068-71. doi: 10.1093/jac/dku505.
6. Azor M, Gené J, Cano J, Sutton DA, Fothergill AW, Rinaldi MG, Guarro J. In vitro antifungal susceptibility and molecular characterization of clinical isolates of *Fusarium verticillioides* (*F. moniliforme*) and *Fusarium thapsinum*. Antimicrob Agents Chemother. 2008; 52(6):2228-31. doi: 10.1128/aac.00176-08.
7. Bacon CW, Porter JK, Norred WP, Leslie JF. Production of fusaric acid by *Fusarium* species. Appl Environ Microbiol. 1996;62(11):4039-43. doi: 10.1128/aem.62.11.4039-4043.1996.
8. Balmas V, Corda P, Marcello A, Bottalico A. *Fusarium nygamai* associated with *Fusarium* foot rot of rice in Sardinia. Plant Dis. 2000;84(7):807. doi: 10.1094/PDIS.2000.84.7.807B.
9. Bansal Y, Chander J, Kaistha N, Singla N, Sood S, van Diepeningen AD. *Fusarium sacchari*, a cause of mycotic keratitis among sugarcane farmers – a series of four cases from North India. Mycoses. 2016;59(11):705-9.
10. Bao Y, Pan K, Khan MT, Chen B, Zhang M. High-quality genome sequence resource for *Fusarium andiyazi* causing Pokkah Boeng disease of sugarcane in China. Mol Plant-Microbe Interact. 2021;34(8):973-6.
11. Bao Y, Xu Y, Wang S, Yao Z, Rao GP, Zhang M. First report of *Fusarium sacchari* that causes sugarcane wilt disease in China. Plant Dis. 2020;104(8):2289.
12. Bertuzzi T, Giorni P, Rastelli S. Co-occurrence of moniliformin and regulated *Fusarium* toxins in maize and wheat grown in Italy. Molecules. 2020;25(10):2440. doi: 10.3390/molecules25102440.
13. Bonifaz A, Saldaña M, Araiza J, Mercadillo P, Tirado-Sánchez A. Two simultaneous mycetomas caused by *Fusarium verticillioides* and *Madurella mycetomatis*. Revista do Instituto de Medicina Tropical de São Paulo. 2017;59:e55. doi: 10.1590/s1678-9946201759055.
14. Brasch J, Shimanovich I. Persistent fingernail onychomycosis caused by *Fusarium proliferatum* in a healthy woman. Mycoses. 2011;55(1):86-9.
15. Britz H, Coutinho TA, Wingfield MJ, Marasas WFO, Gordon TR, Leslie JF. *Fusarium subglutinans* f. sp. *pini* represents a distinct mating population in the *Gibberella fujikuroi* species complex. Appl Environ Microbiol. 1999;65(3):1198-201.
16. Britz H, Coutinho TA, Wingfield MJ, Marasas WFO. Validation of the description of *Gibberella circinata* and morphological differentiation of the anamorph *Fusarium circinatum*. Sydowia. 2002;54:9-22.
17. Brown DW, Butchko RA, Busman M, Proctor RH. Identification of gene clusters associated with fusaric acid, fusarin, and perithecial pigment production in *Fusarium verticillioides*. Funct Genet Biol. 2012;49(7):521-32. doi: 10.1016/j.fgb.2012.05.010.
18. Brown DW, Lee SH, Kim LH, Ryu JG, Lee S, Seo Y, Kim YH, Busman M, Yun SH, Proctor RH, Lee T. Identification of a 12-gene fusaric acid biosyn-

- thetic gene cluster in *Fusarium* species through comparative and functional genomics. *Mol Plant Microbe Interact.* 2015;28(3):319-32. doi: 10.1094/MPMI-09-14-0264-R.
19. Burki T. WHO publish fungal priority pathogens list. *Lancet Microbe* 2023;4(2):E74. doi: 10.1016/S2666-5247(23)00003-4.
 20. Campos-Macías P, Arenas-Guzmán R, Hernández-Hernández F. *Fusarium subglutinans*: A new eumycetoma agent. *Med Mycol Case Rep.* 2013; 2:128-31. doi: 10.1016/j.mmcr.2013.06.004.
 21. Capasso R, Evidente A, Cutignano A, Vurro M, Zonno MC, Bottalico A. Fusaric and 9,10-dehydrofusaric acids and their methyl esters from *Fusarium nygamai*. *Phytochemistry.* 1996;41(4):1035-39. doi: 10.1016/0031-9422(95)00716-4.
 22. Carter JW, Gordon TR. Infection of the native California grass, *Bromus carinatus*, by *Fusarium circinatum*, the cause of pitch canker in pines. *Plant Dis.* 2020;104(1):194-7. doi: 10.1094/PDIS-04-19-0800-RE.
 23. Ceranic A, Svoboda T, Berthiller F, Sulyok M, Samson JM, Güldener U, Schuhmacher R, Adam G. Identification and functional characterization of the gene cluster responsible for fusaproliferin biosynthesis in *Fusarium proliferatum*. *Toxins.* 2021;13(7):468. doi: 10.3390/toxins13070468.
 24. Chander J, Singla N, Gulati N, Sood S. *Fusarium sacchari*: A cause of exogenous fungal endophthalmitis: First case report and review of literature. *Mycopathologia.* 2010;171(6):431-4. doi: 10.1007/s11046-010-9374-6.
 25. Chen QX, Li CX, Huang WM, Shi JQ, Li SF. Cutaneous hyalohyphomycosis caused by *Fusarium subglutinans*. *Eur J Dermatol.* 2010;20(4):526-7. doi: 10.1684/ejd.2010.0982.
 26. Choi J-H, Nah J-Y, Jin H-S, Lim S-B, Paek J-S, Lee MJ, Jang JY, Lee T, Hong SK, Choi H-W, Kim J. Occurrence of *Fusarium* species in Korean sorghum grains. *Res Plant Dis.* 2019;25(4):213-9. doi: 10.5423/RPD.2019.25.4.213.
 27. Cocchi S, Codeluppi M, Venturelli C, Bedini A, Grottola A, Gennari W, Cavrini F, Benedetto FD, De Ruvo N, Rumpianesi F, Gerunda GE, Guaraldi G. *Fusarium verticillioides* fungemia in a liver transplantation patient: successful treatment with voriconazole. *Diagn Microbiol Infect. Dis.* 2011;71(4):438-41. doi: 10.1016/j.diagmicrobio.2011.08.024.
 28. Costa MM, Melo MP, Guimarães EA, Veiga CMO, Sandin FC, Moreira GM, Costa SS, Pfenning LH. Identification and pathogenicity of *Fusarium* species associated with pokkah boeng of sugarcane in Brazil. *Plant Pathol.* 2019;68(7):1350-60. doi: 10.1111/ppa.13053.
 29. Cui Y, Wu B, Peng A, Song X, Chen X. The genome of banana leaf blight pathogen *Fusarium sacchari* str. FS66 harbors widespread gene transfer from *Fusarium oxysporum*. *Front Plant Sci.* 2021;12:629859. doi: 10.3389/fpls.2021.629859.
 30. Dalyan Cilo B, Al-Hatmi AMS, Seyedmousavi S, Rijs AJMM, Verweij PE, Ener B, de Hoog GS, van Diepeningen AD. Emergence of fusarioses in a university hospital in Turkey during a 20-year period. *Eur J Clin Microbiol Infect Dis.* 2015;34:1683-91. doi: 10.1007/s10096-015-2405-y.
 31. Dananché C, Cassier P, Sautour M, Gautheron N, Wegrzyn J, Perraud M, Bienvenu A-L, Nicolle M-C, Boibieux A, Vanhems P. Fungaemia caused by *Fusarium proliferatum* in a 5 patient without definite immunodeficiency. *Mycopathologia.* 2015;179(1-2):135-40. doi: 10.1007/s11046-014-9817-6.
 32. Darazam IA, Sharifi G, Jamali E, Khodavaisy S, Gharehbagh FJ, Hakamifard A. Meningoencephalitis caused by *Fusarium proliferatum*: an unusual case. *Infection.* 2022;50(4):1023-7. doi: 10.1007/s15010-022-01761-7.
 33. Dela Cueva F, De Torres R, de Castro A, Mendoza J, Balendres MA. Susceptibility of sugarcane to red rot caused by two *Fusarium* species and its impact on stalk sugar level. *J Plant Pathol.* 2019;101:639-46. doi: 10.1007/s42161-019-00253-2.
 34. Desjardins AE, Maragos CM, Proctor RH. Maize ear rot and moniliformin contamination by cryptic species of *Fusarium subglutinans*. *J Agr Food Chem.* 2006;54(19):7383-90. doi: 10.1021/jf0612272.
 35. De Vos L, Steenkamp ET, Martin SH, Santana QC, Fourie G, van der Merwe NA, Wingfield MJ, Wingfield BD. Genome-wide macrosynteny among *Fusarium* species in the *Gibberella fujikuroi* complex revealed by amplified fragment length polymorphisms. *PLoS ONE.* 2014;9(12):e114682. doi: 10.1371/journal.pone.0114682.
 36. De Vos L, van der Nest MA, van der Merwe NA, Myburg AA, Wingfield MJ, Wingfield BD. Genetic analysis of growth, morphology and pathogenicity in the F1 progeny of an interspecific cross between *Fusarium circinatum* and *Fusarium subglutinans*. *Fungal Biology.* 2011;115(9):902-8. doi: 10.1016/j.funbio.2011.07.003.
 37. Drenkhan R, Ganley B, Martín-García J, Vahalík P, Adamson K. et al. Global geographic distribution and host range of *Fusarium circinatum*, the causal agent of pine pitch canker. *Forests.* 2020;11(7):724. doi: 10.3390/f11070724.
 38. Duan C, Du Q, Tang ZL, Li SC, Wang BB. First report of maize ear rot caused by *Fusarium*

- sacchari* in China. *Plant Dis.* 2019;103(10):2674. doi: 10.1094/pdis-04-19-0829-pdn.
39. EFSA. Scientific opinion on the risks to human and animal health related to the presence of beauvericin and enniatins in food and feed. *EFSA J.* 2014;12(8):3802. doi: 10.2903/j.efsa.2014.3802.
 40. EFSA. In vivo toxicity and genotoxicity of beauvericin and enniatins. Combined approach to study in vivo toxicity and genotoxicity of mycotoxins beauvericin (BEA) and enniatin B (ENNB). EFSA Supporting publication 2018:EN-1406. doi: 10.2903/sp.efsa.2018.EN-1406.
 41. EFSA. Risks to human and animal health related to the presence of moniliformin in food and feed. *EFSA J.* 2018a;16(3):5082. doi: 10.2903/j.efsa.2018.5082.
 42. Egerci Y, Teksür PK, Morca AU. Identification of *Fusarium andiyazi* associated with the bakanae disease of rice in Turkey. *Curr Microbiol.* 2022;79(10):291. doi: 10.1007/s00284-022-02962-x.
 43. Esposto MC, Prigitano A, Tortorano AM. *Fusarium musae* as cause of superficial and deep-seated human infections. *J Mycol Méd.* 2016;26(4):403-5. doi: 10.1016/j.mycmed.2016.02.021.
 44. Fanci R, Pini G, Bartolesi AM, Pecile P. Refractory disseminated fusariosis by *Fusarium verticillioides* in a patient with acute myeloid leukaemia relapsed after allogeneic hematopoietic stem cell transplantation: a case report and literature review. *Rev Iberoam Micol.* 2013;30:51-3. doi: 10.1016/j.riam.2012.05.003.
 45. Fotso J, Leslie JF, Smith JS. Production of beauvericin, moniliformin, fusaproliferin, and fumonisins B1, B2, and B3 by fifteen ex-type strains of *Fusarium* species. *Appl Environ Microbiol.* 2002;68(10):5195-97. doi: 10.1128/AEM.68.10.5195-5197.2002.
 46. Frey J-M, Alassane-Kpembi I, Oswald I, Cottrill B, Van Egmond H. A review on combined effects of moniliformin and co-occurring *Fusarium* toxins in farm animals. *World Mycotoxin J.* 2019;12(3):281-91. doi: 10.3920/WMJ2018.2405.
 47. Friel CJ, Desjardins AE, Kirkpatrick SC, Gordon TR. Evidence for recombination and segregation of pathogenicity to pine in a hybrid cross between *Gibberella circinata* and *G. subglutinans*. *Mycol Res.* 2007;111(7):827-31. doi: 10.1016/j.mycres.2007.05.004.
 48. Fumero MV, Reynoso MM, Chulze S. *Fusarium temperatum* and *Fusarium subglutinans* isolated from maize in Argentina. *Int J Food Microbiol.* 2015;199:86-92. doi: 10.1016/j.ijfoodmicro.2015.01.011.
 49. Fumero MV, Sulyok M, Chulze S. Ecophysiology of *Fusarium temperatum* isolated from maize in Argentina. *Food Addit Contam. Part A.* 2016;33(1):147-56. doi: 10.1080/19440049.2015.1107917.
 50. Fumero MV, Sulyok M, Ramirez ML, Leslie JF, Chulze SN. Effects of water activity and temperature on fusaric and fusarinolic acid production by *Fusarium temperatum*. *Food Control.* 2020;114:107263. doi: 10.1016/j.foodcont.2020.107263.
 51. Fumero MV, Villani A, Susca A, Haidukowski M, Cimmarusti MT, Toomajian C, Leslie JF, Chulze SN, Moretti A. Fumonisin and beauvericin chemotypes and genotypes of the sister species *Fusarium subglutinans* and *Fusarium temperatum*. *Appl Environ Microbiol.* 2020;86(13):e00133-20. doi: 10.1128/AEM.00133-20.
 52. Fumero MV, Yue W, Chiotta ML, Chulze SN, Leslie JF, Toomajian C. Divergence and gene flow between *Fusarium subglutinans* and *F. temperatum* isolated from maize in Argentina. *Phytopathology.* 2021;111(1):170-83. doi: 10.1094/PHYTO-09-20-0434-FI.
 53. Georgiadou SP, Velegaki A, Arabatzis M, Neonakis I, Chatzipanagiotou S, Dalekos GN, Petinaki E. Cluster of *Fusarium verticillioides* bloodstream infections among immunocompetent patients in an internal medicine department after reconstruction works in Larissa, Central Greece. *J Hospital Infect.* 2014;86(4):267-71. doi: 10.1016/j.jhin.2014.01.011.
 54. Ghannam IAY, Roaiah HF, Hanna MM, El-Nakkady SS, Cox RJ. Identification, crystal structure and antitumor activity of fusaric acid from the sugarcane fungal pathogen, *Fusarium sacchari*. *Int J Pharmacy Technol.* 2014;6(2):6528-35.
 55. Guarro J, Nucci M, Akiti T, Gené J, Barreiro MDCC, Gonçalves RT. Fungemia due to *Fusarium sacchari* in an immunosuppressed patient. *J Clin Microbiol.* 2000;38(1):419-21. doi: 10.1128/JCM.38.1.419-421.2000.
 56. Gupta C, Jongman M, Das S, Sneha K, Bhattacharya SN, Seyedmousavi S, van Diepeningen AD. Genotyping and in vitro antifungal susceptibility testing of *Fusarium* isolates from onychomycosis in India. *Mycopathologia.* 2016;181(7-8):497-504. doi: 10.1007/s11046-016-0014-7.
 57. Haghani I, Shams-Ghahfarokhi M, Asl AD, Shokohi T, Hedayati MT. Prevalence, genetic diversity and antifungal susceptibility profiles of *F. fujikuroi*, *F. solani* and *Fusarium incarnatum-equiseti* species complexes from onychomycosis in north of Iran. *Mycoses.* 2022;65(11):1030-9. doi: 10.1111/myc.13489.
 58. Han SL, Wang MM, Ma ZY, Raza M, Zhao P, Liang JM, Gao M, Li YJ, Wang JW, Hu DM, Cai

- L. *Fusarium* diversity associated with diseased cereals in China, with an updated phylogenomic assessment of the genus. *Stud Mycol.* 2023;104(1):87-148. doi: 10.3114/sim.2022.104.02.
59. Hashemi SJ, Ardehali MM, Rezaie S, Zibafar E, Shoar MG, Rezaei-Matehkolaei A, Ehteram H, Najafzadeh MJ, Nazeri M. A case of fungus ball-type pansinusitis due to *Fusarium proliferatum*. *Mycopathologia.* 2015;180(3–4):251-5. doi: 10.1007/s11046-015-9906-1.
 60. Hernandez-Escribano L, Iturritxa E, Elvira-Recuenco M, Berbegal M, Campos JA, Renobales G, García I, Raposo R. Herbaceous plants in the understory of a pitch canker-affected *Pinus radiata* plantation are endophytically infected with *Fusarium circinatum*. *Fungal Ecol.* 2018;32:65-71. doi: 10.1016/j.funeco.2017.12.001.
 61. Herron DA, Wingfield MJ, Fru F, Wingfield BD, Steenkamp ET. Grasses as a refuge for *Fusarium circinatum* L. – evidence from South Africa. *Southern Forests: J Forest Sci.* 2020;82(3):253-62. doi: 10.2989/20702620.2020.1813649.
 62. Ios R, Aloï F, Piškur B, Guinet C, Mullett M, Berbegal M, Bragança H, Cacciola SO, Oskay F, Cornejo C. et al. Transferability of PCR-based diagnostic protocols: An international collaborative case study assessing protocols targeting the quarantine pine pathogen *Fusarium circinatum*. *Sci Rep.* 2019;9(1):8195. doi: 10.1038/s41598-019-44672-8.
 63. Jabłońska E, Piątek K, Wit M, Mirzwa-Mróz E, Wakuliński W. Molecular diversity of the *Fusarium fujikuroi* species complex from maize. *Eur J Plant Pathol.* 2020;158:859-77. doi: 10.1007/s10658-020-02121-7.
 64. Jajic I, Dudaš T, Krstovic S, Krska R, Sulyok M, Bagi F, Stankov A. Emerging *Fusarium* mycotoxins fusaproliferin, beauvericin, enniatins, and moniliformin in Serbian maize. *Toxins.* 2019;11:357. doi: 10.3390/toxins11060357.
 65. Jestoi M. Emerging *Fusarium* mycotoxins: fusaproliferin, beauvericin, enniatins, and moniliformin: a review. *Crit Rev Food Sci Nutr.* 2008;48:21-49. doi: 10.1080/10408390601062021.
 66. Kebabcı N, van Diepeningen AD, Ener B, Ersal T, Meijer M, Al-Hatmi AM, Özkocaman V, Ursavaş A, Çetinoğlu ED, Akalın H. Fatal breakthrough infection with *Fusarium andiyazi*: New multi-resistant aetiological agent cross-reacting with *Aspergillus* galactomannan enzyme immunoassay. *Mycoses.* 2014;57(4):249-55. doi: 10.1111/myc.12142.
 67. Krulder JWM, Brimicombe RW, Wijermans PW, Gams W. Systemic *Fusarium nygamai* infection in a patient with lymphoblastic non-Hodgkin's lymphoma. *Mycoses.* 1996;39(3–4):121-3. doi: 10.1111/j.1439-0507.1996.tb00113.x.
 68. Leslie JF, Summerell BA, Bullock S, Doe FJ. Description of *Gibberella sacchari* and neotypification of its anamorph *Fusarium sacchari*. *Mycologia.* 2005;97(3):718-24. doi: 10.1080/15572536.2006.11832801.
 69. Leslie JF, Zeller KA, Lamprecht SC, Rheeder JP, Marasas WFO. Toxicity, pathogenicity and genetic differentiation of five species of *Fusarium* from sorghum and millet. *Phytopathology.* 2005;95(3):275-83. doi: 10.1094/PHYTO-95-0275.
 70. Levic J, Munaut F, Scauflaire J, Stankovic S, Ivanovic D, Krnjaja V. Polyphasic approach used for distinguishing *Fusarium temperatum* from *Fusarium subglutinans*. *J Agric Sci Technol.* 2019;21(1):221-32.
 71. Leyva-Madriral KY, Larralde-Corona CP, Apodaca-Sánchez MA, Quiroz-Figueroa FR, Mexia-Bolaños PA, Portillo-Valenzuela S, Ordaz-Ochoa J, Maldonado-Mendoza IE. *Fusarium* species from the *Fusarium fujikuroi* species complex involved in mixed infections of maize in Northern Sinaloa, Mexico. *J Phytopathol.* 2015;163(6):486-97. doi: 10.1111/jph.12346.
 72. Logrieco A, Moretti A, Castella G, Kosteckı M, Golinski P, Ritieni A, Chelkowski J. Beauvericin production by *Fusarium* species. *Appl Environ Microbiol.* 1998;64(8):3084-88. doi: 10.1128/AEM.64.8.3084-3088.1998.
 73. Ma Y-M, Zhu J-Z, Li X-G, Wang L-L, Zhong J. Identification and first report of *Fusarium andiyazi* causing sheath rot of *Zizania latifolia* in China. *Plants.* 2021;10(9):1844. doi: 10.3390/plants10091844.
 74. Marasas WFO, Rheeder JP, Lamprecht SC, Zeller KA, Leslie JF. *Fusarium andiyazi* sp. nov., a new species from sorghum. *Mycologia.* 2001;93(6):1203-10. doi: 10.1080/00275514.2001.12063254.
 75. Mohaghegh F, Abtahi-Naeini B, Nasri E, Badiee P, Morovati H, Fakhim H, Farmani A, Meidani M, Ranjbar-Mobarake M, Rasoul Mohammadi R. *Fusarium proliferatum*-induced chronic lip ulcer: successful treatment with itraconazole: a case report. *J Med Case Rep.* 2022;16(1):346. doi: 10.1186/s13256-022-03575-5.
 76. Mohamed Nor NMI, Salleh B, Leslie JF. *Fusarium* species from sorghum in Thailand. *Plant Pathol J.* 2019;35(4):301-12. doi: 10.5423/PPJ.OA.03.2019.0049.
 77. Moretti AN. Taxonomy of *Fusarium* genus: a continuous fight between lumpers and splitters. *Zbornik Matice srpske za prirodne nauke.* 2009;117:7-13. doi: 10.2298/ZMSPN0917007M.

78. Moretti A, Mulè G, Ritieni A, Logrieco A. Further data on the production of beauvericin, enniatins and fusaproliferin and toxicity to *Artemia salina* by *Fusarium* species of *Gibberella fujikuroi* species complex. *Int J Food Microbiol.* 2007;118(2):158-63. doi: 10.1016/j.ijfoodmicro.2007.07.004.
79. Najafzadeh MJ, Dolatabadi S, de Hoog S, Esfahani MK, Haghani I, Aghili SR, Ghazvini RD, Rezaei-Matehkolaei A, Abastabar M, Al-Hatmi AMS. Phylogenetic analysis of clinically relevant *Fusarium* species in Iran. *Mycopathologia.* 2020;185(3):515-25. doi: 10.1007/s11046-020-00460-x.
80. Nicolli CP, Haidukowski M, Susca A, Gomes LB, Logrieco A, Stea G, Del Ponte EM, Moretti A, Ludwig H, Pfenning LH. *Fusarium fujikuroi* species complex in Brazilian rice: Unveiling increased phylogenetic diversity and toxigenic potential. *Int J Food Microbiol.* 2020;330:108667. doi: 10.1016/j.ijfoodmicro.2020.108667.
81. Niehaus EM, Kleigrewe K, Wiemann P, Studt L, Sieber CMK, Connolly LR, Freitag M, Güldener U, Tudzynski B, Humpf H-U. Genetic manipulation of the *Fusarium fujikuroi* fusarin gene cluster yields insight into the complex regulation and fusarin biosynthetic pathway. *Chem Biol.* 2013;20(8):1055-66. doi: 10.1016/j.chembiol.2013.07.004.
82. Niehaus E-M, Studt L, von Bargaen KW, Kummer W, Humpf H-U, Reuter G, Tudzynski B. Sound of silence: The beauvericin cluster in *Fusarium fujikuroi* is controlled by cluster-specific and global regulators mediated by H3K27 modification. *Environ Microbiol.* 2016;18(11):4282-302. doi: 10.1111/1462-2920.13576.
83. Nirenberg HI, O'Donnell K. New *Fusarium* species and combinations within the *Gibberella fujikuroi* species complex. *Mycologia.* 1998;90(3):434-58. doi: 10.2307/3761403.
84. Noguchi H, Hiruma M, Matsumoto T, Kano R, Ihn H. Ungual hyalohyphomycosis caused by *Fusarium proliferatum* in an immunocompetent patient. *J Dermatol.* 2017;44(1):88-90.
85. Noguchi H, Matsumoto T, Kimura U, Hiruma M, Kano R, Yaguchi T, Fukushima S, Ihn H. Ungual hyalohyphomycosis caused by *Fusarium proliferatum* successfully treated with fosravuconazole. *J Dermatol.* 2020;47(7):e251-e253. doi: 10.1111/1346-8138.15358.
86. Noorabadi MT, Masiello M, Taherkhani K, Zare R, Torbati M, Haidukowski M, Somma S, Logrieco AF, Moretti A, Susca A. Phylogeny and mycotoxin profile of *Fusarium* species isolated from sugarcane in Southern Iran. *Microbiol Res.* 2021;252:126855. doi: 10.1016/j.micres.2021.126855.
87. Nucci M, Anaissie E. Invasive fusariosis. *Clin Microbiol Rev.* 2023;36(4):1-28. doi: 10.1128/cmr.00159-22.
88. Palmore TN, Shea YR, Childs RW, Sherry RM, Walsh TJ. *Fusarium proliferatum* soft tissue infection at the site of a puncture by a plant: Recovery, isolation, and direct molecular identification. *J Clin Microbiol.* 2010;48(1):338-42.
89. Pedrozo R, Little CR. First report of seedborne *Fusarium thapsinum* and its pathogenicity on soybean (*Glycine max*) in the United States. *Plant Dis.* 2014;98(12):1745. doi: 10.1094/PDIS-08-14-0806-PDN.
90. Pena GA, Sulyok M, Chulze SN. Effect of interacting conditions of water activity, temperature and incubation time on *Fusarium thapsinum* and *Fusarium andiyazi* growth and toxin production on sorghum grains. *Int J Food Microbiol.* 2020;318:108468. doi: 10.1016/j.ijfoodmicro.2019.108468.
91. Petrovic T, Burgess LW, Cowie I, Warren RA, Harvey RP. Diversity and fertility of *Fusarium sacchari* from wild rice (*Oryza australiensis*) in Northern Australia, and pathogenicity tests with wild rice, rice, sorghum and maize. *Eur J Plant Pathol.* 2013;136:773-88. doi: 10.1007/s10658-013-0206-7.
92. Pfordt A, Romero LR, Schiwiek S, Karlovsky P, von Tiedemann A. Impact of environmental conditions and agronomic practices on the prevalence of *Fusarium* species associated with ear-and stalk rot in maize. *Pathogens.* 2020;9(3):236. doi: 10.3390/pathogens9030236.
93. Pfordt A, Schiwiek S, Rathgeb A, Rodemann C, Bollmann N, Buchholz M, Petr Karlovsky P, von Tiedemann A. Occurrence, pathogenicity, and mycotoxin production of *Fusarium temperatum* in relation to other *Fusarium* species on maize in Germany. *Pathogens.* 2020;9(11):864. doi: 10.3390/pathogens9110864.
94. Phasha MM, Wingfield BD, Wingfield MJ, Coetzee MPA, Hammerbacher A, Steenkamp ET. Deciphering the effect of *FUB1* disruption on fusaric acid production and pathogenicity in *Fusarium circinatum*. *Fungal Biol.* 2021;125(12):1036-47. doi: 10.1016/j.funbio.2021.07.002.
95. Pintye A, Bacsó R, Kovács GM. Trans-kingdom fungal pathogens infecting both plants and humans, and the problem of azole fungicide resistance. *Front Microbiol.* 2024;15:1354757. doi: 10.3389/fmicb.2024.1354757.
96. Poignon C, Blaize M, Vezinet C, Lampros A, Monsel A, Fekkar A. Invasive pulmonary fusariosis in an immunocompetent critically ill

- patient with severe COVID-19. Clin Microbiol Infect. 2020;26(11):1582-4. doi: 10.1016/j.cmi.2020.06.026.
97. Proctor RH, Plattner RD, Brown DW, Seo J-A, Lee Y-W. Discontinuous distribution of fumonisin biosynthetic genes in the *Gibberella fujikuroi* species complex. Mycol Res. 2004;108(7):815-22. doi: 10.1017/S0953756204000577.
 98. Ricna D, Lengerova M, Palackova M, Hadrabova M, Kocmanova I, Weinbergerova B, Pavlovsky Z, Volfova P, Bouchnerova J, Mayer J, Racil Z. Disseminated fusariosis by *Fusarium proliferatum* in a patient with aplastic anaemia receiving primary posaconazole prophylaxis – case report and review of the literature. Mycoses. 2016;59(1):48-55.
 99. Riolo M, Aloï F, Faedda R, Cacciola SO, Pane A. First report of postharvest fruit rot caused by *Fusarium sacchari* on Lady Finger banana in Italy. Plant Dis. 2020;104(8):2290. doi: 10.1094/PDIS-01-20-0143-PDN.
 100. Scaufflaire J, Gourgue M, Callebaut A, Munaut F. *Fusarium temperatum*, a mycotoxin-producing pathogen of maize. Eur J Plant Pathol. 2012;133(4):911-22. doi: 10.1007/s10658-012-9958-8.
 101. Scaufflaire J, Gourgue M, Munaut F. *Fusarium temperatum* sp. nov. from maize, an emergent species closely related to *Fusarium subglutinans*. Mycologia. 2011;103(3):586-97.
 102. Shi W, Tan Y, Wang S, Gardiner DM, De Saeger S, Liao Y, Wang C, Fan Y, Wang Z, Wu A. Mycotoxigenic potentials of *Fusarium* species in various culture matrices revealed by mycotoxin profiling. Toxins. 2017;9(1):6. doi: 10.3390/toxins9010006.
 103. Siegel M, KanV, Varma A, Benator D. Successful treatment of invasive *Fusarium verticillioides* infection with posaconazole in a man with acute myelogenous leukemia. Infect Dis Clin Pract. 2010;18(1):71-4. doi: 10.1097/ipc.0b013e3181b21a01.
 104. Simões D, Diogo E, de Andrade E. First report of *Fusarium andiyazi* presence in portuguese maize kernels. Agriculture. 2022;12(3):336. doi: 10.3390/agriculture12030336.
 105. Steenkamp ET, Wingfield BD, Desjardins AE, Marasas WFO, Wingfield MJ. Cryptic speciation in *Fusarium subglutinans*. Mycologia. 2002;94(6):1032-43. doi: 10.2307/3761868.
 106. Stępień Ł, Gromadzka K, Chełkowski J, Basińska-Barczak A, Lalak-Kańczugowska J. Diversity and mycotoxin production by *Fusarium temperatum* and *Fusarium subglutinans* as causal agents of pre-harvest *Fusarium* maize ear rot in Poland. J Appl Genetics. 2019;60:113-21. doi: 10.1007/s13353-018-0478-x.
 107. Studt L, Janevska S, Niehaus EM, Burkhardt I, Arndt B, Sieber CMK, Humpf H, Dickschat JS, Tudzynski B. Two separate key enzymes and two pathway-specific transcription factors are involved in fusaric acid biosynthesis in *Fusarium fujikuroi*. Environ Microbiol. 2016;18(3):936-56. doi: 10.1111/1462-2920.13150.
 108. Su H, Zhang Q, Li L, Zhao Y, Zhu J, Zhu M. Urinary tract infection (UTI) caused by *Fusarium proliferatum* in an agranulocytosis patient and a review of published reports. Mycopathologia. 2015;181(1-2):131-5. doi: 10.1007/s11046-015-9937-7.
 109. Sun S, Lui Q, Han L, Ma Q, He S, Li X, Zhang H, Zhang J, Liu X, Wang L. Identification and characterization of *Fusarium proliferatum*, a new species of fungi that cause fungal keratitis. Sci Rep. 2018;8(1):4859. doi: 10.1038/s41598-018-23255-z.
 110. Suzuki H, Hashimoto T, Sugiura R, Ogata H, Noguchi H, Hiruma M, Yaguchi T, Satoh T. Disseminated cutaneous hyalohyphomycosis caused by *Fusarium proliferatum* in a patient with aplastic anemia. J Dermatol. 2023;50(6):e183–e184.
 111. Swett CL, Gordon TR. First report of grass species (Poaceae) as naturally occurring hosts of the pine pathogen *Gibberella circinata*. Plant Dis. 2012;96(6):908. doi: 10.1094/pdis-02-12-0136-pdn.
 112. Swett CL, Gordon TR. Endophytic association of the pine pathogen *Fusarium circinatum* with corn (*Zea mays*). Fungal Ecol. 2015;13:120-9. doi: 10.1016/j.funeco.2014.09.003.
 113. Swett CL, Gordon TR. Exposure to a pine pathogen enhances growth and disease resistance in *Pinus radiata* seedlings. Forest Pathol. 2017;47(1):e12298. doi: 10.1111/efp.12298.
 114. Swett CL, Kirkpatrick SC, Gordon TR. Evidence for a hemibiotrophic association of the pitch canker pathogen *Fusarium circinatum* with *Pinus radiata*. Plant Dis. 2016;100:79–84. doi: 10.1094/PDIS-03-15-0270-RE.
 115. Tägele SB, Kim SW, Lee HG, Lee YS. Aggressiveness and fumonisins production of *Fusarium subglutinans* and *Fusarium temperatum* on Korean maize cultivars. Agronomy. 2019;9:88. doi: 10.3390/agronomy9020088.
 116. Taha EM. Morphological, phylogenetic, and pathogenic analyses of *Fusarium andiyazi* associated with sugar beet root diseases. Arch. Phytopathol Plant Protect. 2020;54(5-6):319-37. doi: 10.1080/03235408.2020.1829873.

117. Tahir A, Khan SN, Javaid A, Riaz M. Morphological and molecular characterization of *Fusarium thapsinum*, causing stalk rot of maize in Punjab, Pakistan. *Mycopath.* 2018;16(2):57-64.
118. Thio GI, Zida EP, Neya JB, Wulff EG, Lund OS, Boelt B. Genetic diversity of *Fusarium* endophytes strains from sorghum (*Sorghum bicolor* L.) tissues in Burkina Faso. *Int J Biotechnol Mol Biol Res.* 2021;11:1-9. doi: 10.5897/ijbmr2021.0316.
119. Tupaki-Sreepurna A, Kindo AJ. *Fusarium*: The versatile pathogen. *Ind J Med Microbiol.* 2018;36:8-17. doi: 10.4103/ijmm.IJMM_16_24.
120. Tupaki-Sreepurna A, Thanneru V, Natarajan S, Sharma S, Gopi A, Sundaram M, Kindo AJ. Phylogenetic diversity and in vitro susceptibility profiles of human pathogenic members of the *Fusarium fujikuroi* species complex isolated from South India. *Mycopathologia.* 2018;183(3):529-40. doi: 10.1007/s11046-018-0248-7.
121. Urbaniak C, Dadwal S, Bagramyan K, Venkateswaran K. Draft genome sequence of a clinical isolate of *Fusarium fujikuroi* isolated from a male patient with acute myeloid leukemia. *Genome Announc.* 2018;6(25):e00476-18. doi: 10.1128/genomeA.00476-18.
122. Vainio EJ, Bezos D, Bragança H, Cleary M, Fourie G, Georgieva M, Ghelardini L, Hannunen S, Ios R, Jorge Martín-García J. et al. Sampling and detection strategies for the pine pitch canker (PPC) disease pathogen *Fusarium circinatum* in Europe. *Forests.* 2019;10(9):723. doi: 10.3390/f10090723.
123. Vega-Gutiérrez TA, Douriet-Angulo A, Molina-Cárdenas L, Tirado-Rámirez MA, López-Urquidez GA, López-Orona CA. Root rot and wilt caused by *Fusarium nygamai* of bean (*Phaseolus vulgaris*) in Sinaloa, Mexico. *Plant Dis.* 2022;106(10):2748.
124. Verbeke V, Bourgeois T, Lodewyck T, Van Praet J, Lagrou K, Reynders M, Nulens E. Successful outcome of disseminated *Fusarium musae* fungemia with skin localization treated with liposomal amphotericin B and voriconazole in a patient with acute myeloid leukemia. *Mycopathologia.* 2020;185(6):1085-9. doi: 10.1007/s11046-020-00499-w.
125. Viswanathan R. *Fusarium* diseases affecting sugarcane production in India. *Ind Phytopathol.* 2020;73(3):415-24. doi: 10.1007/s42360-020-00241-y.
126. Wang JH, Peng XD, Lin SH, Wu A-B, Huang S-L. First report of *Fusarium* head blight of wheat caused by *Fusarium sacchari* in China. *Plant Dis.* 2015;99(1):160. doi: 10.1094/PDIS-08-14-0829-PDN.
127. Wang JH, Zhang JB, Li HP, Gong AD, Xue S, Agboola RS, Liao YC. Molecular identification, mycotoxin production and comparative pathogenicity of *Fusarium temperatum* isolated from maize in China. *J Phytopathol.* 2014;162(3):147-57. doi: 10.1111/jph.12164.
128. Wit M, Ochodzki P, Warzecha R, Jabłńska E, Mirzwa-Mróz E, Mielniczuk E, Wakulinski W. Influence of endosperm starch composition on maize response to *Fusarium temperatum* Scaufl., Munaut. *Toxins.* 2022;14(3):200. doi: 10.3390/toxins14030200.
129. Wokorach G, Landschoot S, Audenaert K, Echodu R, Haesaert G. Genetic characterization of fungal biodiversity in storage grains: Towards enhancing food safety in northern Uganda. *Microorganisms.* 2021;9(2):383. doi: 10.3390/microorganisms9020383.
130. WHO. Fungal priority pathogens list to guide research, development and public health action. Geneva: World Health Organization. 2022.
131. Zamora-Ballesteros C, Diez JJ, Martín-García J, Witzell J, Solla A, Ahumada R, Capretti P, Cleary M, Drenkhan R, Dvorák M. et al. Pine pitch canker (PPC): Pathways of pathogen spread and preventive measures. *Forests.* 2019;10(12):1158. doi: 10.3390/f10121158.
132. Zhang T, Zhuo Y, Jia X, Liu JT, Gao H, Song FH, Liu M, Zhang LX. Cloning and characterization of the gene cluster required for beauvericin biosynthesis in *Fusarium proliferatum*. *Sci China Life Sci.* 2013;56(7):628-37. doi: 10.1007/s11427-013-4505-1.
133. Zhao L, de Hoog S, Hagen F, Kang Y, Al-Hatmi AMS. Species borderlines in *Fusarium* exemplified by *F. circinatum*/*F. subglutinans*. *Fungal Genet Biol.* 2019;132:103262. doi: 10.1016/j.fgb.2019.103262.
134. Zidan L, Jawdat D, Naffaa W. Morphology, pathogenicity and molecular identification of some *Fusarium* species within the *Gibberella fujikuroi* species complex from wheat in Syria. *Curr Res Environ Appl Mycol. (J. Fungal Biol.).* 2020;10(1):156-66. doi: 10.5943/cream/10/1/16.

ОЦЕНКА ВОЗДЕЙСТВИЯ КОМПОНЕНТОВ КОММУНАЛЬНЫХ ОТХОДОВ И МЕСТ ИХ ХРАНЕНИЯ НА ЖИВОТНЫХ И СРЕДУ ИХ ОБИТАНИЯ В ПРИБАЙКАЛЬСКОМ НАЦИОНАЛЬНОМ ПАРКЕ

Е.Н. Соловьева^{1*}, Л.А. Эпова¹, Т.В. Десятова¹,
М.Н. Алексеенко¹, А.М. Стронская¹, П.И. Жовтюк¹,
С.Ю. Артемьева¹, И.И. Подлипский²

¹ФГБУ «Заповедное Прибайкалье», Иркутск, Россия; ²Российский государственный педагогический университет им. А.И. Герцена, Санкт-Петербург, Россия; ³Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия

* Эл. почта: soloveva@baikal-1.ru

Статья поступила в редакцию 05.07.2024; принята к печати 10.08.2024

Для Прибайкальского национального парка (ПНП), где насчитывается 53 населенных пункта и 25 туристических маршрутов с посетительской нагрузкой более 180 тыс. человек, образование твердых коммунальных отходов является проблемой, требующей пристального внимания. С целью оценки влияния отходов на объекты животного мира ПНП проанализирована система обращения с отходами, действующая в границах ПНП как в населенных пунктах, так и вне их границ – на туристических маршрутах. Выявлены причины возникновения проблем с отходами (открытые контейнерные площадки, низкий уровень экологического воспитания посетителей парка и местного населения, несоблюдение ими природоохранного законодательства, вандализм), а также риски для объектов животного мира (изменение пищевого поведения, замусоривание мест размножения, усугубление эпидемиологической обстановки, гибель объектов животного мира). На основе исследований отечественных и зарубежных авторов рассмотрены и более серьезные последствия для системы ООПТ и их компонентов природы при наличии в их границах или вблизи границ объектов размещения отходов: изменение видового состава, вытеснение синантропными видами аборигенных, межвидовая конкуренция, гибель объектов животного мира. Уделено внимание крупным объектам размещения отходов, их негативному влиянию на природные комплексы в целом: ухудшение санитарно-эпидемиологической обстановки, физико-химических и биологических свойств почвы. Предложен вариант расчета размера вреда, причиненного наземной среде обитания объектов животного мира. По результатам исследования, с целью недопущения изменения природных комплексов и их компонентов под влиянием отходов, представлены рекомендации, главными из которых являются создание закрытой системы временного накопления отходов в пределах ООПТ, а также урегулирование количества устанавливаемой инфраструктуры.

Ключевые слова: твердые коммунальные отходы, замусоривание, микропластик, объекты животного мира, ущерб.

ASSESSMENT OF THE IMPACT OF MUNICIPAL WASTE COMPONENTS AND STORAGE PLACES ON ANIMALS AND THEIR HABITATS IN PRIBAYKALSKIY NATIONAL PARK

Ye.N. Solovyeva^{1*}, L.A. Epova¹, T.V. Desiatova¹, M.N. Alekseyenko¹, A.M. Stronskaya¹,
P.I. Zhovtiuk¹, S.Yu. Artemyeva, I.I. Podlipskiy²

¹FGBU Zapovednoye Pribaykalye, Irkutsk, Russia; ²A.I. Gertsen Russian State Pedagogical University and Saint-Petersburg State University, Saint Petersburg, Russia

Email: soloveva@baikal-1.ru

For the Pribaykalskiy National Park (PNP), where there are 53 settlements and 25 touristic routs, and annual tourists load exceeds 180 000 subjects, solid wastes is a major problem. To assess the impact of wastes on animals in PNP, we analyzed the system of waste management in PNP settlements and along touristic routs. The revealed causes of related problems include open container yards, low environment awareness of visitors and locals, violation of nature protection laws, blatant vandalism, and also such risks for animals as changes in alimentary behaviors, pollution of reproduction sites, aggravation of epidemiological conditions, and extinction of animals. Based on published studies carried out in Russia and abroad, the most severe consequences of the presence of waste depositories within or near protected areas were considered: changes in species

composition, displacement of aboriginal species by synanthropic species, interspecies competition, and extinction of species. Special attention is paid to major waste depositories and their negative impacts on nature complexes: worsening of sanitary and epidemiological conditions and of physicochemical and biological characteristics of soil. A procedure for calculating the cost of damage suffered by the terrestrial habitats of animals is proposed. Recommendation for the prevention of changes in nature complexes and their components are put forward, the most important being the development of closed systems for the transient storage of wastes in protected areas and of regulatory provisions related to the amount of infrastructure required for that.

Keywords: municipal solid wastes, littering, microplastic, animals, damage.

Введение

Тема влияния твердых коммунальных отходов (ТКО) на объекты животного мира привлекает внимание исследователей со всего мира. Отдельные исследователи отмечают, что воздействие отходов на объекты животного мира (наличие свалок, полигонов, контейнерных площадок с коммунальными отходами) может носить как отрицательный [16, 27], так и положительный [24] характер (рис. 1).

В современном мире, где природный туризм пользуется высоким спросом¹, важно уделять внимание системе обращения с твердыми коммунальными отходами. Согласно Федеральному закону от 24.06.1998 № 89-ФЗ «Об отходах производства и потребления»:

¹ По сведениям от Министерства природных ресурсов и экологии РФ в 2023 году ООПТ РФ посетило 14,5 млн человек.

«Твердые коммунальные отходы – отходы, образующиеся в жилых помещениях в процессе потребления физическими лицами, а также товары, утратившие свои потребительские свойства в процессе их использования физическими лицами в жилых помещениях в целях удовлетворения личных и бытовых нужд. К твердым коммунальным отходам также относятся отходы, образующиеся в процессе деятельности юридических лиц, индивидуальных предпринимателей и подобные по составу отходам, образующимся в жилых помещениях в процессе потребления физическими лицами»². Такие отходы относят к классам IV–V опасности и считают малоопасными и практи-

² Федеральный закон от 24.06.1998 № 89-ФЗ (ред. от 04.08.2023) «Об отходах производства и потребления» (с изм. и доп., вступ. в силу с 01.03.2024), ст. 4.1. Классы опасности отходов.



Рис. 1. Экологические угрозы объектам животного мира при контакте с коммунальными отходами ([16, 24, 27], наши данные)

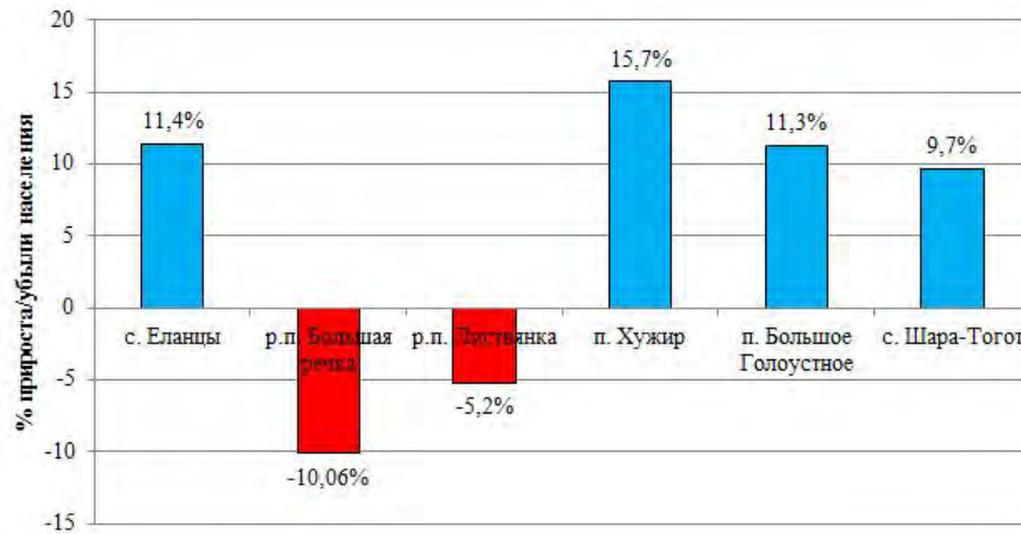


Рис. 2. Сведения прироста/убыли жителей наиболее густонаселенных поселков, расположенных в границах Прибайкальского НП на 2023 год по отношению к 2015 году

чески не опасными, как для человека, так и окружающей среды (класс IV опасности – окружающая среда восстанавливается около 3 лет, класс V опасности – без нарушения окружающей среды). Перечень отходов, относящихся к ТКО, представлен в Федеральном классификационном каталоге отходов с кодом 7300000000 «Отходы коммунальные, подобные коммунальным на производстве и при предоставлении услуг населению», утвержденном Приказом Росприроднадзора от 22.05.2017 № 242 «Об утверждении Федерального классификационного каталога отходов».

Тем не менее, в условиях особо охраняемых природных территорий (ООПТ) твердые коммунальные отходы воздействуют практически на все компоненты природной среды. Этому способствует активное развитие рекреационной деятельности и застройка населенных пунктов, находящихся в границах ООПТ.

В связи с этим будет актуальным рассмотреть влияние ТКО на объекты животного мира западного побережья озера Байкал на примере Прибайкальского национального парка (ПНП). Для этого сформулированы следующие задачи:

- проанализировать систему обращения с отходами в населенных пунктах ПНП;
- проанализировать туристско-рекреационную деятельность и оборудованность пунктов временного накопления отходов вне населенных пунктов ПНП;
- оценить влияние отходов на объекты животного мира, обитающих в границах ПНП;
- оценить экологические риски, вред и ущерб животному миру и среде его обитания при контакте с ТКО;
- представить рекомендации в части экологического просвещения в вопросах влияния отходов на объ-

екты животного мира и важности ответственного обращения с ТКО; рекомендации в части сбора данных о взаимодействии объектов животного мира с отходами, о влиянии на их местообитания; рекомендации по оптимизации системы обращения с отходами.

ПНП – это одна из ООПТ федерального значения, подведомственная ФГБУ «Заповедное Прибайкалье». Это самая протяженная (около 470 км) ООПТ в России. Благодаря такой протяженности около 73% западного побережья озера Байкал защищено от деятельности, способной нанести серьезный ущерб прибрежным и водным экосистемам.

Фауна материковой части парка представлена обычным для Прибайкалья набором видов, включающим 63 вида млекопитающих, 308 видов птиц, 9 видов земноводных и пресмыкающихся, в том числе редких.

В границах ПНП расположены 52 населенных пункта с общей численностью жителей 14589 (на 2023 год). Самым крупным по площади населенным пунктом является п. Хужир на острове Ольхон (698,03 га), самым маленьким – участок Хархатай (0,9 га). По числу проживающих – село Еланцы (4481 человек на 2023 год) (рис. 2). Самые малонаселенные территории имеют по одному жителю.

Наиболее активно в настоящее время застраивается Хужирское МО, чему способствует высокий туристический спрос и необходимость в рекреационных объектах (базы отдыха, места общепита, спортивные площадки, пикниковые зоны и т. д.)³.

³ Правила землепользования и застройки Хужирского МО Ольхонского района Иркутской области № 354-2012-ПЗЗ от 2012 года: офиц. сайт администрации Хужирского муниципального образования. URL: http://адм-хужир.рф/tinybrowser/files/grad-deyat/pzz/pravila_zemleispolzovaniya_i_zastroyki.pdf.

Материалы и методы

Исследованием охвачена территория ПНП – объекты его животного мира и их местообитания.

Для решения поставленных задач проведен анализ научной литературы, отчетов сотрудников отдела науки Прибайкальского НП, на основе которых составлена схема экологических факторов риска объектам животного мира при контакте с ТКО.

В связи с тем, что данные о количестве мест (площадок) накопления ТКО, согласно правилам⁴, не всех МО представлены в реестре мест (площадок) накопления ТКО и не размещены в сети «Интернет» в открытом доступе без взимания платы, информация была получена через официальные запросы у администраций МО. Установление количества мест (площадок) накопления ТКО необходимо для оценки их влияния на прилегающие к населенным пунктам территории, а именно территорию Прибайкальского НП и объекты животного мира.

Карта инфраструктуры по временному накоплению ТКО подготовлена с использованием программы ArcGis Pro. Для оценки соответствия имеющейся инфраструктуры санитарно-эпидемиологическим правилам проанализированы нормативно-правовые акты в части обращения с отходами. Для оценки посетительской нагрузки проанализированы статистические данные туристического потока Прибайкальского НП за 2020–2023 годы. Для оценки влияния отходов на животный мир проанализированы отчеты полевых исследований, фотоархив весенне-летних периодов в 2016–2024 годах с результатами полевых исследований животного мира, а также фотоархив результатов выездов для оценки ущерба, причиненного окружающей среде пожарами. Подготовлен фотоматериал, представляющий взаимодействия объектов животного мира с ТКО на территории ПНП, а также участки замусоривания.

Результаты и обсуждение

Места (площадки) накопления ТКО представлены открытыми контейнерными площадками (КП). Установлено, что из 52 населенных пунктов, входящих в границы ПНП, 31 имеют контейнерные площадки (КП) общего пользования, а всего в границах 11 муниципальных образований установлено 181 КП (рис. 3).

Самыми посещаемыми населенными пунктами Прибайкальского НП являются поселки на о. Ольхон и п. Листвянка. По сведениям администрации Хужирского МО на о. Ольхон организовано 8 КП для раздельного сбора отходов. Смешанные отходы жители

⁴ Постановление Правительства РФ от 31 августа 2018 года № 1039 «Об утверждении Правил обустройства мест (площадок) накопления твердых коммунальных отходов и ведения их реестра», Глава III, п. 11, п. 13.

самостоятельно вывозят на склад временного хранения, который обслуживает «РТ-НЭО».

По сведениям «РТ-НЭО» вывоз отходов с о. Ольхон осуществляется ежедневно до закрытия паромной переправы. В период открытия ледовой переправы вывоз не осуществляется в связи с риском для спецтранспорта провалиться под лед (вес мусоровоза не менее 10 тонн).

В п. Листвянка КП обслуживает также «РТ-НЭО», в летний сезон вывоз осуществляется ежедневно, зимой – раз в три дня, что соответствует нормам СанПиН.

При этом в ходе ежегодно организуемых отделом экологического просвещения ФГБУ «Заповедное Прибайкалье» волонтерских акций установлено, что оборудованность КП не соответствует санитарно-эпидемиологическим правилам⁵, не защищает прилегающие территории от распространения отходов, мусор разлетается за пределы КП на десятки метров (в п. Большое Голоустное мусор наблюдался в 50 метрах от КП), растаскивается птицами, бездомными собаками (рис. 4).

Также места (площадки) накопления ТКО являются местом привлечения домашнего скота и диких животных. Например, в п. Хужир на склад отходов пробираются коровы, в п. Большие Коты на КП местные жители не раз наблюдали медведя.

Крупным объектом временного складирования отходов и источником загрязнения территории ПНП является площадка временного накопления отходов⁶ (ПВНО) площадью 5000 м², находящаяся в границах Хужирского МО (о. Ольхон). Склад не изолирован от проникновения животных и является источником замусоривания прилегающей территории, может служить источником ухудшения санитарно-эпидемиологической обстановки (физико-химические и биологические свойства почвы) [18, 17], но к настоящему моменту пробоотбор почв не проводился.

Самым крупным объектом на территории ПНП является полигон по захоронению ТКО проектной мощностью 240000 м³ и площадью размещения 60113 м² (рис. 5). Согласно заключению⁷, вблизи полигона заре-

⁵ Постановление Главного государственного санитарного врача РФ от 28 января 2021 года № 3 «Об утверждении санитарных правил и норм СанПиН 2.1.3684-21 «Санитарно-эпидемиологические требования к содержанию территорий городских и сельских поселений, к водным объектам, питьевой воде и питьевому водоснабжению, атмосферному воздуху, почвам, жилым помещениям, эксплуатации производственных, общественных помещений, организации и проведению санитарно-противоэпидемических (профилактических) мероприятий».

⁶ Реестр мест (площадок) накопления твердых коммунальных отходов: оф. сайт Администрации Ольхонского районного муниципального образования. URL: <http://xn----8sbwecbgqbbhxjldvg.xn--plai/static/reestr-mest-ploshcadok-nakopleniya-tverdykh-kommunal-nykh-otkhodov.html>.

⁷ Заключение по оценке биологического разнообразия и воздействия, планируемой хозяйственной деятельности на участке побережья озе-

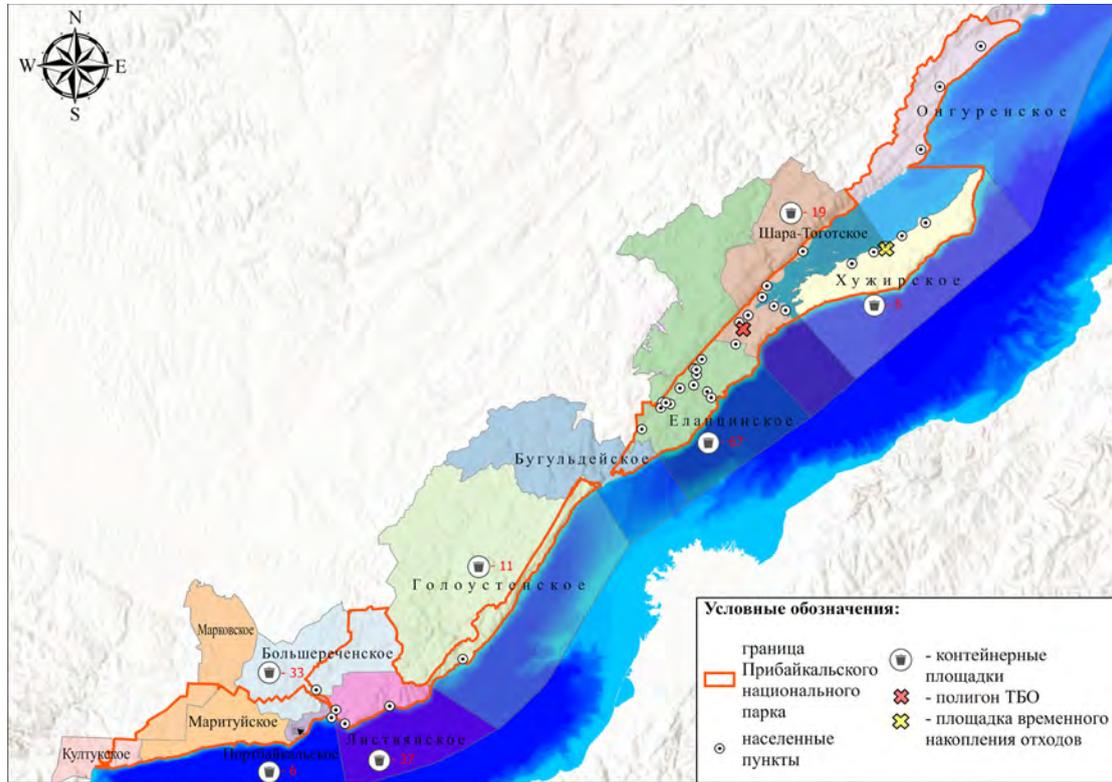


Рис. 3. КП в границах населенных пунктов ПНП



Рис. 4. Пример контейнерных площадок в населенных пунктах ПНП: 1, 3 – КП открытого типа в п. Большое Голоустное; 2 – КП открытого типа в п. Листвянка. Фото Л.А. Эповой



Рис. 5. Система размещения отходов на территории ПНП: 1 – полигон по захоронению ТКО «Дабан», август 2021 года; 2 – черный коршун *Milvus migrans* (Boddaert, 1783) вблизи полигона «Дабан», август 2021 года. Фото М.Н. Алексеевко

гистрированы 11 видов млекопитающих (суслик длиннохвостый – *Urocitellus undulatus* (Pallas, 1779), мышь восточно-азиатская – *Apodemus peninsulae* (Thomas, 1907), лисица обыкновенная – *Vulpes vulpes* (Linnaeus, 1758) и др.), гнездится не менее 36 видов птиц (из них 1 вид – беркут *Aquila chrysaetos* (Linnaeus, 1758) – включен в Красные книги РФ и Иркутской области), еще 2 вида встречаются на пролете и 1 вид летует.

В ходе полевых работ (май 2024 года) выявлены и другие источники замусоривания территории ПНП. Проблемой являются ветхие или ранее снесенные постройки, находящиеся за пределами населенных пунктов, например в 330 метрах от п. Ялга. На участках сноса наблюдается множество отходов (пластик, битое стекло, жестяные банки, тряпки, проволока, линолеум, полиэтиленовые мешки, бумажные коробки, а также строительный мусор). Мусор может разлетаться более чем на 3 км, например, в 3,5 км восточнее п. Ялга были обнаружены отходы (полиэтиленовые пакеты, банки жестяные и т. д.), туристических маршрутов в этой части Прибайкальского НП нет.

Другим источником образования отходов на территории Прибайкальского НП является туристский

ра Байкал; на территории и вблизи земельных участков с кадастровыми номерами: 38:13:000016:1201, 38:13:000016:1378, расположенных в Ольхонском районе Иркутской области от 23.09.2021 с. 20.

сектор. С каждым годом озеро Байкал притягивает все больше туристов (рис. 6).

Для посетителей ПНП организовано 25 маршрутов с разнообразными пейзажными экспозициями и уровнями инфраструктурной оснащённости.

Одной из основных задач ПНП является: «Сохранение в естественном состоянии уникальных и типичных природных комплексов и объектов, объектов растительного и животного мира, естественных экологических систем, биоразнообразия»⁸. Вместе с тем, на территории национальных парков допускается развитие экологического туризма и разрешены некоторые виды хозяйственной деятельности. Это влечет за собой ряд проблем, которые оказывают негативное воздействие на объекты животного мира и их местобитания. Одной из таких проблем является ТКО.

На туристских маршрутах ПНП установлены места (площадки) накопления ТКО, по большей части герметичные, закрытого типа. Однако риски замусоривания территории присутствуют в связи с низким уровнем экологического воспитания посетителей, что ежегодно подтверждается необходимостью проведения волонтерских акций по уборке территории. Отходы,

⁸ Федеральный закон «Об особо охраняемых природных территориях» от 14.03.1995 № 33-ФЗ.

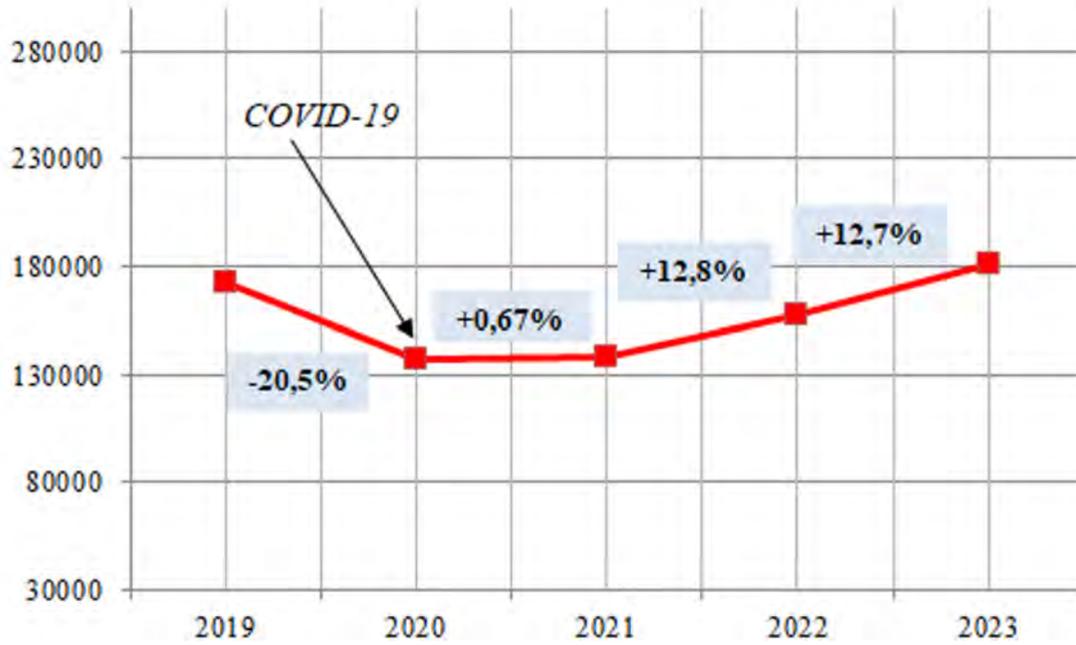


Рис. 6. Динамика прироста туристов в Прибайкальский НП за 5 лет



Рис. 7. Замусоривание Прибайкальского НП: 1 – мыс Хобой, июль 2023 года; 2, 3 – Мусор на пикниковых площадках в районе п. Большое Голоустное, июнь 2024 года. Фото Е.Н. Соловьевой



Рис. 8. Взаимодействие объектов животного мира с отходами: 1 – погибшая в рыболовной сети сибирская чечевица Прибайкальский национальный парк, апрель 2024 года; 2 – замурованная пластиковой бутылкой нора суслика, май 2024 года, фото С.Ю. Артемьевой; 3 – платок в норе суслика, июнь 2024 года, фото М.Н. Алексеевко

встречающиеся на территории Прибайкальского НП (рис. 7), включают следующее:

- ленты, повязываемые на деревья⁹, также к деревьям могут привязываться платки, носки, шнурки;
- полиэтиленовые пакеты;
- пластиковые и стеклянные бутылки;
- жестяные банки из-под консервов;
- пищевые отходы;
- средства личной гигиены.

Это говорит о том, что туристические компании, осуществляющие экскурсионное обслуживание на территории ООПТ, не контролируют туристов во время посещения ООПТ, не проводят инструктажи, а даже поощряют повязывание лент на деревья, придумывая все новые места для «обрядов», поощряют подкармливание диких животных, тем самым нарушая правила ПНП. Туристы, не пользующиеся услугами турфирм, не задумываются о необходимости самостоятельного вывоза отходов с палаточных стоянок, оставляют отходы в кострищах, на обочинах дорог (рис. 7).

⁹ В Иркутской области бурятский народ придерживается вероисповедования шаманизма, буддизма. Для проведения обрядов на территории Прибайкальского НП такими общинами организованы специально обустроенные священные места (беседки, столбы сэргэ и т. д.).

Неосведомленность посетителей и жителей населенных пунктов о последствиях несоблюдения правил ответственного обращения с отходами на ООПТ, низкий уровень экологического воспитания, несоблюдение природоохранного законодательства негативно сказываются на объектах растительного и животного мира, а порой приводит и к гибели животных. Например, в апреле 2024 года найдена погибшая в рыболовной сети сибирская чечевица *Carpodacus roseus* (Pallas, 1776). Научные сотрудники ПНП не раз наблюдали случаи вандализма в отношении жилищ диких животных, когда консервными банками, пластиковыми и стеклянными бутылками замуровывали сусличьи норы. Во время полевых работ по учету сусликов на о. Ольхон сотрудниками выявлен случай использования сусликами тканевых материалов для обустройства нор (2/3 платка было погружено в нору) (рис. 8). В 2023 году в Тажеранской степи возле оз. Намиш-Нур из норы достали флисовый плед, забытый отдыхающими.

Замусоривание нор длиннохвостого суслика может стать причиной гибели птенцов каменок *Oenanthe* (Linnaeus, 1758), гнездящихся в том числе и в норах грызунов [20].

Использование различными видами птиц антропогенных материалов для устройства гнезд описано исследователями во всем мире [23]. На территории ПНП отмечено присутствие пластиковых отходов в гнездах большого баклана *Phalacrocorax carbo* (Linnaeus, 1758), черного коршуна *Milvus migrans* (Boddaert, 1783), монгольской чайки *Larus (vegae) mongolicus* (Sushkin, 1925) (рис. 9).

При этом бакланы избегают использования яркого мусора, который может привлечь к гнездам врановых, чье активное хищничество в отношении других видов хорошо известно [6, 8]. А стаскиваемые ими в гнезда полиэтиленовые пакеты могут привести к запутыванию в них и гибели птенцов. Стоит отметить, что черные коршуны, наоборот, используют цветной мусор для обозначения гнезда в качестве элемента внутривидовой конкуренции, позволяющего расширить занимаемый участок обитания [26]. Молодые и старые особи этого вида, опасаясь нападения, избавляются от ярких элементов в гнезде, но менее заметный мусор остается и создает угрозу для потомства [1].

Отходы создают экологические риски не только орнитофауне, но и млекопитающим. При контакте с отходами объекты животного мира получают травмы различной степени тяжести. В феврале 2022 года на территории ПНП найден изюбрь *Cervus canadensis asiaticus* (Lydekker, 1898), съеденный волками *Canis lupus* (Linnaeus, 1758), на писти которого обнаружили вросшую консервную банку (рис. 10). Возможно, это стало причиной повышенной уязвимости.

Повышенный риск для окружающей природной среды представляют свалки коммунальных отходов [3], они являются источником выбросов сероводорода и метана в атмосферный воздух, проникновения токсичных веществ (тяжелые металлы) в почву и воду, вызывают ухудшение эпидемиологической обстановки [7]. Появление свалок вблизи ООПТ представляет повышенный риск, так как влечет скопление и активное размножение синантропных видов птиц (грачей *Corvus frugilegus* (Linnaeus, 1758), серых ворон *Corvus cornix* (Linnaeus, 1758) и т. д.), что приводит к вытеснению ими аборигенных видов с их местообитаний [19]. Доступность выброшенной еды меняет пищевые привычки животных [14, 16]. Особенно опасно это для хищных животных, так как влияет на их образ жизни (притупляет инстинкты охоты) [15], способно привести к конфликтным ситуациям между человеком и животным [2], создает риски эпидемиологической обстановки [21].

Посетители ПНП часто подкармливают околородных птиц на мысе Хобой: выливают недоеденную уху в местах отдыха, бросают хлеб. Так в июне 2024 года в будний день возле пикниковой зоны одновременно наблюдалось 15 особей монгольской чайки (за день мыс Хобой посещает больше 300 человек), а также особь черного коршуна (рис. 11).

В большинстве случаев пищевые отходы потребляются монгольскими чайками и воронами, однако исследований о том, как влияет на птиц нехарактерная для них пища, очень мало. Как реагируют монгольские чайки на подкармливание, неизвестно, но для мелких воробьиных птиц употребление хлеба может оказаться смертельным.

Повсеместно по территории Прибайкальского НП и особенно на о. Ольхон туристы кормят лисиц. За последние годы поведение животных изменилось, они держатся возле туристических стоянок и дорог в ожидании машин и людей. Прикормленные животные теряют осторожность и могут погибнуть под колесами автотранспорта или стать легкой добычей для беркута. Кроме того, такое поведение опасно для человека тем, что дикий зверь может укусить. Лисицы переносят смертельно опасные вирусные заболевания, такие как бешенство.

Водные объекты также подвергаются негативному воздействию. Именно в водных объектах Байкальской природной территории особенно высока численность редких и эндемичных видов. По территории Прибайкальского НП протекает около 150 постоянных водотоков, расположено порядка 80 озер различного происхождения (дельтовые, лагунные, соровые, пойменные, карстовые), в том числе соленые степные озера. Самым крупным водным объектом в ПНП является пролив озера Байкал – Малое Море площадью ~85666 га. Площадь заболоченных земель в НП – 3900 га¹⁰ (0,7% общей площади территории).

Ежегодно в водоемах, вблизи мест концентрации туристов с палатками, сотрудники ПНП вылавливают мусор: пластиковую посуду, лесковые сети, пакеты, пластиковые и стеклянные бутылки, железные прутья и многое другое (рис. 12).

Замусоривание водных объектов – серьезная для ПНП проблема, так как оно может приводить к гибели животных, в том числе редких видов. Например, огарь *Tadorna ferruginea* (Pallas, 1764) – водоплавающая птица, добывающая в водоемах еду, использует водоем для адаптации потомства к взрослой жизни. В зоне риска находится не менее 9 водоплавающих птиц.

Крайне уязвимым видом является монгольская жаба *Strauchbufo raddei* (Strauch, 1876). Значительная часть жизни земноводных – от нереста до завершения метаморфоза (выхода головастиков на сушу) – связана с водной фазой. Загрязнение водоема приводит к ухудшению качества воды, что может привести к гибели головастиков. Сильное захламление способствует деградации и пересыханию водоемов, а в таком мусоре, как веревки, лески, рыболовные сети, жаба рискует запутаться и погибнуть.

¹⁰ Кадастровые сведения о Прибайкальском национальном парке за 2017–2020 годы, с. 551.



Рис. 9. Замусоривание мест гнездования в Прибайкальском национальном парке: 1 – гнездо большого баклана *Phalacrocorax carbo* (Linnaeus, 1758) на о. Бакланий камень в Прибайкальском лесничестве, июнь 2020 года; 2 – гнездо монгольской чайки *Larus (vegae) mongolicus* (Sushkin, 1925) на островах Малого моря, июль 2020 года; 3 – гнездо черного коршуна *Milvus migrans* (Boddaert, 1783), Береговое лесничество, май 2020 года; 4 – гнездо черного коршуна *Milvus migrans* (Boddaert, 1783), Островное лесничество, июнь 2020 года. Фото М.Н. Алексеенко



Рис. 10. Жестяная банка на пясти изюбря *Cervus canadensis asiaticus* Lydekker, 1898. Февраль 2022 года. Фото Ю.А. Зобова



Рис. 11. Кормление монгольских чаек *Larus (vegae) mongolicus* (Sushkin, 1925) и гниющие остатки выброшенной еды на мысе Хобой. Июнь 2024 года. Фото С.В. Суковатцина



Рис. 12. Очистка водоема – местообитания жабы монгольской *Strauchbufo raddei* (Strauch, 1876) от мусора. 1 – бухта Ая, май 2018 года, фото С.Ю. Артемьевой; 2 – залив Усть-Анга, июль 2016 года, фото О.Э. Берлова; 3 – бухта Зуун-Хагун, май 2018 года, фото М.Н. Алексеенко



Рис. 13. Пожарище в Тажеранской степи. Прибайкальский национальный парк. Июль, 2023 год.
Фото П.И. Жовтюка

Загрязнение окружающей среды полимерными отходами ведет к образованию микропластика, его накоплению в наземных экосистемах. Известно, что различные водные организмы поглощают микропластик в естественной среде обитания и аккумулируют его [22]. Попадание микропластика в живые организмы может препятствовать способности поглощать и усваивать пищу, вызывать неблагоприятные физиологические эффекты, ведущие к сокращению численности, что негативно сказывается на всей экосистеме. Недавние исследования выявили накопление микропластика в желудочно-кишечном тракте земноводных на территории ПНП. По мнению ученых, микропластик может служить индикатором загрязнения водных объектов территории ПНП, включая побережье оз. Байкал [7]. Уровень загрязнения микропластиком внутренних водоемов ПНП можно оценить по состоянию прибрежной зоны. Анализ поверхностных вод оз. Байкал рядом с п. Большое Голоустное показал, что средняя концентрация микропластика с 2017 по 2021 год увеличилась в 1,5 раза [4, 10].

Отходы влияют не только на отдельные объекты животного и растительного мира, но и на экосистему в целом. Значительное замусоривание территории крупным пластиком может привести к нарушению тепло- и газообмена почв, повлиять на метаболизм и увеличивать смертность нематод и коллембол [11, 12]. Помимо этого, оставленная в степи или разбитая стеклотара может стать причиной возгорания [13].

В Прибайкальском НП такие пожары могут привести к гибели наземногнездящихся видов птиц, мелких млекопитающих, рептилий, беспозвоночных¹¹ (рис. 13).

Не меньшую опасность представляет горение полиэтиленовых пакетов. Во время обследования пожара на территории ПНП в 2023 году научными сотрудниками было отмечено, что на локальных участках, пройденных огнем, где имелись полиэтиленовые пакеты, огонь глубже прожег почву.

Влияние отходов на диких животных и их местообитания – проблема, касающаяся многих ООПТ в Российской Федерации. Например, отмечены случаи прихода медведицы *Ursus arctos* (Linnaeus, 1758) на свалку в заповеднике «Кузнецкий Алатау» (рис. 14). В долине Уллу-Муруджу заповедника «Тебердинский» большие Муруджинские озера – место концентрации туристов, в результате чего туры *Capra caucasica Gueld.*, Pallas, 1783, привыкли к тому, что после появления людей всегда остается пища с солью.

За основу для исчисления размера вреда, причиненного среде обитания объектов животного мира при

¹¹ Отчет о научно-исследовательской работе по теме: оценка биологического разнообразия и воздействия, планируемой хозяйственной деятельности на территории участков, планируемых под подготовку противопожарных полос по границам населенных пунктов: д. Ялга, д. Хадай, д. Халгай, п. Узуры, з. Усык, на территории Ольхонского района Иркутской области (договор № 22 от 21.09.2023), с. 53.



Рис. 14. Взаимодействие диких животных с отходами. 1 – медведица *Ursus arctos* (Linnaeus, 1758) кормится на свалке у кордона в заповеднике «Кузнецкий Алатау», озеро Рыбное, 2010 год (фото С.Г. Бабиной); 2 – турица *Capra caucasica* Gueld., Pallas, 1783, с мусором в Тебердинском заповеднике, большие Муруджинские озера, 1990 год (фото А.Н. Добролюбова)



Рис. 15. Замусоривание ПВНО территории Прибайкальского НП.

1 – территории ПНП, прилегающие к ПВНО, май 2023 года; 2 – территории ПНП, прилегающие к ПВНО, июнь 2024 года; 3 – ПВНО Хужирское МО, май 2023 года. Фото Н.Ю. Большаковой

замусоривании почв ООПТ, была взята методика, утвержденная Министерством природных ресурсов и экологии РФ¹². В связи с тем, что данная методика применяется для расчета вреда при уничтожении, либо полном запечатывании почвы и иных место-

обитаний беспозвоночных животных, а на исследуемой территории уничтожение или полное запечатывание почвы отсутствует, предложены следующие изменения: вместо показателя ($Z_{кр}$), предусматривающего затраты на проведение работ по замене или восстановлению почвы, добавлен показатель ($Z_{уборка}$), предусматривающий затраты на выполнение комплекса работ по уборке территории (рис. 15). Стоимость таких работ рассчитали на основе средней стоимости услуг по региону (в Иркутской области уборка территории частным подрядчиком обходится в ~30 руб./м²).

¹² Приказ Министерства природных ресурсов и экологии РФ от 28 апреля 2008 года № 107 Об утверждении Методики исчисления размера вреда, причиненного объектам животного мира, занесенным в Красную книгу Российской Федерации, а также иным объектам животного мира, не относящимся к объектам охоты и рыболовства и среде их обитания, ч. III, п. 11.

Такой показатель, как $HC_{нб}$ – норматив стоимости объектов животного мира, относящихся к иным беспозвоночным животным, можно использовать, но в связи с отсутствием исследований на взятом в качестве примера участке он был исключен.

Если исходить из предложенных нами расчетов, при замусоривании территории ООПТ ПВНО, которая включена в границы населенного пункта, находящегося на территории ПНП, размер вреда составит 8 292 349 руб.:

$$B = (Z_{уборка} + HC_{нб}) \times S \times K_{инт} =$$

$$= (30 \text{ руб./м}^2 + 50 \text{ руб./м}^2 + 44 \text{ руб./м}^2) \times 61800 \text{ м}^2 \times 1,0821 \text{ (за 2023 год)} = 8\,292\,349 \text{ руб.,}$$

где:

B – размер вреда, причиненного наземной среде обитания объектов животного мира, руб.;

$Z_{уборка}$ – усредненные затраты на выполнение комплекса работ, связанных с уборкой замусоренной территории в пределах Иркутской области (30 руб./м²);

$HC_{нб}$ – норматив стоимости беспозвоночных животных (почвенные беспозвоночные (44 руб./м²) + насекомые (50 руб./м²)), обитающих на 1 м² земельного участка, определенный в соответствии с приказом¹¹, приложением 1;

$K_{инт}$ – коэффициент роста потребительских цен на товары и услуги на основании данных Федеральной службы государственной статистики;

S – площадь земельного участка, на котором уничтожены либо запечатаны почва (подстилка) и иные местообитания беспозвоночных животных, м².

Ежегодно все работы по уборке прилегающей к ПВНО территории осуществляются в ПНП силами волонтерских объединений, в то время как ответственность за уборку территории и за состояние ПВНО лежит на муниципалитете.

Заключение

Обращение с ТКО важная тема, требующая пристального внимания и контроля. Для снижения последствий, предотвращения серьезного ущерба объектам животного и растительного мира на ООПТ необходимо принимать специальные меры:

активно проводить политику ответственного обращения с отходами среди всех категорий граждан (лекции, мероприятия, устанавливать информационные баннеры, освещать в СМИ и на радио);

проводя мониторинг, собирать сведения, в том числе и о взаимодействии диких животных с отходами;

выявлять причины замусоривания и контакта диких животных с отходами, оперативно предпринимая меры по дальнейшему нераспространению мусора;

устанавливать только герметичные, закрытые от внешних воздействий (дождь, ветер, солнце) и доступа животных контейнерные площадки, в том числе в населенных пунктах, находящихся в границах ООПТ;

следить за состоянием и количеством инфраструктуры по временному накоплению ТКО на территориях ООПТ (в том числе в населенных пунктах, расположенных в границах ООПТ).

Благодарности: сотрудники научного отдела ФГБУ «Заповедное Прибайкалье» выражают благодарность за предоставленные фотографии сотруднику отдела экологического просвещения Большаковой Н.Ю., а также начальнику отдела охраны территории Чичигину А.С., заместителю начальника отдела охраны территории Рыжову Е.В.; авторы искренне признательны директору заповедника «Приволжская лесостепь» Добролюбову А.Н. за предоставленную фотографию и информацию о взаимодействии диких животных с отходами туристической деятельности.

Литература

Список русскоязычной литературы

1. Бубличенко АГ, Бубличенко ЮН. Влияние пластика на морских птиц и млекопитающих морских и прибрежных ООПТ Финского залива Балтийского моря. В кн.: 5-я Всероссийская конференция «Актуальные проблемы особо охраняемых территорий». Тольяты; 2023. С. 34-7. DOI: 10.24412/cl-34866-2023-9.
2. Буянов ИЮ, Пинчук АВ, Чипура СВ, Некипелова ЕО. Разведение и сохранение редких видов животных. Международный опыт по предотвращению гибели животных в процессе взаимоотношений человек – белый медведь. Научные исследования в зоологических парках. 2020;35:61-73.
3. Дубовик ДМ. Объекты накопленного вреда: к вопросу о несанкционированных свалках. Российское право: образование, практика, наука. 2022;3:93-9. DOI: 10.34076/2410_2709_2022_3_93.
4. Ильина ОВ, Колобов МЮ, Ильинский ВВ. Пластиковое загрязнение прибрежных поверхностных вод среднего и южного Байкала. Водные ресурсы. 2021;48(1):42-51. DOI: 10.31857/S0321059621010181.
5. Коннонова ЛА, Подлипский ИИ, Зеленковский ПС, Хохряков ВР. Расчет коэффициента суммарного загрязнения в почвах и донных отложениях рекреационной зоны национального парка «Смоленское Поозерье». В кн.: Экологи-

- ческие проблемы недропользования: Материалы Шестнадцатой международной молодежной научной конференции. Санкт-Петербург; 2016. С. 260-2.
6. Крапивный АП, Ткаченко АА. Врановые как фактор элиминации в колониях околородных птиц. Русский орнитологический журнал. 2008;17(399):196-8.
 7. Кудашева ИС, Воронин ВМ, Иванов ВА. Несанкционированные свалки ТКО: проблемы и решения. В кн.: Молодые ученые в решении актуальных проблем науки: сборник материалов Всероссийской научно-практической конференции студентов, аспирантов и молодых ученых. Krasnoyarsk; 2021. P. 455-7.
 8. Курдюков АБ. О случаях активного хищничества большеклювой вороны *Corvus macrorhynchos mandshuricus* и сороки *Pica pica jankowskii* в Южном. Русский орнитологический журнал. 2014;23(992):1257-65.
 9. Куранова ВН, Франк ЮА, Рахматуллина СН, Эпова ЛА. Накопление микропластика сибирской лягушкой *Rana amurensis* (Anura, Amphibia) в Западном Прибайкалье. Биология внутренних вод. 2024;2:336-44.
 10. Колобов МЮ, Таланина ЕБ. Многолетняя динамика содержания микропластика в поверхностных водах озера Байкал. В кн.: Всероссийская конференция с международным участием по загрязнению окружающей среды микропластиком «MicroPlasticsEnvironment–2022» (МРЕ-2022). Шира (Хакасия); 2022. С. 53.
 11. Леонов ВД, Тиунов АВ. Взаимодействие беспозвоночных и синтетических полимеров в почве (обзор). Экология. 2020;(6):403-16.
 12. Леонов ВД, Мигунова ВД, Сотников ИВ, Тиунов АВ. Загрязнение поверхности почвы макропластиком приводит к изменениям в сообществах нематод. В кн.: Материалы XIX Всероссийского совещания по почвенной зоологии. Биота, генезис и продуктивность почв. Улан-Удэ; 2022. С. 109-11.
 13. Манджиева ТВ, Намысова АН, Горяева ГС. Отходы в степной Калмыкии. Экология России: на пути к инновациям. 2015;(11):133-40.
 14. Оборин МС. Отрицательные последствия массового туризма для принимающих территорий. Сервис plus. 2020;14(1):18–26. DOI: 10.24411/2413-693X-2020-10103.
 15. Пажетнов ВС. Бурый медведь. М.: Агропромиздат; 1990.
 16. Примак ТИ. Камчатка: пластик в помете медведей и повадках птиц. В кн.: Наука и образование: отечественный и зарубежный опыт: сборник трудов сорок шестой международной научно-практической конференции. Белгород; 2022. С. 298-304.
 17. Подлевских ММ, Евдокимова СЛ, Бабина АА. Оценка влияния несанкционированной свалки на почвенный покров. В кн.: Биодиагностика состояния природных и природно-техногенных систем: Материалы XXI Всероссийской научно-практической конференции с международным участием. Киров: Вятский государственный университет; 2023. С. 172-6.
 18. Романова ЕМ, Любомирова ВН, Шадыева ЛА. Оценка уровня биологической опасности почв несанкционированных свалок бытовых отходов. Вестник Ульяновской государственной сельскохозяйственной академии. 2014;2(26): 69-74.
 19. Руденко АГ. Влияние антропогенных факторов на взаимоотношения врановых и чайковых птиц в Черноморском заповеднике. Русский орнитологический журнал. 2023;32(2344):4122-4.
 20. Рябицев ВК. Птицы Сибири: справочник-определитель. Москва, Екатеринбург: Кабинетный ученый; 2014. Том 1; С. 438.
 21. Саркисов СВ, Лопатин НВ, Эль-Салим СЗ. Технические решения по обеспечению эпидемиологической безопасности при обращении с твердыми коммунальными отходами в местах их генерации. Актуальные проблемы военных научных исследований. 2022;2(22):39-50.

Общий список литературы/References

1. Bublichenko AG, Bublichenko YuN. [The impact of plastic on seabirds and mammals in marine and coastal protected areas of the Gulf of Finland and the Baltic Sea]. In: 5-ya Vserossiyskaya Konferentsiya «Aktualnye Problemy Osobo Okhraniyamykh Territoriy». Togliatti; 2023. P. 34-7. DOI: 10.24412/cl-34866-2023-9. (In Russ.)
2. Buyanov IYu, Pinchuk AV, Chipura SV, Nekipelova EO. [Breeding and conservation of rare animal species International experience in preventing the death of animals in the process of human-polar bear relationships]. Nauchnye Issledovaniya v Zoologicheskikh Parkakh. 2020;(35):61-73. (In Russ.)
3. Dubovik DM. [Objects of accumulated harm: on the issue of unauthorized landfills]. Rossiyskoye Pravo Obrazovaniye Praktika Nauka. 2022;(3): 93-9. DOI: 10.34076/ 2410_2709_2022_3_93. (In Russ.)
4. Il'ina OV, Kolobov MYu, Il'inskii VV. [Plastic pollution of coastal surface waters of the middle and southern Baikal]. Vodnye Resursy. 2021;48(1):42-51. DOI 10.31857/S0321059621010181. (In Russ.)
5. Kononova LA, Podlipskii II, Zelenkovskii PS, Khokhryakov VR. [Calculation of the coefficient

- of total pollution in soils and bottom sediments of the recreational zone of the Smolenskoye Poozerye National Park]. In: *Ekjlgicheskiye Problemy Nedropolzovaniya Materialy Shestnadsatoy Mezhdunarodnoy Molodezhnoy Nauchnoy Konferentsii*. Saint Petersburg; 2016. P. 260-62. (In Russ.)
6. Krapivnyi AP, Tkachenko AA. [Corvidae as an elimination factor in colonies of near-water birds]. *Russkiy Ornitologicheskii Zhurnal*. 2008;17(399):196-8. (In Russ.)
 7. Kudasheva IS, Voronin VM, Ivanov VA. [Unauthorized landfills of MSW: problems and solutions]. In: *Molodye Uchenye v Reshenii Aktualnykh Problem Nauki Sbornik Materialov Vserossiyskoy Nauchno-Prakticheskoy Konferentsii Studentov Aspirantov i Molodykh Uchenykh*. Krasnoyarsk; 2021. P. 455-7. (In Russ.)
 8. Kurdyukov AB. [Cases of active predation of the large-billed crow *Corvus macrorhynchos mandshuricus* and the magpie *Pica pica jankowskii* in Southern Primorye]. *Russkiy Ornitologicheskii Zhurnal*. 2014;23(992):1257-65. (In Russ.)
 9. Kuranova VN, Frank YA, Rakhmatullina SN, Epova LA. Accumulation of microplastics by the Siberian wood frog *Rana amurensis* (Anura, Amphibia) in the Western Baikal Region. *Inland Water Biology*. 2024;17(2):345-53.
 10. Kolobov MYu, Talanina EB. [Long-term dynamics of microplastic content in the surface waters of Lake Baikal]. In: *MicroPlasticsEnvironment-2022*. Shira (Khakassia); 2022. P. 53. (In Russ.)
 11. Leonov VD, Tiunov AV. [Interaction of invertebrates and synthetic polymers in soil. A review]. *Ekologiya*. 2020;6:40316. (In Russ.)
 12. Leonov VD, Migunova VD, Sotnikov IV, Iunov AV. [Contamination of the soil surface with macroplastics leads to changes in nematode communities]. In: *Biota, Genezis i Produktivnost Pochv*. Ulan-Ude; 2022. P. 109-11. (In Russ.)
 13. Mandzhieva TV, Namysova AN, Goryaeva GS. [Waste in steppe Kalmykia]. *Ekologiya Rossii na Puti k Innovatsiyam*. 2015;11:133-40. (In Russ.)
 14. Oborin MS. [Negative consequences of mass tourism for the host territories]. *Servis Plus*. 2020;14(1):18-26. DOI: 10.24411/2413-693X-2020-10103. (In Russ.)
 15. Pazhetnov VS. *Buryi Medved*. [The brown bear]. Moscow: Agropromizdat; 1990. (In Russ.)
 16. Primak TI. [Kamchatka: plastic in bear droppings and bird habits]. In: *Nauka i Obrazovaniye Otechestvennyi i Zarubezhnyi Opyt*. Belgorod; 2022. P. 298-304. (In Russ.)
 17. Podlevskikh MM, Evdokimova SL, Babina AA. [Assessment of the impact of an unauthorized landfill on the soil cover]. In: *Biodiagnostika Sostoyaniya Prirodnikh i Prirodno-Tekhnicheskikh Sistem*. Kirov; 2023. P. 172-6. (In Russ.)
 18. Romanova EM, Lyubomirova VN, Shadyeva LA. [Assessment of the level of biological hazard of soils of unauthorized landfills of household waste]. *Vestnik Ul'yanovskoy Gosudarstvennoy Selsk Khozyaistvennoy Akademii*. 2014;2(26):69-74. (In Russ.)
 19. Rudenko AG. [The influence of anthropogenic factors on the relationship between Corvidae and seagull birds in the Black Sea Reserve]. *Russkiy Ornitologicheskii Zhurnal*. 2023;32(2344):4122-4. (In Russ.)
 20. Ryabitsev VK. *Ptitsy Sibiri: Spravochnik-Opre delitel*. [Birds of Siberia: A Reference Guide]. Moscow, Yekaterinburg: Kabinetnyi Uchenyi; 2014. Vol. 1, P. 438.
 21. Sarkisov SV, Lopatin NV, El-Salim SZ. [Technical solutions to ensure epidemiological safety in the handling of solid municipal waste in the places of their generation]. *Aktualnye Problemy Voenno-Nauchnykh Issledovaniy*. 2022;2(22):39-50. (In Russ.)
 22. Harris LST, Carrington E. Impacts of microplastic vs. natural abiotic particles on the clearance rate of a marine mussel. *Limnol Oceanogr Lett*. 2019;5:66. <https://doi.org/10.5061/dryad.vn92f3j>.
 23. Reynolds JS, Ibáñez-Álamo JD, Sumasgutner P, Mainwaring MC. Urbanisation and nest building in birds: a review of threats and opportunities. *J Ornithol*. 2019;160(3):841-60.
 24. Plaza PI, Lambertucci SA. How are garbage dumps impacting vertebrate demography, health, and conservation? *Glob Ecol Conservat*. 2017;12:9-20.
 25. Rodrigues DH, Calixto E, Cesario CS, Repoles RB, Lopes WP, Oliveira VS, Brinati A, Hemetrio NS, Silva IO, Boere V. Feeding ecology of wild brown-nosed coatis and garbage exploration: a study in two ecological parks. *Animals*. 2021;11(8):2412.
 26. Sergio F, Blanco G, Tanferna A. Raptor nest decorations are a reliable threat against conspecifics. *Science*. 2011;331(6015):327-30.
 27. Teampanpong J. Improper garbage management attracts vertebrates in a Thai national park. *Écosci*. 2021;28(2):107-13. <https://doi.org/10.1080/11956860.2021.1872264>.

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ПРЕДЕЛОВ УСТОЙЧИВОСТИ ЭКОСИСТЕМНЫХ ФУНКЦИЙ ГОРНО-ЛУГОВОЙ ЧЕРНОЗЕМОВИДНОЙ ПОЧВЫ ПРИ ЗАГРЯЗНЕНИИ ЦИНКОМ

А.А. Кузина*, **Е.С. Храпай**, **С.И. Колесников**,
Т.В. Минникова, **К.Ш. Казеев**

Южный федеральный университет, г. Ростов-на-Дону, Россия

* Эл. почта: nyuta_1990@mail.ru

Статья поступила в редакцию 28.02.2024; принята к публикации 27.06.2024

Цинк (Zn) относится к приоритетным загрязняющим веществам. Загрязнение цинком горно-луговой черноземовидной почвы в районе меднодобывающего предприятия Урупского горно-обогатительного комбината (ГОК) выше, чем другими тяжелыми металлами (медь, свинец, хром и др.). Цель данной работы – определение экологически безопасной концентрации Zn в горно-луговой черноземовидной почве по нарушению ее экосистемных функций в модельном лабораторном эксперименте. Объект исследования – горно-луговая черноземовидная почва, около хвостохранилища Урупского ГОК. Экосистема – субальпийский горный луг. Определяли: активности каталазы и дегидрогеназ в почве, обилие бактерий рода *Azotobacter*, общую численность бактерий в почве, всхожесть и интенсивность начального роста (длина корней) редиса (*Raphanus sativus* L.). Нарушение экосистемных функций определяли по степени снижения интегрального показателя состояния (ИПБС), вычисленного на основе вышеперечисленных показателей. Загрязнение горно-луговой черноземовидной почвы цинком достоверно угнетало всхожесть семян редиса при концентрации 50–500 мг/кг, численность бактерий рода *Azotobacter* – при 100–500 мг/кг, остальные параметры снижались при концентрациях 250 и 500 мг/кг. Была установлена экологически безопасная концентрация Zn в горно-луговой черноземовидной почве – 190 мг/кг. Этот уровень может быть использован в качестве экологического норматива для оценки и нормирования загрязнения экосистем.

Ключевые слова: химическое загрязнение, тяжелые металлы, интегральный показатель биологического состояния, экологически безопасная концентрация.

DETERMINATION OF THE LIMITS OF TOLERANCE OF ECOSYSTEMIC CHARACTERISTICS OF MOUNTAIN-MEADOW CHERNOZEM-LIKE SOILS TO POLLUTION WITH ZINC

A.A. Kuzina*, **Ye.S. Khrapay**, **S.I. Kolesnikov**, **T.V. Minnikova**, **K.Sh. Kazeev**
Southern Federal University, Rostov-on-Don, Russia

* Email: nyuta_1990@mail.ru

Zinc is an important pollutant. In the vicinity of the copper mining enterprise Urupsk Ore Dressing Complex (UODC), mountain-meadow chernozem soil is contaminated with Zinc more than with other heavy metals, including copper, lead, and chromium. The objective of the present work was to determine the environmentally safe zinc level in an alpine meadow soil (*Mollic Leptosol Eutric*) by modeling zinc-caused changes in its ecosystemic functions in laboratory conditions. Soil specimens were sampled at the tailing dump of UODC. The following parameters were determined: soil catalase and dehydrogenase activities, *Azotobacter* cell abundance, total bacteria abundance, and germination and growth rates of radish (*Raphanus sativus* L.). The results were used to calculate an integral index of soil conditions. Soil contamination with zinc significantly inhibited radish germination rate at 50–500 mg/kg and of *Azotobacter* cell abundance at 100-500 mg/kg. Other parameters were reduced at 250 и 500 mg Zn/kg. The environmentally safe level of zinc thus established was 190 mg/kg. This level may be used as a reference standard for assessing ecosystems pollution.

Keywords: chemical pollution, heavy metals, integral index of biological condition, environmentally safe concentration.

Введение

Урупское медно-колчеданное месторождение было открыто в 1947 году, добыча руды начата с 1968 года. Состав основных полезных компонентов руд вклю-

чает медь (Cu) и цинк (Zn) в соотношении 2:1, а также серу (S) [11]. Отходы горно-обогатительного комбината (ГОК), содержащие помимо меди соединения цинка, неблагоприятно воздействуют на окружающую

шую среду. По данным [9, 12] в почвах, отобранных вблизи ГОК, отмечается повышенное содержание Zn до 1,5–2,0 уровней ПДК. Среди основных металлов-загрязнителей почвенного покрова Zn занимает ведущие позиции [20]. Зафиксировано, что при загрязнении почв цинком происходят изменения физических, химических свойств, нарушаются структурные показатели почв, меняется состав органического вещества [16], наблюдаются ухудшение биологического состояния почв [1], подавление активности и численности микроорганизмов, снижение плодородия почвы [19, 27]. Цинк является необходимым микроэлементом для растений, но повышенное содержание в почвах вызывает негативное воздействие на растения, снижает их продуктивность [23, 26]. Видимые симптомы токсичности обычно проявляются при содержании Zn в листьях от 100 до 300 мкг/г сухой массы и зависят от вида растения [17], а при концентрации выше 100 мг/кг отмечается гибель наиболее чувствительных видов растений [18].

Почва, являясь основным компонентом биосферы, выполняет множество функций, в том числе экосистемные. Установлено, что нарушение экосистемных функций почвы происходит в определенной очередности. По степени угнетения экосистемных функций можно оценить состояние и плодородие почвы [25].

В настоящее время в Российской Федерации применяются предельно допустимые концентрации (ПДК) и ориентировочно допустимые концентрации (ОДК) химических веществ, разработанные на принципах санитарно-гигиенического нормирования, направленного на защиту человека. В последнее время все более востребованным становится экологическое нормирование содержания поллютантов в почве, когда оценивают опасность загрязнения для экосистемы [13].

Цель данной работы – определение экологически безопасной концентрации Zn в горно-луговой черноземовидной почве по нарушению ее экосистемных функций в модельном лабораторном эксперименте.

Задачи исследования:

1. Оценить влияние Zn на биологические показатели горно-луговой черноземовидной почвы.
2. Рассчитать интегральный показатель биологического состояния почвы по наиболее информативным показателям.
3. Определить концентрацию Zn, вызывающую снижение интегрального показателя биологического состояния почвы на 10%, соответствующее нарушению основных экосистемных функций почвы.

Материалы и методы исследования

Урупский горно-обогатительный комбинат (ГОК) – предприятие добычи и обогащения медного колчедана. Находится в Карачаево-Черкесской Республике, в Урупском районе. Урупский ГОК имеет действующее

хвостохранилище, которое представляет экологическую угрозу. Естественная экосистема, характерная для данной местности, – субальпийский горный луг. Видовой состав естественной растительности (100 м и более от хвостохранилища): осока остролистная, пупавка Сапорты, клевер кавказский, мятлик обыкновенный, пырей ползучий, шавель конский и др., проективное покрытие – 90–100%. На расстоянии 5–100 м от действующего хвостохранилища происходит снижение проективного покрытия на 30–80%. В видовом составе появляются рудеральные виды растения (одуванчик лекарственный, кострец пестрый, вьюнок полевой и др.). В 5 м от хвостохранилища содержание Zn относительно фонового повышается в 14 раз, Cu – в 10 раз, As – в 10 раз, Co – в 2 раза, Ni – в 2 раза.

Для территории, прилегающей к хвостохранилищу Урупского ГОК, свойственна горно-луговая черноземовидная почва (*Mollic Leptosol Eutric*) [21]. Почву для лабораторного моделирования отбирали на расстоянии 1500 м от хвостохранилища как не подверженную загрязнению от хвостохранилища ГОК. Анализ содержания тяжелых металлов в почве показал, что начиная с 200 м до 1500 м их содержание не изменяется, что дает основание утверждать, что почва была отобрана с незагрязненной территории. Использовали слой почвы 0–10 см, так как при загрязнении тяжелые металлы, в том числе и Zn, в основном накапливаются в верхнем слое [14, 22]. Для определения содержания органического углерода в почве использовали метод И.В. Тюрина, гранулометрический состав почвы исследовали по методу Н.А. Качинского, реакцию почвенной среды устанавливали потенциометрически. По результатам анализа установлено, что в почве содержится 5,97% органического углерода ($C_{орг}$), она имеет среднесуглинистый гранулометрический состав, нейтральную реакцию среды ($pH = 6,5$).

Моделирование загрязнения Zn в лабораторных условиях проводили по следующей методике: почву, отобранную в естественных условиях, высушивали до воздушно-сухого состояния, просеивали через сита. Фракцию почвенных агрегатов размером от 3 до 5 мм и массой 500 г помещали в пластиковые сосуды. Цинк в почву вносили в форме оксида (ZnO) в концентрациях: 10, 25, 50, 100, 250, 500 мг/кг. Исходная концентрация Zn в почве 86,1 мг/кг. Использование окиси при оценке экотоксичности тяжелых металлов позволяет избежать влияния сопутствующих анионов на функции почвы и биоту, как в случаях использования солей металлов. Поскольку данный оксид практически нерастворим в воде, его равномерно распределяли в изучаемой почве следующим способом: из 500 г воздушно-сухой почвы брали около 10 г и тщательно перемешивали с ними навеску необходимой массы оксида Zn путем растирания смеси в ступке. Затем смесь 10 г почвы и навески оксида Zn

смешивали с остальной почвой в сосуде и тщательно перемешивали. После этого почву увлажняли водой. Повторность каждого варианта модельного эксперимента 3-кратная.

Срок экспозиции модельного эксперимента составил 30 суток при постоянных уровнях влажности (25%) и температуры (22 °С). В течение данного периода проявляется наибольшая токсичность тяжелых металлов, после чего наблюдается тенденция к восстановлению биологических свойств почв [8, 25]. Через 30 суток почву извлекали из сосудов и определяли ее биологические показатели общепринятыми методами [4].

Активность почвенной каталазы определяли газометрическим методом А.Ш. Галстяна по количеству выделенного кислорода при контакте H_2O_2 с изучаемой почвой. Активность дегидрогеназ оценивали методом восстановления индикаторов с низким редокс-потенциалом – переходом хлорида трифенилтетразолия в трифенилформазан по методу А.Ш. Галстяна в модификации Ф.Х. Хазиева. Обилие бактерий рода *Azotobacter* оценивали методом обрастания почвенных комочков на неподкисленной среде Эшби. Общую численность бактерий в почве определяли методом прямой люминесцентной микроскопии по методике Д.Г. Звягинцева и П.А. Кожевина. Фитотоксические показатели определяли с помощью растительного тест-объекта по всхожести и интенсивности начального роста (длина корней) проростков редиса (*Raphanus sativus L.*) по Бабьевой, Зеновой (1989). Описание всех использованных методов представлено в обзоре [4].

Использованные показатели экологического состояния почв хорошо коррелируют с содержанием загрязняющего вещества в почве [6, 23, 24].

Интегральный показатель биологического состояния (ИПБС) почвы параметрам рассчитывали по формуле (1):

$$\text{ИПБС} = \frac{(V_1 + V_2 + V_3 + \dots + V_n)}{N}, \quad (1)$$

где: V_1, V_2, V_3, V_n – процентное значение для каждого биологического параметра относительно контроля (100%); N – число показателей. При расчете ИПБС в незагрязненной почве (контроле) результата принимали за 100%. ИПБС позволяет оценить общее экологическое состояние почв, поскольку включает в себя набор показателей, которые отражают наиболее важные биологические процессы, протекающие в почве и определяющие ее экосистемные функции [25].

Статистическую обработку результатов проводили в программе Statistica 12.0. На рисунках результаты представлены как среднее ± стандартное отклонение и указаны величины наименьшей существенной разницы при уровне значимости $p \leq 0,05$ (НСР05). Значимость различий оценивали по критерию Манна-Уитни при $p \leq 0,05$.

Результаты и их обсуждение

Установлено, что внесение ZnO в исследуемую почву в концентрации 10–100 мг/кг не вызвало статистически значимых изменений в активности почвенных ферментов (рис. 1). При загрязнении Zn концентрациями 250 мг/кг и 500 мг/кг почвы установлено ингибирование активности каталазы на 13 и 19% (рис. 1А) и активности дегидрогеназ на 17 и 29% относительно контроля соответственно.

Общая численность бактерий при внесении Zn в концентрации 10–100 мг/кг почвы значимо не изменилась относительно контроля, отмечается статистически значимое увеличение численности бактерий при 10 мг/кг на 7%, при 25 мг/кг на 4%. При концентрациях 250 и 500 мг/кг общая численность бактерий снизилась на 24 и 31% соответственно (рис. 2А). Обилие бактерий рода *Azotobacter* не изменилось при концентрации Zn 10–50 мг/кг, а при внесении 100 мг/кг уменьшилось на 12%, при 250 мг/кг – на 17%, при 500 – на 23% (рис. 2Б).

Всхожесть семян редиса не изменялась при загрязнении 10–25 мг/кг. При концентрации Zn 50 мг/кг наблюдалось снижение всхожести на 10%, при 100 мг/кг – на 13%, при 250 мг/кг – на 24%, при 500 мг/кг – на 34% (рис. 3А). Длина корней значимо снижалась при концентрациях 250 и 500 мг/кг на 22 и 25% соответственно (рис. 3Б).

На основе расчета относительных значений каждого биологического показателя (по Kolesnikov et al., 2019) [25] был рассчитан ИПБС почвы (рис. 4). Отмечается угнетение ИПБС при 250 мг/кг на 19% и при 500 мг/кг на 27%.

Загрязнение горно-луговой черноземовидной почвы Zn снижало всхожесть семян редиса при концентрациях 50–500 мг/кг, численность бактерий рода *Azotobacter* – при внесении 100–500 мг/кг, остальные биологические параметры (активность ферментов, общая численность бактерий, длина корней) ингибировались при концентрациях 250 и 500 мг/кг. Ряд исследователей отмечали подавление численности червей и фитотоксичности при концентрации Zn 1 и 2 ПДК [10], ингибирование прорастания семян [15]. Однако есть работы, подтверждающие устойчивость растений к высоким концентрациям Zn [3; 5].

Проведенное исследование позволило рассчитать экологически безопасные концентрации Zn в почвах вблизи медедобывающего предприятия. В предыдущих исследованиях [25] было установлено, что нарушение экосистемных функций почвы происходит в определенной очередности. По мере увеличения концентрации загрязняющего почву химического вещества срыв выполняемых ею экосистемных функций происходит в следующей последовательности: информационные → биохимические, физико-химические, химические и целостные → физические. Классификация экосистемных функций почв дана по Добровольскому Г.В., Никити-



Рис. 1. Изменение ферментативной активности при загрязнении Zn, % от контроля: А) активность каталазы; Б) активность дегидрогеназ

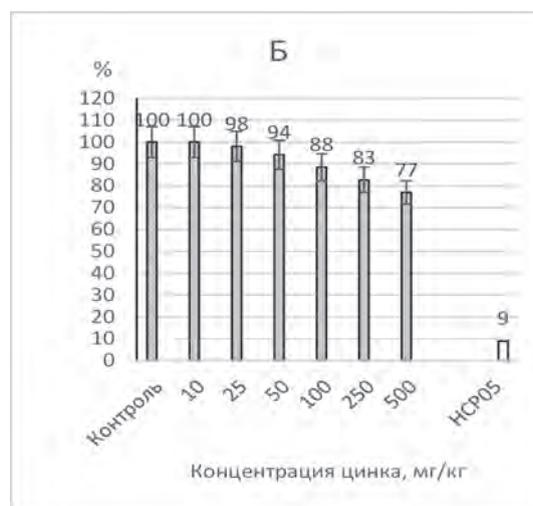
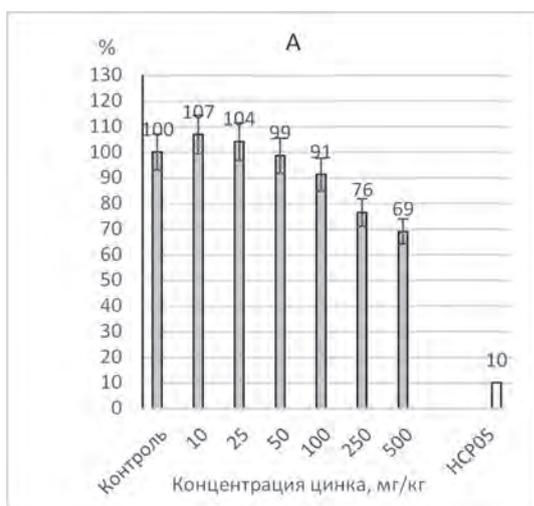


Рис. 2. Изменение микробиологических показателей при загрязнении Zn, % от контроля: А) общая численность бактерий; Б) обилие бактерий рода *Azotobacter*

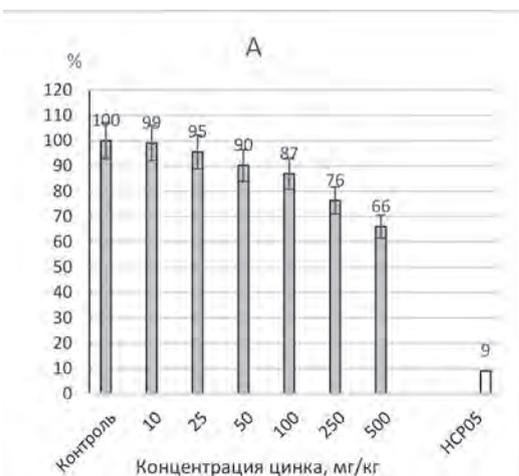


Рис. 3. Изменение фитотоксических показателей при загрязнении Zn, % от контроля: А) всхожесть; Б) длина корней

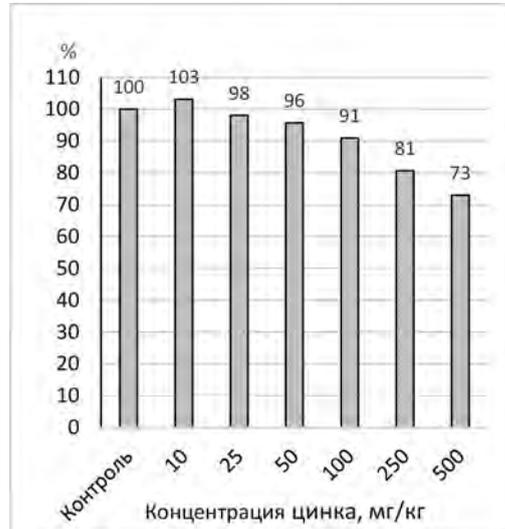


Рис. 4. Изменение ИПБС почвы при загрязнении Zn, % от контроля

Табл. 1

Экологическое нормирование содержания Zn для почв вблизи медедобывающего предприятия по степени нарушения экосистемных функций

Уровень загрязнения почв	Изменения ИПБС, %	Экосистемные функции почвы, которые нарушены при данном загрязнении	Содержание Zn в почве, мг/кг
Не загрязненные	<5	–	< 140
Слабозагрязненные	5–10	Информационные	140–190
Среднезагрязненные	10–25	Химические, физико-химические, биохимические; целостные	190–520
Сильнозагрязненные	>25	Физические	> 520

ну Е.Д. (1990) [2]. В качестве критерия степени нарушения экосистемных функций целесообразно использовать ИПБС почвы. Если значения ИПБС уменьшаются менее чем на 5%, то почва выполняет экосистемные функции нормально, при снижении значений ИПБС на 5–10% происходит нарушение информационных функций, на 10–25% – биохимических, физико-химических, химических и целостных, более чем на 25% – физических [25]. По результатам настоящего исследования было определено уравнение регрессии, отражающее зависимость снижения ИПБС от содержания в почве Zn: $y = 237,18x - 0,184; R^2 = 0,998$.

С помощью этого уравнения были рассчитаны концентрации Zn, при которых происходит нарушение тех или иных групп экосистемных функций почвы (табл. 1).

Из приведенной таблицы следует, что если в горно-луговой черноземовидной почве (*Mollic Leptosol Eutric*) содержание Zn ниже 140 мг/кг, то ее экосистемные функции не нарушены.

При содержании Zn от 140 до 190 мг/кг фиксируются нарушения информационных функций в горно-луговой черноземовидной почве.

Концентрация Zn от 190 до 520 мг/кг в горно-луговой черноземовидной почве приводит к сбою химических, физико-химических, биохимических функций, а главное – нарушаются функции горно-луговой черноземовидной почвы, определяющей плодородие.

Полное же нарушение всех экосистемных функций, включая физические, произойдет при содержании в горно-луговой черноземовидной почве Zn более 520 мг/кг.

Таким образом, в горно-луговой черноземовидной почве в качестве экологически безопасной концентрации Zn следует принимать концентрацию 190 мг/кг. При превышении этой концентрации в почве происходит нарушение ее важнейших функций – химических, физико-химических, биохимических и целостных функций почвы, в том числе плодородия [25]. Эта устойчивость целостных экосистемных функций к загрязнению Zn зависит от генетических свойств почвы, которые способствуют переводу токсичных форм тяжелых металлов в малоподвижные нетоксичные [7]. В настоящее время имеются ПДК и ОДК Zn для сельскохозяйственных и селитебных

почв¹, а для природных экосистем нормативы отсутствуют. Данная концентрация может быть использована в качестве регионального экологического норматива (региональная ПДК) для территорий в районе хвостохранилища Урупского ГОК, при превышении которой могут потребоваться рекультивационные мероприятия.

Разработка данного экологического норматива содержания цинка в горно-луговой черноземовидной почве лежит в русле Постановления Правительства Российской Федерации от 13 февраля 2019 года № 149². Применение его возможно на всей территории распространения горно-луговой черноземовидной почвы, за исключением земель сельскохозяйственного назначения и селитебных территорий, на которых действует ОДК цинка.

Заключение

Загрязнение горно-луговой черноземовидной почвы ZnO достоверно снижало всхожесть семян редиса при концентрации 50–500 мг/кг, численность бак-

терий рода *Azotobacter* – при внесении 100–500 мг/кг, остальные биологические параметры (активность ферментов, общая численность бактерий, длина корней) ингибировались при концентрации 250 и 500 мг/кг. Определена экологически безопасная концентрация Zn для горно-луговой черноземовидной почвы, которая составляет 190 мг/кг. При превышении этой концентрации в почве происходит нарушение ее важнейших функций – биохимических, физико-химических, химических и целостных. Данная концентрация может быть использована в качестве регионального экологического норматива (региональной ПДК) для территорий в районе хвостохранилища Урупского ГОК, при превышении которой могут потребоваться рекультивационные мероприятия.

Благодарности: Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 23-74-01071, <https://rscf.ru/project/23-74-01071/> в Южном федеральном университете.

Литература

Список русскоязычной литературы

1. Дауд РМ, Колесников СИ, Минникова ТВ, Казеев КШ, Акименко ЮВ. Биодиагностика устойчивости аридных почв Юга России к загрязнению тяжелыми металлами, нефтяными углеводородами и биоцидами. Ростов-на-Дону, Таганрог: Издательство Южного федерального университета; 2021. DOI 10.18522/801273509.
2. Добровольский ГВ, Никитин ЕД. Функции почв в биосфере и экосистемах (экологическое значение почв). М.: Наука; 1990.
3. Задворная АК, Казнина НМ, Холопцева ЕС. Влияние повышенных концентраций цинка в субстрате на рост и фотосинтетический аппарат горчицы белой. Труды Карельского научного центра Российской академии наук. 2021;(3):68-76.
4. Казеев КШ, Колесников СИ. Биодиагностика почв: методология и методы исследований. Ростов-на-Дону: Издательство Южного федерального университета; 2012.
5. Казнина НМ, Титов АФ, Лайдинен ГФ, Батова ЮВ. Влияние цинка на продуктивность ярово-

го ячменя в вегетационном опыте. Агротехника. 2010;(8):72-6.

6. Колесников СИ, Вардуни ВМ, Тимошенко АН, Денисова ТВ, Казеев КШ, Акименко ЮВ. Оценка экотоксичности наночастиц оксидов кобальта, меди, никеля и цинка по биологическим показателям состояния чернозема обыкновенного. Юг России: экология, развитие. 2020;15(1):130-6.
7. Колесников СИ, Казеев КШ, Вальков ВФ. Экологическое состояние и функции почв в условиях химического загрязнения. Ростов-на-Дону: Ростиздат, 2006.
8. Колесников СИ, Тимошенко АН, Казеев КШ, Акименко ЮВ, Мясникова МА. Оценка экотоксичности наночастиц меди, никеля и цинка по биологическим показателям чернозема. Почвоведение. 2019;(8):986-92. DOI: 10.1134/S0032180X19080094.
9. Салпагарова СИ, Салпагарова ЗИ. Воздействие Урупского горнообогатительного комбината на окружающую среду. Известия Даге-

¹ Постановление Главного государственного санитарного врача РФ от 28 января 2021 года № 2 «Об утверждении санитарных правил и норм СанПиН 1.2.3685-21 «Гигиенические нормативы и требования к обеспечению безопасности и (или) безвредности для человека факторов среды обитания»».

² Постановление Правительства Российской Федерации от 13 февраля 2019 года № 149 «О разработке, установлении и пересмотре нормативов качества окружающей среды для химических и физических показателей состояния окружающей среды, а также об утверждении нормативных документов в области охраны окружающей среды, устанавливающих технологические показатели наилучших доступных технологий».

- станского государственного педагогического университета. Естественные и точные науки. 2018;12(1):88-93. DOI: 10.31161/1995-0675-2018-12-1-88-93.
10. Синдирева АВ, Федосова МД, Никулинская АВ. Влияние цинка на численность технологических видов червей *Eisenia fetida* и фитотоксичность почвы. Электронный научно-методический журнал Омского ГАУ. 2017;4(11). URL <http://e-journal.omgau.ru/images/issues/2017/4/00481.pdf>.
 11. Смирнов ВИ, редактор. Рудные месторождения СССР. В 3 т. 2-е изд., перераб. и доп. М.: Недра; 1978. Т. 2.
 12. Храпай ЕС, Кузина АА, Колесников СИ, Минникова ТВ, Казеев КШ. Оценка содержания тяжелых металлов в почве рекультивированного хвостохранилища Урупского горно-обогатительного комбината. Горный информационно-аналитический бюллетень. 2024;4:56-68. DOI: 10.25018/0236_1493_2024_4_0_56.
 13. Яковлев АС, Евдокимова МВ. Подходы к нормированию загрязнения почв в России и зарубежных странах. Почвоведение. 2022;5:631-641. <https://doi.org/10.31857/S0032180X22050136>.
- in a pot experiment]. *Agrohimiya*. 2010;(8):72-76. (In Russ.)
6. Kolesnikov SI, Varduni VM, Timoshenko AN, Denisova TV, Kazeev KSh, Akimenko YuV. [Estimation of ecotoxicity of nanoparticles of cobalt, copper, nickel and zinc oxides using biological indicators of the state of ordinary chernozem]. *Yug Rossii Ecologiya Razvitiye*. 2020;15(1):130-6. (In Russ.) <https://doi.org/10.18470/1992-1098-2020-1-130-136>.
 7. Kolesnikov SI, Kazeev KSh, Valkov VF. *Ekologicheskoye Sostoyaniye i Funktsii Pochv v Usloviyakh Khimicheskogo Zagriazneniya*. [Ecological State and Functions of Soils in Conditions of Chemical Pollution]. Rostov-on-don: Rostizdat; 2006. (In Russ.)
 8. Kolesnikov SI, Timoshenko AN, Kazeev KSh, Akimenko YuV, Miasnikova MA. [Assessment of ecotoxicity of copper, nickel, and zinc nanoparticles based on biological indicators of chernozems]. *Pochvovedeniye*. 2019;(8): 986-992. DOI: 10.1134/S0032180X19080094. (In Russ.)
 9. Salpagarova SI, Salpagarova ZI. [The environmental impacts of Urupsky Mining Complex]. *Izvesiya Dagestanskogo Gosudarstvennogo Pedagogicheskogo Universiteta Yestestvennye i Tochnye Nauki*. 2018;12(1):88-93. DOI: 10.31161/1995-0675-2018-12-1-88-93. (In Russ.)

Общий список литературы/References

1. Daud RM, Kolesnikov SI, Minnikova TV, Kazeev KS, Akimenko SW. *Biodiagnostika Ustoichivosti Aridnykh Pochv Yuga Rossii k Zagriazneniyu Tiazhelyimi Metallami Neftianymi Uglevodorodami i Biotsidami*. [Biodiagnostics of the Resistance of Arid Soils in the South of Russia to Pollution by Heavy Metals, Petroleum Hydrocarbons and Biocides]. Rostov-on-Don and Taganrog: Izdatelstvo Yuzhnogo Federalnogo Universiteta; 2021. DOI 10.18522/801273509. (In Russ.)
2. Dobrovolsky GV, Nikitin YeD. *Funktsii Pochv v Biosfere i Ekosistemakh (Ekologicheskoe Znachenie Pochv)*. [Soil Functions in the Biosphere and Ecosystems (Ecological Significance of Soils)]. Moscow: Nauka; 1990. (In Russ.)
3. Zadornaya AK, Kaznina NM, Kholoptseva YeS. [Effect of elevated zinc concentrations in the substrate on the growth and photosynthetic apparatus of white mustard]. *Trudy Karelskogo Nauchnogo Tsentra Rossiyskoy Akademii Nauk*. 2021;(3):68-76. (In Russ.)
4. Kazeev KSh, Kolesnikov SI. *Biodiagnostika Pochv: Metodologiya i Metody Issledovaniy*. [Soil Biodiagnostics: Methodology and Research Techniques]. Rostov-on-Don: Izdatelstvo Yuzhnogo Federalnogo Universiteta; 2012. (In Russ.)
5. Kaznina NM, Titov AF, Laydinen GF, Batova YuV. [Effect of zinc on the yield of spring barley
6. Kolesnikov SI, Varduni VM, Timoshenko AN, Denisova TV, Kazeev KSh, Akimenko YuV. [Estimation of ecotoxicity of nanoparticles of cobalt, copper, nickel and zinc oxides using biological indicators of the state of ordinary chernozem]. *Yug Rossii Ecologiya Razvitiye*. 2020;15(1):130-6. (In Russ.) <https://doi.org/10.18470/1992-1098-2020-1-130-136>.
7. Kolesnikov SI, Kazeev KSh, Valkov VF. *Ekologicheskoye Sostoyaniye i Funktsii Pochv v Usloviyakh Khimicheskogo Zagriazneniya*. [Ecological State and Functions of Soils in Conditions of Chemical Pollution]. Rostov-on-don: Rostizdat; 2006. (In Russ.)
8. Kolesnikov SI, Timoshenko AN, Kazeev KSh, Akimenko YuV, Miasnikova MA. [Assessment of ecotoxicity of copper, nickel, and zinc nanoparticles based on biological indicators of chernozems]. *Pochvovedeniye*. 2019;(8): 986-992. DOI: 10.1134/S0032180X19080094. (In Russ.)
9. Salpagarova SI, Salpagarova ZI. [The environmental impacts of Urupsky Mining Complex]. *Izvesiya Dagestanskogo Gosudarstvennogo Pedagogicheskogo Universiteta Yestestvennye i Tochnye Nauki*. 2018;12(1):88-93. DOI: 10.31161/1995-0675-2018-12-1-88-93. (In Russ.)
10. Sindireva AV, Fedosova MD, Nikulinskaya AV. [The effect of zinc on the abundance of technological species of earthworm *Eisenia fetida* and phytotoxicity of soil]. *Elektronnyi Nauchno-Metodicheskiy Zhurnal Omskogo Gosudarstvennogo Universiteta*. 2017;4(11). URL <http://e-journal.omgau.ru/images/issues/2017/4/00481.pdf>. (In Russ.)
11. Sмирнов VI, ed. *Rudnye Mestorozhdeniyy SSSR*. [Ore Deposits of the USSR]. Moscow: Nedra; 1978. Vol. 2. (In Russ.)
12. Храпай ЕС, Кузина АА, Колесников СИ, Минникова ТВ, Казеев КШ. [Heavy metal content of soils at tailings pond after reclamation at Urup Mining and Processing Plant]. *Gornyi Informatsionno-Analiticheskiy Biulleten*. 2024;4:56-68. DOI: 10.25018/0236_1493_2024_4_0_56. (In Russ.)
13. Yakovlev AS, Yevdokimova MV. [Approaches to the regulation of soil pollution in Russia and foreign countries]. *Euras Soil Sci*. 2022;55:641-50. <https://doi.org/10.1134/S1064229322050131>.
14. Araújo E, Strawn DG, Morra M, Moore A, Ferracciú Alleoni LR. Association between extracted copper and dissolved organic matter in dairy-mannure amended soils. *Environ Pollut*. 2019;246:1020-6 <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2018.12.070>.

15. Aydin SS, Gökçe E, Büyük İ, Aras S. Characterization of stress induced by copper and zinc on cucumber (*Cucumis sativus* L.) seedlings by means of molecular and population parameters. *Mutat Res Geneti Toxicol Environ Mutagenesis*. 2012;746(1):49-55.
16. Bauer T, Minkina T, Pinskii D, Zamulina I, Mandzhieva S, Nevidomskaya D, Burachevskaya M. Soil physical and chemical properties changes after zinc contamination. *Biol Comm*. 2019;64(1):46-54. <https://doi.org/10.21638/spbu03.2019.106>.
17. Broadley M, Brown P, Cakmak I, Rengel Z, Zhao F. Function of nutrients: micronutrients. In: Marschner's Mineral Nutrition of Higher Plants. Academic Press; 2012. P. 191-248.
18. Chaney RL. Zinc phytotoxicity. In: Zinc in Soils and Plants. Berlin: Springer; 1993. P. 135-50.
19. Greany KM. An assessment of heavy metal contamination in the marine sediments of Las Perlas Archipelago, Gulf of Panama. M.S. thesis, School of Life Sciences Heriot-Watt University, Edinburgh, Scotland. 2005.
20. Hanfi MY, Mostafa MY, Zhukovsky MV. Heavy metal contamination in urban surface sediments: sources, distribution, contamination control, and remediation. *Environ Monitoring Assessment*. 2020;192:1-21.
21. IUSS Working Group. World Reference Base for Soil Resources. International Soil Classification System for Naming Soils and Creating Legends for Soil Maps. Vienna: International Union of Soil Sciences (IUSS); 2022.
22. Ju W, Liu L, Fang L, Cui Y, Duan C, Wu H. Impact of co-inoculation with plant-growth-promoting rhizobacteria and rhizobium on the biochemical responses of alfalfa-soil system in copper contaminated soil. *Ecotoxicol Environ Safety*. 2019;167:218-26. doi: 10.1016/j.ecoenv.2018.10.016.
23. Khudsar T, Mahmooduzzafar Iqbal M, Sairam RK. Zinc-induced changes in morpho-physiological and biochemical parameters in *Artemisia annua*. *Biol Plant*. 2004;48(2):255-60.
24. Kolesnikov S, Minnikova T, Kazeev K, Akimenko Yu, Evstegneeva N. Assessment of the ecotoxicity of pollution by potentially toxic elements by biological indicators of haplic chernozem of Southern Russia (Rostov region). *Water Air Soil Pollut*. 2022;233(1). DOI: 10.1007/s11270-021-05496-3.
25. Kolesnikov SI, Kazeev KSh, Akimenko YuV. Development of regional standards for pollutants in the soil using biological parameters. *Environ Monit Assess*. 2019; 191(9):544. <https://doi.org/10.1007/s10661-019-7718-3>.
26. Vaillant N, Monnet F, Hitmi A, Sallanon H, Cou-dret A. Comparative study of responses in four *Datura* species to zinc stress. *Chemosphere*. 2005;59(7):1005-13.
27. Wuana RA, Okieimen FE. Heavy metals in contaminated soils: A review of sources, chemistry, risks and best available strategies for remediation. *ISRN Ecology*. 2011;1-20. doi: 10.5402/2011/402647.



МОРФОМЕТРИЯ И ВОДНЫЙ РЕЖИМ ЛИСТЬЕВ НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА БОЯРЫШНИК (*CRATAEGUS* L.) ПРИ ИНТРОДУКЦИИ В УСЛОВИЯХ СЕМИАРИДНОГО КЛИМАТА

Д.Г. Федорова, М.А. Шишова

Оренбургский государственный университет, Оренбург, Россия

Эл. почта: DaryaOrlova24@rambler.ru

Статья поступила в редакцию 03.03.2024; принята к печати 02.08.2024

Вода является наиболее ограничивающим ресурсом для роста растений. На ее усвоение растениями влияют многие абиотические стрессы, такие как засоление, холод, жара и засуха. Для нормального развития растения важно равномерное распределение осадков по фазам вегетации. Оренбургская область принадлежит к зоне недостаточного и нестабильного влагообеспечения. При этом наиболее часто засуха сопровождает период активного роста и развития растений. Нами были проанализированы показатели водного режима листьев на протяжении сезона вегетации растений в условиях засушливого степного климата. Исследованы морфометрические параметры листовых пластинок и установлены индивидуальные видовые вариации данных признаков. В качестве объектов исследования были выбраны боярышники *Crataegus sanguinea* Pall., *C. korolkowii* L. Henry, *C. volgensis* Pojark., *C. submollis* Sarg., *C. monogyna* Jacq. В лабораторных условиях изучена изменчивость водного режима листовых пластинок по признакам общая оводненность, водоудерживающая способность, водный дефицит, подвижная влага. Установлено, что наиболее крупные листовые пластинки характерны для *C. sanguinea*, а наиболее мелкие – для близкородственных *C. monogyna* и *C. volgensis*. Водный режим объектов исследования проявляет видовую индивидуальность, однако при взаимном соотношении данных параметров установлено, что все объекты исследования принадлежат к группе среднезасухоустойчивых растений.

Ключевые слова: боярышники, *Crataegus* L., водный режим листьев, засухоустойчивость, семиаридный климат.

MORPHOMETRIC FEATURES AND WATER REGIMEN OF LEAVES OF SEVERAL PLANTS OF THE HAWTHORN GENUS (*CRATAEGUS* L.) UPON INTRODUCTION TO SEMIARID CLIMATE CONDITIONS

D.G. Fedorova, M.A. Shishova

Orenburg State University, Orenburg, Russia

Email: DaryaOrlova24@rambler.ru

Water is the principal limiting resource of for plant growth. Its assimilation by plants is influenced by many abiotic stresses, such as salinization, cold, heat and drought. Precipitations distribution according to plant development phases is important for growth. Orenburg Oblast is a zone of insufficient and unstable water availability. Draughts often accompany the periods of active growth of plants. We analyzed some parameters of water regimen of plant leaves during the entire season of plant growth in arid steppe conditions and studied species-specific variations of the morphometric parameters of leaf plates in hawthorn species *Crataegus sanguinea* Pall., *C. korolkowii* L. Henry, *C. volgensis* Pojark., *C. submollis* Sarg., and *C. monogyna* Jacq. In laboratory conditions, leaves collected during different periods were studied for total water content, water-retaining capacity, water deficit, and mobile water. It was found that the largest leaves are specific for *C. sanguinea*, and the smallest, for two closely related species *C. monogyna* и *C. volgensis*. The water regimens are species-specific; however, by the totality of features, all species may be referred to moderately drought-resistant category.

Keywords: hawthorn, *Crataegus* L., water regimen of leaves, draught resistance, semiarid climate.

Введение

Род Боярышник (*Crataegus* L.) относится к семейству розоцветных *Rosaceae* Juss. Он представлен более чем тысячу видов, естественно произрастающих в умеренных регионах Северного полушария в Европе, Азии, Северной Африке и Северной Америке [2, 6, 10, 14].

Многочисленные виды рода *Crataegus* имеют пищевое значение и используются в профилактике многих заболеваний. Многие виды этого рода столетиями служат важными объектами интродукции как в нашей стране, так и за рубежом [8, 13, 17, 18]. Однако процессы интродукции и предшествующей ей

акклиматизации лимитируются условиями среды. Проходя интродукционные испытания в условиях Оренбуржья, растения в первую очередь подвергаются негативному воздействию высоких температур в летний период в сочетании с низкой влажностью и суховеями [12, 13].

Водный режим растений – физиологически взаимосвязанные процессы поступления, перераспределения и выделения воды растительным организмом. Наряду с этим, водный режим является первым сигналом о том, что растению «не комфортно» в тех или иных условиях произрастания [1, 11].

Когда воды расходуется больше, чем поступает, клетки растения обезвоживаются, в результате чего происходит увядание побегов и листьев. В свою очередь обезвоживание ведет к нарушению физиологической жизнедеятельности растения: прекращается рост и формирование генеративных органов, нарушаются сроки созревания плодов, снижается урожайность растений и т. д. В это время может наблюдаться отмирание листьев, побегов, а также гибель всего растения [13].

Потребность растений в воде определяется их состоянием (возрастом или фазой вегетативного развития) и внешними условиями (температурой и влажностью почвы и воздуха, интенсивностью освещения и т. д.), периодом развития, мощностью корневой системы. Так, например, в период активного роста листьев, побегов, корней содержание воды достигает 90% и более, в древесине многолетних растений количество ее составляет 45–50%, в семенах влаги содержится всего 10–15%. Избыток влаги в почве так же вреден для растений, как и недостаточное количество [7].

Большинство видов представителей рода *Crataegus* L. относятся к мезофитам, то есть к растениям со средней потребностью во влаге. Растения данной группы не переносят избыточное увлажнение и способны переносить умеренно засушливые условия.

Цель настоящего исследования – изучить особенности водного режима и морфометрических параметров

листьев некоторых представителей рода *Crataegus* L. при интродукции в условиях семиаридного климата Оренбуржья.

Материалы и методы

Объектами исследования послужили 5 видов боярышника, проходящие интродукцию на базе ботанического сада Оренбургского государственного университета (ОГУ): *Crataegus sanguinea* Pall., *C. korolkowii* L. Henry, *C. volgensis* Pojark., *C. submollis* Sarg., *C. monogyna* Jacq. *C. sanguinea* – является видом местной флоры, *C. volgensis* – эндемик Поволжья [9]. Исследования проведены в 2022–2023 годах в период вегетации растений, в трехкратной повторности (июнь, июль, август).

По природно-климатическим условиям Оренбургская область относится к зоне сухих степей. Почвы опытного участка представлены черноземом обыкновенным среднегумусным среднетяжелосуглинистым. Влагообеспеченность почвы пониженная.

Погодные условия в период проведения исследований характеризуются максимальной нестабильностью (рис. 1).

Гидротермический коэффициент за весь период исследования, при сумме активных температур в среднем равной 2012,7 °С, равен 0,61, что определяет погодные условия, характерные для зон «сухого земледелия». Данный факт подтверждает актуальность исследований термоустойчивости и водного режима растительных организмов в таких климатических условиях.

Для оценки водного режима исследуемых видов были выбраны следующие параметры: общая оводненность (ОВ), водный дефицит (ВД), подвижная влага (ПВ) и водоудерживающая способность (ВС). Исследования проводились в научно-образовательной лаборатории экспериментальной ботаники ботанического сада Оренбургского государственного университета. Листья собирались с растений в количе-

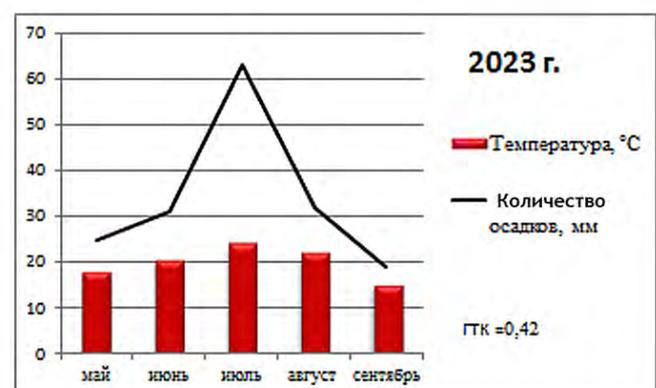
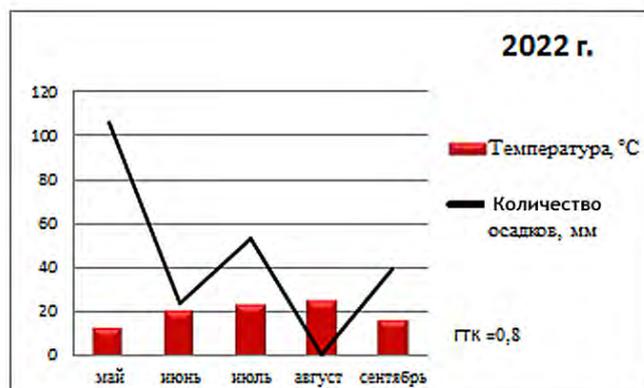


Рис. 1. Климатограммы периода выполнения исследования

стве 45 штук (по 15 листьев с трех одновозрастных растений), упаковывались в пакеты, маркировались и доставлялись в лабораторию. Первое взвешивание листьев осуществлялось в полевых условиях сразу после сбора, последующие в лабораторных условиях. Для измерения весовых параметров использовались лабораторные весы CAS MWP-300. Помимо установления веса листьев при сборе, измерялись следующие весовые параметры: масса листьев при полном насыщении, масса листьев после суточного завядания, сухая масса листьев. Для полного насыщения листа помещались в колбы с водой на 24 часа.

Вычисления осуществлялись по формулам [13], где все массы выражены в граммах:

1) общая оводненность: $B = [(m - m_1)/m] \times 100\%$, где m – масса сырой навески; m_1 – масса сухой навески;

2) водный дефицит: $ВД = [(m_2 - m_1)/(m_3 - m)] \times 100\%$, где m – масса сухой навески, m_1 – масса воды перед насыщением, m_2 – масса воды после полного насыщения, m_3 – масса листьев после полного насыщения водой;

3) водоудерживающая способность: $BC = [(m_1 - m_2)/m] \times 100\%$, где m – масса свежей пробы; m_1 – масса пробы через 24 ч, m_2 – масса сухой пробы;

4) подвижная влага: $ПВ = B - BC$.

В дополнение к анализу водного режима произведен анализ площади листовой (ПЛ) пластинки, удельной листовой поверхности (УПЛ), удельной поверхностной плотности листа (УППЛ). ПЛ определяли методом сканирования, используя программу APFill Ink&Toner Coverage Meter; УПЛ определяли как отношение площади листа к значению его сухой массы; УППЛ – отношение веса сухой массы листьев к их площади [3].

Засухоустойчивость определяли по количественным показателям и взаимосвязи двух параметров – общей оводненности и водоудерживающей способности по модифицированной методике для степного климата [11].

Математическая обработка данных проведена с использованием программного обеспечения Statistica 10.0. Для определения силы взаимозависимости и влияния друг на друга исследуемых параметров водного режима и морфометрии листа (распределение нормальное по критерию Шапиро-Уилка, связь между признаками линейная) использован корреляционный анализ Пирсона; статистическая значимость принята при $p < 0,05$.

Стандартная статистическая обработка для определения ошибки среднего и коэффициента вариации (C_v) проводилась с помощью программного обеспечения Microsoft Excel.

Результаты и обсуждение

Листья у боярышника являются одним из определяющих видовых признаков. По морфологии листовой

пластинки род подразделяется на различные секции. Объекты нашего исследования принадлежат к трем секциям рода. При произрастании в условиях интродукции в ботаническом саду г. Оренбурга листовые пластинки объектов исследования характеризуются следующими параметрами:

1. Секция *Oxyacanthae* Loud.

C. monogyna Jacq. (боярышник однопестичный). Листья глубоколопастные с оливково-зеленой окраской и незначительным опушением. Форма листовой пластинки яйцевидная с клиновидным основанием, переходящим в черешок. Длина листовой от 4 до 4,5 см.

C. volgensis Pojark. (боярышник волжский). Листовые пластинки 3–5 глубоколопастные темно-зеленой окраски. Форма листьев широкояйцевидная с ширококлиновидным основанием. Длина – 4,5 см, ширина – 4 см, длина черешка – 2,5–2 см.

2. Секция *Sanguineae* Zbl.

C. korolkowii L. Henry (боярышник Королькова). Листья с 7–9 небольшими заостренными на концах лопастями, широкояйцевидной формы. Длина листовой пластинки отмечена в пределах 4,5–5 см, ширина 4,5–5,5 см.

C. sanguinea Pall. (боярышник кроваво-красный). Листья яйцевидной формы с заостренной вершиной, с широко-клиновидным переходящим в резко усеченное основание. Край листовой пластинки с пильчатыми неглубокими лопастями. Длина листовой пластинки изменяется в пределах 6–7 см, ширина 3,5–4 см. Черешки длиной 1,5–2 см.

3. Секция *Molles* Sarg.

C. submollis Sarg. (боярышник мягковатый). Для данного вида характерны очень тонкие и крупные листовые пластинки от светло- до оливково-зеленой окраски. Листовая пластинка широкояйцевидной формы, слегка разделенная на небольшие лопасти. Длина листовой пластинки установлена на уровне 4–5,5 см, ширина – 4,5–5 см.

Морфометрические параметры исследуемых листьев представлены в табл. 1.

Максимальные показатели характерны для вида местной флоры – *C. sanguinea*. При этом у данного вида вариативность по площади листьев наибольшая среди всех объектов исследования. Наименьшие размеры листьев установлены у родственных видов – *C. monogyna* и *C. volgensis*. Наиболее стабильным оказался показатель у *C. korolkowii*.

Как правило, наименьшая УПЛ и большая УППЛ считаются адаптациями растений к засушливым климатическим условиям, способствующими наибольшей интенсивности фотосинтеза [4, 16]. Связано это со способностью растений предотвращать излишние потери за счет уменьшения испаряемой листовой поверхности, при этом без снижения интенсивности фотосинтеза. По результатам проведенных исследо-

Количественные показатели параметров листовых пластинок объектов исследования

		<i>C. korolkowii</i>	<i>C. monogyna</i>	<i>C. sanguinea</i>	<i>C. submollis</i>	<i>C. volgensis</i>
ПЛ	Среднее (см ²)	32,4 ± 0,7	18,1 ± 0,9	48,5 ± 5,5	39,1 ± 4,7	21,1 ± 1,5
	C _в , %	2,2	5,0	11,3	12,0	7,1
M _л	Среднее (г)	0,61 ± 0,05	0,41 ± 0,02	0,73 ± 0,1	0,67 ± 0,1	0,46 ± 0,07
	C _в , %	8,2	4,9	13,7	14,9	15,2
M _{сух.}	Среднее (г)	0,30 ± 0,03	0,20 ± 0,01	0,31 ± 0,05	0,34 ± 0,04	0,24 ± 0,05
	C _в , %	10,0	5,0	16,1	11,8	20,8
M _{нас.}	Среднее (г)	0,69 ± 0,08	0,48 ± 0,03	0,98 ± 0,4	0,94 ± 0,13	0,62 ± 0,06
	C _в , %	11,6	6,3	40,8	13,8	9,7
УПЛ	Среднее (см ² /г)	21,3 ± 3,3	17,7 ± 0,8	31,5 ± 4,1	23,1 ± 0,6	18,9 ± 1,0
УППЛ	Среднее (г/см ²)	0,05 ± 0,007	0,06 ± 0,002	0,03 ± 0,004	0,04 ± 0,001	0,05 ± 0,003

ПЛ – площадь листовой пластинки; M_л – масса листа при сборе; M_{сух.} – масса сухих листьев; M_{нас.} – масса листа при полном насыщении; УПЛ – удельная листовая поверхность; УППЛ – удельная поверхностная плотность листа.

ваний отмечены два вида, которые соответствуют данному правилу, а именно: *C. monogyna*, *C. volgensis*. Для этих видов характерны и наименьшее значение УППЛ, и наименьшая площадь листьев.

Анализ общей динамики изменчивости вышеописанных параметров позволил выявить статистически значимую зависимость между площадью листа и массой листьев в полном насыщении ($r = 0,96$), а также с удельной листовой поверхностью ($r = 0,95$). Сильная отрицательная зависимость достоверна между площадью листа и удельной поверхностной плотностью ($r = -0,9$). Отрицательно связаны УПЛ и УППЛ, при коэффициенте корреляции, равном $-0,99$.

Высокая оводненность листовых пластинок обеспечивает лучшие условия для всех физиолого-биохимических процессов, протекающих в растении. Показатели содержания воды в листьях показывают различия у исследуемых объектов. Наивысшие показатели параметра отмечаются у *C. sanguinea*. Максимальное значение ОВ у этого вида установлено в середине вегетационного цикла (июль) и равно $58,8 \pm 0,3\%$. В целом уровень воды в листьях у этого вида характеризуется стабильностью при незначительном коэффициенте вариации равном 2,1%. Довольно высокие показатели оводненности отмечены у близкородственного вида – *C. korolkowii*, у которого средний показатель за сезон вегетации отмечен на уровне $51,9 \pm 1,7\%$, также с незначительной вариацией в 3,3%. Однако у данного вида отмечена тенденция постепенного снижения этого показателя по мере прохождения фаз вегетации. У всех остальных видов также наблюдается постепенное уменьшение степени запаса воды при увеличении суммы положительных температур в течение сезона. Минимальной оводненностью характеризуются листья *C. submollis* со средним показателем параметра в 49,4% и вариативностью признака в 6,1% (рис. 1). В целом по всем объектам исследования можно сказать, что общая оводненность проявляет достаточно однород-

ные показатели, так как коэффициент вариации ни у одного вида не превышает 30%.

Полученные значения водного дефицита, в отличие от предыдущего параметра водного режима, характеризуются большей неоднородностью и вариативностью. Наивысшая изменчивость по отношению к среднему показателю установлена у *C. sanguinea* – 34,2%. Показатели же водного дефицита у данного вида за весь период наблюдений оказались наименьшими ($38,3\% \pm 7,1$). Интересна и сезонная динамика дефицита воды у всех объектов исследования: при наивысших температурах окружающей среды недостаток воды резко сокращается, нарастая ко времени окончания вегетации. Можно полагать, что это показатель развитого адаптационного механизма, свидетельствующего о физиологической приспособленности растений к неблагоприятным условиям местного климата. *C. korolkowii*, снижая показатель вододефицита к июлю, сохраняет его до конца летнего сезона в относительно стабильном состоянии, а *C. submollis* в течение всего сезона снижает этот показатель с 51 до 39%. Максимальным усредненным дефицитом воды характеризуется *C. volgensis*, в связи с резким увеличением его в августе с 47,8 до 64,2% (рис. 2).

По способности удерживать воду в листьях одинаковые тенденции сезонной динамики наблюдаются у *C. korolkowii*, *C. monogyna* и *C. submollis*. У этих видов максимальное значение ВС отмечается в середине летнего сезона и резко снижается в августе. У *C. sanguinea* также больший показатель отмечен в июле, но при этом в августе он хоть и незначительно, но увеличивается. У *C. volgensis* сила удерживания воды в листьях в течение сезона вегетации постоянно снижается, для этого же вида характерны максимальные средние показатели, равные $14,7 \pm 6,5\%$. Минимальные показатели характерны для *C. sanguinea* ($2,0 \pm 0,02$), у него же признак оказался наиболее стабильным, при коэффициенте вариации 10,0% (рис. 3).

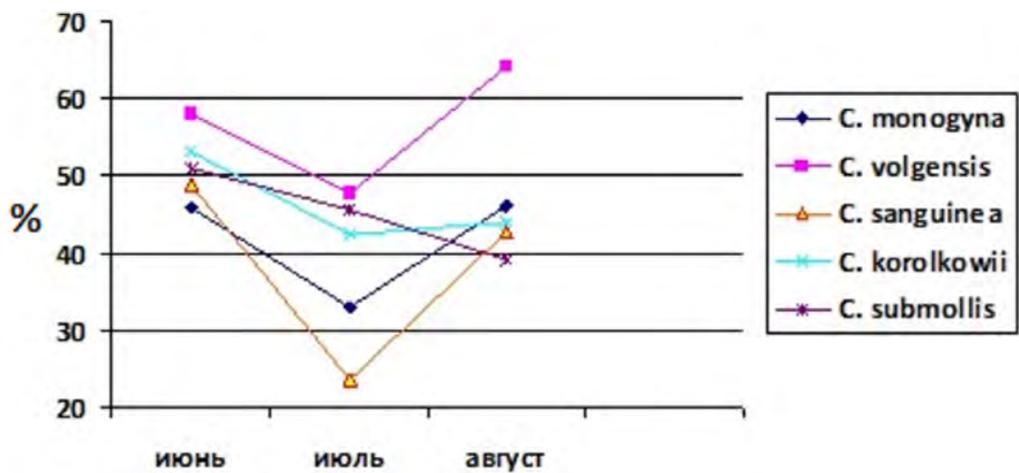


Рис. 2. Показатели дефицита воды объектов исследования

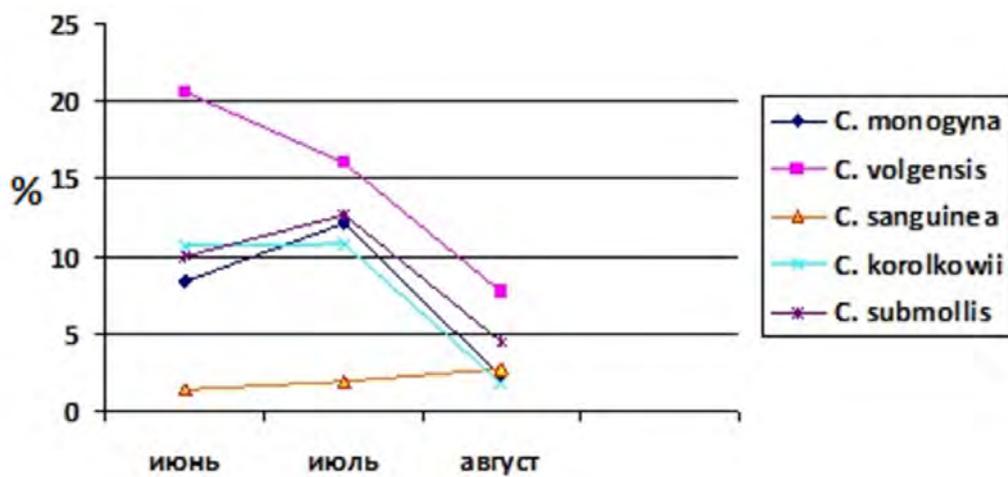


Рис. 3. Показатели водоудерживающей способности объектов исследования

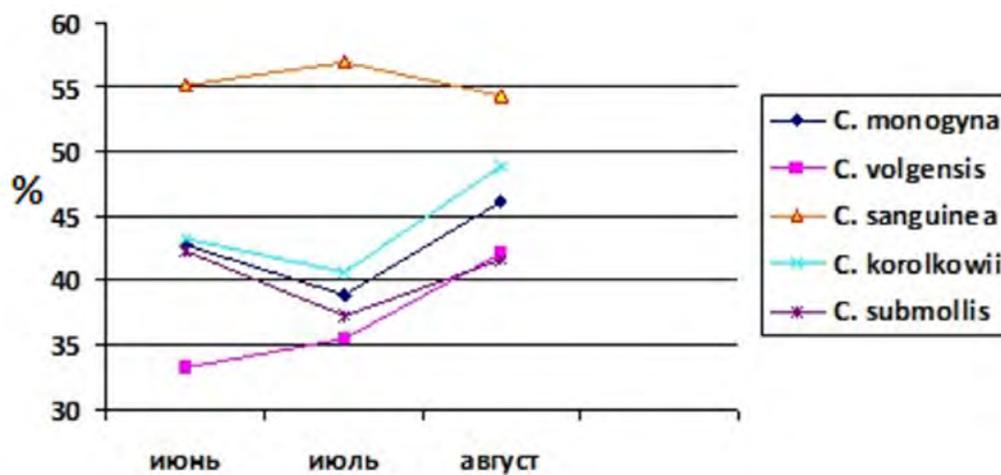


Рис. 4. Показатели содержания подвижной влаги объектов исследования

Что касается показателя подвижности влаги, то здесь вновь отмечается отличие *C. sanguinea*. У этого вида в течение периода вегетации значение показателя остается неизменно высоким, с небольшим увеличением в середине летнего периода (на 2–3%). У всех остальных видов реакция обратная, происходит понижение содержания подвижной влаги в июле и стремительное увеличение в августе (рис. 4).

Средние значения параметров водного режима объектов исследования за период проведения исследования отображены на рис. 5. Здесь можно увидеть, что виды-интродуценты характеризуются неплохими показателями в сравнении с местным видом, особенно в отношении водоудерживающей способности. Однако усредненное значение водного дефицита для *C. sanguinea* оказалось наименьшим, что обеспечивается довольно большим содержанием общей влаги в листьях данного вида.

По всем исследуемым видам статистически значимая прямая связь установлена между общей оводненностью и подвижной влагой ($r = 0,79$). Значимая, но отрицательная связь характерна для общего содержания воды и водоудерживающей способности ($r = -0,79$). Кроме того, водный дефицит положительно коррелирует с водоудерживающей способностью ($r = 0,96$) (табл. 2).

Степень засухоустойчивости установлена по числовым показателям двух параметров: общая оводненность и водоудерживающая способность [11]. Все исследуемые виды, согласно данной методике, отнесены к группе средnezасухоустойчивых растений, так как уровень воды в листьях у всех оказался довольно высоким, однако водоудерживающая способность невысока, что в итоге приводит к большому количеству подвижной влаги, которая, с одной стороны, улучшает метаболические процессы, а с другой – может быстро теряться растениями.

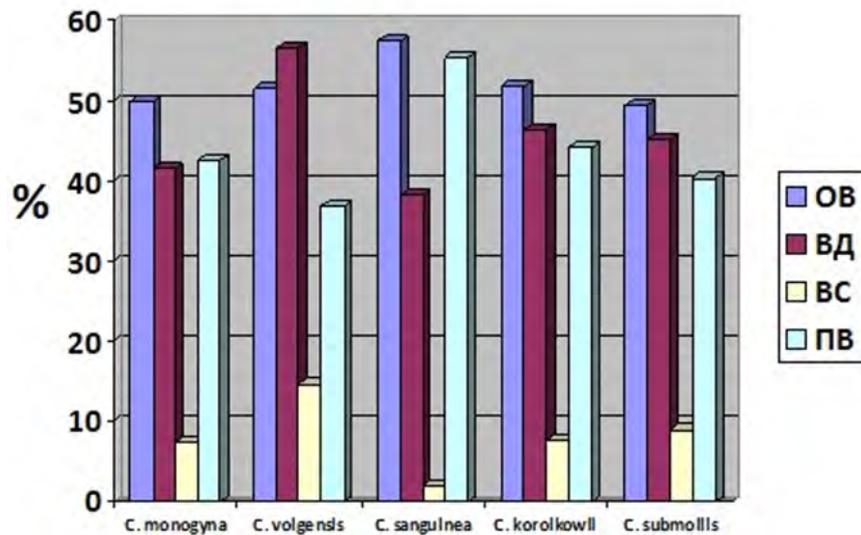


Рис. 5. Характеристика водного режима объектов исследования (средние значения за сезон вегетации). ОВ – общая оводненность, ПВ – подвижная влага, ВД – водный дефицит, ВС – водоудерживающая способность

Табл. 2

Корреляционная матрица анализируемых параметров объектов исследования

	ПЛ	М _л	М _{сух}	М _{нас}	УПЛ	УППЛ	ОВ	ВД	ВС	ПВ
ПЛ										
М _л	0,19									
М _{сух}	0,87	-0,15								
М _{нас}	0,96	-0,04	0,90							
УПЛ	0,95	0,41	0,66	0,85						
УППЛ	-0,90	-0,52	-0,57	-0,79	-0,99					
ОВ	0,65	0,81	0,25	0,50	0,82	-0,89				
ВД	-0,54	-0,22	-0,22	-0,36	-0,67	0,64	-0,40			
ВС	-0,31	-0,33	0,06	-0,11	-0,51	0,51	-0,79	0,96		
ПВ	0,60	0,63	0,16	0,39	0,81	-0,84	0,79	-0,87	-0,87	

Заключение

Для анализируемых объектов одним из ведущих параметров водного режима листовых пластинок, влияющим на рост и накопление биомассы, является общее содержание воды, которое имеет сильную взаимосвязь с удельной листовой поверхностью ($r = 0,82$), площадью листьев ($r = 0,65$) и массой листьев при сборе ($r = 0,81$). В свою очередь увеличение общей оводненности влияет на содержание подвижной влаги, улучшая обменные процессы в организме растений. Оба эти параметра у исследуемых видов отмечены на высоких уровнях. Однако водоудерживающая способность низкая, что отражается на высоком проценте водного дефицита у всех видов.

По показателям УПЛ и УППЛ нами выделены два вида – *C. monogyna* и *C. volgensis*, которые по соот-

ношению данных характеристик отнесены к группам наиболее адаптивных видов.

В результате проведенных работ за годы исследования установлено, что анализируемые растения, несмотря на произрастание в условиях засушливого климата, характеризуются высокими показателями общей оводненности, однако уровень водоудерживающей способности у всех видов невысок, что позволяет отнести их к группе растений со средней засухоустойчивости в условиях семиаридного климата.

Данные виды могут быть использованы в озеленении в условиях степного климата, однако для наилучшего их роста и развития рекомендуется использовать искусственный полив.

Литература

Список русскоязычной литературы

1. Вдовина ТА, Исакова ЕА, Лагус ОА. Параметры водного режима древесных растений в Алтайском ботаническом саду как показатели их экологической адаптации. В кн.: Интродукция, сохранение и использование биологического разнообразия флоры. Минск; 2022. С. 340-43.
2. Витковский ВЛ. Плодовые растения мира. СПб.: Лань; 2003.
3. Ермолова ЛС, Уткин АИ. Удельная листовая поверхность основных лесообразующих пород России. Экология. 1998;(3):178-83.
4. Иванова ЛА. Адаптивные признаки структуры листа растений разных экологических групп. Экология. 2014;(2):109-18.
5. Кентбаева БА. Эколого-физиологические особенности интенсивности транспирации различных видов боярышника. Плодоводство, семеноводство, интродукция древесных растений. 2009;12:44-8.
6. Колесников АИ. Декоративная дендрология. М.: Лесная промышленность; 1974.
7. Петров АП. Дендрология. Уральск: Уральский Государственный Лесотехнический Университет; 2015.
8. Попова НЕ. Род *Crataegus* L. в дендрологическом саду АГТУ. В кн. Экологические проблемы севера. Архангельск: Изд-во АГТУ; 2010. С. 103-4.
9. Рябинина ЗН, Князев МС. Определитель сосудистых растений Оренбургской области. Москва: КМК; 2009.
10. Соколов СЯ. Деревья и кустарники СССР. М.: Изд-во АН СССР; 1954.
11. Федорова ДГ, Назарова НМ, Кухлевская ЮФ. Модификация методики оценки жизнеспособности интродуцентов в соответствии с условиями сухостепной зоны Оренбургского Предуралья. Вестник Нижневартковского государственного университета. 2021;2(54):57-62.
12. Федорова ДГ. Оценка засухоустойчивости рябины, интродуцированной в степную зону Оренбургской области. Грозненский естественнонаучный бюллетень. 2023;8(31):80-7.
13. Федорова ДГ. Эколого-биологические особенности представителей родов *Aronia* Pers., *Crataegus* L., *Sorbus* L. при интродукции в условиях Оренбургского Предуралья (на примере г. Оренбурга). Автореф дисс... канд. биол. наук. Оренбург; 2015.
14. Цвелев НН, ред. Флора Восточной Европы. СПб.: Мир и семья, изд-во СПХФА; 2001.
15. Юшков АН, Борзых НВ, Чивилев ВВ. Влияние условий засухи на водный режим и состояние пигментного комплекса листьев яблони и груши. В кн.: Вызовы современности и стратегии развития общества в условиях новой реальности. Москва: Алеф; 2022. С. 199-202.

Общий список литературы/References

1. Vdovina TA, Isakova EA, Lagus OA. [Parameters of the water regimen of arborous plants as indices of their ecological adaptation in Altay Botanic Garden]. In: Introduktsiya, Sohraneniye i Ispolzovaniye Biologicheskogo Raznoobraziya. Minsk; 2022. P. 340-3. (In Russ.)
2. Vitkovsky VL. Plodovye Rasteniya Mira. Saint Petersburg; Lan; 2003. (In Russ.)

3. Yermolova LS, Utkin AI. [The specific leaf area of the main forest-forming plants in Russia]. *Ekologiya*. 1998;(3):178-83. (In Russ.)
4. Ivanova LA. [Adaptive traits of leaf structure in plants referred to different ecological groups]. *Ekologiya*. 2014;(2):109-18. (In Russ.)
5. Kentbayeva BA. [Ecological and physiological features of transpiration rate of different hawthorn species]. *Plodovodstvo Semenovodstvo Introduktsiya Drevesnykh Rasteniy*. 2009;12:44-8. (In Russ.)
6. Kolesnikov AI. *Dekorativnaya Dendrologiya*. Moscow: Lesnaya Promyshlennost; 1974.
7. Petrov AP. *Dendrologiya*. Uralsk: Uralskiy Gosudarstvennyy Lesotekhnicheskii Universitet; 2015. (In Russ.)
8. Popova Nye. [The genus *Crataegus* L. in Dendrological Garden of AGTU]. In: *Ekologicheskiye Problemy Severa Archangelsk*; AGTU; 2010. P. 103-4. (In Russ.)
9. Riabinina ZN, Kniazev MS. *Opredelitel Sosudistykh Rasteniy Orenburgskoy Oblasti*. Moscow: KMK; 2009. (In Russ.)
10. Sokolov SYa. *Derevyia i Kustarniki SSSR*. Moscow: Izdatelstvo AN SSSR; 1954. (In Russ.)
11. Fedorova DG, Nazarova NM, Kuhlevskaya YuF. [A modification of the technique for evaluation of the viability of introduced species for dry steppe conditions of Orenburg Urals]. *Vestnik Nizhnepartovskogo Gosudarstvennogo Universiteta*. 2021;2(54):57-62. (In Russ.)
12. Fedorova DG. [Evaluation of drought resistance of mountain ash introduced to the steppe zone of Orenburg Oblast]. *Groznenskiy Yestestvennonauchnyi Biulleten*. 2023;8(31):80-7. (In Russ.)
13. Fedorova DG. *Ecologo-Biologicheskiye Osobennosti Predstaviteley Rodov Aronia Pers., Crataegus L., Sorbus L. pri Introduktsii v Usloviyah Orenburgskogo Preduralya (na Primere g. Orenburga)*. PhD Theses. Orenburg: 2015. (In Russ.)
14. Tsvelev NN, ed. *Flora Vostochnoy Yevropy*. Saint Petersburg: Mir i Semya; 2001. (In Russ.)
15. Yushkov AN, Borzyh NB, Chivilyev VV. [The effect of drought on the water regimen and pigment complex conditions of apple-tree and pear-tree leaves]. In: *Vyzovy Sovremennosti i Strategii Razvitiya Obshchestva v Usloviyah Novoy Realnosti*. Moscow: Alef; 2022. P. 199-202. (In Russ.)
16. Casper BB et al. Drought prolongs leaf life span in the herbaceous desert perennial *Cryptantha flava*. *Funct Ecol*. 2001:740-7.
17. Kirakosyan A, Seymour E, Kaufman PB, Warber S, Bolling S, Chang SC. Antioxidant capacity of polyphenolic extracts from leaves of *Crataegus laevigata* and *Crataegus monogyna* (Hawthorn) subjected to drought and cold stress. *J Agric Food Chem*. 2003;51(14):3973-6.
18. Mediavilla S, Escudero A. Stomatal responses to drought at a Mediterranean site: a comparative study of co-occurring woody species differing in leaf longevity. *Tree Physiol*. 2003;23(14):987-96.



РАСТИТЕЛЬНЫЕ СООБЩЕСТВА С *GLOBULARIA PUNCTATA* В САМАРСКОМ ПОВОЛЖЬЕ

В.В. Бондарева¹, Т.М. Лысенко^{1, 2}

¹ Самарский федеральный исследовательский центр РАН,
Институт экологии Волжского бассейна РАН, Тольятти, Россия;

² Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург, Россия

Эл. почта: bondarevavictoria@yandex.ru

Статья поступила в редакцию 24.06.2024; принята к печати 25.07.2024

Фитоценозы с участием *Globularia punctata* на территории Самарской области редки и уникальны. Проведена обработка с позиций подхода Ж. Браун-Бланке 40 геоботанических описаний с помощью программы JUICE. Предварительно выделены 2 новые ассоциации: *Globulario punctatae-Helictotrichetum desertorum* ass. prov., *Globulario punctatae-Thymetum marschalliani* ass. prov. и сообщество *Globularia punctata-Festuca valesiaca*. Установлены диагностические и константные таксоны. Отмечены редкие и охраняемые виды. Флористический состав исследуемых ценозов представлен типичными степными видами в сочетании с кальцефильными, преимущественно относящимися к таксонам класса *Festuco-Brometea* Br.-Bl. et Tx. ex Soó 1947, порядка *Festucetalia valesiacae* Soó 1947. Показана DCA-ординация и достоверная корреляция между положением исследуемых фитоценозов с участием *Globularia punctata* в пространстве DCA-осей и значениями экологических показателей Л.Г. Раменского. Выявлены различия видового состава и экотопов. Дальнейшее изучение сообществ с участием *Globularia punctata* позволит установить их синтаксономический ранг и дополнить продромус синтаксонов степной растительности Самарской области.

Ключевые слова: растительные сообщества, кластерный анализ, *Globularia punctata*, кальцефильные растения, Самарская область.

PLANT COMMUNITIES COMPRISING *GLOBULARIA PUNCTATA* IN SAMARA VOLGA REGION

V.V. Bondareva¹, T.M. Lysenko^{1, 2}

¹ Samara Federal Research Center of the Russian Academy of Sciences,
Institute of Ecology of the Volga Basin of the Russian Academy of Sciences, Togliatti, Russia;

² Komarov Botanical Institute RAS, Saint-Petersburg, Russia

Email: bondarevavictoria@yandex.ru

Phytocenoses comprising *Globularia punctata* are rare in the Samara Region. Based on the J. Braun-Blanquet approach, 40 relevés were processed using the JUICE program. New communities have been preliminarily identified: *Globulario punctatae-Helictotrichetum desertorum* ass. prov., *Globulario punctatae-Thymetum marschalliani* ass. prov., *Globularia punctata-Festuca valesiaca*. The diagnostic and constant taxa have been established. Rare and protected species have been noted. The floral composition of the studied plant groups is represented by typical steppe species in combination with calcifilous plants, mainly belonging to taxa of the class *Festuco-Brometea* Br.-Bl. et Tx. ex Soó 1947, of the order *Festucetalia valesiacae* Soó 1947. DCA-ordination and a significant correlation between the position of the studied phytocenoses with *Globularia punctata* in the space of DCA-axes and the values of L.G. Ramensky's environmental indicators are shown. Differences in species composition and in ecotopes were revealed. Further study of communities with the participation of *Globularia punctata* will make it possible to establish a syntaxonomic rank and to add syntaxons to the prodrum of the steppe vegetation of Samara Region.

Keywords: plant communities, cluster analysis, *Globularia punctata*, calcifilous plants, Samara region.

Введение

В пределах лесостепи на известняковых обнажениях и маломощных перегнойно-карбонатных почвах формируются петрофитные эдафические варианты степной растительности [1]. На Приволжской возвышенности встречаются сообщества с участием кальцефильных растений: володушки серповидной *Bupleurum falcatum*, шаровницы крапчатой *Globularia*

punctata, качима высочайшего *Gypsophila altissima*, хвойника двухколоскового *Ephedra distachya*, копечников крупноцветкового *Hedysarum grandiflorum* и Разумовского *H. razoumovianum*, оносмы простейшей *Onosma simplicissima*, скабиозы исетской *Scabiosa isetensis* и других [1]. В настоящем исследовании проанализированы редкие в Самарской области сообщества с участием *Globularia punctata*.

Globularia punctata Lapeyr. из сем. *Plantaginaceae* – редкий, реликтовый представитель древнесредиземноморской флоры с разорванным ареалом [8, 15, 16]. В Самарской области встречается только в Высоком Заволжье и в Жигулях [8, 13, 17]. Вид включен в издания Красной книги Самарской области и РФ [9, 10]. Ксерофит, гелиофит, облигатный кальцефит. Приурочен к возвышенным древним формам рельефа с кальцийсодержащим субстратом в условиях эрозионности. *Globularia punctata* предпочитает петрофитно-степные, реже кустарниковые и лесные сообщества с небольшой плотностью растительного покрова [6, 14, 20]. Шаровница крапчатая обладает физиолого-биохимическими особенностями с высоким адаптационным потенциалом, благодаря чему популяции этого вида сохраняются продолжительное время в малоизмененном состоянии [2].

В Высоком Заволжье на склонах карстовых воронок (близ п. Серноводск, Сергиевского района, Самарской области) с участием шаровницы крапчатой установлены ассоциация *Globulario punctatae-Potentilletum arenariae* Mitroshenkova et Lysenko 2009 и асс. *Potentillo argenteae-Stipetum capillatae* Mitroshenkova et Lysenko 2007 [12, 13]. Сообщества асс. *Globulario punctatae-Potentilletum arenariae* приурочены к верхней части северного склона Серноводской возвышенности. Общее проективное покрытие травостоя колеблется от 40 до 100%, видовое богатство составляет 8–21 вид. Ястребинка румянквидная *Hieracium echinoides*, лапчатка песчаная *Potentilla arenaria* и шаровница крапчатая *Globularia punctata* являются диагностическими, доминируют тысячелистник обыкновенный *Achillea millefolium* и карагана кустарниковая *Caragana frutex*. Почвы остаточного-карбонатные щебневатые черноземы, имеющие среднезернистую структуру. Задернение хорошее. Сообщества ассоциации *Potentillo argenteae-Stipetum capillatae* характерны для верхних участков склонов южной и северной экспозиций карстовых воронок. Проективное покрытие травостоя колеблется от 40 до 100%, число видов в описаниях 20–25. Диагностические виды: ковыли волосовидный *Stipa capillata* и перистый *Stipa pennata*, скабиоза бледно-желтая *Scabiosa ochroleuca*, тимьян Маршалла *Thymus marschallianus*, ястребинка румянквидная *Hieracium echinoides*, лапчатка серебристая *Potentilla argentea*, астрагал яичкоплодный *Astragalus testiculatus*. Почвы представлены среднещебневатыми остаточного-карбонатными черноземами. Задернение слабое. Обе ассоциации относятся к классу *Festuco-Brometea* Br.-Bl. et Tx. in Br.-Bl. 1949, порядку *Helictotricho desertorum-Stipetalia* Toman 1969, союзу *Scorzonero austriacae-Koelerion sclerophyllae* Solomeshch, Grigorev, Muldashev et Alimbekova 1994 [27].

Целью настоящего исследования является предварительная классификация, с позиции подхода Ж. Бра-

ун-Бланке, растительных сообществ с участием *Globularia punctata* в Самарском Поволжье.

Материалы и методы

В лаборатории исследования экосистем Института экологии Волжского бассейна РАН создана и постоянно пополняется геоботаническая база данных «Растительность Средней Волги» [3]. С участием *G. punctata* – 49 геоботанических описаний из этой базы. В настоящем исследовании из выборки использовали 31 описание, в которых проективное покрытие шаровницы крапчатой на учетных площадках варьировало 1 до 50% (7 описаний выполнены Бондаревой 2021–2023, остальные собраны из литературных источников разных лет [7, 8]). В синтаксономической литературе по Волго-Уральскому региону представлена единственная ассоциация *Globulario punctatae-Potentilletum arenariae* Mitroshenkova et Lysenko 2009. Кроме того, *G. punctata* встречается в описаниях асс. *Potentillo argenteae-Stipetum capillatae* Mitroshenkova et Lysenko 2007. В обработку и анализ включены 9 описаний из указанных опубликованных ассоциаций.

Все описания выполнены по стандартным методикам на небольших площадках размером 4–6 м² с определением координат. Гербарные образцы хранятся в Институте экологии Волжского бассейна РАН (PVB). Латинские названия сосудистых видов растений в соответствие со сводкой С.К. Черепанова [21].

Кластерный анализ проведен с применением программы PC-ORD 5.0, в качестве меры расстояния между объектами выбрана эвклидова дистанция, группировка объектов выполнена по методу «гибкой беты» ($\beta > 0,25$) [23]. Экологическая оценка фитоценозов проведена с применением показателей экологических шкал Л.Г. Раменского [19], рассчитанных с помощью программы IBIS методом «взвешенного усреднения» [5]. Интерпретация осей DCA-ординации проведена по коэффициенту корреляции между индикаторными показателями и координатами описаний, рассчитанных с помощью программы «Statistica» [4]. Диагностические виды определяли с помощью вычисления phi-коэффициента [22, 25]. Величина phi-коэффициента, выше которой таксон относили к диагностическому, была принята равной 0,5. В дополнение к диагностическим установлена категория константных видов, встречаемость которых в сообществах 80% и более. DCA-ординация геоботанических описаний выполнялась с помощью встроенного в программу JUICE модуля «Ordjuice» из R-пакета, с понижением веса редких видов [26]. Для оценки степени неоднородности выборки описаний с шаровницей крапчатой использовали средние коэффициенты сходства Чекановского-Дайса-Сьеренсена, рассчитанных с помощью программы IBIS.

Результаты и обсуждение

Кластерный анализ разделил выборку из 40 геоботанических описаний с участием *Globularia punctata* на 4 кластера (рис. 1).

Общие характеристики кластеров даны в табл. 1.

Табл. 1

Сокращенная синоптическая таблица фитоценозов с участием *G. punctata* в Самарской области

Кластер	1	2	3	4
Количество описаний	9	9	8	14
Среднее число видов в описании	20	35	33	33
Показатели экологических шкал Л.Г. Раменского				
Увлажнение почвы	47	44	42	45
Богатство и засоленность почвы	13	12	13	13
Пастбищная дигрессия	3,7	4,4	3,4	3,6
Аллювиальность местообитания	3,3	3	3,3	3,4
Переменность увлажнения	11	10	11	11
<i>Globularia punctata</i> FES	100	100	100	100
<i>Achillea millefolium</i> MOL	56			
<i>Euphrasia pectinata</i> FES	44			
<i>Euphrasia stricta</i> FES	44			
<i>Potentilla humifusa</i> FES	33			
<i>Helictotrichon desertorum</i> FES		100		7
<i>Carex pediformis</i> FES		89		
<i>Pulsatilla patens</i> FES		78		
<i>Echinops ruthenicus</i> FES		78		7
<i>Centaurea ruthenica</i> FES		67		29
<i>Melampyrum arvense</i> FES		67		
<i>Polygonatum odoratum</i> GER		67		
<i>Valeriana tuberosa</i>		56		
<i>Alyssum lenense</i> FES		44		7
<i>Allium cretaceum</i>		44		
<i>Sedum acre</i> FES		44		
<i>Thymus zheguliensis</i>		44		
<i>Tanacetum sclerophyllum</i> FES		33		
<i>Silene nutans</i>		33		
<i>Arenaria serpyllifolia</i>		33		
<i>Thymus marschallianus</i> FES	67		100	43
<i>Galatella villosa</i> FES		11	88	36
<i>Salvia stepposa</i>		11	88	50
<i>Centaurea pseudomaculosa</i> FES			88	29
<i>Viola ambigua</i> FES			75	50
<i>Scabiosa isetensis</i>			75	36
<i>Taraxacum serotinum</i>	33		75	
<i>Asparagus officinalis</i> FES		11	75	21
<i>Thesium arvense</i> FES			75	14
<i>Silene baschkirorum</i> FES			75	14
<i>Plantago media</i> MOL, FES			63	14
<i>Bromopsis riparia</i>			50	14
<i>Veronica prostrata</i>			38	
<i>Veronica incana</i> Hel			38	
Д.в. кл. <i>Festuco-Brometea</i> и пор. <i>Festucetalia valesiacae</i>				
<i>Festuca valesiaca</i>	11	44	100	93
<i>Gypsophila altissima</i>	100	89	88	79
<i>Veronica spicata</i>	56	89	25	29
<i>Campanula sibirica</i>		78	88	57
<i>Medicago romanica</i>	44		88	64
<i>Galium verum</i>	33	33	63	86
<i>Potentilla arenaria</i>	33	78	75	71
<i>Stipa pennata</i>	56	78	63	64

<i>Onosma simplicissima</i>	11	33	75	57
<i>Koeleria macrantha</i>	11	44	75	50
<i>Thalictrum simplex</i>	44		75	29
<i>Allium strictum</i>	22	11	75	29
<i>Vincetoxicum albobianum</i>		44	75	21
<i>Scabiosa ochroleuca</i>	67	56	63	29
<i>Centaurea marschallianus</i>		67	63	64
<i>Stipa capillata</i>	67	22	38	21
<i>Artemisia campestris</i>	56	56	63	43
<i>Hieracium echinoides</i>	56	44	13	7
<i>Pimpinella nigra</i>	56		13	29
<i>Adonis volgensis</i>	11		38	57
<i>Euphorbia seguieriana</i>		44	50	50
<i>Jurinea arachnoidea</i>		44	50	36
<i>Achillea setacea</i>			38	50
<i>Stachys recta</i>			38	50
<i>Centaurea scabiosa</i>	33		38	50
<i>Odontites vulgaris</i>	44		25	7
<i>Nonea pulla</i>			38	43
<i>Salvia verticillata</i>	33		13	36
<i>Ephedra distachya</i>			38	21
<i>Astragalus austriacus</i>	22		13	36
<i>Inula hirta</i>			13	36
<i>Filipendula vulgaris</i>			13	36
<i>Poa bulbosa</i>		33	25	
<i>Verbascum lychnitis</i>	33			29
<i>Bromopsis inermis</i>	33			21
<i>Fragaria viridis</i>	33			14
<i>Galium octonarium</i>		33	13	14
<i>Stipa pulcherrima</i>		33	13	7
<i>Pimpinella tragium</i>			25	29
<i>Genista tinctoria</i>	11			29
<i>Linum flavum</i>			25	14
<i>Verbascum marschallianum</i>			25	21
<i>Stipa lessingiana</i>	22	11		29
<i>Polygala comosa</i>				29
Д.в. кл. <i>Festuco-Brometea</i> и пор. <i>Helictotricho-Stipetalia</i>				
<i>Hieracium virosum</i>	11	22	50	21
<i>Artemisia austriaca</i>	33		38	21
<i>Scorzonera austriaca</i>			50	29
<i>Galatella angustissima</i>			25	29
Прочие виды				
<i>Polygala sibirica</i>	22		63	29
<i>Caragana frutex</i>	56	44	25	29
<i>Cichorium intybus</i>	11		50	14
<i>Silene chlorantha</i>		22	50	21
<i>Aster alpinus</i>	22	44	38	21
<i>Convolvulus arvensis</i>	11	11	38	14
<i>Hedysarum razoumovianum</i>	11		38	43
<i>Echinops meyeri</i>			38	43
<i>Alyssum tortuosum</i>		44	13	14
<i>Acinos arvensis</i>		33		14
<i>Coronilla varia</i>				29
<i>Amygdalus nana</i>				29
<i>Hypericum perforatum</i>				29
<i>Seseli tortuosum</i>			25	21
<i>Origanum vulgare</i>			25	21
<i>Serratula coronata</i>			25	7

Примечание. Постоянство видов растений указано в процентах. Жирным шрифтом отмечено постоянство диагностических видов. Таксоны, постоянство которых не превышает 25% ни в одном из кластеров, не приводятся. Сокращения названия синтаксонов: FES – *Festuco-Brometea*; Hel – пор. *Helictotricho-Stipetalia*; MOL – *Molimo-Arrhenatheretea*; GER – *Trifolio-Geranietea sanguinei*.

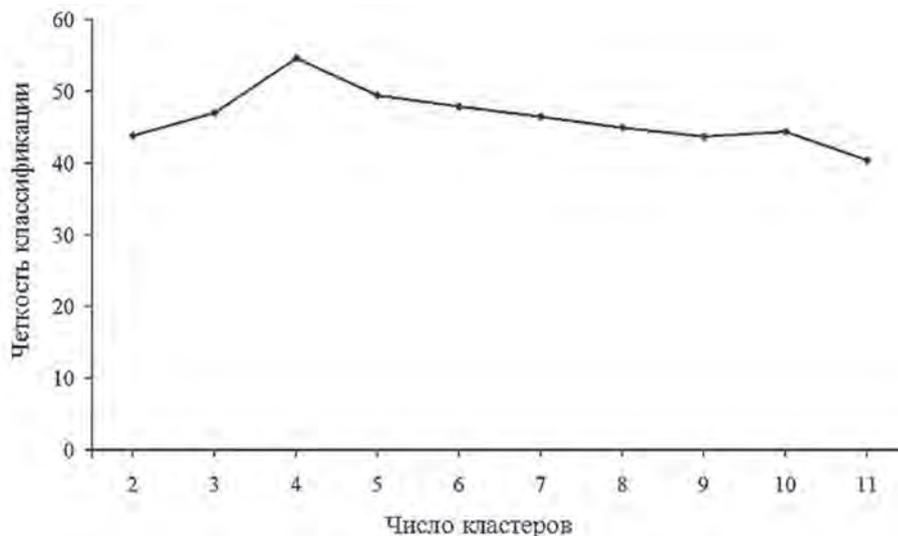


Рис. 1. Изменение показателей четкости классификации с увеличением числа кластеров

Кластер 1 объединяет 9 описаний с *Globularia punctata* из установленных асс. *Globulario punctatae-Potentilletum arenariae* Mitroschenkova et Lysenko 2009 и асс. *Potentillo argenteae-Stipetum capillatae* Mitroschenkova et Lysenko 2007 (табл. 1). Общее проективное покрытие в среднем составляет 95%. На площадках в среднем встречается 20 видов. Проективное покрытие *Globularia punctata* варьирует от 1 до 75%.

Сообщества приурочены к верхним участкам склонов карстовых воронок Серноводской возвышенности (Сергиевский район, Высокое Заволжье). Почва относится к роду остаточного-карбонатных щебневатых черноземов среднезернистой структуры.

Диагностические виды: *Achillea millefolium*, *Euphrasia pectinata*, *Euphrasia stricta*.

Константные виды: *Globularia punctata*, *Gypsophila altissima*.

Редкие виды: *Adonanthe vernalis*, *Aster alpinus*, *Cotoneaster melanocarpus*, *Globularia punctata**, *Hedysarum grandiflorum*, *H. razoumovianum**, *Polygala sibirica*, *Stipa pennata* [9, 10].

Экологические условия местообитания по шкалам Л.Г. Раменского: влажностепное увлажнение, умеренно переменное увлажнение, довольно богатые почвы, со слабоаллювиальным местообитанием и слабым влиянием выпаса.

Кластер 2 включает 9 описаний сообщества асс. *Globulario punctatae-Helictotrichetum desertorum* ass. prov. (табл. 1). Травяной покров имеет неполное задернение (среднее ОПП составляет 60%) при высокой флористической насыщенности (в среднем в описании встречается 35 видов). Проективное покрытие *Globularia punctata* варьирует от менее 1 до 10%. Сообщества размещаются на южных склонах Большой

и Малой Бахиловой гор и их отрогов (на территории Жигулевского государственного природного биосферного заповедника им. И.И. Спрыгина).

Диагностические виды: *Helictotrichon desertorum*, *Globularia punctata*, *Carex pediformis*, *Pulsatilla patens*, *Echinops ruthenicus*, *Centaurea ruthenica*, *Melampyrum arvense*, *Polygonatum odoratum*, *Valeriana tuberosa*, *Allium cretaceum*, *Sedum acre*, *Thymus zheguliensis*, *Alyssum lenense*, *Tanacetum sclerophyllum*, *Silene nutans*, *Arenaria serpyllifolia*.

Константные виды: *Globularia punctata*, *Gypsophila altissima*, *Helictotrichon desertorum*, *Carex pediformis*, *Veronica spicata*.

Редкие виды: *Adonanthe vernalis*, *Alyssum lenense*, *Aster alpinus*, *Gagea bulbifera*, *Globularia punctata**, *Fritillaria ruthenica**, *Koeleria sclerophylla*, *Pulsatilla patens*, *Stipa pennata*, *S. pulcherrima**, *Thymus zheguliensis*, *Valeriana tuberosa* [9, 10].

Экологические условия местообитания по шкалам Л.Г. Раменского: среднестепное увлажнение, умеренно переменное увлажнение, довольно богатые почвы, с очень слабоаллювиальным местообитанием и слабым влиянием выпаса.

Кластер 3 включает 8 описаний сообщества асс. *Globulario punctatae-Thymetum marschalliani*-ass. prov. (табл. 1). Травостой с высокой насыщенностью видов (в среднем на площадке встречается 33 вида) и неполным задернением (ОПП варьирует от 40 до 70%). Проективное покрытие *Globularia punctata* в описаниях от 10 до 50%. Сообщества занимают верхние и средние участки речных склонов, балок и возвышенностей с эродированными щебневатыми почвами территории Высокого Заволжья (Сергиевский, Красноярский, Елховский районы).

Диагностические виды: *Thymus marschallianus*, *Globularia punctata*, *Galatella villosa*, *Salvia stepposa*, *Centaurea pseudomaculosa*, *Viola ambigua*, *Scabiosa isetensis*, *Taraxacum serotinum*, *Asparagus officinalis*, *Thesium arvense*, *Silene baschkirorum*, *Plantago media*, *Bromopsis riparia*, *Veronica prostrata*.

Константные виды: *Globularia punctata*, *Festuca valesiaca*, *Thymus marschallianus*, *Gypsophila altissima*, *Galatella villosa*, *Salvia stepposa*, *Centaurea pseudomaculosa*, *Campanula sibirica*, *Medicago romanica*.

Редкие виды: *Alyssum lenense*, *Aster alpinus*, *Astragalus zingeri*, *Globularia punctata**, *Cephalaria uralensis*, *Ephedra distachya*, *Hedysarum razoumovianum**, *Linum flavum*, *Polygala sibirica*, *Scabiosa isetensis*, *Stipa pennata*, *S. pulcherrima** [9, 10].

Экологические условия по шкалам Л.Г. Раменского: среднестепное увлажнение, умеренно переменное увлажнение, довольно богатые почвы, с очень слабоаллювиальным местообитанием и слабым влиянием выпаса.

Кластер 4 включает 14 описаний сообщества *Globularia punctata-Festuca valesiaca* (табл. 1, рис. 2). В среднем на учетной площадке отмечаются 33 вида. Общее проективное покрытие в среднем составляет 60%. Проективное покрытие *Globularia punctata* в описаниях от 10 до 50%. Сообщества занимают более пологие вершины и степные склоны возвышенностей в Высоком Заволжье (Сергиевском, Красноярском, Шенталинском районах).

Выражен кустарниковый ярус из степных видов: *Amygdalus nana*, *Cerasus fruticosa*, *Cotoneaster melanocarpus*, *Caragana frutex* в небольшом обилии.

Диагностические виды: не выявлены.

Константные виды: *Festuca valesiaca*, *Galium verum*.

Редкие виды: *Adonanthe vernalis*, *Alyssum lenense*, *Aster alpinus*, *Astragalus zingeri*, *Astragalus wolgensis*, *Cotoneaster melanocarpus*, *Crambe tataria*, *Ephedra distachya*, *Globularia punctata**, *Hedysarum grandiflorum*, *H. razoumovianum**, *Iris pumila*, *Linum flavum*, *Oxytropis spicata*, *Polygala sibirica*, *Scabiosa isetensis*, *Stipa pennata*, *S. pulcherrima** [9, 10].

Экологические условия по шкалам Л.Г. Раменского: среднестепное увлажнение, умеренно переменное увлажнение, довольно богатые почвы, с очень слабоаллювиальным местообитанием и слабым влиянием выпаса.

Выделенные нами сообщества характеризуются флористической неоднородностью. Средний коэффициент сходства Чекановского-Дайса-Сьеренсена составляет 0,27 (при стандартной ошибке среднего индекса: 0,09).

Визуализация проекций положений описаний фитоценозов в пространстве DCA-ординации показана относительно 1–3 осей. Координаты описаний на DCA-осях имеют достоверную корреляцию с показателями экологических шкал Л.Г. Раменского (увлажнением почвы; переменности увлажнения; богатством почвы азотом и ее засоленности) (рис. 3, табл. 2).

На ось 1 приходится 37% общей изменчивости, на оси 2 и 3 соответственно: 28%, 17%. Оси DCA-



Рис. 2. Сообщество *Globularia punctata-Festuca valesiaca* на территории Высокого Заволжья 07.07.2022. Автор фото: В.В. Бондарева

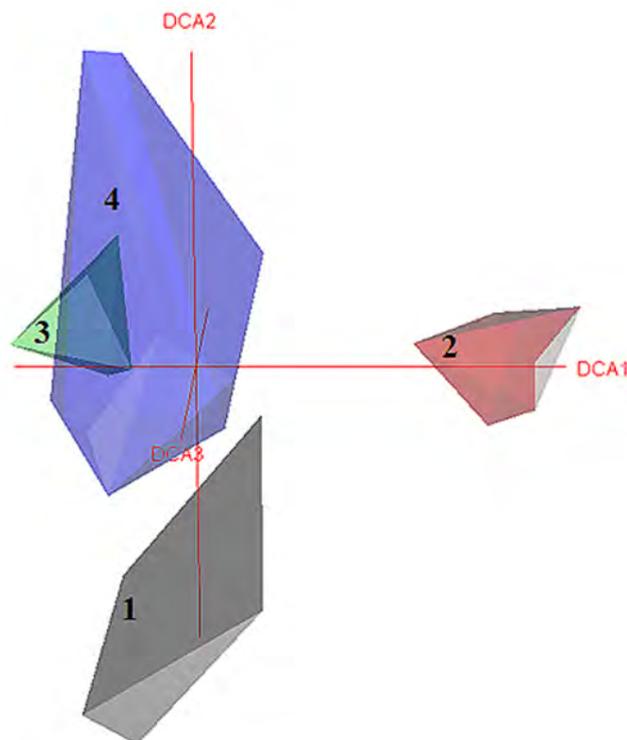


Рис. 3. DCA-ординация сообществ 1–4 с участием *Globularia punctata* в Самарской области. Собственные значения осей: 1 – 0,37; 2 – 0,28; 3 – 0,17

ординации можно интерпретировать как комплексный градиент условий экотопов. Сообщества асс. *Globularia punctatae-Helictotrichetum desertorum* в Жигулевских горах приурочены к бедным азотом почвам, с меньшим переменным увлажнением, чем сообщества в Высоком Заволжье. Фитоценозы из Высокого Заволжья достоверно различаются между собой по показателям увлажнения почвы и переменности увлажнения. Ценозы *Globularia punctata-Festuca valesiaca* осваивают более богатые азотом почвы, чем другие исследуемые фитоценозы.

Табл. 2

Коэффициенты линейной корреляции между величинами проекций на осях DCA-ординации положений геоботанических описаний и показателями экологических шкал Л.Г. Раменского

	Fe	Fh	Ns	Al	Pd
Ось 1	0,030	-0,316*	-0,374*	-0,184	0,307
Ось 2	-0,381*	-0,304*	0,269	-0,176	-0,233
Ось 3	-0,182	0,120	0,584*	0,222	-0,213

Примечание. Звездочками отмечены статистически значимые величины коэффициентов корреляций при уровне значимости 0,05. Fe – увлажнение почвы; Fh – переменность увлажнения; Ns – богатство и засоленность почвы; Al – аллювиальность местообитания; Pd – пастбищная дигрессия.

Заключение

В настоящей работе проведен предварительный анализ растительных сообществ с участием *Globularia punctata* в Самарском Поволжье. По результатам наших исследований предварительно выделены 2 новые ассоциации: *Globularia punctatae-Helictotrichetum desertorum* ass. prov., *Globularia punctatae-Thymetum marschalliani*-ass. prov. и сообщество *Globularia punctata-Festuca valesiaca*. Их видовой состав образован преимущественно таксонами класса *Festuco-Brometea* Br.-Bl. et Tx. ex Soó 1947, порядка *Festucetalia valesiaca* Soó 1947 [27]. Сообщества характеризуются флористическим богатством и высоким постоянством степных видов: *Helictotrichon desertorum*, *Stipa capillata*, *Koeleria macrantha*, *Festuca valesiaca*, *Medicago romanica*, *Scabiosa ochroleuca*, *Allium strictum*, *Veronica spicata*, *Galium verum*, *Euphorbia seguieriana* в сочетании с кальцефильными: *Alyssum lenense*, *Aster alpinus*, *Galium octonarium*, *Ephedra distachya*, *Hedysarum razoumovianum*, *Jurinea arachnoidea*, *Linum flavum*, *Koeleria macrantha*, *Onosma simplicissima*, *Polygala sibirica*, *Potentilla humifusa*, *Pimpinella tragium*, *Scabiosa isetensis*, *Scorzonera austriaca*. Ксерофитные фитоценозы асс. *Globularia punctatae-Helictotrichetum desertorum* приурочены к местообитаниям в Жигулевских горах (рис. 4).

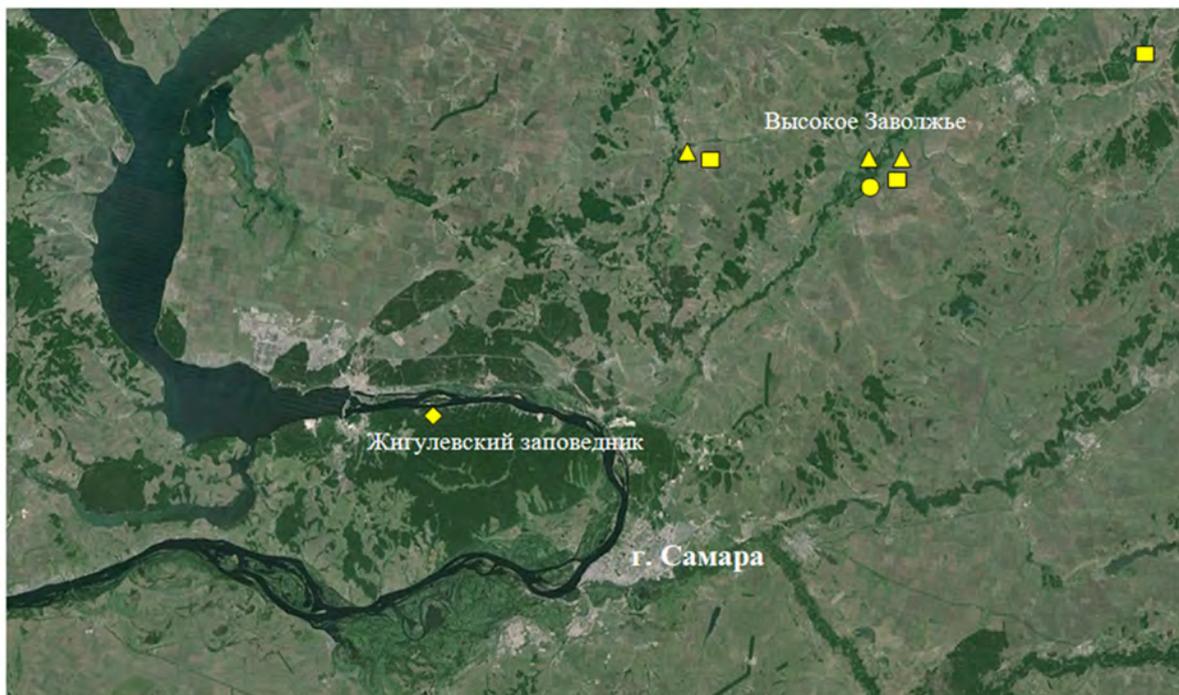


Рис. 4. Космический снимок (источник: Google Earth) местоположений сообществ с участием *Globularia punctata* на территории Самарской области. Желтыми значками обозначены: кружок – асс. *Globulario punctatae-Potentilletum arenariae* и асс. *Potentilletum argentariae-Stipetum capillatae*; ромб – асс. *Globulario punctatae-Helictotrichetum desertorum*; квадрат – асс. *Globulario punctatae-Festuca valesiaca*; треугольник: асс. *Globulario punctatae-Thymetum marschalliani*

Более мезофитные сообщества асс. *Globulario punctatae-Thymetum marschalliani* и *Globularia punctata-Festuca valesiaca* занимают склоны возвышенностей, холмов речных долин с эродированными карбонатными почвами в Высоком Заволжье. В изученных фитоценозах присутствуют редкие в Самарском регионе растения: *Adonathe vernalis*, *Alyssum lenense*, *Aster alpinus*, *Astragalus zingeri*, *A. wolgensis*, *Cephalaria uralensis*, *Cotoneaster melanocarpus*, *Crambe tataria*, *Ephedra distachya*, *Gagea bulbifera*, *Fritillaria ruthenica*, *Hedysarum grandiflorum*, *H. razoumovianum*, *Iris pumila*, *Linum flavum*, *Koeleria sclerophylla*, *Oxytropis spicata*, *Polygala sibirica*, *Pulsatilla patens*, *Scabiosa isetensis*, *Stipa pennata*, *S. pulcherrima*, *Thymus zheguliensis*, *Valeriana tuberosa* – краснокнижные, реликты и эндемики. Экологическая специализация и уязвимость исследованных ценозов требуют особого внимания и сохранения.

Классификация изученных сообществ с участием *Globularia punctata* в силу узколокального распространения вызывает некоторые вопросы. В литературе петрофитные степи меловых обнажений объединяет союз *Centaureo carbonatae-Koelerion*

talievii Romaschenko et al. 1996 и подсоюз *Festucenion valesiaca* Kolbek in Moravec et al. 1983, порядка *Festucetalia valesiaca* Soó 1947. Некоторые исследователи относят кальцефитные степи к новому классу *Helianthemo-Thymetea* Romaschenko, Didukh et V. Solomakha 1996 [18]. Однако в указанных синтаксонах *Globularia punctata* не встречается. Необходимы дальнейшие геоботанические исследования для установления синтаксономического ранга ценозов с шаровницей крапчатой и дополнения продромуса синтаксонов степной растительности Самарского Поволжья.

Благодарности. Выражаем глубокую благодарность Владимиру Михайловичу Васюкову за помощь в определении растений и всестороннюю поддержку, а также анонимному рецензенту за ценные замечания и рекомендации для улучшения качества статьи.

Финансирование. Исследования выполнены в рамках государственного задания Института экологии Волжского бассейна РАН «Структура, динамика и устойчивое развитие экосистем Волжского бассейна», регистрационный номер 1021060107217-0-1.6.19.

Литература

Список русскоязычной литературы

1. Благовещенский ВВ. Растительность Приволжской возвышенности в связи с ее историей и рациональным использованием. Ульяновск: УлГУ; 2005.
2. Богданова ЕС, Розенцвет ОА. Материалы к монографии реликтового вида *Globularia punctata* (Globulariaceae): Экологические и физиолого-биологические особенности. Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. 2019;28(2):250-7. DOI 10.24411/2073-1035-2019-10225.
3. Бондарева ВВ. База данных растительности Среднего Поволжья. Фиторазнообразие Восточной Европы. 2022;16(3):5-9. DOI: 10.24412/2072-8816-2022-16-3-5-9.
4. Боровиков ВА. Statistica. Искусство анализа данных на компьютере. СПб.: Питер; 2003.
5. Зверев АА. Информационные технологии в исследованиях растительного покрова. Томск; 2007.
6. Конева НВ, Сидякина ЛВ. О географии и охране *Globularia punctata* Lapeyr (Globulariaceae) в Самарской области. Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. 2018;28(3):186-93.
7. Кудинов КА, Терентьева МЕ. К методике наблюдений за состоянием популяций редких растений. В кн.: Редкие виды растений в заповедниках. М.; 1987. С. 10-26.
8. Кузнецова МН. Биолого-ценологические особенности *Globularia punctata* Lapeyr. в центральной части Приволжской возвышенности. Автореф. дисс... канд. биол. наук. Ульяновск, 2003.
9. Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). М.: КМК; 2008.
10. Красная книга Самарской области. Т. 1. Редкие виды растений и грибов. Самара; 2017.
11. Лавренко ЕМ. Степи и сельскохозяйственные земли на месте степей. В кн.: Растительный покров СССР. Том. 2. М.; 1956. С. 595-730.
12. Митрошенкова АЕ, Лысенко ТМ. Новые данные о растительном покрове карстовых форм рельефа Самарской области. Известия СамНЦ РАН. 2009;11(4):638-42.
13. Митрошенкова АЕ, Лысенко ТМ. К синтаксономической характеристике чашеобразных карстовых форм рельефа на территории Самарской области. Вестник СГПУ. 2006;5(5):77-108.
14. Саксонов СВ, Лысенко ТМ, Ильина ВН и соавт. Зеленая книга Самарской области: редкие и охраняемые растительные сообщества. Самара: СамНЦ РАН; 2006.
15. Саксонов СВ, Сидякина ЛВ. Самаролукская популяция реликтового вида *Globularia punctata* Lapeyr (Globulariaceae). В кн.: Инновационные подходы к обеспечению устойчивого развития социо-эколого-экономических систем. Материалы III международной конференции. Самара; 2016. С. 92-4.
16. Спрыгин ИИ. Реликтовые растения Поволжья. Материалы по истории флоры и растительности СССР. Изд-во АН СССР. М.; 1941. Т. 1, С. 293-314.
17. Плаксина ТИ. Конспект флоры Волго-Уральского региона. Самара: Изд-во Самарского университета; 2001.
18. Полуянов АВ, Аверинова ЕА. Травяная растительность Курской области (синтаксономия и вопросы охраны). Курск; 2012.
19. Раменский ЛГ, Цаценкин ИА, Чижиков ОН, Антипин НА. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М.: Сельхозгиз; 1956.
20. Чап ТФ, Киселева ДС. *Globularia punctata* Lapeyr на Самарской Луке. В кн.: Экология и география растений и растительных сообществ Среднего Поволжья. Самара; 2014. С. 410-15.
21. Черепанов СК. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб.; 1995.

Общий список литературы/References

1. Blagoveshchenskiy VV. Rastitelnost Privolzhskoy Vozvyshennosti v Sviazi s Yeyo Istoriei i Ratsionalnym Ispolzovaniem. Ulyanovsk: UIGU; 2005. (In Russ.)
2. Bogdanova YeS, Rozentsvet OA. [Data for monograph on the relict species *Globularia punctata* (Globulariaceae): ecological and physiological and biological properties]. Samarskay Luka. 2019;28(2):250-7. DOI 10.24411/2073-1035-2019-10225. (In Russ.)
3. Bondareva VV. [Database of vegetation of the Middle Volga Region]. Fitoraznoobraziye Vostochnoy Yevropy. 2022;16(3):5-9. DOI: 10.24412/2072-8816-2022-16-3-5-9. (In Russ.)
4. Borovikov VA. Statistica. Iskusstvo Analiza Dannykh na Kompyutere. Saint Petersburg; Peter Press; 2003. (In Russ.)
5. Zverev AA. Informatsionnye Tekhnologii v Issledovaniyakh Rastitelnogo Pokrova. Tomsk; 2007. (In Russ.)
6. Koneva NV, Sidykina LV. [On geography and protection of *Globularia punctata* Lapeyr

- (Globulariaceae) in Samara Oblast”]. Samarskay Luka. 28(3):186-93. (In Russ.)
7. Kudinov KA, Terenteva MYe. [On methodology of monitoring the conditions of rare plant populations]. In: Redkiye Vidy Rasteniy v Zapovednikakh. Moscow; 1987. P. 10-26. (In Russ.)
 8. Kuznetsova MN. Biologo-Tsenoticheskiye Oso-bennosti *Globularia punctata* Lapeyr. v Tsentral-noy Chasti Privolzhskoy Vozvyshennosti. PhD Theses. Ulyanovsk; 2003. (In Russ.)
 9. Krasnaya Kniga Rossiyskoy Federatsii (Rasteniya i Griby). Moscow: KMK; 2008. (In Russ.)
 10. Krasnaya Kniga Samarskoy Oblasti. T. 1. Redkiye Vidy Rasteniy i Gribov. Samara; 2017. (In Russ.)
 11. Lavrenko EM. [Steppes and agricultural lands instead of steppes]. In: Rastitelnyi Pokrov SSSR Tom 2. Moscow; 1956. P. 595-730. (In Russ.)
 12. Mitroshenkova AYe, Lysenko TM. [New data on the vegetation cover of the karst formations of relief in Samara Oblasti]. Izvestiya SamNTS RAN. 2009; 11(4):638-42. (In Russ.)
 13. Mitroshenkova AYe, Lysenko TM. [On the syntactonomic characterization of the cup-shaped karst formations in Samara Oblast]. Vestnik SGPU. 2006(5):77-08. (In Russ.)
 14. Saksonov SV, Lysenko TM, Ilina VN. et al. Zelenaya Kniga Samarskoy Oblasti: Redkiye i Okhranyemye Rastitelnye Soobshchestva. Samara: SamNTS RAN; 2006. (In Russ.)
 15. Saksonov SV, Sidykina LV. [Samara-Bend population of the relict species *Globularia punctata* Lapeyr (Globulariaceae)]. In: Innovatsionnye Podkhody k Obespecheniyu Ustoychivogo Razvitiya Sotsio-Ekologo-Ekonomicheskikh Sistem. Samara; 2016. P. 92-4. (In Russ.)
 16. Sprygin II. [Relict plants of Volga area]. In: Materialy po Istorii Flory i Rastitelnosti SSSR. Tom 1. Moscow: AN SSSR; 1941. P. 293-314. (In Russ.)
 17. Plaksina TI. Konspekt Flory Volgo-Uralskogo Regiona. Izdatelstvo Samarskogo Universiteta. Samara; 2001. (In Russ.)
 18. Poluynov AV, Averinova YeA. Travianaya Rastitelnost Kurskoy Oblasti (Sintaksonomiya i Voprosy Okhrany). Kursk; 2012. (In Russ.)
 19. Ramenskiy LG, Tsatsenkin IA, Chizhikov ON, Antipin NA. Ekologicheskaya Otsenka Kormovykh Ugodiy po Rastitelnomu Pokrovu. Moscow: Selkhozgiz; 1956. (In Russ.)
 20. Chap TF, Kiseleva DS. [*Globularia punctata* Lapeyr in Samara Bend]. In: Ekologiya i Geografiya Rasteniy i Rastitelnykh Soobshchestv Srednego Povolzhya. Samara; 2014. P. 410-15. (In Russ.)
 21. Cherepanov SK. Sosudistye Rasteniya Rossii i Sopredelnykh Gosudarstv (v Predelakh Byvshego SSSR). Saint Petersburg; 1995. (In Russ.)
 22. Chytry M, Tichy L, Holt J, Botta-Dukat Z. Determination of diagnostic species with statistical fidelity measures. J Vegetat Sci. 2002; 13:79-90.
 23. McCune B, Mefford MJ. PC-ORD. Multivariate Analyses of Ecological Data. Version 5. MjM Software, Gleneden Beach, Oregon, USA; 2006.
 24. Tichy L. JUICE, software for vegetation classification. J Vegetat Sci. 2002;13:451-3.
 25. Tichy L, Chytry M. Statistical determination of diagnostic species for site groups of unequal size. J Vegetat Sci. 2006;17:809-18.
 26. Zelený D, Tichý L. Linking JUICE and R: New Developments in Visualization of Unconstrained Ordination Analysis. 2009.
 27. Mucina L, Bültmann H, Dierßen K. et al. Vegetation of Europe: Hierarchical floristic classification system of vascular plant, bryophyte, lichen, and algal communities. App Vegetat Sci. 2016;19(1):3-264.

автора книги происходят разные события, веселые и минорные моменты, некоторые отражены в его стихах. Однако как много мы порой не знаем о самых близких, и как ценны их воспоминания о прошлом, которые раскрывают их нам с другой стороны. Случай и судьба, принимаемые решения и их последствия зачастую определяют жизненный путь человека. Читая эту книгу, ты осознаешь, что на определенном этапе жизни мы становимся сотканными из воспоминаний, в которых мы храним былых себя, вспоминаем ушедших от нас близких друзей и коллег, знаковые события в жизни, которые делают нас именно такими, какие мы есть. Повествование автора заставляет задуматься о многом, переосмыслить себя и свою жизнь, вспомнить упущенные моменты и возможности, найти в себе надежду на будущее, светлые тона которого зависят только от нас.

Книга мне понравилась, она читается легко и с большим интересом, в ней много фотографий и забавных историй. На мой взгляд, по тону, которым рассказывает о себе автор, и по акцентам, которые он расставляет, можно понять о нем больше, чем из ряда посвященных его деятельности научных статей. Кроме того, когда читаешь о чужих трудностях, то понимаешь,

что и твои преодолимы, а чужие победы все равно поднимают настроение, хоть они и чужие. В книге есть все, однако Наука красной нитью связывает все разделы книги. Льву Анатольевичу удалось провести читателям увлекательнейшую экскурсию по разным ландшафтам и познакомить с мгновениями жизни, поделиться впечатлениями от экспедиций, путешествий, командировок и т. д.

В заключение хочу отметить, что книга удалась. Когда читаешь хорошую книгу, всегда очень жаль, что повествование уже закончилось. Но не стоит отчаиваться, так как затем долгое время продолжается внутренняя жизнь – там, в другой реальности, которая перестала уже быть чужой. И большая заслуга Льва Анатольевича в том, что прочитать книгу с большим наслаждением может абсолютно любой человек, далекий от мира науки. Несмотря на это, содержание книги пропитано духом истинной науки – науки живой, захватывающей и приводящей в трепет.

*Г.О. Османова,
доктор биологических наук, доцент,
профессор кафедры экологии
ФГБОУ ВО «Марийский государственный
университет»*





Подписано в печать **26.11.2024.**

Дата выхода в свет **02.12.2024.**

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**