

2026

Т. 18, № 1

**МЕЖДИСЦИПЛИНАРНЫЙ НАУЧНЫЙ
И ПРИКЛАДНОЙ ЖУРНАЛ**

БИОСФЕРА

ISSN 2077-1371 / www.21bs.ru



**О СОСТАВАХ ЗЕМНЫХ АТМОСФЕРЫ
И ГИДРОСФЕРЫ В ПЕРИОД
ВОЗНИКНОВЕНИЯ ЖИЗНИ**

А.П. Дегтярев

*ON THE COMPOSITION OF EARTH'S
ATMOSPHERE AND HYDROSPHERE
DURING THE ORIGIN OF LIFE*

A.P. Degtyaryev

**ПРАКТИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ИЗУЧЕНИЯ
ИНДУЦИРОВАННОЙ УСТОЙЧИВОСТИ
РАСТЕНИЙ К ФИТОФАГАМ**

**Т.Д. Черменская, М.О. Петрова,
Е.А. Степанычева**

*PRACTICAL ASPECTS OF STUDIES
OF INDUCED RESISTANCE OF PLANTS
TO PHYTOPHAGES*

*T.D. Chemenskaya, M.O. Petrova,
Ye.A. Stepanycheva*

**БАЙКАЛЬСКАЯ НЕРПА
(PUSA SIBIRICA GMELIN 1788,
PINNIPEDIA) В ЧИВЫРКУЙСКОМ
ЗАЛИВЕ ОЗ. БАЙКАЛ**

М.Е. Овдин, Е.А. Петров

*BAIKAL SEAL (PUSA SIBIRICA GMELIN
1788, PINNIPEDIA) IN CHIVYRKUISKY
BAY OF LAKE BAIKAL: 1. MIGRATIONS*

M.Ye. Ovdin, Ye.A. Petrov

**ОСОБЕННОСТИ
ЛЕСОВОЗОБНОВЛЕНИЯ
В НАРУШЕННЫХ КОРНЕВОЙ
ГУБКОЙ СОСНЯКАХ**

А.И. Татаринцев и соавт.

*FEATURES OF REFORESTATION
IN PINE FORESTS INFECTED
BY HETEROBASIDIUM ANNOSUM*

A.I. Tatarintsev et al.

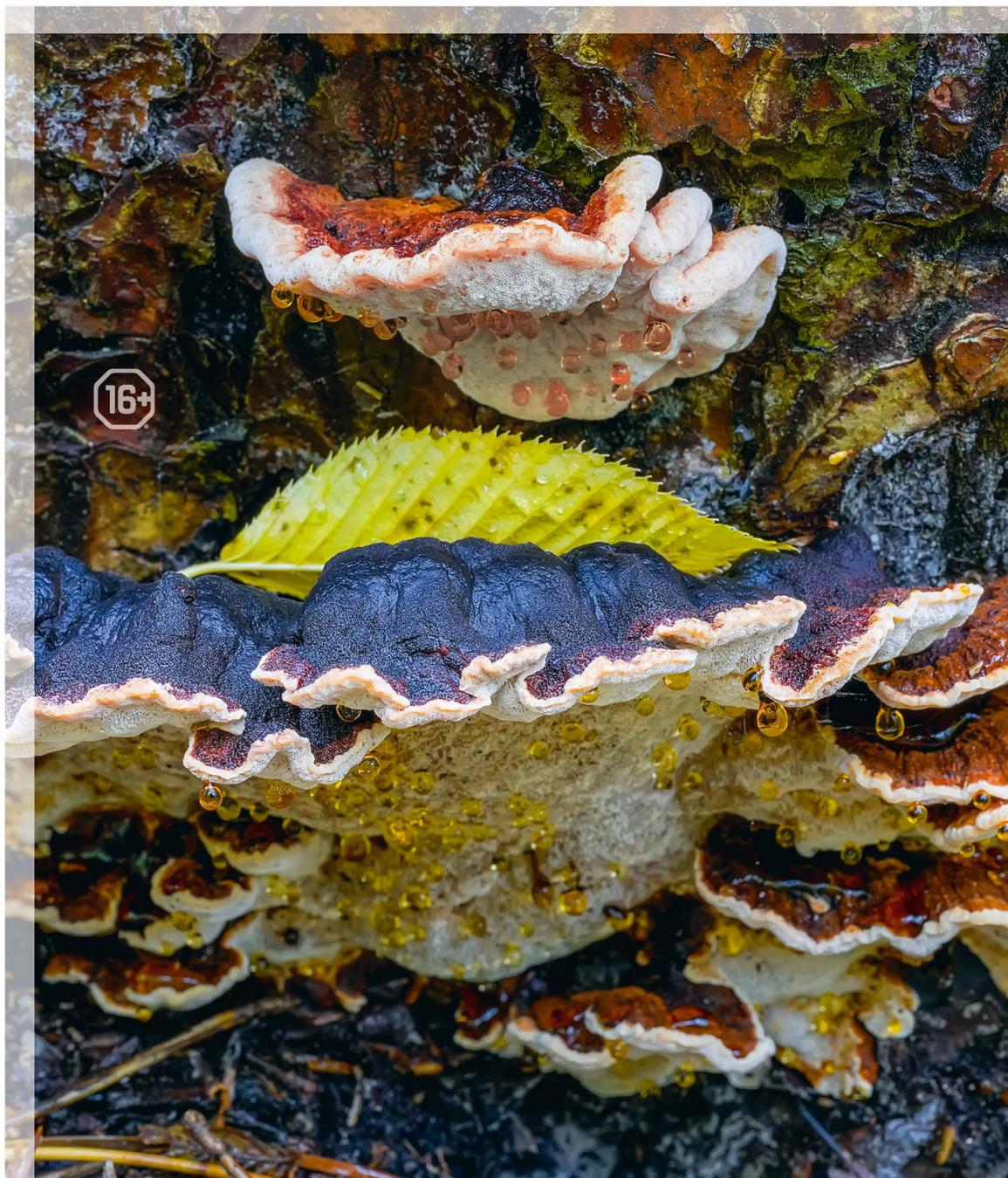


ФОТО: MATEJ FRANČEŠKIN, INATURALIST.ORG

© ФОНД НАУЧНЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ «XXI ВЕК»
РОССИЙСКАЯ ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ АКАДЕМИЯ

БИОСФЕРА

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

Том 18, № 1

Санкт-Петербург

2026



BIOSPHERE

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

Vol. 18, No. 1

Saint Petersburg

2026

© «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. СЛАСЦЕВА

LAYOUT: T.A. SLASCHEVA

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)****Р.М. Вильфанд (Москва) R.M. Vilfand (Moscow)****В.В. Глупов (Новосибирск) V.V. Glupov (Novosibirsk)****М.Д. Голубовский (Окленд, США) M.D. Golubovsky (Oakland, CA, USA)****В.А. Драгавцев (С.-Петербург) V.A. Dragavtsev (Saint Petersburg)****Г.В. Жижин (С.-Петербург) G.V. Zhizhin (Saint Petersburg)****Т.Д. Зинченко (Тольятти) T.D. Zinchenko (Togliatti)****Г.А. Ивахненко (С.-Петербург) G.A. Ivakhnenko (Saint Petersburg)****Г.А. Исаченко (С.-Петербург) G.A. Isachenko (Saint Petersburg)****Л.М. Кавеленова (Самара) L.M. Kavelenova (Samara)****Н.А. Кашулин (Апатиты) N.A. Kashulin (Apatity)****М. Клявинш (Рига, Латвия) M. Klavins (Riga, Latvia)****С.В. Кривовичев (С.-Петербург) S.V. Krivovichev (Saint Petersburg)****Г.Р. Кудоярова (Уфа) G.R. Kudoyarova (Ufa)****А.Ю. Кулагин (Уфа) A.Yu. Kulagin (Ufa)****М.Д. Магомедов (Махачкала) M.D. Magomedov (Makhachkala)****Н.Н. Марфенин (Москва) N.N. Marfenin (Moscow)****М.А. Надпорожская (С.-Петербург) M.A. Nadporozhskaya (Saint Petersburg)****Ю.К. Новожилов (С.-Петербург) Yu.K. Novozhilov (Saint Petersburg)****Г.В. Осипов (Москва) G.V. Osipov (Moscow)****В.А. Павлюшин (С.-Петербург) V.A. Pavliushin (Saint Petersburg)****К.М. Петров (С.-Петербург) K.M. Petrov (Saint Petersburg)****О.Н. Пугачев (С.-Петербург) O.N. Pugachev (Saint Petersburg)****Ю.А. Рахманин (Москва) Yu.A. Rakhmanin (Moscow)****В. Реген (Берлин, Германия) W. Regen (Berlin, Germany)****А.А. Редько (С.-Петербург) A.A. Redko (Saint Petersburg)****А.Л. Рижинашвили (С.-Петербург) A.L. Rizhinashvili****Г.А. Софронов (С.-Петербург) G.A. Sofronov (Saint Petersburg)****В.М. Тарбаева (С.-Петербург) V.M. Tarbayeva (Saint Petersburg)****Ф.А. Темботова (Нальчик) F.A. Tembotova (Nalchik)****И.А. Тихонович (С.-Петербург) I.A. Tikhonovich (Saint Petersburg)****М.Д. Уфимцева (С.-Петербург) M.D. Ufimtseva (Saint Petersburg)****М.А. Филатов (Сургут) M.A. Filatov (Surgut)****Е.Я. Фрисман (Биробиджан) Ye.Ya. Frisman (Birobijan)****О. Чертов (Бинген-на-Рейне, Германия) O. Chertov (Bingen am Rhein, Germany)****Л.П. Чурилов (С.-Петербург) L.P. Churilov (Saint Petersburg)****АДРЕС РЕДАКЦИИ:****197110, Санкт-Петербург,****Большая Разночинная ул., д. 28;****Эл. почта: biosphaera@21mm.ru****Электронная версия:****http://21bs.ru (ISSN 2077-1460)****POSTAL ADDRESS:**

28 Bolshaya Raznochinnaya,

197110,

Saint Petersburg, Russia;

E-mail: biosphaera@21mm.ru

Online version:**http://21bs.ru (ISSN 2077-1460)**

СОДЕРЖАНИЕ

А3

СОДЕРЖАНИЕ
CONTENTS

ТЕОРИЯ / THEORY

1

О СОСТАВАХ ЗЕМНЫХ АТМОСФЕРЫ И ГИДРОСФЕРЫ В ПЕРИОД ВОЗНИКНОВЕНИЯ ЖИЗНИ
А.П. Дегтярёв
ON THE COMPOSITION OF EARTH'S ATMOSPHERE AND HYDROSPHERE DURING THE ORIGIN OF LIFE
A.P. Degtyaryev

ПРАКТИКА / PRACTICE

27

ПРАКТИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ИЗУЧЕНИЯ ИНДУЦИРОВАННОЙ УСТОЙЧИВОСТИ РАСТЕНИЙ К ФИТОФАГАМ
Т.Д. Черменская, М.О. Петрова, Е.А. Степанычева
PRACTICAL ASPECTS OF STUDIES OF INDUCED RESISTANCE OF PLANTS TO PHYTOPHAGES
T.D. Chemendkaya, M.O. Petrova, Ye.A. Stepanycheva

43

ИССЛЕДОВАНИЕ ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННОЙ ДИНАМИКИ АККУМУЛЯЦИИ ТЯЖЁЛЫХ МЕТАЛЛОВ В ДОННЫХ ОТЛОЖЕНИЯХ ЧЁРНОЙ РЕЧКИ В ПРЕДЕЛАХ УРБАНИЗИРОВАННОЙ ТЕРРИТОРИИ САНКТ-ПЕТЕРБУРГА
В.А. Кудрявцева, Т.А. Попова, Т.Д. Шигаева
SPATIAL AND TEMPORAL DYNAMICS OF HEAVY METAL ACCUMULATION IN BOTTOM SEDIMENTS OF A SMALL RIVER IN AN URBANIZED AREA OF SAINT PETERSBURG
V.A. Kudriavtseva, T.A. Popova, T.D. Shigayeva

51

ОЦЕНКА ЭКОЛОГИЧЕСКОГО СОСТОЯНИЯ ДОННЫХ ОТЛОЖЕНИЙ СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ НЕВСКОЙ ГУБЫ И ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ ФИНСКОГО ЗАЛИВА ПО МИКРОБИОЛОГИЧЕСКИМ ПОКАЗАТЕЛЯМ
Л.Л. Капустина
ENVIRONMENTAL CONDITION OF BOTTOM SEDIMENTS IN THE NORTHERN PART OF NEVA ESTUARY AND EASTERN PART OF THE GULF OF FINLAND ASSESSED BY MICROBIOLOGICAL PARAMETERS
L.L. Kapustina

60

ПРИРОДА / NATURE

БАЙКАЛЬСКАЯ НЕРПА (*PUSA SIBIRICA* GMELIN 1788, PINNIPEDIA) В ЧИВЫРКУЙСКОМ ЗАЛИВЕ ОЗ. БАЙКАЛ: 1. МИГРАЦИИ
М.Е. Овдин, Е.А. Петров

*BAIKAL SEAL (*PUSA SIBIRICA* GMELIN 1788, PINNIPEDIA) IN CHIVYRKUISKY BAY OF LAKE BAIKAL: 1. MIGRATIONS*
M.Ye. Ovdin, Ye.A. Petrov

70

БАЙКАЛЬСКАЯ НЕРПА (*PUSA SIBIRICA* GMELIN 1788, PINNIPEDIA) В ЧИВЫРКУЙСКОМ ЗАЛИВЕ ОЗ. БАЙКАЛ: 1. ПОВЕДЕНИЕ
М.Е. Овдин, Е.А. Петров

*BAIKAL SEAL (*PUSA SIBIRICA* GMELIN 1788, PINNIPEDIA) IN CHIVYRKUISKIY BAY OF LAKE BAIKAL: 2. BEHAVIORAL ASPECTS*
M.Ye. Ovdin, Ye.A. Petrov

83

ОСОБЕННОСТИ ЛЕСОВОЗОБНОВЛЕНИЯ В НАРУШЕННЫХ КОРНЕВОЙ ГУБКОЙ СОСНЯКАХ ЮЖНОЙ ЧАСТИ МИНУСИНСКОЙ КОТЛОВИНЫ
А.И. Татаринцев, А.Е. Войткевич, Н.Н. Кулакова, Н.П. Хижняк

FEATURES OF REFORESTATION IN PINE FORESTS INFECTED BY HETEROBASIDIUM ANNOSUM IN THE SOUTH OF THE MINUSINSK BASIN
A.I. Tatarintsev, A.E. Voitkevich, N.N. Kulakova, N.P. Khizhniak

ИСПРАВЛЕНИЯ И ДОПОЛНЕНИЯ / CORRECTIONS AND AMENDMENTS

85

Дополнение к статье:
С.М. Сультсон и соавт.
«ИНВАЗИЯ УССУРИЙСКОГО ПОЛИГРАФА КАК ФАКТОР ДЕГРАДАЦИИ ТЕМНОХВОЙНЫХ ЛЕСОВ КРАСНОЯРСКОГО КРАЯ»
(Биосфера. 2025;17(4):324-9)

Amendment to:
S.M. Sultson et al. "POLYGRAPHUS PROXIMUS AS A FACTOR OF DARK CONIFEROUS FORESTS DEGRADATION IN KRASNOYARSK TERRITORY"
(Biosfera. 2025;17(4):324-9)

О СОСТАВАХ ЗЕМНЫХ АТМОСФЕРЫ И ГИДРОСФЕРЫ В ПЕРИОД ВОЗНИКНОВЕНИЯ ЖИЗНИ

А.П. Дегтярёв

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

Эл. почта: degtyarev_a@mail.ru

Статья поступила в редакцию 12.10.2025; принята к публикации 14.11.2025

Вопрос о возникновении земной жизни наталкивается на ряд не решенных теоретических трудностей. Одна из них состоит в том, что до сих пор не ясны геохимические условия, в которых возникла жизнь. С биохимических позиций требуется среда, в которой присутствовали бы в значительных количествах восстановленные формы азота (аммиак, аммоний, циановодород) в сочетании с фосфатом, формальдегидом. В условиях современной Земли таких геохимических условий нет. Вторая трудность в том, что аммиак в атмосфере довольно быстро распадается благодаря фотоллизу. Еще одна трудность в том, что фосфат высаживается ионами железа, кальция, так что присутствие их в океане исключает накопление фосфата. В данной работе предлагается непротиворечивый вариант, при котором нужные геохимические условия соблюдены. Проблема неустойчивости аммиака в атмосфере обходится положением, что восстановленный азот концентрировался в морской среде в виде аммония, скомпенсированного ионами хлора. Делается вывод, что современный хлоридно-натриевый состав океана сформировался из аммонийно-хлоридного путем постепенного вытеснения аммиака в атмосферу поступающими с континента ионами натрия. Высокие значения pH, задаваемые свободным аммиаком и гидрокарбонатом Na, позволяли очистить океан от ионов Ca^{2+} и Fe^{2+} , давая возможность накапливаться фосфату. Длительное присутствие аммония в воде и аммиака в атмосфере дало время возникнуть жизни. Предполагается разреженная (0,35–0,45 бар) водяно-углекислотно-азотная атмосфера с небольшим содержанием аммиака и метана. Приводятся данные по космохимии, метеоритике и планетологии, которые указывают на возможность появления хлорида аммония и фосфата в экзосфере ранней Земли. В подтверждение гипотезы дается сравнение резервуаров C, N, Cl в экзосферах Земли и Венеры. Сделан вывод, что исходные резервуары на двух планетах были близки, причем резервуары N и Cl на обеих планетах были коррелированы.

Ключевые слова: возникновение жизни, прогенот, катархей, архейская атмосфера, возникновение океана, сравнительная планетология.

ON THE COMPOSITION OF EARTH'S ATMOSPHERE AND HYDROSPHERE DURING THE ORIGIN OF LIFE

A.P. Degtyarev

Vernadsky Institute of Geochemistry and Analytical Chemistry, Moscow, Russia

E-mail: degtyarev_a@mail.ru

The issue of the origin of life on the Earth is confronted by a number of theoretical challenges. One of them is that the geochemical conditions in which life arose are still not clear. From a biochemical point of view, it is necessary to have an environment in which the reduced nitrogen forms (ammonia, ammonium, and hydrogen cyanide) combined with phosphate and formaldehyde are present in significant quantities. In the environments of the modern Earth, such geochemical conditions do not exist. The second difficulty is that, in the atmosphere, ammonia readily decomposes due to photolysis. Another difficulty is that the phosphate is deposited by iron and calcium ions, so their presence in the ocean precludes the accumulation of phosphate. This paper proposes a consistent option making it possible for the necessary geochemical conditions to be met. The instability of ammonia in the atmosphere is circumvented by the proposal that the reduced nitrogen was concentrated in the marine environment as ammonium neutralized by chloride ions. It is assumed that the current chloride-sodium composition of the ocean was formed by the gradual expulsion of ammonia into the atmosphere by sodium ions of terrestrial origin. The high pH values caused by free ammonia and sodium bicarbonate allowed the ocean to be cleared of Ca^{2+} and Fe^{2+} ions, allowing phosphate to accumulate. The prolonged presence of ammonium in water and of ammonia in the atmosphere gave time for life to emerge. It is assumed that there was a sparse (0.35 - 0.45 bar) atmosphere rich in water, carbon dioxide, and nitrogen and depleted of ammonia and methane. Cosmochemistry, meteorology and planetology data suggest the possibility of the presence of ammonium chloride and phosphate in the early Earth's exosphere. To confirm the hypothesis, C, N, and Cl reservoirs in the exospheres of Earth and Venus are compared. It is concluded that the original reservoirs on the two planets were close, with reservoirs N and Cl on both planets correlated.

Keywords: origin of life, progenote, Hadean, Archean atmosphere, origin of ocean, comparative planetology

ВВЕДЕНИЕ

Современные гипотезы о возникновении земной жизни сталкиваются с рядом теоретических трудностей, одна из которых заключается в том, что не ясна геохимическая обстановка в момент возникновения жизни. Все существующие формы жизни построены из органических молекул, существенными компонентами которых являются аминокислоты, восстановленные формы азота в азотистых основаниях и фосфатные группы в РНК, ДНК, АТФ, НАДФ, НАД, ФАД. В соответствии с «принципом минимальной, не снижаемой сложности» предполагается, что прогенот (первая гипотетическая форма жизни) не мог обладать механизмами синтеза аминокислот из молекулярного азота. Точно так же он не мог обладать механизмами концентрирования фосфатных групп. Единственное, что должен был уметь первый организм это самокопироваться, используя небиологические органику и энергетические молекулы. Дадим такое определение прогенота: это простейшая органическая самокопирующаяся единица (информационная молекула), способная к дальнейшему эволюционированию.

Проблема в том, что сложно представить геохимическую обстановку, где сочетались бы наличие фосфата, аммония (аммиака), HCN как предшественника азотистых оснований, формальдегида как предшественника рибозы, причем в заметных концентрациях. Фосфат высаживается рядом ионов, в том числе такими как Fe^{2+} , Ca^{2+} , Mg^{2+} , Mn^{2+} , Sr^{2+} . Аммиак в атмосфере под действием солнечной радиации быстро распадается на водород и азот, причем водород безвозвратно диссипирует в космическое пространство.

Реконструкции геохимической обстановки ранней Земли, на фоне которой возникла первая жизнь, и посвящена данная статья. Эта обстановка, радикально отличающаяся от современной, не оставила никаких следов в геологической летописи: все они были стерты последующими масштабными процессами магматического и эрозионного преобразования земной коры. Однако, попытки реконструкции не безнадежны: с привлечением данных астрофизики, метеоритики, теории образования Солнечной системы, сочетая их с возможностями геохимии и наработками эволюционной биохимии можно попытаться восстановить раннее прошлое нашей планеты. Но прежде чем обратиться непосредственно к заявленной в названии теме, будет не лишним кратко обрисовать современные теоретические знания о самой ранней земной жизни. Также необходимо проанализировать более широкую тему образования Земли вообще и ее атмо-гидросферы в частности.

LUCA И МОЛЕКУЛЯРНАЯ ГЕНЕТИКА

Молекулярная генетика – бурно развивающаяся последние два десятилетия дисциплина, продемон-

стрировавшая впечатляющие успехи в реконструкции LUCA (last universal common ancestor) - последнего общего предка всего живого (бактерий, архей, эукариот). Реконструкция его генома произведена через массовую расшифровку 700 геномов архей и бактерий и поиск минимального функционального набора генов, общих для всей иерархии таксонов. При этом учтена возможность «горизонтального переноса» генов между разделившимися линиями. Выделено с разной степенью достоверности 2657 кодируемых белков, которыми LUCA, вероятно, обладал [60]. По данным на 2024 года, LUCA был частью экосистемы из двух или нескольких видов организмов (остальные потомства не оставили). Установлено, что LUCA был либо ацетогенным анаэробным хемоавтотрофом на неорганических $H_2 + CO_2$, либо органогетеротрофным ацетогеном на спиртах, сахарах или карбоновых кислотах, производимых другими членами сообщества, не оставившими потомков. LUCA не был фотосинтетиком. Был ли LUCA термофилом и азотфиксатором – не известно. На этом генетическая филогения дошла до своего предела: реконструировать более ранние формы жизни таким методом невозможно. Заполнять пробел от начала жизни (прогенота) до LUCA придется другими методами.

По скорости накопления мутаций (метод «молекулярных часов») LUCA датирован временем 4,2 млрд. лет назад [60]. Столь ранняя датировка снимает давно обсуждаемую теоретическую трудность. Ранее считалось, что никакая форма жизни не смогла бы пережить из-за термической стерилизации большую метеоритную бомбардировку 4,2-3,8 млрд. лет назад). Теперь это ограничение снято.

LUCA был уже довольно сложным организмом, сопоставимым по организации с современными археями и бактериями. Он обладал клеточной мембраной, умел использовать энергию АТФ, освоил хемосинтез. Между прогенотом и LUCA пройден довольно длинный эволюционный путь. И времени для этого пути дается неожиданно мало, считая от образования Земли 4,55 млрд. лет - всего около 300 млн. лет.

В связи с тем, что LUCA освоил метаболический путь через восстановление CO_2 молекулярным H_2 (с ацетатом как побочным продуктом), выдвигаются гипотезы о зарождении жизни в гидротермальных каналах морского дна [61]. В реакции морской воды и силикатов двухвалентного железа (оливин, пироксены), железо переходит в трехвалентное состояние и выделяется молекулярный водород (процесс серпентинизации основных пород океанической коры). По этой гипотезе водород может абиогенно реагировать с магнийными CO_2 или CO, образуя муравьиную кислоту и формальдегид. Однако для возникновения жизни этого мало. Азотистые основания в таких условиях абиогенно не образуются, и информационные молекулы

синтезироваться не смогут. Даже если в серпентинитах действительно нарабатывался некий набор предбиологической органики, трудно представить, что жизнь зародилась прямо в трещинной сети морских гидротерм. Что касается LUCA, то как более поздний продукт, он вполне мог освоить экологическую нишу где-то в местах выхода водорода на границе литосферы и гидросферы, являясь, таким образом, более поздним вторичным вселенцем.

Попытки объяснить возникновение жизни предпринимаются и с другого направления: химики-органики пытаются лабораторно воспроизвести те предбиотические реакции, которые могли привести к появлению абиогенных органических веществ, необходимых для образования первой жизни. В обзоре [62] рассматриваются основные трудности на этом пути: 1) Формозная реакция. Главная проблема - низкий выход нужного продукта (D-рибозы и D-дезоксирибозы), разветвление реакции с образованием множества побочных продуктов – пока не решена. 2) Олигомеризация HCN (образование азотистых оснований). Проблема в том, что для такой реакции нужна концентрация не ниже 0,1 М/л, что сложно представить в природных условиях. Вторая проблема – разветвление реакции, образование побочных полимерных продуктов, малый выход нужных продуктов. 3) Достигнуто лабораторное абиотическое воспроизведение фрагментов цикла Кребса. Непонятно, как это переносить в условия ранней Земли. Если абиогенный вариант цикла и существовал в природе, то не понятно, как он был перенесен в клетку. 4) Полимеризация нуклеозидов. Проблема – очень малый выход с длиной более трех последовательностей. Сделана попытка объяснить отбор длинных вариантов на порах глин. Еще одна проблема расщепления дуплексов в отсутствие биогенной каталитической активности. 5) Проблема гомохиральности – констатируется отсутствие прогресса в решении этого вопроса. Лабораторные продукты являют собой равномерную смесь левых и правых энантиомеров (сахара, аминокислоты), из которой сборка функциональных информационных молекул и белков невозможна.

КОНЦЕПЦИИ ОБРАЗОВАНИЯ РАННЕЙ АТМОСФЕРЫ

Существует две основные гипотезы о формировании атмосфер планет земной группы. Согласно первой из них эти, уже сформированные, планеты первоначально имели мощные водородно-гелиевые атмосферы с давлением в сотни бар с подчиненным количеством других газов, аналогичные атмосферам планет-гигантов [31, 63]. Позже, в силу малой массы планет и интенсивного солнечного излучения, легкие элементы (водород и гелий) были потеряны. Это – так называемая тепловая потеря летучих соединений.

Удаление атмосферных газов из поля тяготения уже сформированных планет должно было происходить при достижении отдельными атомами или молекулами второй космической скорости. Скорость эта, получаемая при взаимодействии с частицами солнечного ветра или действием фотонного давления обратно пропорциональна массе атома или молекулы. В результате легкие атомы должны были покинуть поле тяготения Земли, а тяжелые, такие как кислород в составе воды, азот, неон, аргон, криптон, ксенон - накапливаться в ее экзосфере. Однако сравнение земной распространенности указанных элементов с распространенностью солнечной, опровергает данную гипотезу, по крайней мере, в ее чистом виде. Атмосферы планет земной группы оказались сильно обедненными инертными газами при сравнении с первичным = солнечным веществом. Разновидностью данной гипотезы [31] является не частичная, а полная потеря первичной массивной водородно-гелиево-водяной атмосферы под действием неких гипотетических событий. Предполагается, например, что на ранних этапах своей эволюции (в первые 10 млн. - 100 млн. лет существования) звезды с массой меньшей двух солнечных проходят так называемую “стадию тау-Тельца” с очень высокой светимостью в радио- и рентгеновском диапазонах, превышающей по интенсивности рентгено-светимость более поздних стадий в 10^4 раз. Это жесткое фотонное давление создает сильнейший звездный ветер, благодаря которому звезды теряют до 10^{-5} своих масс в год. За все время прохождения через эту стадию звезда теряет от 30% до половины массы. Этот солнечный ветер еще до образования атмосфер, или на стадии аккреции газов на растущие планеты, полностью отгонял все летучие протопланетного диска на периферию звездной (в нашем случае Солнечной) системы [26, 31, 41, 60].

Альтернативная гипотеза предполагает, что водородно-гелиевой атмосферы у Земли никогда не было. Поскольку распространенность инертных газов на Земле составляет лишь 10^{-7} до 10^{-11} от их солнечных распространенностей, сделан вывод [1, 42, 47], что все газы, не связанные с твердым веществом химически, были потеряны еще на стадии первичного формирования протопланетного пылевого облака. Согласно этой гипотезе, планеты земной группы сформировались исключительно из каменно-пылевого материала, отождествляемого по составу с обыкновенными хондритами (класса НН) [31], углистыми хондритами класса С1 [1], или смесью этих же двух классов метеоритов [8, 9, 10, 40], смесью обыкновенных хондритов и углистых хондритов класса С2 [6]. Предполагается, что все летучие соединения (ЛС), ныне присутствующие в экзосферах планет земной группы, – это ЛС, первоначально связанные с кристаллическим алюмосиликатным веществом.

Однако всем этим гипотезам противоречат данные по изотопии ряда элементов. Так, в статье [49] приводятся сведения, что и кислород земной атмосферы, и кислород земных алюмосиликатных минералов резко отличается по изотопии от кислорода хондритов любого типа, включая силикатную часть углистой матрицы, из которой состоят метеориты CI. И никакими процессами масс-фракционирования земной кислород (обедненный изотопом ^{16}O) не получается из хондритного. Ничего общего не имеют по своей изотопии земной азот и азот хондритов любого типа (изотопная разница достигает 200-300 промилле). То же самое верно для ксенона и других благородных газов: существенная разница в изотопии плюс резкий дефицит благородных газов в экзосфере Земли сравнительно с их атомной распространенностью в углистых хондритах. Значительно изотопное различие между углеродом углистых хондритов и углеродом экзосферы Земли. Автор приходит к выводу, что по изотопным характеристикам Земля не могла сформироваться ни из обыкновенных, ни из углистых хондритов, ни из их смеси, и она гораздо ближе к ахондритам и железным метеоритам.

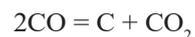
И наоборот, кислород водных минералов из метеоритов CI (в виде H_2O и OH-групп хлоритов и монтмориллонитов матрицы) совпадает по изотопии с кислородом земного океана и воды Марса [18]. Близки они и по водородно-дейтериевому отношению. Это наводит на мысль, что вовсе не углистые хондриты принесли на Землю воду, а наоборот, углистые хондриты получили воду в планетных условиях, причем этот планетный резервуар воды был един для Земли, Марса, вероятно Венеры и родительских тел углистых хондритов.

Синтез двух крайних точек зрения (о первичном или вторичном происхождении атмосфер) предложил М.Н. Изаков [26]. Сравнивая обилия радиогенного изотопа ^{40}Ar и не радиогенных ^{38}Ar и ^{36}Ar в экзосферах Земли, Венеры и Марса он обосновал положение, что никакая комбинация вещества углистых и обыкновенных хондритов не даст наблюдаемых соотношений. Поэтому аномальное (в 86 раз по сравнению с Землей) обилие не радиогенных $^{36}\text{Ar}+^{38}\text{Ar}$ на Венере не может быть связано с более сильной степенью дегазации Венеры, чем Земли. Единственный возможный вариант – не радиогенный аргон первичный, захваченный из протопланетного облака, состав которого менялся в зависимости от расстояния до Солнца. Аналогичная картина распределения для планет земной группы зафиксирована и для не радиогенных ^{84}Kr и ^{132}Xe . Этот важный вывод о частично первичном происхождении инертных газов атмосферы, однако, не может быть легко перенесен на другие ЛС – азот, углерод и воду. Не известен и механизм радиального фракционирования вещества в протопланетном облаке.

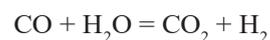
Что касается механизма образования атмосферы, то и здесь в наличии много гипотез. В разное время высказывались следующие идеи. Первая атмосфера появилась или в процессе гравитационного разогрева уже консолидированной планеты (теория зонного плавления А.П. Виноградова [1]); либо в процессе ударного плавления сталкивающихся с Землей планетезималей [37, 34]; либо в процессе постепенного разогрева приливными силами в результате взаимодействия с массивной прото-Луной и с последующим разогревом в процессе гравитационной дифференциации [40].

Современная точка зрения, считающаяся наиболее обоснованной [4] такова: быстрая, в течение 100 млн. лет сборка планеты (до 97% современной массы), сопровождающаяся гравитационным разогревом и разогревом короткоживущими изотопами ^{26}Al , ^{60}Fe ; быстрое (до 34 ± 7 млн. лет), одновременное с ростом планеты формирование ядра с выделением энергии гравитационной дифференциации (теория «ранней дифференциации»). Причем, расчеты показывают, что выплавление ядра уже после формирования планеты привело бы к нагреву недр Земли до 40000°K и полному расплавлению планеты до огненно-жидкого состояния [45]. Поэтому предполагается, что разделение металлической и силикатной фаз происходило в основном еще на стадии опускания материала на плоскость протопланетного диска. Таким образом, большая часть гравитационной энергии была сброшена излучением до формирования планеты. Во всех этих вариантах в состав Земли вошли только химически связанные с силикатной матрицей ЛС. И если раньше в качестве источника ЛС рассматривались в основном углистые хондриты классов CI, CM, значительно ими обогащенные, то теперь считают, что небольших содержаний ЛС в метеоритах других классов (ахондриты, железные) достаточно для формирования гидротмосфер планет земной группы [5].

Особняком стоит гипотеза кометного источника гидро- и атмосфер Земли, Венеры и Марса. Эта гипотеза в последние десятилетия также имеет своих сторонников [32]. На наш взгляд, она не выдерживает проверки из-за больших количеств углекислоты, присутствующей в кометных льдах и неизбежно попадающих в экзосферу вместе с водой. По данным В.А. Дорофеевой [19], вода составляет в среднем 80–85% массы кометных льдов. Следующие по значимости компоненты – льды CO и CO_2 . CO в температурных условиях Земли постепенно переходит в CO_2 по реакции:



Возможна также реакция с водой при температурах выше 230°C и наличии катализатора Fe_3O_4 :



В итоге, около 8–10% средней массы комет приходится на CO_2 или его эквивалент CO . Это хорошо согласуется с данными по межзвездным молекулярным облакам как исходном материале звездообразования, в которых основные летучие соединения находятся в мольных соотношениях: $\text{H}_2\text{O} : \text{CO} : \text{CO}_2 : \text{NH}_3 : \text{CH}_4 = 100 : 6,5 : 1,4 : 0,25 : 0,4$ [64], а $\text{N}_2/\text{NH}_3 = 3$ [56]. Не исключено, что доныне сохранились преимущественно кометы с повышенной долей низкотемпературных конденсатов (и с пониженной долей воды), а первоначально на более близких к Солнцу орбитах могли существовать кометы, состоящие только из водяных льдов как самой тугоплавкой фракции ЛС. Температурные условия, в которых могли бы образовываться чисто водяные кометы, в настоящее время существуют между орбитами Юпитера и Сатурна [19], а на ранних этапах развития Солнечной системы они были сдвинуты во внешнюю область. Следовательно, определенная доля таких «водных» комет пополнила бы общий кометный резервуар, однако чисто водяных комет мы не наблюдаем.

Приняв всю воду экзосферы Земли за кометный материал, получим одновременное появление в экзосфере за короткий период количества CO_2 эквивалентного 30 бар. Даже 1/100 от этого количества хватило бы для возникновения необратимого парникового эффекта венерианского типа с потерей океанов. Другими следствиями такого события было бы появление в осадках огромного количества углеродистого вещества (по приведенной выше реакции диспропорционирования CO) без возможности его окисления. Мощное углекислотное выветривание и, как следствие, утилизация углекислоты привели бы к широкому распространению осадочных карбонатов. В действительности перечисленные следствия в геологической летописи не отмечены. Карбонаты в архее немногочисленны. Карбонатное осадконакопление нарастало медленно, монотонно и достигло пика только в палеозое [36].

Добавим и свое соображение против кометной гипотезы. Количество воды и хлора в экзосфере Земли хорошо известно, в молях их соотношение примерно 100:1. Причем, хлор (в отличие, кстати, от натрия) единодушно считается избыточно летучим, то есть не связанным с накоплением в процессе выветривания, а поступившим вместе с водой в процессе дегазации планеты. Сравним с известными данными по составу комет [20]. Водно-хлорное соотношение в них порядка 10000:1. При этом предполагать масштабную (в 100 раз) потерю воды Землей мы не можем. Таким образом, кометная гипотеза не согласуется и с водно-хлорным соотношением земной экзосферы.

Учитывая вышесказанное, предполагаем, что вклад кометного материала в образование гидросферы не мог составлять более 1%.

АЗОТ, УГЛЕРОД И ХЛОР В СОЛНЕЧНОЙ СИСТЕМЕ

В свете вышеизложенного нас интересует прежде всего вопрос: в каком виде в формирующейся атмосфере Земли присутствовали газы, содержащие азот, углерод и хлор? Как видно из предыдущего раздела, современные взгляды на это находятся в ранге более или менее обоснованных гипотез. Тем не менее, укажем на некоторые факты.

Азот в экзосфере Земли

Атмосферы трех планет земной группы содержат лишь молекулярный азот N_2 . Но нет уверенности, что в этой форме он был изначально (об этом см. ниже). Планеты-гиганты (Юпитер, Сатурн), напротив, содержат азот в виде аммиака. В протопланетной небуле (реконструкция по аморфным кометным льдам, не переплавлявшимся со времен их образования в протопланетном диске) изотопные отношения $^{14}\text{N}/^{15}\text{N}$ радикально разные для резервуаров N_2 и NH_3 . В первом случае отношение около 430, у аммиака оно примерно 130. Исходя из того, что у аммиака атмосфер Юпитера и Сатурна $^{14}\text{N}/^{15}\text{N}$ как раз близко к 430, предполагают, что этот аммиак вторичен [30]. Он образовался из молекулярного азота в глубоких горячих слоях этих планет при высоком давлении в реакции синтеза с молекулярным водородом. Напротив, у спутника Сатурна Титана, атмосфера содержит азот только в виде N_2 . И снова предполагается вторичное происхождение, поскольку азот Титана по изотопии ($^{14}\text{N}/^{15}\text{N} = 147\text{--}168$) происходит из аммиачного резервуара [30]. Здесь предполагается фотолиз первичных молекул аммиака с конечными продуктами N_2 и водородом (последний покидает атмосферу). У Земли указанное отношение около 280, что предполагает некое смешение двух форм азота в первоначальной атмосфере, в грубом приближении в пропорции 1 : 1.

Как уже было сказано выше, в межзвездных молекулярных облаках (которые и являются средой образования протозвезд) отношение $\text{N}_2/\text{NH}_3 = 3$. Благодаря очень сильной тройной ковалентной связи молекула N_2 очень устойчива и, образовавшись, не переходит в аммиачную или цианидную формы. Можно считать, что при не высоких (до 800°C) температурах молекулярный азот N_2 является аналогом инертных газов. Для участия в химических реакциях ему нужны высокие температура и давление. Тем не менее, соотношение N_2/NH_3 в кометных льдах в среднем от 0,1 до 0,5 [20]. Причина этого – разные температуры конденсации. В условиях очень низких давлений ($P = 10^{-9}$ бар), соответствующих межпланетной среде, аммиак конденсируется в лед при $80\text{--}70^\circ\text{K}$, а N_2 – при 22°K . Таким образом, появляется возможность их разделения в зависимости от удаления от Солнца, а при выметании газовой фазы (N_2) на периферию Солнечной

системы – доминирования остающегося льда NH_3 в ближней планетной области. Как видим, вопрос о первоначальной форме азота в земной экзосфере далек от окончательного решения и предполагает разные варианты ответа.

Углерод в экзосфере

Принципиально важен и вопрос об исходных формах углерода, формирующих экзосферу. Преобладающей формой углерода в молекулярных облаках считают CO , с отношением $\text{CO} : \text{CO}_2 : \text{CH}_4 = 16 : 3.5 : 1$. Близкая картина – и для кометного вещества: преобладают льды CO и CO_2 . Молекулярные пропорции относительно кометного водяного льда, принятого за 100 частей, такие: льды CO варьируют от 90 до 0,1 частей (при среднем значении около 23), льды CO_2 – от 50 до 1 частей (среднее 6), льды CH_4 – от 2 до 0,1 частей (среднее 0,6). Среднее соотношение $\text{CO} : \text{CO}_2$ приблизительно 4 : 1 [50, 19].

Хотя приведенные данные дают представление об исходных формах углерода в протопланетном диске, массовое быстрое поступление всех трех газов в земную экзосферу можно исключить по изложенным выше соображениям. Если прямая аккреция газов на растущую Землю отвергается, то остается вариант дегазации из железно-силикатного материала планеты. Но, по современным представлениям, дегазация планет, включая тела астероидных размеров, произошла очень быстро, еще во время формирования этих тел. Помимо термодинамических расчетов, на это указывает, например, очень раннее образование углистых хондритов, водные минералы которых могли образоваться только в водной среде в планетарных условиях. Любопытно, что аргументом против быстрой дегазации как раз использовался контрдовод о невозможности быстрой единовременной дегазации углекислоты [35]. Данное противоречие может быть снято, если принять возможность раздельной дегазации воды и углекислоты (или, по другим версиям, метана). По нашему мнению, современный углерод экзосферы не мог произойти ни от одной из трех газообразных форм углерода, а происходит из углистого и органического углерода, который поступал равномерно из мантии по мере его окисления. Примером такого углерода является углистое вещество кероген и другая органика углистых хондритов (все они, разумеется, абиогенного происхождения). Однако этот углерод не соответствует земному по изотопии [49]. Углистое вещество (графит) встречается как аксессуарный минерал и в других типах метеоритов – в железных, железо-каменных, обыкновенных и энстатитовых хондритах, а также в ахондритах. Таким образом, вопрос о первоначальном резервуаре земного углерода остается нерешенным.

Хлор в экзосфере

Проблемой является и первоначальная форма нахождения хлора. В межпланетном пространстве сейчас, равно как и в протопланетном диске, давление таково, что интересующие нас вещества (H_2O , N_2 , NH_3 , CO , CO_2 , HCl) находятся ниже их тройных точек. Поэтому, каковы бы ни были температуры в диске, фактически в условиях вакуума мы рассматриваем лишь две возможные фазы: газы и льды. Жидкая фаза любого из перечисленных веществ возможна только в планетарных или субпланетарных условиях при достаточной для этого гравитации. Предполагается, что льды конденсировались на пылеватых частицах, которые впоследствии гравитировали в кометы, планетезимали, протопланеты [27]. В области близ Солнца конденсации не происходили и образовывались «сухие» алюмосиликатные тела астероидного типа. Льды, заключенные в планетезималих, на самых ранних этапах могли саморазогреться короткоживущими изотопами ^{26}Al и ^{60}Fe силикатной и металлической фаз планетезимальных ядер, вызывая плавление в глубоких горизонтах. Поскольку мелкие планетезимали не имели тяжелой атмосферы, вода тут же улетучивалась в вакуум. Единственный вариант сохранить на некоторое время жидкую воду – это предположить, что внутренний сферический слой жидкой воды находится под давлением сферического же внешнего слоя льдов и каменного агломерата. Такой вариант обсуждается для современных малых тел: у спутника Сатурна Титана предполагают жидкий метановый океан под слоем водяных льдов, а у Плутона под водяными льдами – жидкий слой N_2 [52]. К проблеме хлора это имеет то отношение, что любые сконденсированные в твердую фазу хлориды (HCl , NH_4Cl , NaCl , MgCl_2 , KCl), в силу своей превосходной растворимости, при плавлении агломерата водяных и не водяных льдов перейдут в водную фазу. В земных условиях (океан сохранился) это означает необратимую фиксацию иона хлора в экзосфере, а в условиях небольших тел (потеря воды) переход этих солей в эвалориты. То есть, вне зависимости от катиона хлор однозначно оказывается избыточно-летучим, связанным с гидросферой. Остается решить, какой катион соответствовал хлору изначально. Чтобы решить этот вопрос снова обратимся к рассмотрению углистых хондритов.

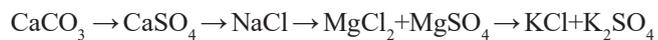
Углистые хондриты и проблема летучих соединений

В современной метеоритике нет ответа на вопрос: каков источник вещества и каковы условия образования углистых хондритов? Содержание воды в них (тип C1) достигает 20%. Отсюда – более чем полувековые попытки объяснить возникновение земного океана привнесом воды этим типом хондритов. В то же время есть понимание, что алюмосиликатная матри-

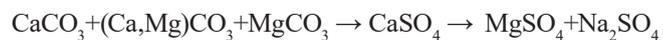
ца Cl нацело состоит из гидратированных минералов (хлорит, монтмориллонит), и что эти минералы могут образоваться только в жидкой воде строго в планетарных условиях. Иногда эти два тезиса подаются как верные в пределах одной лекции или одной статьи. На самом деле, они исключают друг друга: объяснять появление земной воды углистыми хондритами, которые в свою очередь получили воду в гидросфере другого планетного тела, не логично. Кроме того, как уже было отмечено, изотопии кислорода земной воды и воды углистых хондритов совпадают, а изотопии углерода и азота – нет. Нам представляется, что из двух тезисов верен лишь второй.

Но, если земная вода и вода родительских тел углистых хондритов происходят из одного резервуара, то будет крайне интересно посмотреть солевой состав Cl. Ведь высока вероятность, что этот состав как раз и фиксирует солевой состав пра-гидросферы как Земли, так и малых субпланетных тел. Но малые тела не смогли бы удержать воду. Рабочая версия: углистые хондриты сформировались в подледных условиях планетезималей, а после таяния льдов вода испарилась в окружающий вакуум, оставив соли.

Классическая последовательность осаждения при выпаривании современной океанической воды [21]:



Причем, основную массу выпавших солей занимает NaCl, второй по значимости CaSO₄. В хорошо изученном метеорите Orgueil (Cl) описаны жильные эвапориты, причем, поскольку жилы трех генераций секут друг друга, то удастся восстановить последовательность выпадения [18, 39]:



Преобладают сульфат магния и гипс (его в два раза меньше). Бросается в глаза отсутствие хлора, калия и очень небольшие количества натрия. В остальном последовательность та же: сперва малорастворимые карбонаты, потом менее растворимый гипс, наконец, хорошо растворимые сульфаты. То есть мы здесь видим не гидротермальный процесс, а полное высыхание раствора (при этом кристаллогидратная вода перчисленных сульфатов сохраняется).

Еще в середине XX века наблюдения за астероидами привели к выводу, что около 75% астероидов имеют темную окраску (спектральный класс C), по отражательной способности они очень напоминают углистые хондриты. Остальные по спектру соответствуют обыкновенным хондритам (класс S), либо железным метеоритам (класс M). В настоящее время миссиями к астероидам на Землю доставлено вещество с «черных» астероидов Бенну, Рюгу. Догад-

ка подтвердилась: привезенный материал полностью идентичен материалу углистых хондритов. Также известны «черные» спутники Марса – Фобос и Деймос, четыре «черных» спутника Юпитера – Пасифе, Ананке, Карме и Синопе. Есть «черный» спутник и у Сатурна – Феба. Предполагается, что все они, по крайней мере на поверхности, идентичны углистым хондритам.

Материал с астероида Рюгу исследован [57], и его эвапориты отличаются от материала Orgueil наличием натрия и фосфата и малым количеством сульфата (Na₂SO₄). Обнаружены следующие эвапориты: Na₂CO₃, (Ca, Mg)CO₃, Ca₃(PO₄)₂, Na₃PO₄, Mg₃(PO₄)₂, очень небольшое количество NaCl и NaF, причем общее отношение Cl/Na = 0,002. Как видим, если содержание Na может варьировать, то отсутствие или следовое количество Cl в углистой матрице хондритов уже претендует на статус правила. Во всяком случае очевидно, что унаследовать преимущественно галитовый состав солей земной океан не мог ни от комет, ни от метеоритов любого из известных классов.

Об источнике земного хлора

Хлор, как уже было сказано, относится к избыточно-летучим элементам. Это означает, что вычтя из кларка средней магматической породы кларк производной от нее средней осадочной породы, и умножив эту разницу на известную массу осадочных и метаосадочных пород Земли, мы и близко не получим то количество хлора, которое имеется в экзосфере Земли, прежде всего в океане (90% от полного количества). То есть выветривание каменного материала не может быть единственным/главным источником избыточно летучих элементов и соединений. Избыточно летучие это не только вода, углерод, азот, но и те водорастворимые соли, которые выносились из мантии растворами/флюидами в процессе первичной дегазации планеты. Не весь список избыточно летучих однозначно определен: вероятно, часть катионов – Mg²⁺, Na⁺, K⁺, Ca²⁺ – частично или даже существенно избыточно-летучие. Но их роль в первичной дегазации замаскирована более поздними масштабными процессами выветривания материковой поверхности. Не исключено это и для сульфата и фосфата, на что косвенно указывает обилие этих анионов, особенно сульфата, в эвапоритах углистых хондритов. А это значит, что мы имеем право обсуждать роль перечисленных ионов именно в процессе первичной дегазации. Если мы уверены в том, что хлор избыточно летучий, то мы обязаны предполагать соответствующий ему катион, или же группу катионов, которые тоже обязаны быть избыточно летучими. И, как мы покажем ниже, этот катион – не H⁺.

Во всех магматических процессах хлор крайне некогерентный элемент: он не образует собственных маг-

матических минералов, с трудом захватывается кристаллической решеткой магматических минералов (из породообразующих минералов присутствует как изоморфная примесь в апатите $\text{Ca}_5(\text{PO}_4)_3(\text{F}, \text{Cl}, \text{OH})$). В итоге он выносится из магматического очага с гидротермальными растворами или вулканическими газами (HCl). Поэтому бессмысленно объяснять накопление хлора земной экзосферы дегазацией алюмосиликатного вещества (типа обыкновенных хондритов, как исходного вещества планеты). Также бессмысленно искать источник океанического хлора в магматическом минерале, несущем хлор — апатите, поскольку в этом случае хлор не оказался бы избыточно летучим.

О том, что геохимически Na и Cl на Земле встретились только в океане, отмечено еще в работах Виноградова [3] и Гаррелса и Маккензи [14].

Но если резервуар хлора – не каменный материал, а льды протопланетного диска, то почему его нет в эвапоритовом остатке углистых хондритов? Основной вопрос: его там и не было, или он был, но улетучился вместе с водой? Тогда в какой форме он присутствовал? Попробуем проанализировать варианты. HCl вполне летучее вещество, но его можно смело исключить: если бы оно присутствовало, то прореагировало бы с карбонатами, характерными для углистых хондритов, и мы бы получили в эвапоритах твердые NaCl и CaCl_2 . Обратим внимание также на отсутствие в эвапоритах любых солей аммония, хотя его в кометных льдах довольно много в виде аммиака.

Любая встреча HCl и NH_3 в водной среде дает хлорид аммония, который при высыхании дает минерал нашатырь, устойчивый в стандартных условиях до $+338^\circ\text{C}$. Не забудем также, что все хондриты любых типов – это хорошо перемешанные агломераты матрицы, хондр, осколков кристаллов и ксенолитов пород. Вся эта масса многократно перемешана как в эпоху сборки планетезималей, так и в более позднюю эпоху массовой метеоритной бомбардировки (4,2–3,9 млрд. лет назад). При каждом ударе выделяется достаточно кинетической энергии, чтобы локально поднять температуру до температуры сублимации нашатыря, которая в условиях малых давлений субпланетных тел ниже $+338^\circ\text{C}$. Поэтому мы можем предложить свою схему потери хлора углистыми хондритами. После сборки каменно-ледяных планетезималей они начали саморазогреваться до частичного плавления льда внутреннего сферического слоя. В этой водной фазе встретились HCl и NH_3 . Пропорции могли быть любые, но очевидно, что аммиака было больше, если исходить из распространенности этих веществ в кометных льдах. Молекулярный азот плохо растворим в воде, он большей частью улетучился после таяния бронирующего пласта льдов. Тот аммиак, который не был скомпенсирован хлорид-ионом, по мере высыхания воды тоже улетучивался в окружающий вакуум.

Карбонат аммония легко разлагается на аммиак и угольную кислоту, и он также не сохранился в астероидных телах. Ни фосфатов, ни сульфатов, ни других солей аммония, как мы видим, в метеоритах CI не обнаружено. Скомпенсированная часть хлора, как мы полагаем, в виде хлорида аммония осталась в виде эвапоритов, но в процессе последующих бомбардировок улетучилась до полной потери. Тела с малой гравитацией полностью лишились как аммония, так и хлора. Именно этот материал и представляют углистые хондриты. Совершенно другая картина предполагается для более крупных планетных тел (Земля, Венера, вероятно, Марс): любые ЛС, содержащие хлор не могли покинуть эти тела в силу своей высокой молекулярной массы и сохранились в экзосферах названных планет вместе с компенсирующим аммонием.

Получается, что ни обыкновенные, ни углистые хондриты, ни кометные льды (из которых хлор исчезнуть не мог) не дают нам нужного соотношения воды и хлора, близкого к их соотношению в земном океане (в молях 100 : 1). Но другие исходные резервуары для экзосферы Земли до сих пор не были названы. Где же тогда нужный исходный резервуар хлора? Мы предлагаем следующую гипотезу. Хотя хлорид аммония не относится к льдам, но благодаря своей летучести он по своему поведению может рассматриваться как лед с температурой конденсации $+338^\circ\text{C}$ (при $P = 1$ бар), или более низкой при более низких давлениях. Выше этой температуры он распадается на HCl и NH_3 . Эта температура выше, чем у всех остальных льдов протопланетного облака. Следовательно, его «снеговая линия» будет самой ближней к Солнцу. Вполне возможно подобрать такую комбинацию условий, что в своей зоне питания растущая Земля заберет как раз нужное соотношение воды и хлора (а заодно и аммония) в твердом виде, а остальные не конденсированные в льды газы будут по большей части отогнаны в дальние от Солнца зоны. Небольшая их часть (например N_2) все же могла гравитировать в виде газа на растущую Землю. Обратим внимание, что если бы весь азот и хлор поступали бы в экзосферу только в виде хлорида аммония, то их соотношение оказалось бы 1 : 1. На деле это не так, о чем будет сказано ниже.

СОСТАВ РАННЕЙ АТМОСФЕРЫ

Составляющими раннюю атмосферу исследователи [68, 58, 41, 11] полагали самые разные газовые смеси: резко восстановительные со свободным водородом (H_2 , NH_3 , CH_4 , H_2O); восстановительные без водорода (NH_3 , N_2 , H_2S , CH_4 , CO_2 , H_2O); окисленные (N_2 , CO_2 , H_2O , SO_3). Единодушно отвергается окислительная атмосфера со свободным кислородом. Свободный водород очень быстро диссипирует из атмосферы, поэтому возможность атмосферы с молекулярным водородом подавляющим большинством исследователей

отвергается. Значительные количества как CH_4 , так и CO_2 привели бы к необратимому парниковому эффекту с быстрым испарением океана и окончательной консервацией состояния наподобие венерианской безводной атмосферы. Расчеты для орбиты Земли дают 0,1 бар CO_2 для получения необратимого парникового эффекта [15]. Парниковый эффект от метана по разным данным сильнее углекислотного в 20–40 раз. Получается, что на Земле никогда не существовала атмосфера с давлением по CO_2 больше 0,1 бар и больше, чем 0,003 бар по метану. Это согласуется с данными Галимова и соавт. [53]. Эти исследователи на основе изотопии углерода в архейских и протерозойских карбонатах пришли к выводу о полном доминировании углекислоты, но не метана в экзосфере Земли того периода. При этом ныне общее количество углерода в экзосфере Земли близко таковому для Венеры и соответствует 98 бар по CO_2 , если его весь перевести в газовую фазу. Логичный выход из данного противоречия видится в том, что, в отличие от воды, азота и хлора, дегазировавшихся из мантии за короткий период времени, углерод поступал в экзосферу небольшим, постоянным, возможно, затухающим со временем потоком. Соответственно, общее количество накопленного в экзосфере углерода монотонно увеличивалось. Скорость поступления углерода (в виде метана или углекислого газа) была такова, что он успевал почти полностью уходить в осадки в виде карбонатов и рассеянного органического вещества [35].

Есть и другие мнения на этот счет. Например, Сорхтин и Ушаков [40] как сторонники позднего (порядка 2,7 млрд. лет назад) выплавления ядра постулируют, что вода, равно как и углекислота с метаном могли образовать гидро-атмосферу только в процессе активной конвекции в мантии. Простую диффузию ЛС через сплошную среду мантии они отвергают как слишком медленный процесс. Таким образом, по их мнению, масса океана нарастала постепенно, вместе с постепенным разогревом недр, и лишь в середине протерозоя, на пике магматической активности Земли, достигла значений, близких к современным. С этим трудно согласиться. На современном этапе познания вариант позднего выплавления ядра отвергается.

Обратим внимание на мысль А.П. Виноградова [3], что, если бы океан в архее полностью покрывал всю Землю, то не возникли бы водно-осадочные отложения. Виноградов об этом не пишет, но верно и обратное: если бы океан был мал, то их тоже не было бы (мало дождей). Между тем, самые ранние известные породы (3,8–3,9 и даже недавно открытые породы возрастом 4,2 млрд. лет) во многих случаях являются целиком метаосадочными комплексами (сланцы, амфиболиты, кварциты, конгломераты). Причем, они обнаружены на разных континентах.

Кроме конвекции расплава и диффузии через

сплошную среду есть и третья возможность: ЛС (прежде всего вода, хлор, азот, сульфатная сера, но не углерод) могли выйти в экзосферу еще до плавления мантии, когда последняя еще не была сплошной средой, а представляла из себя проницаемый агломерат.

По данным, приведенным в [7], при отжиге углестого хондрита Allende выход связанной воды фиксируется преимущественно в диапазоне 110–450°C, с пиком в районе 300°C, что заведомо ниже температуры плавления алюмосиликатной матрицы. Такие условия для миграции воды могли создаваться как путем радиоактивного, гравитационного разогрева, так и на периферии ударных «горячих пятен». При этом углерод оставался не окисленным, в реакцию с водой (паровая конверсия) не вступал и не мигрировал в экзосферу. В подтверждение можно привести также пример Венеры, где, как считается [31], полноценная тектоника плит (как следствие конвекции в мантии) никогда не была запущена, при этом ЛС в экзосферу вышли.

Отметим также, что для утилизации CO_2 в виде карбонатных осадков необходимо не только наличие океана, но и наличие суши в сопоставимой по площади пропорции. Именно химическое выветривание на суше поставляет катионы Ca^{2+} , Mg^{2+} и Fe^{2+} , необходимые для образования карбонатных осадков. Поэтому в обоих вариантах – «океаны слишком малы» и «океаны покрывают всю поверхность планеты» – в атмосфере происходит прогрессирующее накопление CO_2 с необратимым парниковым эффектом в итоге. Это относится в равной мере и к Земле и к Венере. Однако для Венеры остается открытым вопрос: возник ли парниковый эффект на ранних стадиях, или он более позднего происхождения?

Сера в экзосфере Земли

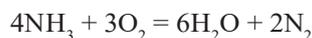
Присутствие H_2S в ранней атмосфере Земли можно также исключить. Сероводород хорошо растворим в воде, поэтому любое присутствие в океане ионов Fe^{2+} , Fe^{3+} , Mn^{2+} быстро очистило бы атмосферу от сероводорода, переведя всю сульфидную серу в осадки. А поступление железа в больших количествах можно считать обязательным ввиду химического выветривания основных и ультраосновных пород, состоящих в основном из железосодержащих оливинов и пироксенов. Отметим, что кларк железа в литосфере в 50 раз превышает кларк серы. При таком соотношении накопление в атмосфере/гидросфере восстановленных форм серы трудно представить. Блокировка химического выветривания была бы возможна лишь в том случае, если бы поверхность Земли полностью находилась под уровнем океана. Вопрос: где находилась сера до появления кислородной атмосферы? Мнение, что при аноксигенной атмосфере катархея накопление в океане сульфатной серы невозможно, скорее всего

не верно. Восстановление сульфата до H_2S с окислением органического углерода в современных аноксигенных обстановках – исключительно микробиологический процесс, в котором бактериальная биота выполняет функцию катализатора. До возникновения жизни длительное сосуществование свободного углерода и органики с сульфатом было вполне возможно. Это подтверждается составом тех же углистых хондритов, в которых сосуществуют сульфаты, графит и органика. Переход между сульфидной и сульфатной серой в процессах восстановления сульфата бактериями фиксируется в изотопном смещении серы в осадочных минералах. Причем, фракционированная сера впервые появляется лишь 2,7–2,6 млрд. лет назад. [13].

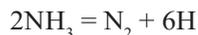
Верхняя возможная концентрация сульфата в морской воде (вся сера экзосферы, переведенная в морской сульфат) – 0,6 моль/л, что примерно в 20 раз выше, чем сейчас. В реальности значительная часть серы находилась в осадках в виде сульфидов. В углистых хондритах CI в одних и тех же образцах сосуществуют сульфидная, сульфатная и самородная сера, причем водорастворимые сульфаты магния, натрия и кальция могут составлять до 15% масс. метеорита [39]. Поэтому выход сульфата при начальной дегазации вполне представим, хотя не запрещен и дополнительный выход части сульфидной серы на всем протяжении земной истории.

АММИАК В ПЕРВИЧНОЙ АТМОСФЕРЕ

А.П. Виноградов [3] полагал, что молекулярный азот нынешней атмосферы вторичный, образовавшийся из первичного аммиака по мере поступления фотосинтетического кислорода по реакции:



Вряд ли это верно. На Венере и Марсе поступление фотосинтетического кислорода исключено, тем не менее, и там азот присутствует в форме N_2 . Поэтому мы предполагаем другой механизм: фотолиз аммиака в верхних, разреженных слоях венерианской (равно как и земной) атмосферы с последующей диссипацией водорода за пределы поля тяготения этих планет:



Теоретические расчеты показывают [11, 41], что аммиак не может долго существовать в атмосфере как раз из-за процессов фотолиза с последующей диссипацией водорода. В то же время возникновение жизни на Земле требовало значительного временного периода, в течение которого среда была богата аммиаком или аммонием. Выход из противоречия мы видим в том, что весь земной аммиак находился в воде океана.

Рассмотрим две возможности: азот существовал в экзосфере либо в виде свободного аммиака, либо в виде аммония, скомпенсированного каким-либо анионом.

СВОБОДНЫЙ АММИАК В АТМОСФЕРЕ

В данном случае аммиак равновесно распределялся бы между атмосферой и океаном. Взяв весь азот нынешней экзосферы Земли ($4,9 \times 10^{21}$ г), мы получим такое распределение азота между атмосферой и океаном (несложный вывод из системы четырех уравнений опускаем):

$$C_{NH_3} = \sum_{NH_3} / ((M_{атм} / k) + M_{ок})$$

где: C_{NH_3} – концентрация аммиака в морской воде [г/г]; \sum_{NH_3} – масса всего азота в океане и атмосфере в пересчете на аммиак = $5,95 \times 10^{21}$ г; $M_{атм} = 5,1 \times 10^{21}$ г (масса атмосферы, дающей давление в 1 бар; $k = 0,54$ – справочный коэффициент распределения [г/г]/[бар] между концентрацией аммиака в воде и его давлением в атмосфере; масса океана $M_{ок} = 1340 \times 10^{21}$ г. Получив концентрацию аммиака в океане, через тот же коэффициент k получаем равновесное давление аммиака в атмосфере.

Результат: $C_{NH_3} = 4,3$ г/л NH_3 ; $P_{NH_3} = 0,008$ бар; в океане находится 99,75% общего количества азота, в атмосфере – 0,25%. Приведенные числа иллюстративны, поскольку не известна температура поверхности планеты. Также не известен объем катархейского океана, от которого распределение зависит. Мы здесь принимаем, что объем океана был приблизительно одинаков с самого начала его истории, а температура – в диапазоне 0–20°C.

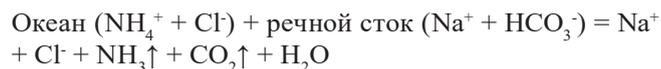
Можно подставить вместо земного \sum_{NH_3} аналогичное значение для Венеры (в ее экзосфере азота в 2,2 раза больше, а если нормировать на массы планет, то в 2,7). В этом случае процентное соотношение будет тем же, давление в атмосфере и концентрация в океане увеличатся до 11,6 г/л и 0,022 бар. В такой подстановке тот смысл, что, если Венера и Земля мало отличаются по массе (как 0,81 к 1) и валовому химическому составу (предполагается из одинаковой плотности планет), то в процессе дегазации их мантий должно было выйти приблизительно одинаковое количество ЛС, в том числе и азота. Таким образом, стартовый состав их атмосфер должен был быть сходным и качественно и количественно. Далее их геологические истории пошли по разным путям. На Земле развилась тектоника плит, существенной чертой которой является обратная субдукция пород в мантию. Поэтому вероятно, что часть первоначального азота экзосферы субдуцировалась с осадочными породами в мантию. Что касается Венеры, то тут два варианта. Первый: на Венере океан испарился еще на ранних или средних этапах развития,

из-за этого не смогли образоваться и углубиться океанические чаши, следовательно, не запустилась и тектоника плит. Отсюда, как гипотеза, возникла разница по общему количеству азота в экзосферах двух планет. Второй вариант: на Венере, как и на Земле, имела место субдукция, сформировались океанические чаши. Но после испарения океанов приблизительно 1 млрд. лет назад мантия перегрелась, и расплавленный материал вылился на поверхность, заполнив океанические чаши. При этом весь ранее субдуцированный азот в этом процессе вернулся в экзосферу.

Хотя указанные в вышеприведенных расчетах 0,022 бар – это в 34 раз меньше, чем находится азота в современной земной атмосфере, фотолиз аммиака должен был происходить, хотя и существенно медленнее. Но даже при таких малых скоростях весь аммиак исчезнет за несколько миллионов лет, и жизнь не успеет зародиться. Отсюда вывод, что восстановленный азот в экзосфере находился не в виде свободного аммиака, а в виде аммония в океане. Для этого он должен был иметь компенсирующий его анион.

Аммиак в атмосфере над нейтральным океаном

В приведенном выше расчете предполагалось, что аммиак был свободным, а Cl⁻ с самого начала компенсировался не аммонием, а ионами Na⁺, Mg²⁺ и K⁺. На самом деле, как мы предполагаем, хлор и азот в виде аммония с самого начала составляли ту соль, которая и была вынесена в процессе массовой дегазации мантии. Небольшая часть могла выходить в виде других хлоридов. Ионы Na⁺, Mg²⁺ и K⁺ в то время в основном были связаны в алюмосиликатных породообразующих минералах. Хотя, судя по эвапоритам в углистых хондритах и образцах с астероидов, часть перечисленных катионов находилась и в водорастворимой форме. Лишь в процессе длительного химического выветривания пород суши названные ионы постепенно вытесняли аммоний из океана в атмосферу с последующим его, аммиака, фотолизом и фиксацией азота в атмосфере в виде N₂. Реакция вытеснения аммиака при повышенных pH была сопряжена с углекислотным выветриванием пород и соответствующим стоком с суши:



Как видно из уравнения, содовая компонента вытесняла нашатырную с конечными продуктами – остаточной галитовой компонентой и свободным аммиаком. Перевод вытесняемого из океана в атмосферу аммиака в молекулярный азот (N₂) произошел фотолитически, независимо от появления фотосинтетического кислорода еще на ранних этапах земной

истории. Фактором, контролирующим скорость вытеснения аммония в атмосферу, была скорость углекислотного выветривания, а значит, скорость поступления углекислоты из недр.

В том случае, если ион аммония скомпенсирован хлорид-ионом, некоторое количество аммиака все равно будет находиться в атмосфере. Это зависит от pH среды. Константа диссоциации аммиака:

$$[\text{NH}_4^+][\text{OH}^-]/[\text{NH}_3] = k = 1,8 \times 10^{-5}$$

В качестве концентрации аммония для подстановки мы можем взять две величины. Либо перевести весь азот экзосферы в аммоний и поделить его на объем океана (получится 0,25 моль/л [NH₃]+[NH₄⁺]). Либо принять, что аммоний изначально был точно скомпенсирован с хлоридом, и принять для него современную концентрацию хлорида в океане (0,54 моль/л [NH₃]+[NH₄⁺]). Хлора в экзосфере Земли в 2,8 раза больше, чем азота. Если учесть весь хлор эвапоритов, то итоговая концентрация в океане увеличится до 0,7 моль/л). Подставляя эти цифры в последнее уравнение и пересчитывая растворенный аммиак в равновесный ему атмосферный, получим в первом варианте:

При pH = 7: [NH₄⁺] = 0,21 моль/л; [NH₃] = 10⁻³ моль/л; P_{NH3} = 0,000035 бар.
 При pH = 8: [NH₄⁺] = 0,20 моль/л; [NH₃] = 10⁻² моль/л; P_{NH3} = 0,00035 бар.
 При pH = 9: [NH₄⁺] = 0,13 моль/л; [NH₃] = 0.1 моль/л; P_{NH3} = 0,00035 бар.

Во втором варианте (Σ(NH₃+NH₄⁺) = ΣCl⁻) приведенные концентрации и давления надо увеличить в 2,8 раза. Крайне щелочные условия мы не рассматриваем как возможные, поскольку при pH > 10 имело бы место массовое отложение брусита Mg(OH)₂ вместо магнезита, что не отмечено в геологической летописи по крайней мере с отметки 3,9 млрд. лет.

Подытоживаем: углекислотное выветривание выносит с материка содовую компоненту (гидрокарбонат натрия), которая, попадая в океан, смещает pH в щелочную сторону. Это приводит к высвобождению аммиака, который согласно все тому же коэффициенту распределения *k* большей частью остается в океане, но частично дегазируется в атмосферу. В атмосфере он распадается на молекулярный азот и водород. Высокие pH задаются совместным действием угольной кислоты, производящей содовую компоненту, и аммиака. Содержание углекислоты в атмосфере все время остается низким, ее поступление из недр сразу же расходуется на выветривание пород суши.

Как видим, во всех приведенных случаях атмосфера практически очищена от аммиака, скорость его фотолиза минимальна, при этом концентрация аммония в

Зависимость давления паров воды над жидкой фазой от температуры

Температура, С°	10	20	30	40	50	60	80
Давление паров воды, бар.	0,01	0,023	0,043	0,074	0,123	0,20	0,47

воде вполне достаточна (в рассмотренных диапазонах 2–10 г/л NH_4^+), чтобы без какого-либо концентрирования вступать в реакции образования аминокислот. Шопф [48] считает, что абиотический синтез аминокислот возможен уже при концентрациях аммония 0,0017 г/л.

Как уже было сказано выше, по изотопии земного азота можно сделать вывод, что примерно половина его происходит из протопланетного резервуара N_2 , а вторая половина – из резервуара аммиака. Поэтому полученные оценки по аммонии, скорее всего, следует уменьшить вдвое. Но это никак не повлияет на общий вывод, что существенно аммонийно-хлоридный океан был реальностью.

Давление паров воды над океаном – это функция температуры. Температурный режим в катархее нам не известен, можно лишь констатировать, что температуры были выше нуля и заведомо меньше 100–120°C. При более высоких температурах органические макромолекулы теряют стабильность. Причем, время существования полинуклеотидных цепей резко сокращается уже при температурах 50°C. Эту цифру, видимо, и следует принять за теоретический предел, при котором возможна эволюция РНК-. Возможные значения для разных температур даны в табл. 1:

Таким образом, состав катархейской атмосферы можно представить так: H_2O от 0,01 до 0,15 бар, вероятно, ближе к первому значению; $\text{CO}_2 < 0,1$ бар; $\text{CH}_4 < 0,003$ бар; $\text{NH}_3 < 0,001$ бар; N_2 до 0,35 бар; HCN , HCHO , HCOOH – следы; O_2 , H_2S , H_2 , CO отсутствуют.

Общее давление: $P = 0,35\text{--}0,45$ бар, если принять температуру до 20°C, и до 0,6 бар при температуре, близкой к 50°C. Но, как будет показано ниже, по крайней мере две важные для возникновения жизни реакции требуют сухой атмосферы, что означает ближний к 0°C диапазон температур. Поэтому значение близкое к 0,35–0,45 бар видится более предпочтительным. Получается довольно разреженная азотно-углекислотно-водяная атмосфера с аммиаком и метаном в следовых количествах. Такая УФ-прозрачная атмосфера при наличии гидросферы дает широкие возможности для зарождения жизни: активные фотохимические реакции происходят на поверхности воды, при этом уже на глубине нескольких десятков сантиметров от поверхности разрушающее органику действие УФ-излучения падает до нуля.

ТЕМПЕРАТУРА НА ПОВЕРХНОСТИ ЗЕМЛИ

Хотя мы уже обозначили температуру на поверхности как меньшую, чем 50°C, в этот вопрос стоит внести ясность. В популярной литературе по ранней истории Земли нередко можно прочесть об «океане магмы» – поверхности планеты, полностью расплавленной под ударами планетезималей. Понятно, что если речь идет о возникновении жизни, то рассматривают эпохи, отдаленные от формирования Земли на несколько сот миллионов лет, но и на них автоматически переносится представление о «еще горячей планете с горячей атмосферой». Нам это представляется «плохой физикой». Температура поверхности любой планеты лишь в очень малой степени определяется температурой ее недр, даже если расплавленные массы находятся на небольшой глубине, как в случае падения упомянутых планетезималей. Современный средний тепловой поток из недр Земли составляет 87 мВт/м², что в 5000 раз меньше, чем среднеземная солнечная радиация (солнечная постоянная). Этого потока как раз хватит, чтобы за год растопить слой льда толщиной в 1 см. Увеличив температуру в недрах даже в фантастические 10 раз, мы по общеизвестной формуле теплопроводности увеличим тепловой поток в те же 10 раз. Таким образом, любая, даже самая тонкая кора у планеты делает тепловой поток из недр второстепенным источником тепла. А колебания температуры на поверхности планет определяются балансом приходящей и уходящей через атмосферу радиации. Этот баланс, как сейчас, так и в катархее, выражается величиной парникового эффекта (разница ΔT между средней температурой поверхности планеты при наличии и отсутствии у нее атмосферы). На современной Земле $\Delta T = 39^\circ\text{C}$, на Марсе с его тонкой атмосферой $\Delta T = 8^\circ\text{C}$, на Венере $\Delta T = 504^\circ\text{C}$. Определяется ΔT расстоянием от Солнца и содержанием в атмосфере парниковых газов: CH_4 , CO_2 , H_2O , NH_3 . Парниковый эффект – единственный способ поддерживать на поверхности планеты экстремально высокие температуры сколько-нибудь длительное время. Поэтому в полярных областях лишённого атмосферы Меркурия зафиксировано большое содержание H_2O , там предполагают наличие водяного льда, несмотря на то, что плотность солнечного излучения на орбите Меркурия в три раза выше, чем на орбите Венеры.

Поэтому, при том составе атмосферы Земли, который мы вывели, вероятны невысокие температуры – в диапазоне, скажем, 0–20°C.

На ранней Земле мы предполагаем пять противоположно действующих факторов, задающих отличие от современного климата: а) более разреженная атмосфера (фактор, понижающий температуру); б) низкая светимость Солнца (70% от современной после завершения стадии тау-Тельца) из-за неполностью разогнанных термоядерных реакций (понижающий фактор); в) вероятно, более высокие содержания парниковых газов (CO₂, NH₃) – повышающий температуру фактор; г) вероятно, более низкое содержание водяного пара как парникового газа (понижающий фактор); д) более низкое альбедо из-за более низкой температуры и, следовательно, более низкой облачности (повышающий фактор). Все пять противоположно действующих факторов трудно точно оценить. Близкую к нулю °C температуру принимаем только исходя из требования сухости атмосферы (об этом ниже).

Разумеется, сказанное не относится к таким «геологически мгновенным» событиям, как покровные излияния лав наподобие лунных базальтовых морей, или же ударов крупных планетезималей: кратковременные масштабные горячие поверхности на небесных телах, несомненно, имели место.

Вероятно, как и на современной Земле, в катархее действовали обратные связи, контролирующие температуру. Низкие температуры уменьшали количество осадков, это замедляло химическое выветривание, а значит, в атмосфере начинала накапливаться эндогенная углекислота, что приводило к повышению температуры. Норма осадков увеличивалась, выветривание ускорялось, углекислота утилизировалась активнее, температура снова падала.

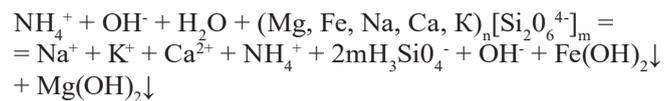
ВЫТЕСНЕНИЕ АММИАКА В АТМОСФЕРУ И ПЕРЕХОД АЗОТА В ФОРМУ N₂

Точная компенсация аммония и хлорида – не единственная теоретическая возможность. Часть хлорида могла быть компенсирована ионами Mg²⁺, Na⁺, K⁺. Предлагаются и другие варианты: атмосфера со свободным аммиаком [3, 11] или же, наоборот, солянокислая атмосфера [44]. Независимо от первоначального соотношения азота и хлора, в атмосфере также присутствовала и углекислота. Эти три варианта дадут нам три типа выветривания: щелочное, солянокислое и углекислотное. Рассмотрим, к каким последствиям для состава океана и атмосферы привели бы данные варианты.

Щелочной тип выветривания

Такой гипотетический тип выветривания, ни разу не отмеченный в геологической летописи, тем не менее,

должен быть рассмотрен. Он был бы возможен в том случае, если бы на Земле присутствовала атмосфера с некоей долей аммиака в составе, но при этом с малым содержанием CO₂. Соответствующее распределение аммиака между океаном и атмосферой рассмотрено в предыдущем разделе. Аммиак, даже при небольших количествах в атмосфере, в присутствии дождевых вод давал бы резко щелочную реакцию. В щелочной среде растворимость кремнезема резко возрастает из-за образования подвижных анионов H₃SiO₄⁻ и H₂SiO₄²⁻. Воздействие щелочного раствора на силикатные породы суши выразим обобщенным уравнением (опуская коэффициенты):



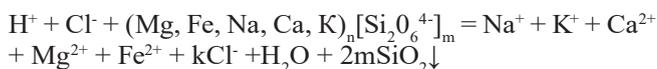
Все силикаты и алюмосиликаты без дополнительных анионов (Cl⁻, F⁻, OH⁻) представляют собой соли слабой кремниевой кислоты и катионов сильных или слабых оснований. Часть щелочности гасится за счет отложения слабых оснований железа и магния. Общий смысл данного уравнения в том, что из силикатов вымываются катионы, кремнезем в щелочной среде становится подвижным, при этом Na⁺, K⁺, Ca²⁺ и NH₄⁺ в виде растворимых силикатов мигрируют в океан, Fe и Mg образуют континентальные остаточные коры выветривания, состоящие из гидроксидов магния и оксидов железа. Далее, в океане, по мере нейтрализации щелочности эндогенной углекислотой кремнезем массово отлагается в осадок, а скомпенсированный с ним аммоний продолжает оставаться в океане, компенсируясь карбонат- и гидрокарбонат-ионами. На более поздних этапах аммоний вытесняется в атмосферу катионом натрия, поступающим с суши как продукт углекислотного выветривания. По мере истощения свободного аммиака pH океана постепенно падает, соответственно, аммиак перестает вытесняться в атмосферу, и океан постепенно приобретает нейтральную реакцию. Не забудем также, что любые сколь угодно заметные концентрации аммиака в атмосфере приведут к быстрому истощению аммиака фотолизом с переходом азота в форму N₂. Общий итог: постепенная нейтрализация свободного аммиака поступающей из мантии углекислотой, переход аммиака в форму гидрокарбоната аммония и последующее постепенное замещение аммония в воде натрием, вытеснение в атмосферу и фотолиз аммиака до N₂.

Таким образом, при щелочном выветривании мы бы наблюдали массовое развитие морских кварцитов и континентальных железо-магниевого остаточных кор выветривания. Следы таких объектов нам не известны, что указывает на то, что резко щелочные условия, по крайней мере с отметки 3,9 млрд. лет назад, не име-

ли места. В более ранние эпохи исключать это нельзя, хотя рассмотренный вариант, что аммиак в земной экзосфере количественно преобладал над хлором (HCl), маловероятен, прежде всего из-за фотолиза.

Солянокислотное выветривание

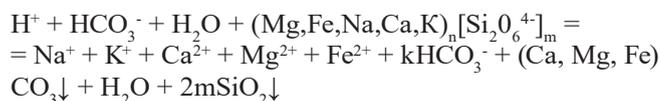
Космическая распространенность водорода на 4 порядка больше, чем азота и на 13 порядков больше, чем хлора, поэтому на стадии протопланетного облака изначальными формами нахождения азота и хлора следует считать N_2 , NH_3 и HCl. Лишь потом, при конденсации в твердую фазу, азот и хлор встретились и образовали общее соединение NH_4Cl в твердом или рассеянном виде. В этом случае хлор и азот скомпенсированы. Тем не менее, стоит рассмотреть и ту возможность, что компенсация была неполной. Рассмотрим вариант, что часть хлора не скомпенсирована ни аммонием, ни натрием, а находится в экзосфере в виде HCl. Солянокислотная атмосфера рассматривалась рядом авторов как реально существовавшая на ранних стадиях развития Земли [44, 66]. Если принять данную гипотезу, то мы бы получили особый, солянокислый тип выветривания, также не отмеченный в геологической летописи Земли. Солянокислые дожди, взаимодействовали бы с силикатными породами по обобщенному уравнению:



Здесь мы видим полный вынос всех катионов, кремнезем образует остаточную кору выветривания в виде континентальных кварцитов. Как видно из уравнения, вся излишняя кислотность и в океане, и в атмосфере быстро нейтрализуется с образованием растворимых хлоридов (90% хлора экзосферы и сейчас сконцентрирована в океане, 10% – в эвапоритах). Далее, по мере поступления из мантии углекислоты, Ca, Mg и Fe уходили бы в осадки в виде карбонатов, как это происходит в современном океане с кальцием. Раннеархейские эвапориты нам не известны, но если бы таковые сохранились, то можно было бы проверить их на наличие хлоридов железа, невозможных в продуктах других типов выветривания. Заметим также, что если бы гипотетическое щелочное выветривание имело место, то оно было бы циклическим, с многократным возвращением аммиака в атмосферу. Солянокислотное выветривание было бы, напротив, однократным, кратковременным, и единственный цикл свелся бы к замене не скомпенсированных ионов водорода на извлеченные из силикатов катионы.

Углекислотное выветривание. В случае если аммиак (аммоний) с самого начала был точно скомпенсирован хлором, мы получили бы близкую к нейтральной среде. Тогда химическое выветривание, как и в

современной экзосфере, было бы преимущественно углекислотным. Обобщенная формула такого выветривания (при бескислородной атмосфере):



Для современной коры выветривания надо сделать поправку, что Fe сразу же окисляется до оксидов железа, образующих вместе с кремнеземом остаточную кору выветривания (латериты).

Катионы, скомпенсированные в речных водах гидрокарбонат-ионом, попадая в аммонийно-хлоридный океан, вели бы себя так же, как в современном хлоридно-натриевом океане: по мере поступления и накопления, карбонат-ион высаживает в осадок ионы Ca^{2+} , Mg^{2+} в соответствии с их произведением растворимости, а в архейском бескислородном океане он же высаживал и Fe^{2+} .

Как видим, все три типа выветривания приводят в конечном итоге к одному и тому же результату: нейтральному океану, где избыточная кислотность, равно как и избыточная щелочность, в конце концов гасятся. Далее, во всех трех случаях восстановленный азот постепенно вытесняется из аммонийной формы в атмосферу, где фотолиз переводит его в молекулярную форму. Замена аммония в воде на натрий и калий контролируется скоростью углекислотного выветривания пород суши, которая в свою очередь зависит от скорости поступления эндогенной углекислоты. Быстрое поступление CO_2 в течение короткого времени очистит экзосферу от восстановленных форм азота. А медленное поступление как раз и создает тот временной лаг, во время которого могла зародиться земная жизнь.

ФОСФАТ В МОРСКОЙ ВОДЕ

То, что среда, в которой возникла жизнь, была богата фосфатом, ясно хотя бы из того соображения, что у первичной формы жизни, в силу ее примитивности, не могло быть своего механизма его концентрирования. В современном океане содержания фосфата крайне низкие. И дело не только в том, что морская биота эффективно забирает фосфат из среды, но и в том, что фосфат высаживается рядом макроионов, таких как Ca^{2+} , Fe^{2+} , Mg^{2+} , Mn^{2+} , Sr^{2+} . В современных условиях трудно представить геохимическую обстановку, в которой, в отсутствие всех перечисленных ионов, в воде мог бы накапливаться фосфат. Отсюда происходит ряд гипотез о зарождении жизни в высыхающих лагунах, небольших водоемах на суше, где каким-то образом мог накапливаться фосфат. Не отвергая в принципе возможность зарождения жизни на границе море-суша, заметим, что “фосфатный океан” вполне мог су-

ществовать. Для этого нужно лишь представить условия глубокого очищения океана от перечисленных катионов-осадителей. Это вполне возможно для условий высоких рН и обилия карбонат-иона. Диапазон рН от 9 до 10 вполне достаточен для того, чтобы в морской воде преобладающей формой угольной кислоты стал карбонат-ион. Скорость поступления эндогенной CO_2 в атмосферу и тогда, и сейчас хорошо сбалансирована со скоростью углекислотного химического выветривания пород суши. В результате такого выветривания поток гидрокарбонат-ионов в речной сети частично компенсируется ионами Ca^{2+} , Fe^{2+} , Mn^{2+} , Sr^{2+} и Mg^{2+} , а частично ионами Na^+ и K^+ . Если первая группа в океане выпадает в осадок в виде нерастворимых карбонатов, то натрий и частично калий будут накапливаться в морской воде в виде содовой составляющей (часть калия уходит в глинистые минералы). Она-то и контролирует рН. По мере ее накопления рН нарастает, основным ионом угольной кислоты становится карбонат-ион, что означает глубокую очистку океана от всех катионов из первой группы, способных высаживать фосфат. Поэтому катионный состав катархейского океана представляется как $\text{NH}_4^+ > \text{Na}^+ > \text{K}^+$ с тенденцией полного замещения аммония натрием и в меньшей степени калием; а по анионам – как $\text{Cl}^- > \text{SO}_4^{2-} > \text{PO}_4^{3-} > \text{CO}_3^{2-} + \text{HCO}_3^-$. На этом этапе и возникла жизнь. Позже, когда азот экзосферы полностью перешел в форму N_2 , рН перестал контролироваться аммонием/аммиаком, а стал контролироваться только системой угольной кислоты с характерными рН = 7,5–8,4, и накопление фосфата в океанической воде стало невозможным из-за высаживания кальцием.

Кларк фосфора в верхней части земной коры (690 мг/кг) лишь немного уступает кларку серы (950 мг/кг). Содержание серы в современном океане 0,9 г S/л при среднем времени пребывания в океане 11 млн. лет. Если предположить высокие рН поверхностных вод в катархейское время, то, при высокой подвижности фосфора в таких условиях, вынос его в океан мог быть весьма интенсивным. Потребовались бы лишь первые десятки миллионов лет для его накопления в океане до концентрации в несколько граммов на литр. Также, если судить по обилию фосфатов в эвапоритах астероида Рюгу, возможен и первичный растворимый фосфат, появившийся в процессе первичной дегазации. Тогда эта часть фосфата подходит под определение «избыточно летучих» компонентов.

Железо в океане ранней Земли

Попутно отметим, что гипотеза о массовом накоплении двухвалентного железа в архейском океане не имеет под собой надежных теоретических оснований. С помощью этой гипотезы пытались объяснить массовое образование железистых кварцитов [15, 23, 33, 47, 51] в раннем протерозое. По этой гипотезе, в ре-

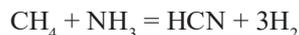
зультате бескислородного химического выветривания пород суши ион закисного железа беспрепятственно накапливался в океанической воде. С появлением фотосинтетиков высвобождаемый ими кислород титровал воды мирового океана до полного исчерпания железа в воде. Именно этот, случившийся лишь один раз в земной истории переход от бескислородной атмосферы к кислородной, маркируется синхронными отложениями железисто-кремнистых формаций в разных частях планеты. Не отвергая саму идею кислородного барьера при образовании железистых кварцитов, отметим, что для беспрепятственного накопления железа в океане необходимо отсутствие карбонатного геохимического барьера. Это никак не согласуется с наличием карбонатных морских толщ, в том числе и сидеритовых, даже в позднем архее и особенно в протерозое. В архее отмечено небольшое количество карбонатов и в абсолютных количествах, и относительно других метаосадочных пород, а пик карбонатонакопления приходится на протерозой. В условиях бескислородной атмосферы архея железо, как и другие катионы, должно было выноситься с суши в виде гидрокарбоната Fe(II), то есть поступление этих двух ионов было коррелировано. Сравним также $\text{PP}_{\text{FeCO}_3} = 2,5 \times 10^{-11}$, $\text{PP}_{\text{CaCO}_3} = 4,8 \times 10^{-9}$ и $\text{PP}_{\text{MgCO}_3} = 2,1 \times 10^{-5}$. Отложений карбонатов в архее было немного, но они были, в том числе магнезиты и доломиты. А это из-за эффекта общего осаждающего карбонат-иона означает, что растворенного железа в океане было в 200 раз меньше, чем кальция, и на шесть порядков меньше, чем магния. Таким образом, углекислоты было достаточно для глубокого высаживания железа из океанической воды. Гипотеза не подтверждается также данными Роннова и соавт. [36] об усредненном составе осадочных пород в разные геологические эпохи. Никакого всплеска содержания железа в осадочных породах PR_1 на границе 2,3 млрд. лет назад (кислородный переход) не отмечено. А все известные запасы железа в раннепротерозойских железистых кварцитах, несмотря на кажущуюся их грандиозность, составляют лишь ничтожную долю общих запасов железа в осадочной оболочке. Кроме того, против гипотезы накопления иона железа действует и такое простое соображение: поскольку железо глубоко высаживало бы весь фосфат-ион, жизнь в океане стала бы невозможной. А в современном океане низкое содержание фосфата связано не с катионами-осадителями, а с достаточно полным изъятием фосфата живым веществом.

И это дает нам понимание, что наличие железа не было препятствием для накопления фосфата в воде.

ОБРАЗОВАНИЕ ЦИАНИДОВ

Присутствие аммиака в океане и атмосфере открывает путь для образования важнейших соединений, необходимых для зарождения жизни. Исходным ве-

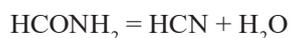
ществом для абиогенного синтеза аденина и других азотистых оснований, образующих нуклеиновые кислоты, является циановодород. Обычно предполагается синтез циановодорода в реакции метана с аммиаком в атмосферных условиях:



Но сколько-нибудь значительные концентрации этих двух газов означают сильный парниковый эффект, возможно, необратимый. Мы предлагаем рассмотреть и другую возможность. Муравьиная кислота, как и формальдегид, совместно обнаружены в протопланетных облаках и протопланетных дисках, в кометных льдах. Их первичное появление в земной экзосфере вполне возможно. Аммиак, взаимодействуя с муравьиной кислотой (в жидкой среде) дает формиат аммония, который при нагревании и обезвоживании переходит в формамид [62]:



Обратим внимание, что, как следует из вышесказанного, именно в жидкой среде концентрация аммиака могла достигать высоких концентраций (до 0,3 моль/л при pH = 9) при низких концентрациях в атмосфере и при отсутствии в ней метана. Формамид, в свою очередь, при сильной дегидратации переходит в циановодород:



С учетом того, что атмосфера была очень разреженная, излучение на поверхность суши доходило в не ослабленном виде, сильная дегидратация была вполне возможна, например в усыхающих лужах или лагунах, куда новые порции аммиака/аммония могли поступать из открытого моря. Возможно, какие-то реакции могли происходить в нагретом излучением песке близ периодически усыхающего водоема.

Косвенно это указывает на невысокое содержание воды в атмосфере, а значит (см. табл. 1) и на температуры, лишь на один, максимум на два десятка градусов превышающие 0°C. Обратим внимание, что свободная энергия, необходимая для химических реакций, в данном случае не связана с температурой среды, которая была сравнительно низкой, а связана с УФ-излучением. Сухая безводная среда (а значит, и не высокая температура) требуется также и для образования аденина из циановодорода в воздушной среде [11]. Таким образом, циановодород из усыхающих луж попадал в первую очередь в атмосферу, а уже из атмосферы переходил в толщу морской воды.

Необходимость циановодорода для синтеза аденина как предшественника АТФ и привела к мнению [59,

13] о необходимости преобладания метана в ранней атмосфере, хотя сам же Галимов в упомянутой статье [13] отмечает, что изотопия углерода в самых древних карбонатах (3,8 млрд. лет) однозначно указывает на преобладание CO₂ как формы углерода.

Таким образом, обходятся сразу две теоретические трудности: при синтезе циановодорода из формамида нет нужды требовать присутствия метана в атмосфере, что, в свою очередь, привело бы к сильному парниковому эффекту, исключаяющему холодную сухую атмосферу. Метана в системе могло не быть вообще. То же самое касается парникового эффекта от аммиака: аммиак был, но в основном в океане, лишь небольшая его часть присутствовала в атмосфере.

Дальнейшие реакции подробно описаны в работах [11, 62]: пять молекул циановодорода образуют аденин, причем это происходит обязательно в сухой атмосфере (есть и другие способы получения аденина, например, из исходного NH₄CN в водной среде). Пять молекул формальдегида образуют рибозу (реакция Бутлерова), обязательно в водной среде. Далее абиогенные аденин, рибоза и фосфат могли быть исходными соединениями для образования АМФ (аденозинмонофосфата). Для образования дифосфата (АДФ) и трифосфата (АТФ) из него необходимы сопряженные экзергонические реакции. На сегодняшний день проблема абиогенного синтеза АТФ не решена.

Та же комбинация аденина, рибозы и фосфата входит как составная часть в нуклеотиды РНК и более поздние по происхождению ДНК, НАДФ, НАД, ФАД. Тот же формальдегид, реагируя с циановодородом и аммиаком, но уже в толще воды, образует цианогидрины (например (CH₂)₂C(OH)CN), а из них образуются аминокислоты (Реакция Штреккера, см.: Wikipedia, «Химическая энциклопедия» (1994)). Такой источник аминокислот предлагал Э.М. Галимов [11]. Однако для реакции Штреккера необходима кислая среда, что противоречит нашей установке на щелочные условия. Возможен другой путь образования аминокислот через реакцию Бухерера-Бергса (см.: «Химическая энциклопедия»; Wikipedia: «Bucherer-Bergs reaction»). Исходное вещество – альдегид любого радикала R-. В водной среде он реагирует с карбонатом аммония (что соответствует рассматриваемой нами щелочной аммиачной среде) и любым цианидом (KCN, NaCN, HCN) с образованием аминитрила указанного радикала R-. Далее он через серию реакций замыкается в кольцо гидантоина (см. там же). Последний щелочным гидролизом переходит в аминокислоту (например, метионин). Таким образом, мы получаем те компоненты, из которых уже можно составить прогенот: самокопирующуюся нуклеотидную цепь РНК, набор аминокислот, АТФ, плюс оболочка из глицерофосфолипидов, отделяющая прогенот от внешней среды.

О роли метана

Отметим также, что атмосферный метан, который часто представляют как исходный материал для биохимического синтеза всей более сложной органики, в указанных реакциях не участвует. И до сих пор не известно ни одного примера синтеза из метана в биологическом мире. Метан может служить источником энергии при его микробиологическом окислении, он может быть продуктом микробного брожения, но никогда не участвует в анаболических процессах. Это вполне соответствует представлениям о полном доминировании CO_2 над CH_4 в катархейской атмосфере. Таким образом, атмо-гидросфера не была ни окислительной, ни резко восстановительной, но содержала, наряду с восстановленными формами азота не до конца окисленные формы органики (муравьиная кислота, формальдегид) вместе с окисленными веществами (CO_2 , H_2O , сульфат).

ОБСТАНОВКА ЗАРОЖДЕНИЯ ЖИЗНИ

Ряд авторов исходит из того, что исходная для зарождения жизни органика поступала в готовом виде из протопланетного диска. При этом указывают на присутствие формальдегида, муравьиной кислоты, и даже аминокислот в космическом веществе. Но если предполагать, что хотя бы часть исходных органических веществ синтезировалась уже в земных условиях, то сразу же встает вопрос об их концентрировании. Любой синтез в условиях открытого моря будет приводить к диффузии в весь объем океана. В современных клеточных организмах концентрация нуклеотидов порядка 5 мМ/л [46]. Для достижения таких концентраций, даже предполагая небольшую гидросферу (скажем, в объеме небольшого моря), получим необходимость наработки колоссальных количеств синтезированных веществ. Выход из этого положения ищут, например, предлагая синтез в гелях (с малыми скоростями диффузии) или в адсорбированном виде на поверхности глины [46, 62]. Нам такие гипотезы представляются малореалистичными. Более реальным выглядит вариант зарождения жизни в небольших лагунах на границе море-суша. Мелкие лужи кажутся менее подходящими из-за своей эфемерности. Как видим, требования к среде противоречивые: небольшой изолированный водный объем с возможностью концентрирования наработанной органики, но при этом он не должен быть эфемерным и должен непрерывно существовать хотя бы во временных рамках, необходимых для первых этапов эволюции. Допустим, в масштабах одного-нескольких миллионов лет. Плюс к этому, воды не должны быть пресные, необходима связь с морской водой как источником фосфата, аммония, абиогенной органики. Возможно, это были лагуны, переходящие в полузатоленные прибрежные равнины с пересыхающими мелкими водоемами на внешнем контуре.

СРАВНЕНИЕ С ЦИАНОБАКТЕРИЯМИ

В современных условиях Земли не существует ни одного масштабного геохимического процесса, переводящего молекулярный азот N_2 в окисленную (NO_2^- , NO_3^-) или восстановленную форму (NH_3). Единственным процессом, обеспечивающим азотфиксацию (перевод N_2 в NH_3) является деятельность прокариот – цианобактерий и архей. Вся остальная биосфера, включая зеленые растения, полностью от них зависит. Вывод такой: азотфиксация появилась до появления эукариот как эволюционный ответ на истощение изначального аммиака/аммония в биосфере. Аналогично, появление автотрофного фото-/хемосинтеза – эволюционный ответ на истощение резервуара не биологической органики. Пока неизвестно, обладал ли LUCA способностью фиксировать азот. Скорее всего нет, пока таких свидетельств не найдено [60]. Если это так, то 4,2 млрд. лет назад абиогенный восстановленный азот (аммоний/аммиак) все еще присутствовали в среде.

Возможно, процесс азотфиксации эволюционно более древний, чем разделение живого на бактерии и археи. Возможно, он более древний, чем кислородный фотосинтез. Но также возможен вариант, что именно появление фотосинтетического кислорода способствовало истощению аммиака/аммония в экзосфере. Пока здесь делать выводы преждевременно.

Процесс азотфиксации крайне энергозатратный: на расщепление одной молекулы N_2 требуется затратить энергию 12 молекул АТФ. Хемосинтетики не обладают свойством азотфиксации. И вряд ли могли обладать им в прошлом из-за малого производства АТФ. Из сказанного делаем вывод, что азотфиксация появилась скорее всего позже, чем фотосинтез (не ясно, кислородный или аноксигенный).

Сине-зеленые бактерии на филогенетическом древе живого находятся у самого его основания. Они, бактерии и археи считаются древнейшими сохранившимися живыми существами (цианобактерии появились из бактерий 3,5–2,7 млрд. лет назад), к тому же, дошедшими до нас в неизменном виде. При этом от гипотетического прогенота их отделяет довольно долгий эволюционный путь, позволивший сформироваться таким сложным механизмам, как фотосинтетический аппарат и азотфиксация. Считается ([17]), что прогенот мог быть только гетеротрофом на не биологической органике. Он мог использовать энергию не биологической системы АТФ/АДФ, описанной выше, и находился, таким образом, за пределами привычной нам классификации фототроф/хемотроф (поскольку энергетических молекул он сам не производил).

Цианобактерии интересны и в другом аспекте. Отмечено, что подавляющее большинство из ныне живущих видов цианобактерий предпочитают щелочные условия обитания [24]. Этот факт может слу-

жить косвенным свидетельством того, что в момент зарождения данного таксона геохимическая среда была щелочной. На факте алкофильности цианобактерий основана гипотеза зарождения ранних цианобактериальных сообществ в континентальных содовых озерах, которую высказывал Г.А. Заварзин [22]. Гипотезу о первоначальном «содовом океане» с высокими рН и повышенными содержаниями фосфата выдвигали Кемпе и соавт. [54]. Гипотеза основана на произвольном (вероятно, неверном) допущении, что при первичной дегазации мантии CO_2 превалировала над Cl^- (Кемпе рассматривал только вариант HCl как носителя хлора), добавлялась также кометная углекислота, что приводило к интенсивному углекислотному выветриванию пород суши и, соответственно, накоплению содовой компоненты в океане (с высоким рН), лишь впоследствии замещенной хлоридами.

СРАВНЕНИЕ ГЕОХИМИИ ЗЕМЛИ И ВЕНЕРЫ

Земля и Венера считаются объектами, очень близкими по происхождению, составу и размерам. Тем не менее, геологические судьбы их различны. Поэтому сопоставление их сходства и различия часто используется для взаимопроверки тех или иных теорий, касающихся развития как одной планеты, так и другой. В нашем случае очень важно, что количество углерода и азота в их экзосферах близки и находятся в почти совпадающих отношениях. Это говорит о том, что оба элемента из их экзосфер не терялись в сколько-нибудь значительной степени.

Сравним общие резервуары (в молях атомов) азота, углерода и хлора в экзосферах Венеры и Земли (табл. 2). Пояснение к таблице. Об осадочной оболочке Венеры нам ничего не известно. Если Венера потеряла океаны очень рано, то осадочная оболочка должна была быть несопоставимо меньшей, чем у Земли. В том случае, если океаны потеряны на поздних этапах, и тектоника плит на определенном этапе имела место, то объем осадочных пород был велик. В этом случае,

благодаря высокой температуре поверхности, осадочные породы подверглись глубокому термометаморфизму и потеряли большую часть ЛС, таких как азот, H_2O и CO_2 (но не хлор, и не серу). То есть, мы можем предположить, что в обоих вариантах эти ЛС Венеры не остались в осадках.

Поэтому количества углерода и азота для Венеры взяты как их резервуары в ее атмосфере. Основной резервуар хлора на Венере находится не в атмосфере, а скрыт под лавовыми покровами, он не известен. Для Земли взяты: углерод – принят как карбонатный и органический углерод осадочных пород, содержание его в атмосфере и гидросфере пренебрежимо мало. Хлор экзосферы Земли складывается из резервуара в океане ($0,77 \times 10^{21}$ моль) + резервуар в эвапоритах ($0,2 \times 10^{21}$ моль). Кларк хлора в остальных осадочных породах (0,065%) [16] выше кларка в магматических породах (0,018%), этот хлор (разница между кларками, умноженная на массу осадочной оболочки 27×10^{23} г) дает еще $0,034 \times 10^{21}$ моль. Азот земной экзосферы складывается из азота атмосферы ($0,28 \times 10^{21}$ моль) и азота всех осадочных пород ($0,07 \times 10^{21}$ моль). Кларки азота в осадочных породах (0,041%) и средней магматической породе (0,0021%) отличаются значительно, как и для хлора, учтена их разница.

Давно замечено [29, 43], что общие количества углерода в экзосферах двух планет довольно близки как в абсолютных величинах, так и в мольном отношении углерода к азоту. Здесь надо добавить, что если для Земли и Венеры значения $\text{C} : \text{N}$ равны соответственно $17 : 1$ и $14 : 1$, то и для Марса оно практически идентично им – $18 : 1$. Это сразу же приводит к выводу, что у всех трех планет не было тепловых потерь ни углерода, ни азота из их атмосфер. Поскольку такие потери происходят со скоростями, пропорциональными массе молекул, пропорция $\text{C} : \text{N}$ не сохранилась бы. Добавим, что Земля массово не теряла и воду. Это следует из того, что по изотопии водорода вода углистых хондритов совпадает с земной водой. В случае частичной тепловой потери воды изотопное отношение D/H смещается. Изотопного смещения нет, если вода не

Табл. 2

Резервуары C , N , Cl в экзосферах Венеры и Земли (в молях атомов)* и их распространенность в обычных хондритах**.

	Венера	Соотношение резервуаров Венера : Земля	Земля	Распространенность в хондритах**
C	$10,6 \times 10^{21}$	1,7 : 1	$6,1 \times 10^{21}$	5200
N	$0,77 \times 10^{21}$	2,2 : 1	$0,35 \times 10^{21}$	11,2
Cl	?	?	1×10^{21}	312
$\text{C} : \text{N} : \text{Cl}$	14 : 1 : ?	-	17 : 1 : 2,9	464 : 1 : 28

Примечания: *[1, 2, 15, 36, 43, 55]; **на 10^6 атомов Si

терялась вовсе (Земля) или терялась полностью (углистые хондриты). Связанная вода CI-хондритов фиксирует D/H отношение в момент их образования, то есть до начала процесса потери воды. Как уже было сказано, исходный резервуар земной воды и воды хондритов был общим.

Хотя говорить о точном совпадении *абсолютных* количеств углерода и азота на Земле и Венере мы не можем, интуиция подсказывает, что некий общий процесс здесь сыграл свою роль. А о другом совпадении укажем впервые: это близость количества *азота* в экзосфере Венеры с количеством *хлора* в экзосфере Земли (0,8 : 1). А если привести массу Венеры и ее ЛС к земной, то это отношение будет уже 0,95 : 1, что можно считать эквивалентным в пределах точности исходных данных. Напомним, что распространности азота и хлора в обыкновенных хондритах как предполагаемом исходном веществе планет земной группы различаются примерно в 30 раз, поэтому нужно, как минимум, выявить причину такого количественного сходства резервуаров, не прибегая к аргументам типа “случайное совпадение”.

В абсолютных количествах в экзосфере Венеры углерода и азота больше, чем на Земле в 1,7 и 2,2 раза. Это можно объяснить тем, что на Земле действует механизм субдукции, а на Венере нет. Следовательно, попавшие в экзосферу Венеры летучие C, N, Cl сохраняются в ней, а в условиях Земли они могут субдуцироваться обратно в мантию с влажными океаническими осадками. Если понимать представленные в Табл. 2 данные именно так, то, приведя данные по Венере к массе Земли, получим, что 66–80% азота и 53% углерода, некогда поступивших из земной мантии, ныне находятся в рециклинге в мантии. К хлору это не относится как к резко некогерентному элементу, который не накапливается в мантии.

Отмеченный выше факт хорошо согласуется с нашей гипотезой. Если азот и хлор поступали в экзосферы Венеры и Земли в сходных процессах первичной дегазации их мантий; если массы этих планет близки; если азот и хлор поступали в виде NH_4Cl в соотношении 1 : 1 – то атомное количество азота в экзосфере Венеры должно совпадать с атомным количеством хлора в экзосфере Земли. Остается объяснить несоответствия по другим элементам.

Хлор

Этот элемент является крайне некогерентным во всех магматических процессах. Хлорапатит – единственный магматический порообразующий минерал, способный захватывать хлор в кристаллическую решетку, но его распространенность не так уж и велика. Все хлориды (за редкими экзотическими исключениями) – эвапориты. Обилие HCl в вулканических газах также свидетельствует, что данное соединение

не поглощается ни в магматических процессах, ни в гидротермальных. При этом мы не предполагаем ювенильное происхождение HCl, так как нет свидетельств сколько-нибудь заметного увеличения солености океана по крайней мере с позднего протерозоя [48]. Обилие этого соединения в вулканических газах – результат субдукции морских осадков, пропитанных соленой водой. Последующая переплавка совместно с глинистыми осадками высвобождает HCl с образованием альбита по реакции:



Опубликованы работы, например [28], в которых авторы приходят к выводу, что около половины прошедшего через экзосферу хлора ныне находится в рециклинге. Они строят свои выводы на данных о содержании хлора в закалочных стеклах срединно-океанических хребтов и, особенно, “горячих точек”. Такие объекты взяты не из районов островодужного вулканизма как раз для того, чтобы исключить поступление хлора от переплавки субдуцированных морских осадков. Предполагается, что весь хлор “горячих точек” мантийного происхождения. Однако, публикации С.А. Силантьева и соавт. [38] опровергают такой подход: в них доказывается, что магматический очаг как в срединно-океанических хребтах, так и в “горячих точках” близ поверхности запускает местную конвекцию морских вод, и происходит заражение мантийных магм элементами местной морской воды. Теоретически такая возможность была высказана еще в начале 1970-х [40]. Если это так, то можно отстаивать точку зрения, что субдуцированный хлор слабо или совсем не вовлекается в рециклинг и в значительной степени возвращается в экзосферу через островодужный вулканизм.

Азот

Если мы предполагаем, что две трети экзосферного азота вовлеклись в рециклинг, то возникает вопрос: почему в момент катастрофической первичной дегазации азот вместе с водой вышел из мантии как некогерентный элемент, а в последующие геологические эпохи и донныне захватывается в рециклинг как когерентный? Ответ состоит в том, что во время первичной дегазации азот существовал большей частью в виде NH_4^+ . Именно в форме аммония азот являлся некогерентным элементом и выходил вместе с водой как растворенный ион. То, что аммоний – некогерентное соединение, видно из того, что не существует ни одного порообразующего магматического минерала с данным катионом. В современной атмосфере весь азот перешел в молекулярную форму, а в такой форме он вполне может насыщать расплав, при застывании которого переходит в рассеянную форму.

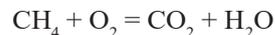
Об углероде мантии

Несмотря на то, что углерод, очевидно, является “избыточно-летучим”, он (в виде CO_2) никогда не находился в атмосфере Земли в количествах превышающих 0,1 бар. Эти два положения трудно примирить в рамках привычного представления о дегазации мантии как о “геологически мгновенном” событии. Это представление верно для воды, хлора и азота, но не для углекислоты. Иначе возник бы необратимый парниковый эффект, и произошло испарение океана, как это случилось на Венере. Карбонаты в докембрийских толщах массово появляются лишь в нижнем протерозое, в архейских толщах они не многочисленны. Угlistое вещество в архее отлагалось в следовых количествах. Где же тогда находился весь углерод экзосферы? Ответ как раз в том, что во время первичной дегазации он не выходил из мантии так обильно, как вода, аммоний и хлор. Категорически отрицал значительные концентрации углерода в атмо- и гидросфере Земли в какую-либо эпоху А.Б. Ронов [35].

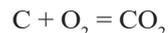
Э.М. Галимов [8], сравнивая изотопные отношения стабильного углерода, показал, что в метеоритном веществе существуют две линии углерода: изотопно легкий (в среднем $\delta\text{C}^{13} = -2,2$), присутствующий в виде карбида железа, и изотопно тяжелый углерод (в среднем $\delta\text{C}^{13} = -0,7$) собственно угlistого вещества. В обычных хондритах (отождествляемых по валовому составу с веществом мантии) преобладает рассеянный карбидный углерод. Характерные кларки углерода в обычных хондритах 0,1% масс. В угlistых хондритах содержания углерода гораздо выше, 1–5% масс., причем, все это – изотопно тяжелый углерод. В статье показано, что источником экзогенного углерода Земли стал преимущественно тяжелый углерод угlistого вещества. В этой же статье Э.М. Галимов приводит расчет, по которому поступление основной массы (97,5%) экзогенного углерода не связано с выветриванием магматических пород, а привнесено в процессе дегазации мантии.

Эти выводы важны для нас, поскольку проливают свет на механизм поступления углерода в экзосферу. Если ювенильный углерод поступает в экзосферу в виде CO_2 и частично как C_nH_m , а источником его в мантии является угlistое вещество, то простого разогрева аккреционного вещества недостаточно для его выхода в экзосферу. Необходим еще источник поступления кислорода для перевода угlistого вещества в газ или флюид. А мантия, особенно на ранних этапах геологической истории, была и остается сейчас недоокисленной [47], в основном по Fe(II) и углероду.

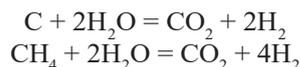
Поэтому считают, что свободного кислорода в мантии практически нет (в связи с отсутствием источника). Реакцией, контролирующей преобладание метана или углекислого газа в зависимости от фугитивности кислорода в мантии, будет:



Для глубин порядка 100 км (30 кБар) при фугитивности кислорода выше $f(\text{O}_2) = 10^{-7}$ бар преобладающей формой углерода станет CO_2 . Весь вопрос в том, существует ли соответствующий источник свободного кислорода. Если предположить хотя бы небольшой поток свободного кислорода из нижней мантии, главной реакцией станет простейшая реакция окисления угlistого вещества:



Поскольку такой источник долгое время указать не могли, реакциями, контролирующими формы углерода в мантии принято было считать реакции паровой конверсии:



Эти реакции обратимы и идут при температурах порядка 1000°C. Такой сильный разогрев вполне возможен в процессе аккреции материала из протопланетного облака. Это хорошо доказывается астероидным материалом с возрастом 4,55 млрд. лет, который был полностью расплавлен даже для небольших тел размером >400 км (типа Цереры или Весты). Об этом же говорят данные по распределению материнского изотопа ^{182}Hf (период полураспада 8,9 млн. лет) и его стабильного дочернего изотопа ^{182}W в земной мантии сравнительно с их распределением в метеоритах (возраст 4,56 млрд лет). Распределение указывает на быстрое (оценочно 34 млн. лет) выплавление и отделение ядра от мантии [67]. Недостаток ^{182}W в силикатной мантии объясняется тем, что еще до своего распада ^{182}Hf ушел в металлическую фазу ядра, к которой (в отличие от вольфрама) имеет сродство.

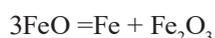
Если бы выход углекислоты был бы связан именно с реакциями паровой конверсии в момент массовой дегазации воды из мантии, мы бы получили единовременное поступление массы углекислоты в экзосферу с упомянутым следствием в виде необратимого парникового эффекта, чего в действительности не было. Дилемма решается, если предположить выход воды при умеренно высоких температурах (скажем, при 200–500°C). Если дегазация воды при этом была достаточно полной, то последующий разогрев недр планеты пришелся уже на «сухую» мантию, паровая конверсия стала невозможной, и углерод остался неподвижным.

Кислород в земной мантии

Свободный кислород, если он поступает в мантию со стороны ядра (см. ниже), тратится на окисление двухвалентного железа и свободного углерода. Следовательно, выход углерода будет растянут на всю геологическую историю планеты и будет происходить

по мере окисления мантии. Иллюстрацией данного тезиса может служить наличие не окисленного углестого вещества в разных типах метеоритов. Самые примитивные углистые хондриты CI представляют вещество, не подвергшееся прогреву выше 130°C, в нем углестое вещество сосуществует с водой. Ахондриты и обыкновенные хондриты, подвергшиеся прогреву до температур плавления хондр, но без дальнейшей дифференциации, содержат углестое вещество, но не содержат воду. И даже продукты более глубокого плавления и дифференциации, включая железные метеориты и палласиты, все еще содержат углестое вещество (графит). Таким образом, миграция не окисленного углерода идет отдельно от миграции воды и зависит от наличия свободного кислорода, а не от одной лишь температуры. Углекислота растворима в магматических расплавах, и ее выход в экзосферу контролируется конвекционным выносом с магмами в районах срединно-океанических хребтов или плюмовыми струями “горячих точек”.

Механизм окисления мантии через наращивание металлического земного ядра при реакции диспропорционирования вюститита на границе мантия-ядро



предложен Э.М. Галимовым [11, 12], и по его гипотезе продолжается донныне. Согласно этой формуле, к ядру добавляется восстановленное металлическое железо, а окисленное железо выносится с конвективными потоками в мантию, накачивая ее окисленными соединениями. Далее происходит ряд реакций (подтвержденных экспериментально), в результате которых появляется свободный кислород. Он окисляет углестое вещество и двухвалентное железо.

Что касается углерода Венеры, если мы настаиваем на аналогичном сценарии Земли и Венеры на ранних стадиях развития этих планет и одновременно утверждаем, что весь хлор Венеры находится в погребенных осадках (см. ниже), логично сделать вывод, что карбонаты, аналогичные земным хемогенным известнякам, также были захоронены в осадочном чехле Венеры. В земных осадках захороненный углестый материал и карбонаты относятся как 1:4 [65], причем углестый материал – это всегда бывшая органика. Если на Венере жизнь так и не возникла, то практически весь погребенный углерод Венеры находился в виде карбонатов. При последующем разогреве литосферы карбонат разлагался, а CO_2 полностью вышел в атмосферу.

Хлор в экзосфере Венеры

Остается неясным вопрос с хлором на Венере. Если предполагать, что хлор на Венере вышел, как и на Земле, в виде аммонийной соли при первичной дегазации, то после испарения океана поверхность пла-

неты должна быть покрыта 50-метровым слоем хлоридных солей. Ничего подобного мы не видим. Нет заметного количества хлора и в атмосфере. Он также не мог диссипировать в космос из-за высокой молекулярной массы любых его соединений. Остается предположить, что океан испарялся постепенно, катастрофические ливни смывали соли с повышенный обратно в океан, пока эвапориты не сконцентрировались в понижениях рельефа (океанических чашах). Ныне все эти понижения должны быть полностью перекрыты лавами. Действительно, большая часть поверхности Венеры перекрыта базальтовыми лавами с возрастом не старше 500 млн. лет.

Азот Венеры

Если весь азот изначально был в виде аммония, то как он оказался в атмосфере Венеры, а не погребен в эвапоритах вместе с хлором? Возможный ответ состоит в том, что, как и на Земле, углекислота из мантии поступала постепенно. Венерианский океан существовал достаточное время, чтобы аммоний в процессе химического выветривания заместился в нем на катионы натрия, магния и калия. А вытесненный в атмосферу аммиак фотолитически разложился с конечным продуктом N_2 . Если так, то под покровными лавами находятся соли, близкие по составу земным эвапоритам. Не исключена плавка галита (при 800°C), с образованием галитовых интрузий и лав. Нахождение таких выплавов стало бы неплохим подтверждением представленной концепции. Было бы интересно проверить состав поверхности такого радиояркого венерианского объекта, как горы Максвелла (см. фото: Wikipedia: «Венерианский снег»). Радиояркость, разумеется, не обязательно означает светлый цвет в видимом диапазоне. Состав «снега» не известен, это некое вещество, сублимирующееся при пониженных температурах на вершинах гор и обладающее повышенной электрической проводимостью. Предлагаются варианты, что это пирит, гематит, сульфид свинца. Наше предположение, что это галит или остаточный нашатырь (оба варианта укладываются в нашу гипотезу).

Попутно заметим, что отсутствие значительных резервуаров хлора на поверхности Венеры и в ее атмосфере говорит о том, что действующие донныне вулканы Венеры не поставляют хлор в экзосферу, по крайней мере последние 500 млн. лет. Это косвенно подтверждает наш вывод, что хлор в земную экзосферу, как и на Венере, вышел сразу, в процессе первичной дегазации, а весь HCl современных земных вулканических газов исключительно рециклингового происхождения.

Еще один важный момент связан с молекулярными массами газов: CO_2 – 44, изотопы Ar – 40 и 36, N_2 – 28, H_2O – 18, NH_3 – 17, CH_4 – 16. Если молекулярная масса воды недостаточна, чтобы удержаться в атмосфе-

ре Венеры, то аммиак тоже должен диссипировать в космос. Если этого не произошло, и основная масса азота сохранилась в атмосфере, то это означает, что во время потери воды аммиак уже перешел в более тяжелый молекулярный азот. Последовательность событий на Венере представляется следующей: жидкий аммонийно-хлоридный океан → вытеснение аммиака в атмосферу натрием и калием → фотолиз аммиака и замещение на молекулярный азот → нарастание температуры, испарение океана, отложение солей → океаническое ложе заполняется покровными лавами.

Сера в экзосфере Венеры

Сернистый газ (150 ppm) и производная от него серная кислота (только в верхней тропосфере), зафиксированные в атмосфере Венеры [43], являются очень небольшими резервуарами, не сопоставимыми с резервуаром сульфатов осадочных пород Земли. Если исходить из того, что в земной архейской гидросфере сера находилась только в виде сульфата, а в осадках – в виде сульфатов и нерастворимых сульфидов, то аналогичная картина должна была быть и на Венере. Следовательно, после потери гидросферы основная масса серы должна сохраняться в осадках, ныне перекрытых лавами. Разложение ангидрита (CaSO_4) до CaO и SO_2 начинается при температурах порядка 1400°C , что намного выше температуры разложения карбонатов ($900\text{--}1000^\circ\text{C}$). Из состава атмосферы видно, что разложение сульфатов не произошло, а карбонатов – произошло. Температура погребенной осадочной оболочки как источника этих газов должна находиться между температурами разложения кальцита и ангидрита. А возможное поступление в атмосферу сероводорода компенсируется его окислением до уже упомянутых сернистого газа и серной кислоты. Поток этот, вероятно, очень мал, так как ни отложений сульфатов на поверхности, ни взаимодействия с породами поверхности этих газов пока не зафиксировано.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Предложены геохимические условия, в которых могла бы зародиться земная жизнь. Они включают высо-

кие содержания аммония и фосфата в морской среде при повышенных рН. При этом обходится противоречие с тем теоретическим постулатом, что свободный аммиак в атмосфере не мог сохраняться значительное время. В то же время некоторое количество свободного аммиака в атмосферу постоянно поступало по мере вытеснения аммония из морской воды натрием и калием. Это дает возможность рассматривать предбиологические реакции с участием аммиака в атмосфере как возможные в течение длительного промежутка времени.

Предложена последовательность эволюции океана от «нашатырного с высоким рН к «галитовому» с нейтральной реакцией, а атмосферы – от очень разреженной водяно-азотно-углекислой с примесью аммиака к более плотной азотно-водяной через механизм фотолиза медленно поступающего аммиака.

Даны приблизительный состав атмосферы и ионный состав океана в катархейское время.

Для подтверждения выдвинутых гипотез привлечены методы сравнительной планетологии. Путем сравнения резервуаров С, N и Cl в экзосферах Земли и Венеры обозначено количественное сходство их стартовых условий. Предложена относительная хронология геохимических событий на Венере, закончившаяся необратимым парниковым эффектом и потерей воды.

Предложена гипотеза о разных режимах поступления в экзосферу «избыточно летучих» воды, хлора и азота (геологически мгновенном) и растянутом на всю геологическую историю поступлением углекислоты, режим которой зависит от скорости окисления мантии.

Предложенные концепции, как представляется автору, складываются в непротиворечивую картину, которая сможет помочь в ответе на вопрос: как и при каких обстоятельствах на Земле возникла жизнь?

Работа выполнена в рамках государственного задания лаборатории биогеохимии окружающей среды Института геохимии и аналитической химии им. Вернадского Российской академии наук (ГЕОХИ РАН).

Литература

Список русскоязычной литературы

1. Виноградов АП. Химическая эволюция Земли. Изд. АН СССР, М.; 1959.
2. Виноградов АП. Атомные распространности химических элементов солнца и каменных метеоритов. Геохимия. 1962;(4):291-6.
3. Виноградов АП. Введение в геохимию океана. М.: Наука; 1967.
4. Витязев АВ. Новое о ранней Земле. Физика Земли. 2012;(3):46-51.
5. Витязев АВ, Печерникова ГВ. Происхождение геосфер: новые результаты и остающиеся

- проблемы. 2004;(1):7-11. URL: <https://elibrary.ru/contents.asp?id=33188730>
6. Войткевич ГВ. Происхождение и химическая эволюция Земли. М.: Наука; 1983.
 7. Воропаев СА, Душенко НВ, Кривенко АП, Федулов ВС, Рязанцев КМ, Корочанцев АВ. Особенности дегазации углистого хондрита Allende (CV3) в интервале температур 200–800С. *Астрономический вестник*. 2023;57(6):583-94. <https://doi.org/10.31857/S0320930X23050079>
 8. Галимов ЭМ. Об эволюции углерода Земли. *Геохимия*. 1967;(5):530-6.
 9. Галимов ЭМ. Геохимия стабильных изотопов углерода. М.: Недра; 1968.
 10. Галимов ЭМ. Проблемы геохимии углерода. *Геохимия*. 1988;(2):258-78.
Галимов ЭМ. Предпосылки и условия возникновения жизни. Задачи исследования. *Геохимия*. 2005;(2):467-84.
Галимов ЭМ. Условия зарождения жизни на Земле. *Биосфера*. 2009;1(1):39-47.
 13. Галимов ЭМ. Роль низкой светимости Солнца в истории биосферы. *Геохимия*. 2017;(5):383-401. <https://doi.org/10.7868/S0016752517050065>
 14. Гаррелс РМ, Маккензи ФТ. Эволюция осадочных пород. М.: Мир; 1974.
 15. Гаррелс РМ. Круговорот углерода, кислорода и серы в течение геологического времени. М.: Наука; 1975.
 16. Григорьев НА. Среднее содержание химических элементов в горных породах, слагающих верхнюю часть континентальной коры. *Геохимия*. 2003;(7):785-92.
 17. Грин Н, Стаут У, Тейлор Д. *Биология*. Т. 3. М.: Мир; 1993.
 18. Додд РТ. Метеориты. *Петрология и геохимия*. М.: Мир; 1986.
 19. Дорофеева ВА. База данных по составу комет. В кн.: Луканин ОА, ред. Труды Всероссийского ежегодного семинара по экспериментальной минералогии, петрологии и геохимии. Материалы докладов. 2019. С.270-4. https://doi.org/10.2205/2012NZ_ASEMPG
 20. Дорофеева ВА. Химический и изотопный состав кометы 67P/Чурюмова-Гарасименко (обзор результатов космической миссии Rosetta-Philae): следствия для космогонии и космохимии. *Космический вестник* 2020;54(2):110-34. <https://doi.org/10.31857/S0320930X20020024>
 21. Драйвер Дж. *Геохимия природных вод*. М.: Мир; 1985.
 22. Заварзин ГА. Эпиконтинентальные содовые водоемы как предполагаемые реликтовые биотопы формирования наземной биоты. *Микробиология*. 1993;62(5):789-800.
 23. Заварзин ГА. Роль микробиоты в образовании пород. *Известия секции наук о Земле РАЕН*. 2001;(7):131-7.
 24. Заварзин ГА. *Лекции по природоведческой микробиологии*. М.: Наука; 2003.
 25. Иванов АВ, Ярошевский АА, Иванова МА. Минералы метеоритов – новый каталог. *Геохимия*. 2019;64(8):869-932. <https://doi.org/10.31857/S0016-7525648869-932>
 26. Изаков МН. Инертные газы в атмосферах Венеры, Земли, Марса и вопрос о происхождении планетных атмосфер. *Космические исследования*. 1979;17(4):602-10.
 27. Кирсанова МС, Бакланов ПВ, Васильев ЕО, Васюнин АИ, Вибе ДЗ, Дроздов СА, Ларченкова ТИ, Лихачёв СФ, Моисеев АВ, Павлюченков ЯН, Созинова ПС, Топчиева АП, Третьяков ИВ, Федосеев ГС, Худченко АВ, Шахворостова НН. Происхождение и перенос воды во вселенной. *Успехи физических наук*. 2025;195(3):294-310. <https://doi.org/10.3367/UFNr.2024.08.039744>
 28. Коваленко ВИ, Наумов ВБ, Ярмолюк ВВ, Дорофеева ВА, Мигдисов АА. Баланс воды и хлора между мантией и внешними оболочками Земли. *Геохимия*. 2002;(10):1041-70.
 29. Кораблев ОИ. Марс и Венера: разные судьбы планет земной группы. *Вестник РАН*. 2016;86(7):587-602. <https://doi.org/10.7868/S0869587316070100>
 30. Кусков ОЛ, Дорофеева ВА, Кронрод ВА, Макалкин АБ. Системы Юпитера и Сатурна: Формирование, состав и внутреннее строение крупных спутников. М.: ЛКИ; 2009.
 31. Маракушев АА. Происхождение Земли и природа ее эндогенной активности. М.: “Наука”; 1999.
 32. Маров МЯ, Ипатов СИ. Процессы миграции в Солнечной системе и их роль в эволюции Земли и планет, *Успехи физических наук*. 2023;193(1):2-32. <https://doi.org/10.3367/UFNr.2021.08.039044>
 33. Мельник ЮП. Физико-химические условия образования докембрийских железистых кварцитов. Киев: Наукова думка; 1973.
 34. Рингвуд АЕ. Происхождение Земли и Луны. М.: Недра; 1982.
 35. Ронов АБ. Принципы сохранения жизни в ходе геологической эволюции Земли. *Природа*. 1978;(4):30-41.
 36. Ронов АБ, Ярошевский АА, Мигдисов АА. Химическое строение земной коры и геохимический баланс главных элементов. М.: Наука; 1990.

37. Сафронов ВС. Эволюция допланетного облака и образование Земли и планет. М.: Наука; 1969.
38. Силантьев СА, Новоселов АА, Мироненко МВ. Гидротермальные системы в перидотитовом субстрате медленно-спрединговых хребтов. Моделирование фазовых превращений и баланса вещества: роль габброидов. Петрология. 2011;19(3):227-48.
39. Симоненко АН. Метеориты – осколки астероидов. М.: Наука; 1979.
40. Сорохтин ОГ, Ушаков СА. Глобальная эволюция Земли. М.: МГУ; 1991.
41. Уолкер Дж. Некоторые соображения об эволюции атмосферы, базирующиеся на модели возникновения Земли путем негомогенной аккреции. В кн.: Ранняя история Земли. М.: Мир; 1980. СС.535-45
42. Фишер Дэ. Редкие газы как ключ к происхождению земной атмосферы. В кн. Ранняя история Земли. М.: Мир; 1980. СС. 546-55
43. Флоренский КП, ред. Очерки сравнительной планетологии. М.: Наука; 1981.
44. Хорн Р. Морская химия. М.: Мир; 1972.
45. Цицин ФА. Очерки современной космогонии Солнечной системы. Дубна: Феникс+, 2009.
46. Четверин АБ. Можно ли собрать клетку из её компонентов? В кн.: Проблемы происхождения жизни. М.; Мир; 2009. СС. 9-31.
47. Шидловски М. Атмосфера архея и эволюция кислородного запаса Земли. В кн.: Ранняя история Земли. М.: Мир; 1980. СС.523-34.
48. Шопф Т. Палеоокеанология. М.: Мир; 1974.
49. Шуколюков ЮА. Изотопная неоднородность Солнечной системы: причины и следствия. Геохимия. 1988;(2):200-11.
- AV [Features of the degassing of the carbonaceous chondrite Allende (CV3) in the temperature range of 200-800°C]. *Astronomicheskii vestnik*. 2023;57(6):583-94. (In Russ.) <https://doi.org/10.31857/S0320930X23050079>
8. Galimov EM. [About the evolution of Earth's carbon]. *Geokhimiya*. 1967;(5):530-6. (In Russ.)
9. Galimov EM. *Geokhimiya Stabilnikh Izotopov Ugleroda*. Moscow: Nedra; 1968. (In Russ.)
10. Galimov EM. [Problems of carbon geochemistry]. *Geokhimiya*. 1988;(2):258-78. (In Russ.)
- Galimov EM. [Prerequisites and conditions for the emergence of life. Research objectives]. *Geokhimiya*. 2005;(2):467-84. (In Russ.)
- Galimov EM. [The conditions for the origin of life on Earth]. *Biosphera*. 2009;1(1):39-47. (In Russ.)
13. Galimov EM. [The role of low solar luminosity in the history of the biosphere]. *Geokhimiya*. 2017;(5):383-401. (In Russ.) <https://doi.org/10.7868/S0016752517050065>
14. Garrels RM, Mackenzie FT. *Evolution of Sedimentary rocks*. N.Y.; 1971.
15. Garrels RM. [Krugovorot ugleroda, kisloroda i sery v techeniye geologicheskogo vremeni]. Moscow: Nauka; 1975. (In Russ.)
16. Grigoryev NA. Average content of chemical elements in rocks that make up the upper part of the continental crust. *Geochemistry International*. 2003;(7):785-92.
17. Green NPO, Stout GW, Taylor DJ. *Biological Science*. V.3. Cambridge Univ. Press; 1984.
18. Dodd RT. *Meteorites. A Petrologic-Chemical Synthesis*. Cambridge Univ. Press; 1981.
19. Dorofeeva VA. [A database on the composition of comets]. In: *Trudi Vserossiyskogo Yezhegodnogo Seminara po Eksperimentalnoy Mineralogii, Petrologii i Geokhimii*. 2019, P. 270-4. (In Russ.) https://doi.org/10.2205/2012NZ_ASEMPG
20. Dorofeeva VA. [Chemical and isotopic composition of Comet 67P/Churyumov-Gerasimenko (review of the results of the Rosetta-Philae space mission) implications for cosmogony and cosmochemistry]. *Kosmicheskii Vestnik*. 2020;54(2):110-34. (In Russ.) <https://doi.org/10.31857/S0320930X20020024>
21. Drever JI. *The Geochemistry of Natural Waters*. Englewood Cliffs: Prentice-Hall, Inc.; 1982.
22. Zavarzin GA. [Epicontinental soda reservoirs as potential relic biotopes for the formation of terrestrial biota]. *Mikrobiologiya*. 1993;62(5):789-800. (In Russ.)
23. Zavarzin GA. [The role of microbiota in rock formation]. *Izvestiya Sektzii Nauk o Zemle RAEN*. 2001;(7):131-7. (In Russ.)
24. Zavarzin GA. *Lektsii po Prirodovedcheskoy Mikrobiologii*. Moscow: Nauka; 2003. (In Russ.)

Общий список литературы/References List:

1. Vinogradov AP. *Khimicheskaya Evolutsiya Zemli*. Izdatelstvo AN SSSR, Moscow; 1959. (In Russ.)
2. Vinogradov AP. [Atomic abundances of chemical elements in the Sun and in stone chondrites]. *Geokhimiya*. 1962;(4):291-6. (In Russ.)
3. Vinogradov AP. *Vvedeniye v Geokhimiyu Okeana*. Moscow: Nauka; 1967. (In Russ.)
4. Vityazev AV. [New information about the Early Earth]. *Fizika Zemli*. 2012;(3):46-51. (In Russ.)
5. Vityazev AV, Pechernikova GV. [The origin of geospheres: New results and remaining challenges]. *Vestnik Instituta Geologii Komi Nauchnogo Tsentra Uralskogo Otdeleniya RAN*. 2004;(1):7-11. (In Russ.)
6. Voytkevich GV. *Proiskhozhdeniye i Khimicheskaya Evolutsiya Zemli*. Moscow: Nauka; 1983. (In Russ.)
7. Voropayev SA, Dushenko NV, Krivenko AP, Fedulov VS, Ryazantsev KM, Korochantsev

25. Ivanov AV, Yaroshevskiy AA, Ivanova MA. Meteorite minerals – a new catalog. *Geochem Int.* 2019;64(8):869-932. <https://doi.org/10.31857/S0016-7525648869-932>
26. Izakov MN. [Inert gases in the atmospheres of Venus, Earth, and Mars, and the origin of planetary atmospheres]. *Kosmicheskiye Issledovaniya.* 1979;17(4):602-10. (In Russ.)
27. Kirsanova MS, Baklanov PV, Vasilyev EO, Vasyunin AI, Vibe DZ, Drozdov SA, Larchenkova TI, Likhachev SF, Moiseev AV, Pavlyuchenkov YaN, Sozinova PS, Topchiyeva AP, Tretyakov IV, Fedoseev GS, Khudchenko AV, Shakhvorostova NN. [The origin and transport of water in the universe.] *Uspekhi Fizicheskikh Nauk.* 2025;195(3):294-310. (In Russ.) <https://doi.org/10.3367/UFNr.2024.08.039744>
28. Kovalenko VI, Naumov VB, Yarmolyuk VV, Dorofeeva VA, Migdisov AA. [The balance of water and chlorine between the Earth's mantle and outer layers.] *Geochem Int.* 2002;(10):1041-70.
29. Korablev OI. [Mars and Venus: Different destinies of terrestrial planets.] *Vestnik Rossiyskoy Akademii Nauk.* 2016;86(7):587-602. (In Russ.)
30. Kuskov OL, Dorofeeva VA, Kronrod VA, Makalkin AB. *Sistemi Jupitera i Saturna: Formirovanie, Sostav i Vnutrenneye Stroeniye Krupnikh Sputnikov.* Moscow: LKI; 2009. (In Russ.)
31. Marakushev AA. *Proiskhozhdenie Zemli i Priroda Yeyo Endogennoy Aktivnosti.* Moscow: Nauka; 1999. (In Russ.)
32. Marov MY, Ipatov SI. [Migration processes in the Solar System and their role in the evolution of Earth and other planets.] *Uspekhi Fizicheskikh Nauk.* 2023;193(1):2-32. (In Russ.) <https://doi.org/10.3367/UFNr.2021.08.039044>
33. Melnik YP. *Fiziko-Khimicheskiye Usloviya Obrazovaniya Dokembriyskikh Zhelezistikh Kvartsitov.* Kiev: Naukova Dumka; 1973. (In Russ.)
34. Pingvud AE. *Proiskhozhdenie Zemli i Luni.* Moscow: Nedra; 1982. (In Russ.)
35. Ronov AB. [Principles of life preserving during the Earth's geological evolution.] *Priroda.* 1978;(4):30-41. (In Russ.)
36. Ronov AB, Yaroshevskiy AA, Migdisov AA. *Khimicheskoye Stroenie Zemnoy Kory i Geokhimicheskiiy Balans Glavnykh Elementov.* Moscow: Nauka; 1990. (In Russ.)
37. Safronov VS. *Evolutsiya Doplanetnogo Oblaka i Obrazovanie Zemli i Planet.* Moscow: Nauka; 1969. (In Russ.)
38. Silant'ev SA, Novoselov AA, Mironenko MV. [Hydrothermal systems in the peridotitic substrate of slow-spreading ridges. Modeling of phase transformations and matter balance: the role of gabbroids]. *Petrologiya.* 2011;19(3):227-48. (In Russ.)
39. Simonenko AN. *Meteoriti – Oskolki Asteroidov.* Moscow: Nauka; 1979. (In Russ.)
40. Sorokhtin OG, Ushakov SA. *Globalnaya Evolyutsiya Zemli.* Moscow: MSU; 1991. (In Russ.)
41. Uolker G. [Some considerations on the evolution of the atmosphere based on the model of the Earth's origin by non-homogeneous accretion]. In: *Ranniaya Istoriya Zemli.* Moscow: Mir; 1980. PP. 535-45. (In Russ.)
42. Fisher DE. [Rare gases as a key to the origin of the Earth's atmosphere]. In: *Ranniaya Istoriya Zemli.* Moscow: Mir; 1980. PP. 546-55. (In Russ.)
43. Florenskiy KP (ed.). *Ocherki Sravnitel'noy Planetologii.* Moscow: Nauka; 1981. (In Russ.)
44. Horne RA. *Marine Chemistry.* N.Y.: Wiley Interscience; 1969.
45. Tsitsin FA. *Ocherki Sovremennoy Kosmogonii Solnechnoy Sistemy.* Dubna: Feniks+; 2009. (In Russ.)
46. Chetverin AB. [Is it possible to assemble a cell from its components?]. In: *Problemi Proiskhozhdeniya Zhizni.* Moscow; 2009. PP. 9-31. (In Russ.)
47. Shidlovski M. [The atmosphere of Archean and the evolution of Earth's oxygen supply.] In: *Ranniaya istoriya Zemli.* Moscow: Mir; 1980. PP. 523-34. (In Russ.)
48. Schopf TJM. *Paleoceanography.* Harvard Univ. Press; 1980.
49. Shukolyukov YA. [Isotopic Heterogeneity of the Solar System: Causes and Consequences.] *Geokhimiya.* 1988;(2):200-11. (In Russ.)
50. Bockelée-Morvan D. An overview of comet composition. *Proc. Intern Astron Union.* 2011;(7):261-74. <https://doi.org/10.1017/S1743921311025038>
51. Drever JI. Geochemical model for the origin of Precambrian banded iron formations *Geol Soc Amer Bul.* 1974;85(7):1099-106. [https://doi.org/10.1130/0016-7606\(1974\)85<1099:Gmftoo>2.0.Co;2](https://doi.org/10.1130/0016-7606(1974)85<1099:Gmftoo>2.0.Co;2)
52. Hussmann H, Sohl F, Spohn T. Subsurface oceans and deep interiors of medium-sized outer planet satellites and large trans-neptunian objects. *Icarus.* 2006;185(11):258-73. <https://doi.org/10.1016/j.icarus.2006.06.005>
53. Galimov EM, Kuznetsova NG, Prokhorov VS. The composition of the former atmosphere of the Earth as indicated by isotope analysis of Precambrian carbonates. *Geochem Int.* 1968;(5):1126-31.
54. Kempe S, Kazmierczak J, Degens E. The soda ocean concept and its bearing on biotic Evolution. In: *Crick E, ed. Origin, Evolution, and Modern Aspects of Biomineralization in Plants and Animals.* NY: Premium Press; 1989.
55. Krasnopolsky V. *Atmospheric chemistry on Venus, Earth, and Mars: Main features and comparison.*

- Planet Space Sci. 2011;59(10):952-64. <https://doi.org/10.1016/j.pss.2010.02.011>
56. Langer WD, van Dishoeck EF, Bergin EA, Blake GA, Tielens A, Velusamy T, Whittet D CB. Chemical evolution of protostellar matter. In: Mannings V, Boss AP, Russell SS, eds. Protostars and Planets IV.. Tucson: Univ. Arizona Press; 2000. PP. 29-39.
 57. Matsumoto T, Noguchi T, Miyake A, Igami Y, Matsumoto M, Yada T, Uesugi M, Yasutake M, Uesugi K, Takeuchi A, Yuzawa H, Ohigashi T, Araki T. Sodium carbonates on Ryugu as evidence of highly saline water in the outer Solar System. *Nature Astronomy*. 2024;8(12):1536-43. <https://doi.org/10.1038/s41550-024-02418-1>
 58. Miller SL. A production of amino acids under possible primitive Earth conditions. *Science*. 1953;117(5):528-9.
 59. Miller SL, Urey HC. Organic compounds synthesis on the primitive Earth. *Science*. 1959;130:245-51.
 60. Moody ERR, Álvarez-Carretero S, Mahendrarajah TA, Clark JW, Betts HC, Dombrowski N, Szánthó LL, Boyle R A, Daines S, Chen X, Lane N, Yang Z, Shields GA, Szöllösi GJ, Spang A, Pisani D, Williams TA, Lenton TM, Donoghue PCJ. The nature of the last universal common ancestor and its impact on the early Earth system. *Nat Ecol Evol*. 2024;8:1654-66. <https://doi.org/10.1038/s41559-024-02461-1>
 61. Mrnjavac N, Wimmer JLE, Brabender M, Schwander L, Martin WF. The Moon-Forming impact and the autotrophic origin of life, *ChemPlusChem*. 2023; 88, e202300270. <https://doi.org/10.1002/cplu.202300270>
 62. Nogal N, Sanz-Sánchez M, Vela-Gallego S, Ruiz-Mirazo K, de la Escosura A. The protometabolic nature of prebiotic chemistry. *Chem Soc Rev*. 2023;52:7359-88. <https://doi.org/10.1039/d3cs00594a>
 63. Ozima M. *Geohistory: Global Evolution of the Earth*. NY, Tokyo: Springer; 1987.
 64. Pollack JB, Hollenbach D, Beckwith SB, Simonelly DP. Composition and radiative properties of grains in molecular clouds and accretion disks. *Astrophys J*. 1994;421:615-39.
 65. Ronov AB. Probable changes in the composition of sea water during the course of geological time. *Sedimentology*. 1968;(10):25-43.
 66. Rubey WW. Geologic history of sea water: an attempt to state the problem. *Bull Geol Soc Am*. 1951;62:1111-48.
 67. Shoenberg R , Kamber BS, Collerson KD, Eugster O. New W-isotope evidence for rapid terrestrial accretion and very early coreformation. *Geochim Cosmochim Acta*. 2002;66(17):3151-60. DOI:10.1016/S0016-7037(02)00911-0
 68. Urey HC. *The Atmospheres of the Planets*. In: Flugge, ed. *Handbuch d. Physik*, 5. Berlin: Springer; 1949.



ПРАКТИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ИЗУЧЕНИЯ ИНДУЦИРОВАННОЙ УСТОЙЧИВОСТИ РАСТЕНИЙ К ФИТОФАГАМ

Т.Д. Черменская*, М.О. Петрова, Е.А. Степанычева

ФГБНУ «Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений», Санкт-Петербург, Россия

*Эл. почта: tchermenskaya@yandex.ru

Статья поступила в редакцию 23.10.25; принята к печати __12. 25

В обзоре обобщены зарубежные и отечественные, включая собственные, исследования по оценке проявлений индуцированного иммунитета растений. Рассмотрены подходы к изучению феномена индуцированной устойчивости растений с учетом межвидовых химических взаимодействий в биоценозах между представителями разных трофических уровней, участие и роль конкретных химических соединений в механизмах этих взаимодействий. Дана оценка возможностей использовать такие механизмы для разработки приемов и средств защиты сельскохозяйственных растений. Описаны методы изучения индуцированной устойчивости растений к фитофагам в условиях лабораторного и полевого эксперимента, способы воздействия на растения биотрофами (преимущественно фитофагами) и химическими веществами для активации ответных реакций. Уделено внимание критериям проявления исследуемых реакций, техническим возможностям изучения поведения членистоногих, даны обобщенные сведения оценки индуцированных реакций растений к фитофагам по биохимическим показателям. Без всестороннего изучения индуцированной устойчивости использование индукторов иммунитета в защите растений будет ограниченным. Разработка методов индуцированной защиты растений в качестве основы для создания и применения соединений, стимулирующих выработку растением биологически активных веществ с репеллентной, детеррентной, антифидантной активностями перспективна для снижения пестицидной нагрузки, сохранения биоразнообразия и рационального использования природных ресурсов.

Ключевые слова: индуцированный иммунитет, семиохемики, элиситоры, защитные белки

PRACTICAL ASPECTS OF STUDIES OF INDUCED RESISTANCE OF PLANTS TO PHYTOPHAGES

T.D. Chermenskaya*, M.O. Petrova, Ye.A. Stepanycheva

All-Russia Research Institute of Plant Protection, Saint Petersburg, Russia

*Email: tchermenskaya@yandex.ru

The review summarizes worldwide and domestic, including authors' own, studies on evaluating the manifestations of induced plant immunity. Approaches to studying this phenomenon are considered with account for the interspecies chemical interactions in biocenoses between representatives of different trophic levels and the contribution of specific chemical compounds to the mechanisms of these interactions. The possibilities to use such mechanisms for the development of means for protection of agricultural plants are evaluated. Methods of studying the induced resistance of plants to phytophages in laboratory and field experiments are described as well as the effects exerted on plants by biotrophs (mainly phytophages) and chemical substances resulting in response reactions. Attention is paid to the criteria of manifestation of the reactions under study and the technical possibilities of studying the behavior of pests. General information on evaluation of induced reactions of plants to phytophages by biochemical indicators is provided. The use of inducers of immunity for plant protection will be limited without a comprehensive study of induced resistance. The development of induced plant protection methods as a basis for devising and application of compounds that stimulate the production by plants of biologically active substances with repellent, deterrent, and antifeedant activities is promising for pesticide load reduction, biodiversity conservation, and natural resources management.

Keywords: induced plant immunity, semiochemicals, elicitors, protective proteins

Введение

Активное влияние человека на окружающую среду, в частности широкомасштабное применение пестицидов, приводит к нарушениям взаимодействия элементов биоценоза. Альтернативой современным

пестицидам могут быть препараты на основе аналогов семиохемиков – природных соединений, обладающих биорегуляторной активностью. Представителями одной из таких групп, наряду с феромонами, аттрактантами и репеллентами насекомых, стали индукторы

иммунитета растений, повышающие их устойчивость к биотическим стрессам благодаря индукции или активации механизмов индуцированного иммунитета.

Применение индукторов иммунитета растений может стать одним из ведущих приемов фитосанитарной оптимизации растениеводства. Однако для разработки общей стратегии такого рода необходимо дополнительное изучение взаимосвязи между конституциональной (врожденной) и индуцируемой биотическими факторами устойчивостью растений. Важно оценить ответные реакции фитофагов и фитопатогенов, одновременно присутствующих на обрабатываемом индукторами растении, степень пищевой специализации фитофагов, влияние иммуномодуляторов на фауну вредных и полезных членистоногих, обитающих в защищаемых агробиоценозах.

Необходимой при изучении индуцированной устойчивости растений к фитофагам является оценка влияния защитных реакций растения на целевые объекты. Это, прежде всего, оценка поведения консументов как первого (фитофаги), так и второго порядка (энтомофаги), особенностей их поисковой деятельности при пищевом поведении, а также показателей их жизнедеятельности (жизнеспособность, плодовитость, рост, темпы развития, демографический состав популяции). В исследованиях индуцированной устойчивости растений к фитофагам важно оценивать ее влияние на рост, развитие и продуктивность защищаемой культуры.

Онтогенетическая модификация конституциональных свойств растений в ответ на повреждающее действие различных факторов составляет индуцирован-

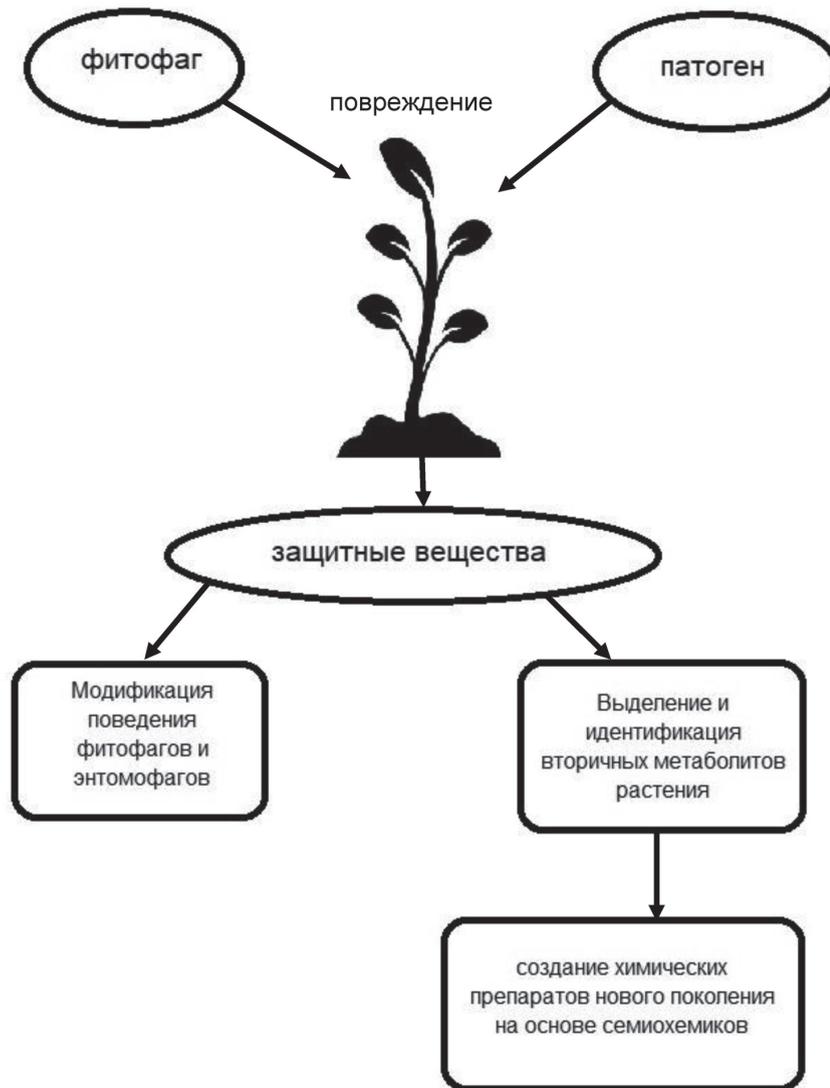


Рис. 1. Схема возникновения и практического применения индуцированной устойчивости растений.

ный иммунитет. Защитные реакции растения могут выражаться в ряде морфологических и биохимических изменений. Первые включают утолщение кутикулы, изменения в количественном и качественном составе трихом на листовых поверхностях, появление железистых образований и галлов. Вторые – усиление синтеза растением различных защитных ферментов и вторичных метаболитов, снижающих жизнеспособность и биотический потенциал вредителя или синтез летучих соединений с аттрактантной или репеллентной активностью не только по отношению к фитофагам, но и консументам второго порядка [32, 42, 48].

Ведущая роль в формировании ответных реакций растений принадлежит элиситорам – веществам с сигнальными функциями, запускающим химические реакции, в результате которых синтезируются защитные соединения [8]. Элиситорной активностью обладают некоторые компоненты секретов слюнных желез, секреты, выделяемые при откладке яиц, и другие продукты жизнедеятельности растительноядных насекомых [44].

При повреждениях растений вредителями с грызущим или колюще-сосущим ротовым аппаратом в растительных тканях активизируются биохимические реакции, преимущественно связанные с синтезом жасмоновой кислоты и этилена [41, 54]. Флэмососущие насекомые вызывают у повреждаемого растения защитные химические реакции, связанные с синтезом салициловой кислоты и ее производных [4].

Особенностью ответной реакции растений на повреждение фитофагами является высокая степень ее видоспецифичности, которая зависит от систематической принадлежности как вредителя, так и растения, морфофизиологического состояния растения и степени и характера его повреждения фитофагами. Свообразие ответа растения может выражаться одновременно в его защитном характере по отношению к одним организмам и восприимчивостью к другим. Показано, что индуцирование устойчивости растений к фитопатогенам может сделать растение восприимчивым для фитофагов. Так например, обработка иммуномодуляторами на основе хитозана, повышающими устойчивость растений к патогенам [15], приводила к увеличению привлекательности этих растений для трипса и оранжерейной белокрылки [21, 25]. Аналогичные эффекты наблюдались при использовании препаратов Иммуноцитопит и Циркон [7, 18]. А обработка растений томата бензотиадиазолом, усиливающая защиту от микромицета *Botrytis cinerea*, снижала устойчивость растений к свекловичной совке *Spodoptera exigua* и стимулировала развитие кукурузной совки *Helicoverpa zea* на опытных растениях [75, 79]. Кроме того, диаметрально противоположные ответные реакции растений могут проявляться как при повреждении одним видом фитофага разных видов растений, так и одного и того же вида

растения, но разными видами членистоногих. Пищевая специализация вредителя существенно влияет на характер индуцированных реакций растения, а также на специфические особенности консортных взаимоотношений в системах «фитофаг-растение-фитофаг» и «фитофаг-растение-энтомофаг» [58].

Феномен индуцированной устойчивости растений схематически представлен на рис. 1.

Несмотря на уже имеющееся огромное количество публикаций по данной проблематике, единство в методах оценки индуцированных реакций отсутствует.

Цель данного обзора – проанализировать литературу, относящуюся к методам исследования и проявления индуцированной устойчивости растений к фитофагам, для дальнейшего практического применения в защите растений.

Лабораторные исследования – первый этап изучения индуцированной устойчивости

Лабораторные исследования, проводимые в строго контролируемых условиях, дают возможность оценить пригодность растения, первично поврежденного биотрофами или обработанного элиситорами, для роста и развития фитофагов. Выбор методики постановки лабораторного эксперимента зависит от цели, а также от биологических особенностей растения и фитофага.

Используемые растения выращивают в оптимальных для данной культуры условиях температуры, влажности и освещенности, так как только физиологически здоровое растение вырабатывает защитные барьеры в ответ на повреждение. Растительный материал должен быть выравнен по морфофизиологическому состоянию.

Важным требованием при выращивании опытных и контрольных растений является их пространственная изоляция, предотвращающая их досрочное заселение фитофагами. Поврежденные вредителями или обработанные индукторами растения могут оказывать влияние на произрастающие рядом (интактные растения). Это влияние обусловлено выделением летучих органических соединений, которые индуцируют в растениях биохимические реакции с определенной биологической активностью [84, 95-97].

Механические повреждения растений могут повлиять на характер изучаемых ответных реакций, поэтому результаты исследований, проведенных со срезанными листьями или высечками из листовых пластинок необходимо проверять в дальнейшем на вегетирующих растениях. При работе с вегетирующими растениями нередко требуется изолировать часть растения (лист, побег) с помощью полиэтиленовых экранов или садков, что предотвращает перемещение фитофагов с нижних ярусов, что позволяет оценить

ответные реакции растения (например состав летучих компонентов или экстрагированных веществ) по верхним листьям (системное проявление защитных реакций). Аналогичный подход используют при работе с иммуномодуляторами.

При использовании фитофагов в качестве индукторов ответных реакций характер и направленность активируемых биохимических процессов зависит от систематического положения фитофага, стадии онтогенеза, строения ротового аппарата, типа и характера питания, пищевой специализации и других его особенностей [52, 83, 90]. Численность особей фитофагов на единицу листовой поверхности (нагрузка) подбирают экспериментально, так как она и степень повреждения растения определяют характер и интенсивность ответных реакций растения. Фитофаги должны быть выровнены по возрасту и соотношению полов. Кроме того, перед экспериментом необходимо выдержать их на «голодной диете» 1 час, чтобы простимулировать их к поиску кормового растения и его заселению. Как правило, фитофагов выпускают на растения в фазе семядольных листьев. Через определенное время, после нанесения повреждений фитофагов удаляют, а растения выращивают до двух настоящих листьев. После этого проводят тестирование на появление защитных реакций [20, 24].

В экспериментах по изучению системной индуцированной устойчивости с предоставлением насекомым возможности выбора субстрата для питания и развития потомства на растениях удаляют ранее поврежденные листья. Данный прием необходим для исключения возможного влияния следовых феромонов (или следов жизнедеятельности) на последующий выбор. На контрольных растениях листья аналогичного яруса также удаляют.

Длительность экспозиции после удаления вредителя, нанесшего повреждения, с поверхности растения для выработки индуцированных химических реакций зависит от индивидуальных особенностей тест-объектов.

При использовании нелетающих объектов в качестве индукторов заселение осуществляют вручную, а крылатых насекомых в равном количестве выпускают в изолированные садки с растениями.

При использовании фитопатогенов в качестве индукторов растения обрабатывают суспензией препарата с необходимым титром [20]. В ряде случаев, для лучшего проникновения инфекции поверхность листьев перед обработкой подвергают механическому воздействию. В качестве контроля служат растения, необработанные патогеном.

Концентрация рабочего раствора иммуномодуляторов существенно влияет на ответные реакции обрабатываемого растения, что необходимо учитывать при их использовании [14, 26, 29].

Также нельзя забывать, что принудительное индуцирование иммунных реакций у растения может негативно сказываться на его жизнеспособности [37, 40, 87, 91]. Способ обработки иммуномодуляторами также влияет на ответную реакцию растения и, соответственно, на жизнедеятельность фитофагов, присутствующих на нем. Чаще всего вегетирующие растения подвергают обработке в разные фазы онтогенеза [5, 20, 38].

Одним из проявлений индуцированной устойчивости растения к фитофагам является изменение их поведения при выборе кормового растения или субстрата для откладки яиц [32, 62]. При изучении поведения необходимо обращать внимание на дистантную и тактильную ориентации. При проведении лабораторных экспериментов важно исключить влияние положительного фототаксиса и обеспечить оптимальные условия содержания и развития тест-объектов.

Для изучения поведения насекомых и клещей используют электроантеннографию, ольфактометрию, а также электропенетрографию.

Метод электроантеннографии, совмещенной с газовой хроматографией, позволяет определить на какие компоненты летучей смеси веществ, выделяемых растением, реагирует вредитель [92].

Применение ольфактометров позволяет исследовать реакции тест-объекта на летучие соединения, нанесенные на диспенсор или выделяемые растением. В зависимости от конструкции ольфактометра, оценивают контактную или безконтактную реакцию членистоногих. При выборе модели, конструкции и материала, из которого изготовлен ольфактометр, учитывают морфологические и поведенческие особенности тест-объекта. Выделяют две группы ольфактометров – с использованием движущегося воздуха и в условиях неподвижного воздуха.

Ольфакторную реакцию тест-объектов оценивают по индексу агрегации (ИА, %), который рассчитывают по формуле:

$$ИА = \frac{O - K}{O + K} \times 100,$$

где: O – число особей в опытной зоне; K – число особей, находящихся в контрольной зоне.

Положительный знак результата указывает на attractive (привлекательное) действие вещества, отрицательный – на repellentное (отпугивающее) действие.

Электропенетрограф позволяет быстро подтвердить факт питания сосущих насекомых на растениях, осуществляя мониторинг в режиме реального времени. Принцип действия заключается в том, что насекомое и растение становятся частью электрической цепи, которая замыкается, когда ротовые части насекомого проникают в растение [93].

Для оценки свободного выбора летающими насекомыми используют различные виды садков. В садки размещают опытные и контрольные растения (или части растений) и выпускают определенное количество тестируемых насекомых [2, 14]. Размеры садка должны быть достаточными, чтобы исключить перемешивание запахов. Через определенное время, в зависимости от поставленных задач эксперимента, проводят учет распределения насекомых между вариантами.

О влиянии индуцированных реакций растений на поведение фитофагов и их физиологическую активность можно судить по таким показателям как выживаемость, плодовитость, динамика накопления массы тела, темпы роста и развития, соотношение полов в популяции, а также степень повреждения растения [1].

На основании полученных данных могут быть рассчитаны такие показатели.

1. Жизнеспособность тест-объектов

Смертность особей с учетом контроля (М), %

$$M = \frac{M_{\text{оп}} - M_{\text{к}}}{100 - M_{\text{к}}} \times 100,$$

где: $M_{\text{оп}}$ – число погибших особей в опыте, %; $M_{\text{к}}$ – число погибших особей в контроле, %.

$$M = \left(1 - \frac{X_{\text{оп}}}{X_{\text{к}}}\right) \times 100,$$

где: $X_{\text{оп}}$ – численность/процент живых особей в опыте после обработки; $X_{\text{к}}$ – численность/процент живых особей в контроле.

2. Выбор растений для питания и развития потомства

Индекс репеллентности (ИР), % [19]

$$ИР = \frac{K - O}{K + O} \times 100,$$

где: K – количество особей в контроле; O – количество особей в опыте.

Ингибирование яйцекладки (ИЯ), % [33]

$$ИЯ = \left(1 - \frac{O}{K}\right) \times 100,$$

где: O – количество яиц в опыте; K – количество яиц в контроле.

Индекс детеррентности (ИД), % [65]

$$ИД = \frac{K - O}{K + O} \times 100,$$

где: K – количество отложенных яиц в контроле; O – количество отложенных яиц в опыте.

Индекс стерилизации (ИС), %

$$ИС = 100 - \left(\frac{O}{K} \times 100\right),$$

где: O – среднее количество отродившихся личинок на 1 самку в опыте; K – среднее количество отродившихся личинок на 1 самку в контроле.

Индекс ингибирования питания (ИИП), %

$$ИИП = \frac{P_{\text{к}} - P_{\text{о}}}{P_{\text{к}} + P_{\text{о}}} \times 100,$$

где: $P_{\text{к}}$ – поврежденная площадь листа в контроле; $P_{\text{о}}$ – поврежденная площадь листа в опыте.

Снижение потребления пищи (СП), %

$$СП = 100 - \left(\frac{P_{\text{о}}}{P_{\text{к}}} \times 100\right),$$

Поврежденную площадь листа выражают в процентах отношения поврежденной части к неповрежденной.

Снижение численности потомства (СЧП), %

$$СЧП = \frac{K - O}{K} \times 100,$$

где: K – количество яиц (личинок) в контроле; O – количество яиц (личинок) в опыте.

При работе с крупными фитофагами одним из показателей влияния индуцированных защитных реакций растений на вредителей может служить масса особей до и после эксперимента.

На основе данных показателей рассчитывают относительный рост фитофага по формуле:

Относительная скорость роста (ОСР), мг/день

$$ОСР = \frac{M_{\text{ф}} - M_{\text{исх}}}{N} \times 100,$$

где: $M_{\text{ф}}$ – конечный вес гусениц; $M_{\text{исх}}$ – начальный вес гусениц; N – число дней.

При учете площади поврежденной фитофагами поверхности рассчитывают коэффициент общего развития (роста) (КОР) фитофага:

$$КОР = \frac{M_{\text{ф}} - M_{\text{исх}}}{S} \times 100,$$

где: $M_{\text{ф}}$ – конечный вес фитофага; $M_{\text{исх}}$ – исходный вес фитофага; S – площадь съеденной поверхности.

Исследование индуцированной устойчивости в природных условиях

Полевые испытания – завершающий этап работы по изучению индуцированных защитных реакций растений к фитофагам, позволяющие проводить оценку прямого и опосредованного (через энтомофагов) влияния обработанных растений на фитофагов [12, 36]. В полевых исследованиях оценивают эффективность препаратов при их воздействии на природные популяции вредителей в различных экологических условиях [49], определяют нормы расхода и продолжительность действия препарата в разные периоды развития вредителя, а также оптимальные сроки их применения [69].

В качестве индукторов используют синтетические иммуномодуляторы (Эпин, Циркон, Альбит, Рибавэкстра, Цитодеф и другие). В России для практического применения зарегистрировано более 30 препаратов на основе таких природных и синтетических веществ, как поли-бета-гидроксимасляная, арахидоновая, янтарная, L-глутаминовая, параоксисбензойная, три-терпеновая, гиббереллиновая и ортокрезоксиуксусная кислоты, хитозан, 24-эпибрассинолид, L-аланин, триаконтанол, дигидрокверцетин, проантоцианидин, пара-нитрофенолят натрия и другие [3].

При использовании садков (как изоляторов) в поле для индукции применимы как синтетические элиситоры, так и фитофаги.

Эффективности дозировок и продолжительность действия препаратов определяют в садковых экспериментах, а оптимальные сроки обработки устанавливают в мелкоделяночном и крупноделяночном опыте [89].

На стадии планирования полевой оценки индуцированной устойчивости необходимо подобрать участки, определить рабочие концентрации иммуномодуляторов, метод обработки опытных площадей, экспозицию и контролируемые показатели.

При выборе рабочего участка необходимо иметь представление об агроценозе в целом. Полевые эксперименты закладываются на участках с максимально равными почвенными условиями, состоянием растений, плотностью и возрастным составом вредителей.

При выборе рабочего участка необходимо иметь представление об агроценозе в целом. Полевые эксперименты закладываются на участках с максимально равными почвенными условиями, состоянием растений, плотностью и возрастным составом вредителей.

В качестве исходной концентрации иммуномодуляторов принимают ту, которая была эффективна в лабораторных экспериментах. В дальнейшем изучают реакцию насекомых на растения, обрабатываемые сериями дозировок (концентраций) – от минимальной до максимальной. Наиболее целесообразен метод подготовки концентраций с употреблением последовательной схемы разведения с использованием постоянного коэффициента [17, 75, 79].

Садковые эксперименты проводят в конкретной экологической обстановке. Возможны два варианта проведения садкового эксперимента. В первом варианте подбирают близко стоящие модельные растения, которые обрабатывают препаратом, изолируют садками, и затем внутрь садка выпускают насекомых. Данный метод позволяет варьировать временные интервалы между обработкой и выпуском насекомых, чтобы установить продолжительность действия препарата. Во втором варианте, на растения, изолированные в садках, выпускают насекомых и затем проводят обработку. В этом случае препарат попадает непосредственно на покровы насекомых, что приближает условия обработки к производственным. В работе используются вырванные по возрасту особи из лабораторной популяции или отобранные в природе. Размеры садков зависят от видовых особенностей вредителя.

Мелкоделяночные эксперименты позволяют проводить сравнительную оценку влияния обработок растений на видовой состав и динамику численности вредной и полезной энтомофауны на основных этапах развития защищаемой культуры.

Перед обработками проводят мониторинг численности и возрастного состава популяции вредителей.

При работе с гетерогенными популяциями поливольгинных (дающих несколько поколений в год) видов, оптимальные сроки обработки подбираются опытным путем [16].

Защитный эффект от применения иммуномодуляторов проявляется не сразу, а через некоторый промежуток времени и зависит от природы индуктора устойчивости, его количества и от особенностей самого растения. Продолжительность действия после проникновения индуктора в растение составляет от двух недель до двух месяцев. Завершать эксперименты необходимо в период уборки урожая с полным анализом качества и количества получаемой продукции.

При оценке результатов полевых и производственных испытаний необходимо учитывать влияние индукторов устойчивости как на целевые, так и на нецелевые объекты, на общую экологическую обстановку, а также – на обрабатываемое растение.

При проведении крупноделяночных экспериментов необходимо проследить динамику численности вредителя на обработанных и контрольных участках. Учеты численности вредителя можно проводить при помощи различного типа ловушек [13, 24, 99] или методами, рекомендованными для конкретного вида фитофага. Критерием эффективности при этом является показатель снижения плотности популяции вредителя в опыте по отношению к контролю [85].

Результаты исследований индуцированной устойчивости растений дают возможность управлять численностью вредителей опираясь на ответные защитные реакции растений (табл. 1).

Ответными реакциями растений на внешние воздействия являются биохимические изменения. Детальное изучение которых дает возможность определить индуцируемые летучие соединения, влияющие на поведенческие реакции членистоногих; определить защитные вещества, отвечающие за устойчивость растений к фитофагам и влияющие на их демографические показатели, а также найти вещества, ответственные за запуск химических реакций, обеспечивающих защитное действие.

Индуцированные летучие соединения представляют собой источник информации, благодаря которому фитофаги определяют возможность использования данного растения как пригодного для питания и развития потомства [1].

После повреждения растение выделяет комплекс летучих соединений, включающий (Z)-3-гексеналь, (Z)-

Ответные реакции растений на воздействие индукторов

Культура	Индуктор (фитофаг, патоген, препарат)	Эффект	Ссылки
Томат <i>Solanum lycopersicum</i> L.	Оранжевая белокрылка <i>Trialeurodes vaporariorum</i> Westw.	Репеллентное действие на особей этого же вида.	[34]
	Калифорнийский трипс <i>Frankliniella occidentalis</i> Perg.	Репеллентное действие и снижение численности дочернего поколения при вторичном заселении.	[22]
	Паутинный клещ <i>Tetranychus urticae</i> Koch	Активация генов, ответственных, как за жасмонат-, так и салицилат- и этилен-зависимые пути формирования иммунного ответа растения.	[46]
	Белокрылка <i>Bemisia argentifolii</i> Bellows & Perring	Снижение заселения растений особями этого же вида, снижение выживаемости и времени развития для фитофагов.	[59]
	Американская кукурузная совка <i>Helicoverpa zea</i> Boddie	Повышение уровня летучих соединений, замедление роста личинок.	[67]
	Табачная белокрылка <i>Bemisia tabaci</i> Genn.	Привлечение энтомофагов.	[82]
	<i>Pseudomonas syringae</i> pv. <i>tomato</i> (10 ⁵ спор на мл ⁻¹)	Снижение пригодности растения для питания фитофагов.	[75]
	Жасмоновая кислота	Снижение плодовитости фитофагов, снижение активности и плодовитости хищных клещей.	[30]
	Жасмоновая кислота Салициловая кислота	Снижение численности фитофагов и энтомофагов и замедление развития.	[77-79]
		Снижение численности фитофагов.	[77]
	Этиловый эфир арахидоновой кислоты («Иммуноцитифит»)	Повышение аттрактивности растений для фитофагов (системное действие).	[18]
Гидроксикоричные кислоты («Циркон»)	Репеллетно-аттрактивное действие в зависимости от вида насекомого (системное действие).	[18]	
Огурец <i>Cucumis sativus</i> L.	Калифорнийский трипс <i>Frankliniella occidentalis</i>	Репеллентное действие на фитофагов при вторичном заселении. Снижение численности потомства при вторичном заселении. Привлечение энтомофага.	[4]
	Оранжевая белокрылка <i>Trialeurodes vaporariorum</i>	Репеллентное действие на фитофагов при вторичном заселении.	[4, 6]
	Паутинный клещ <i>Tetranychus urticae</i>	Репеллентное действие и снижение численности дочернего поколения при вторичном заселении.	[4, 6]
	Табачная белокрылка <i>Bemisia tabaci</i>	Привлечение энтомофага.	[82]
	Этиловый эфир арахидоновой кислоты («Иммуноцитифит»)	Снижение аттрактивности растений и снижение численности дочернего поколения вредителей.	[5]
	Гидроксикоричные кислоты («Циркон»)	Репеллетное действие на фитофагов и снижение численности их дочернего поколения (системное действие).	[7]

3-гексенол, (Z)-3-гексенил ацетат и некоторые другие соединения. В большинстве случаев индуцированные соединения относятся к ациклическим терпеноидам – (E)-бета-оцимен, (E)-бета-фарнезен, (E,E)-альфа-фарнезен, линалоол, (E)-4,8-диметил-1,3,7-нонатриен и (E,E)-4,8,12-триметил-1,3,7,11-тридекатетраен (рис. 2). Эти соединения присутствуют как в локальном, так и в системном ответе растения на повреждения. Существуют различия в составе метаболитов, продуцируемых в ответ на повреждение, которые определяются видом растения и фитофага. Качественный

и количественный состав механически индуцированных летучих соединений не идентичен таковому при повреждении фитофагами [71].

Главными компонентами действующих механизмов защиты растений являются вещества белковой природы (PR-белки, липид-переносящие белки (ЛТБ) и растительные дефензины [23].

Основной путь метаболизма в растительных клетках при повреждении их фитофагами – октадеканойдный, при котором гидролитическое окисление жирных кислот приводит к синтезу жасмоновой кислоты,

продукции этилена, а также 18-аминокислотного полипептида – системина и других веществ, вызывающих активацию ряда генов, ответственных за синтез ингибиторов протеиназ [2, 11].

Одним из новых эффективных, высокоспецифичных и безопасных для человека и среды подходов для контроля численности вредных членистоногих является использование механизма РНК-интерференции – природного механизма, защищающего геном от вторжения чужеродных нуклеиновых кислот, избирательно подавляя экспрессию определенных генов вредного организма, что приводит к нарушению его развития или гибели [10].

Для выделения из растений летучих соединений, влияющих на поведенческие реакции фитофагов и эн-

томофагов, используют перегонку с водяным паром, экстракцию и адсорбцию [45]. Адсорбция позволяет накапливать летучие вещества пока они продуцируются и эмитируются растением в течение времени экспозиции.

Перегонку с водяным паром применяют для выделения эфирных масел растений. В эфирных маслах преобладают монотерпены, сесквитерпены и их производные. Эфирные масла в вегетативных органах поврежденных и неповрежденных растений собирают из свежего растительного материала [94].

Экстракцию используют при изучении как локальной, так и системной индукции. В первом случае проводят экстракцию из непосредственно поврежденных или обработанных элиситорами частей опытных ра-

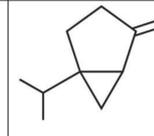
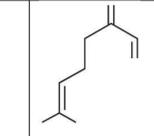
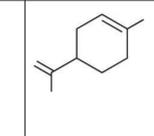
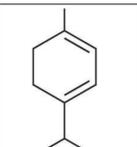
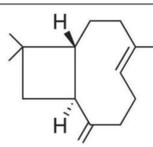
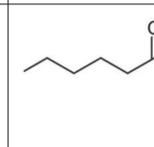
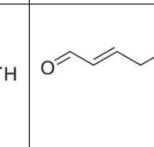
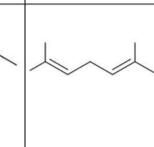
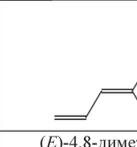
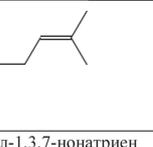
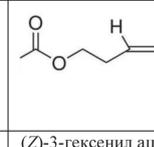
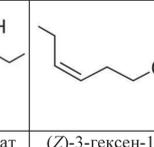
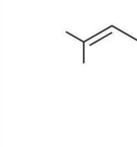
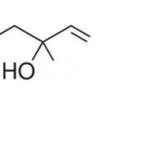
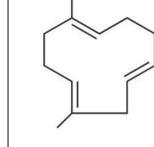
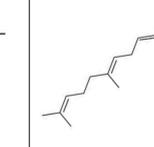
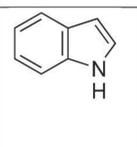
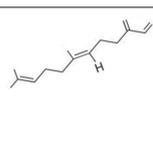
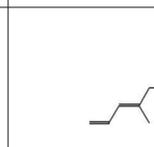
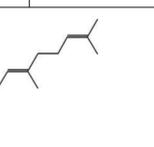
				
α-пинен	(+/-)-камфен	сабинен	мирцен	лимонен
				
α-терпинен	β-кариофиллен	гексаналь	(E)-2-гексеналь	(E)-β-оцимен
				
(E)-4,8-диметил-1,3,7-нонатриен	(Z)-3-гексенил ацетат	(Z)-3-гексен-1-ол	гексил ацетат	
				
линалоол	α-гумулен	(E,E)-α-фарнезен	метилсалицилат	
				
индол	(E)-β-фарнезен	(E,E)-4,8,12-триметил-1,3,7,11-тридекатетраен	(E)-неролидол	

Рис. 2. Соединения, наиболее часто продуцируемые растениями в ответ на действие абиотических и биотических факторов

стений и соответствующих элементов контрольных (неповрежденные или необработанные). Во втором – из неповрежденных частей поврежденных или обработанных растений и соответствующих частей контрольных [22].

Выбор метода количественного анализа диктуется поставленной задачей. Для идентификации и количественного определения вторичных метаболитов используют газовую (ГХ) и жидкостную хроматографию возможно в сочетании с масс-спектрометрическим детектированием (ГХ-МС; ВЭЖХ-МС) [20, 50, 68, 74].

Суть адсорбирующего метода состоит в сборе летучих соединений из воздушного пространства вокруг растения и концентрации их на адсорбент [80]. Этот метод не деструктивен и может использоваться на живых растениях в лаборатории или в поле [66]. Адсорбированные компоненты запаха термически десорбируются или элюируются органическим растворителем и вводятся в ГХ или ГХ-МС систему для разделения и анализа [57]. В дополнение к ГХ-МС можно использовать ИК- и ЯМР- спектрометрию, чтобы подтвердить идентичность определенных соединений.

В современной практике используются несколько видов адсорбентов для сбора летучих соединений – картриджи CN и NH₂, Chromosorb P и W, Sep-Pak C₁₈, Porapak Q, Tenax TA, Super Q, ХАД [55, 70]. Перед сбором летучих соединений требуется тщательная подготовка материалов и оборудования. Также необходимо помнить об экспозиции в несколько часов, чтобы дать растению возможность начать выработку защитных веществ [56].

При изучении локальной индукции неповрежденные, поврежденные и обработанные органы растения помещают в изолированные боксы, при системной индукции – неповрежденные части поврежденных или обработанных элиситорами растений изолируют и подвергают обработке воздухом [43, 46, 72].

Для выделения вторичных метаболитов из растений применяют экстракцию либо всех компонентов с последующим разделением экстракта на индивидуальные соединения, либо экстракцию конкретных веществ или классов [11]. При дальнейшем фракционировании используют различные варианты хроматографических и электрофоретических методов, а также метод противоточного распределения [53].

Основными биохимическими показателями индуцированного иммунитета растений является увеличение активности оксидативных ферментов – феноксидазы, пероксидазы, липоксигеназы, фенилаланин-аммонийлиаза и гидропероксидлиаза, а также ингибиторов протеаз и α -амилаз [8].

В настоящее время есть много подробно описанных методик определения указанных выше ферментов в растениях (табл. 2).

Табл. 2.

Определение биохимических показателей индуцированного иммунитета растений

Показатель	Ссылка
Ингибиторы протеаз	[8, 12, 28, 60, 64, 86]
Ингибиторы α -амилаз	[27, 35, 73]
Липоксигеназа	[51, 75, 79]
Пероксидазы	[39, 75, 79, 88, 98]
Полифенолоксидаза	[47, 60, 75, 79]
Фенилаланин-аммонийлиаза	[47, 51]
Гидропероксидлиаза	[47, 63]
Каталаза	[39, 51, 98]
Хитиназа	[61, 88]
РНК	[10, 31, 76, 81]

Наиболее глубоким подходом к изучению индуцированной устойчивости растений к фитофагам является использование методов молекулярной биологии, которая позволяет понять, как растения активируют свои защитные механизмы после нападения насекомых, распознавая сигналы, экспрессируя гены белков-эффекторов (PR-белки, ингибиторы протеаз), создавая токсины (алкалоиды) и физические барьеры, а также роль гормональной регуляции, что позволяет развивать индуцированную системную устойчивость и защиту для создания устойчивых сортов [8].

С практической точки зрения, получаемые сведения можно использовать для создания синтетических препаратов на основе веществ, повышающих сопротивляемость растения фитофагам, в том числе элиситоров, вызывающих эмиссию летучих веществ, репеллентных для фитофагов или аттрактивных для энтомофагов, усилителей эффективности биологической защиты, а также химических препаратов нового поколения на основе семиохемиков, продуцируемых растениями, обладающих не биоцидной, а сигнально-информационной активностью.

Заключение

Представленный обзор может помочь исследователям оптимизировать по времени, трудозатратам и целесообразности выбор подходящих методик для получения корректных результатов при изучении индуцированного иммунитета растений к фитофагам с целью мобилизации природных механизмов устойчивости растений для грамотного управления фитосанитарным состоянием агроэкосистем. Получение сведений о влиянии фитофагов на их кормовую базу создает возможность спрогнозировать численность вредителей и определить уровень вредоносности с дальнейшей оптимизацией защитных мероприятий, сокращающей пестицидную нагрузку на растения. Изучение летучих соединений растений станет перспективным для создания новых, экологически малоопасных средств защиты растений на основе природных соединений с элиситорной активностью для индукции защитных реакций.

Литература

Список русскоязычной литературы

1. Буров ВН, Петрова МО, Селицкая ОГ, Степаньчева ЕА, Черменская ТД, Шамшев ИВ. Индуцированная устойчивость растений к фитофагам. М.: КМК; 2012.
2. Буров ВН, Петрова МО, Черменская ТД. К вопросу об ольфакторной ориентации оранжевой белокрылки *Trialeurodes vaporariorum* (Homoptera: Aleyrodidae). Энтомологический обзор. 2001;80(2):288-93.
3. Илларионов АИ, Деркач АА. Иммунологический метод защиты растений: современное состояние и перспективы его практического использования. Вестн Воронежского государственного аграрного ун-та. 2022;15(3)(74):65-78. DOI: 10.53914/issn2071-2243_2022_3_65
4. Кириллова ОС. Семиохимические взаимодействия и индуцированные защитные реакции в растениях огурца при повреждении фитофагами. Дисс. ... канд. биол. наук. Санкт-Петербург: ФГБНУ ВИЗР; 2015.
5. Кириллова ОС. Особенности действия Иммуноцитифита на западного цветочного трипса при обработке огурца посевного. Вестн защиты растений. 2016;3(89):81-2.
6. Кириллова ОС, Раздобурдин ВА. Особенности внутри- и межвидовых взаимодействий оранжевой белокрылки *Trialeurodes vaporariorum* и обыкновенного паутинного клеща *Tetranychus urticae* на огурце. Вестн защиты растений. 2020;103(4):241–6. DOI: 10.31993/2308-6459-2020-103-4-14258
7. Кириллова ОС, Селицкая ОГ. Циркон как иммуномодулятор устойчивости огурца к фитофагам. Вестн защиты растений. 2015;1(83):58–62.
8. Конарев АВ. Молекулярные аспекты иммунитета растений и их коэволюции с насекомыми. Биосфера. 2017;9(1):79-99. DOI: 10.24855/biosfera.v9i1.325
9. Конарев АВ. Пищеварительные гидролазы хлебных клопов: Свойства, значение и возможные пути ограничения их активности. Вестн защиты растений. 2020;103(2):65-86. DOI: 10.31993/2308-6459-2020-103-2-13279
10. Конарев АВ. РНК-интерференция в изучении функций генов у тлей и других полужесткокрылых и борьбе с их вредными представителями. Вестн защиты растений. 2023;106(1):26-48. DOI: 10.31993/2308-6459-2023-106-1-15625
11. Кунгурцева ОВ, Черменская ТД, Чакаева АШ. Фунгицидная активность экстрактов растений флоры Кыргызстана. Микол фитопатол. 2018;52(4):291-98. DOI: 10.1134/S0026364818040074
12. Марданшин ИС, Шпирная ИА, Пусенкова ЛИ. Перспектива использования ингибиторного барьера в селекции картофеля на устойчивость к колорадскому жуку. Аграр вестн Урала. 2022;02(217):2-11. DOI: 10.32417/1997-4868-2022-217-02-2-11
13. Овсянникова ЕИ, Гричанов ИЯ, Крохалёв РС, Николаева ЗВ, Крюкова АВ, Вендило НВ. Комплекс плодоядок в садовых агроценозах Северо-Запада России. Аграр науч журн. 2024;10:47-59. DOI: 10.28983/asj.y2024i10pp47-59
14. Петрова МО, Черменская ТД, Лепп НВ. Индуцированная устойчивость растений баклажана к оранжевой белокрылке *Trialeurodes vaporariorum* Westw. Известия СПбГАУ. 2015;39:83-7.
15. Поликсенова ВД. Индуцированная устойчивость растений к патогенам и абиотическим стрессовым факторам (на примере томата). Вестн БГУ. Сер. 2. 2009;1:48-60.
16. Раздобурдин ВА, Кириллова ОС, Козлова ЕГ. Взаимодействие в системе огурец – паутинный клещ *Tetranychus urticae* Koch (Acarina, Tetranychidae) – клещеядная галлица *Feltiella luboviae* Fedotova et Kozlova (Diptera, Cecidomyiidae) на фоне применения этиларахидоната. Энтомологический обзор. 2022;101(3):533-44. DOI: 10.31857/s0367144522030042
17. Рябчинская ТА, Зимина ТВ, Бобрешова ИЮ. Новый полифункциональный биологический препарат для повышения продуктивности и комплексной устойчивости картофеля к биотическим стрессам. Агробиология. 2020;5:17-25. DOI: 10.31857/S0002188120050129
18. Степаньчева ЕА, Петрова МО, Черменская ТД. Влияние иммуномодуляторов на поведение и развитие фитофагов. В кн.: Материалы VII международной научно-практической конференции «Агротехнический метод защиты растений от вредных организмов». Краснодар; 2015. С. 278-81.
19. Степаньчева ЕА, Петрова МО, Черменская ТД. Биологическая активность эфирного масла *Litsea cubeba* и цитраля в отношении паутинного клеща *Tetranychus urticae* Koch (Acari: Tetranychidae). Энтомологический обзор. 2023;102(2):260-9. DOI: 10.31857/S0367144523020065
20. Степаньчева ЕА, Петрова МО, Щеникова АВ, Черменская ТД. Семиохимические взаимодействия между фитофагами и фитопатогеном *Pseudomonas syringae* pv. *tomato* на томатах

- Solanum lycopersicum* L. С-х биол. 2016;51(5):731-38. DOI: 10.15389/agrobiology.2016.5.731rus
21. Степанычева ЕА, Черменская ТД, Петрова МО, Щеникова АВ. Влияние иммуномодуляторов на устойчивость растений томата к вредителям защищенного грунта. В кн.: Материалы Всероссийской научно-практической конференции «Индукцированный иммунитет сельскохозяйственных культур – важное направление в защите растений». Большие Вяземы, Московская область, 15-16 ноября 2006 г. Большие Вяземы - Санкт-Петербург; 2006. С. 42-4.
 22. Степанычева ЕА, Черменская ТД, Петрова МО, Щеникова АВ, Буров ВН, Савельева ЕИ. Влияние насекомых-фитофагов с различным типом питания на индуцированную устойчивость растений томата. Евраз энтомол журн. 2007;6(1):19-24.
 23. Финкина ЕИ, Мельникова ДН, Богданов ИВ, Овчинникова ТВ. Белки системы врожденного иммунитета растений, осуществляющие транспорт липидов: структура, функции и практическое применение. Acta Natur (русскаяязычная версия). 2016;2(29):53-69.
 24. Фролов АН, Грушевая ИВ, Конончук АГ. Современные типы ловушек для мониторинга чешуекрылых на примере кукурузного мотылька. СПб: Научное издание; 2021.
 25. Юрченко ОС, Селицкая ОГ, Буров ВН, Тютюрев СЛ. Влияние обработок всходов огурца хитозансодержащими индукторами болезнестойкости на ольфакторные реакции калифорнийского трипса *Frankliniella occidentalis* (Pergande) (Thysanoptera: Thripidae) и хищного клопа *Orius laevigatus* (Fieber) (Heteroptera: Anthocoridae). Энтомол обозрение. 2004;83(4):808–15.
 5. Kirillova OS. [Impact characteristics of Immunocitofit to western flower thrips (*Frankliniella occidentalis*)]. Vestnik Zashchiti Rasteniy. 2016;3(89):81-2. (In Russ.)
 6. Kirillova OS, Razdoburdin VA. [Features of con-specific and heterospecific interactions of greenhouse whitefly *Trialeurodes vaporariorum* and spider mite *Tetranychus urticae*]. Vestnik Zashchiti Rasteniy. 2020;103(4):241-6. (In Russ.) DOI: 10.31993/2308-6459-2020-103-4-14258
 7. Kirillova OS, Selytskaya OG. [Zircon as an immunomodulator of cucumber resistance to phytophages]. Vestnik Zashchiti Rasteniy. 2015;1(83):58-62. (In Russ.)
 8. Konarev AV. [Molecular aspects of plant immunity and their coevolution with insects]. Biosfera. 2017;9(1):79-99. (In Russ.)
 9. Konarev AV. [Digestive hydrolases of wheat bugs: properties, significance and possible ways to limit their activity]. Vestnik Zashchiti Rasteniy. 2020;103(2):65-86. (In Russ.) DOI: 10.31993/2308-6459-2020-103-2-13279
 10. Konarev AV. [RNA-interference in the study of gene functions in aphids and other hemipterans and the fight against their harmful representatives]. Vestnik Zashchiti Rasteniy. 2023;106(1):26-48. (In Russ.) DOI: 10.31993/2308-6459-2023-106-1-15625
 11. Kungurtseva OV, Chermenskaya TD, Chakaeva ASH. [Fungicidal activity of plant extracts from Kyrgyzstan flora]. Mikologiya i Fitopatologiya. 2018;52(4):291-8. (In Russ.) DOI: 10.1134/S0026364818040074
 12. Mardanshin IS, Shpirnaya IA, Pusenkova LI. [Prospects for using an inhibitory barrier in potato breeding for resistance to the Colorado potato beetle]. Agrarnyi Vestnik Urala. 2022;02(217):2-11. (In Russ.) DOI: 10.32417/1997-4868-2022-217-02-2-11
 13. Ovsyannikova EI, Grichanov IYa, Krokhalov RS, Nikolaeva ZV, Kryukova AV, Vendilo NV. [Complex of codling moths in orchard agrocenoses of North-West Russia]. Agrarniy Nauchny Zhurnal. 2024;10:47-59. (In Russ.) DOI: 10.28983/asj.y2024i10pp47-59
 14. Petrova MO, Chermenskaya TD, Lepp NV. [Induced resistance of eggplant plants to greenhouse whitefly *Trialeurodes vaporariorum* Westw.]. Izvestiya SPBGU. 2015;39:83-7. (In Russ.)
 15. Poliksenova VD. [Induced plant resistance to pathogens and abiotic stress factors (using tomato as an example)]. Vestnik BGU. Ser. 2. 2009;1:48-60. (In Russ.)
 16. Razdoburdin VA, Kirillova OS, Kozlova EG. [Interactions in the system “cucumber plant – spider mite *Tetranychus urticae* Koch (Acarina, Tetrany-

Общий список литературы / Reference List

1. Burov VN, Petrova MO, Selytskaya OG, Stepanycheva EA, Chermenskaya TD, Shamshev IV. [Induced plant resistance to phytophages]. Moscow: KMK; 2012. (In Russ.)
2. Burov VN, Petrova MO, Chermenskaya TD. [On olfactory orientation of the greenhouse whitefly *Trialeurodes vaporariorum* (Homoptera: Aleyrodidae)]. Entomologicheskoe Obozreniye. 2001;80(2):288-93. (In Russ.)
3. Illarionov AI, Derkach AA. [Immunological method of plant protection: current status and prospects for its practical use]. Vestnik Voronezhskogo Gosudarstvennogo Agrarnogo Universiteta. 2022;15(3)(74):65-78. (In Russ.)
4. Kirillova OS. [Semiocemical interactions and induced defense responses in cucumber plants under phytophagous damage]. PhD Theses. Saint Petersburg: FGBNU VIZR; 2015. (In Russ.)

- chidae) – predatory midge *Feltiella luboviae* Fedotova et Kozlova (Diptera, Cecidomyiidae)” treated with ethyl arachidonate]. Entomologicheskoye Obozreniye. 2022;101(3):533-44. (In Russ.) DOI: 10.31857/s0367144522030042
17. Riabchinskaya TA, Zimina TV, Bobreshova IYu. [New multifunctional biological preparation for increasing productivity and integrated resistance to biotic stresses]. Agrokimiya. 2020;5:17-25. (In Russ.) DOI: 10.31857/S0002188120050129
 18. Stepanycheva YeA, Petrova MO, Chermenskaya TD. [The influence of immunomodulators on the behavior and development of phytophages]. In: Materialy VII Mezhdunarodnoy Nauchno-Prakticheskoy Konferentsii “Agrotekhnicheskii Metod Zashchity Rasteniy ot Vrednikh Organizmov”. Krasnodar; 2015. P. 278-81. (In Russ.)
 19. Stepanycheva YeA, Petrova MO, Chermenskaya TD. [Biological activity of the *Litsea cubeba* essential oil and citral against the two-spotted spider mite *Tetranychus urticae* Koch (Acari: Tetranychidae)]. Entomologicheskoye Obozreniye. 2023;102(2):260-9. (In Russ.) DOI: 10.31857/S0367144523020065
 20. Stepanycheva YeA, Petrova MO, Shchenikova AV, Chermenskaya TD. [Allelochemicals: an interaction between phytophages and *Pseudomonas syringae* pv. tomato on tomato *Solanum lycopersicum* L. plants]. Selskokhoziaystvennaya Biologiya. 2016;51(5):731-8. (In Russ.) DOI: 10.15389/agrobio.2016.5.731rus
 21. Stepanycheva YeA, Chermenskaya TD, Petrova MO, Shchenikova AV. [The influence of immunomodulators on the resistance of tomato plants to greenhouse pests]. In: Materialy Vserossiyskoy Nauchno-Prakticheskoy Konferentsii «Indutsirovannyi Immunitet Selskokhoziaystvennikh Kultur – Vazhnoye Napravleniye v Zashchite Rasteniy». Saint Petersburg; 2006. P. 42-4. (In Russ.)
 22. Stepanycheva YeA, Chermenskaya TD, Petrova MO, Shchenikova AV, Burov VN, Savelieva YeI. [Influence of phytophagous insects with different types of feeding on induced resistance of tomato plants]. Yevraziatskiy Entomologicheskii Zhurnal. 2007;6(1):19-24. (In Russ.)
 23. Finkina YeI, Melnikova DN, Bogdanov IV, Ovchinnikova TV. [Proteins of the plant innate immune system that transport lipids: structure, functions and practical applications]. Acta Naturae (Russian Version). 2016;2(29):53-69. (In Russ.)
 24. Frolov AN, Grushevaya IV, Kononchuk AG. Sovremennye Tipy Lovushek dlia Monitoringa Cheshuyekrylykh na Primere Kukuruznogo Motylka. Saint Petersburg: Naukoyemkiye Tekhnologii; 2021.
 25. Yurchenko OS, Selitskaya OG, Burov VN, Tiuterev SL. [Effects of cucumber treatments by chitosan-containing elicitors on the olfactory response of the western flower thrips *Frankliniella occidentalis* Pergande (Thysanoptera, Thripidae) and a predatory bug *Orius laevigatus* (Fieber) (Heteroptera: Anthocoridae)]. Entomologicheskoye Obozreniye. 2004;83(4):808–15.
 26. Abbasi A, Khaleghi A, Khadivi AN. The effect of salicylic acid on physiological and morphological traits of cucumber (*Cucumis sativus* L. cv. Dream). Gesunde Pflanzen. 2020;72(2):155-62. DOI: 10.1007/s10343-019-00496-0
 27. Abdolahadi F, Mirmoayedi A, Seifikar M. Inhibition of digestive α -amylase from *Eurygaster integriceps* (Sunn pest) by a proteinaceous extract from wheat varieties Bezostaya, Gaspard and Darab. J Fund Appl Sci. 2016;8(2S):1759-70. DOI: 10.4314/jfas.v8i2s.433
 28. Akbar SMD, Jaba J, Regode V, Kumar GS, Sharma HC. Plant protease inhibitors and their interactions with insect gut proteinases. In: The Biology of Plant-Insect Interactions. CRC Press; 2018. P. 1-47.
 29. Ali J, Wei D, Mahamood M, Zhou F, King PJH, Zhou W, Shamsi IH. Exogenous Application of Methyl Salicylate Induces Defence in Brassica against Peach Potato Aphid *Myzus persicae*. Plants. 2023;12(9):1770. DOI: 10.3390/plants12091770
 30. Ataide LM, Pappas ML, Schimmel BC, Lopez-Orenes A, Alba JM, Duarte MV, Pallini A, Schuurink RC, Kant MR. Induced plant-defenses suppress herbivore reproduction but also constrain predation of their offspring. Plant Sci. 2016;252:300-10. DOI: 10.1016/j.plantsci.2016.08.004
 31. Bally J, McIntyre GJ, Doran RL, Lee K, Perez A, Jung H, Naim F, Larrinua IM, Narva KE, Waterhouse PM. In-plant protection against *Helicoverpa armigera* by production of long hpRNA in chloroplasts. Front Plant Sci. 2016;7:1453. DOI: 10.3389/fpls.2016.01453
 32. de Bobadilla MF, Vitiello A, Erb M, Poelman EH. Plant defense strategies against attack by multiple herbivores. Trends Plant Sci. 2022;27(6):528-35. DOI: 10.1016/j.tplants.2021.12.010
 33. Cruz-Estrada A, Ruiz-Sánchez E, Medina Baizabal IL, Balam-Uc E, Gamboa-Angulo M. Effect of *Eugenia winzerlingii* extracts on *Bemisia tabaci* and evaluation of its nursery propagation. Phyton. 2019;88(2):161-70. DOI: 10.32604/phyton.2019.05809
 34. Darshanee HLC, Ren H, Ahmed N, Zhang Z, Liu YH, Liu TX. Volatile-mediated attraction of greenhouse whitefly *Trialeurodes vaporariorum* to to-

- mato and eggplant. *Front Plant Sci.* 2017;8:1285. DOI: 10.3389/fpls.2017.01285
35. Farhoodi N, Kazzazi M, Hosseinaveh V, Arezi I. Inhibitory effect of proteinaceous seed extract of three Iranian wheat cultivars on *Eurygaster integriceps* (Sunn pest) digestive enzymes. *Arch Phytopathol Plant Protect.* 2019;52(15-16):1177-92. DOI: 10.1080/03235408.2019.1693886
 36. Filgueiras CC, Martins AD, Pereira RV, Willett DS. The ecology of salicylic acid Signaling: Primary, secondary and tertiary effects with applications in agriculture. *Int J Mol Sci.* 2019;20(23):5851. DOI: 10.3390/ijms20235851
 37. Ghorbel M, Brini F, Sharma A, Landi M. Role of jasmonic acid in plants: the molecular point of view. *Plant Cell Rep.* 2021;40(8):1471-94. DOI: 10.1007/s00299-021-02687-4
 38. Haas J, Lozano ER, Haida KS, Mazaro SM, de Souza Vismara E, Poppy GM. Getting ready for battle: do cabbage seeds treated with jasmonic acid and chitosan affect chewing and sap-feeding insects? *Entomol Expt Appl.* 2018;166(5):412-9. DOI: 10.1111/eea.12678
 39. Hanaka A, Lechowski L, Mroczek-Zdyrska M, Strubińska J. Oxidative enzymes activity during abiotic and biotic stresses in *Zea mays* leaves and roots exposed to Cu, methyl jasmonate and *Trigonotylus caelestialium*. *Physiol Mol Biol Plants.* 2018;24(1):1-5. DOI: 10.1007/s12298-017-0479-y
 40. Hassoon AS., Abduljabbar IA. Review on the role of salicylic acid in plants. In: *Sustainable Crop Production*. IntechOpen, 2020. DOI: 10.5772/intechopen.89107
 41. He Y, Borrego EJ, Gorman Z, Huang PC, Kolomiets MV. Relative contribution of LOX10, green leaf volatiles and JA to wound-induced local and systemic oxylipin and hormone signature in *Zea mays* (maize). *Phytochemistry.* 2020;174:112334. DOI: 10.1016/j.phytochem.2020.112334
 42. Hu L, Zhang K, Wu Z, Xu J, Erb M. Plant volatiles as regulators of plant defense and herbivore immunity: molecular mechanisms and unanswered questions. *Curr Opin Insect Sci.* 2021;44: 82-8. DOI: 10.1016/j.cois.2021.03.010
 43. Huang XZ, Chen JY, Xiao HJ, Xiao YT, Wu J, Wu JX., Zhou JJ, Zhang YJ, Guo YY. Dynamic transcriptome analysis and volatile profiling of *Gossypium hirsutum* in response to the cotton bollworm *Helicoverpa armigera*. *Sci Rep.* 2015;5:11867. DOI: 10.1038/srep11867
 44. Kallure GS, Kumari A, Shinde BA, Giri AP. Characterized constituents of insect herbivore oral secretions and their influence on the regulation of plant defenses. *Phytochemistry.* 2022;193:113008. DOI: 10.1016/j.phytochem.2021.113008
 45. Kanjana N, Ahmed MA, Shen Z, Li Y, Zhang L. Optimization of the determination of volatile organic compounds in plant tissue and soil samples: Untargeted metabolomics of main active compounds. *MethodsX.* 2024;13:102914. DOI: 10.1016/j.mex.2024.102914
 46. Kant MR, Ament K, Sabelis MW, Haring MA, Schuurink RC. Differential timing of spider mite-induced direct and indirect defenses in tomato plants. *Plant Physiol.* 2004;135(1): 483-95. DOI: 10.1104/pp.103.038315
 47. Kaur H, Salh PK, Singh B. Role of defense enzymes and phenolics in resistance of wheat crop (*Triticum aestivum* L.) towards aphid complex. *J Plant Interact.* 2017;12(1):304-11. DOI: 10.1080/17429145.2017.1353653
 48. Kessler A. The information landscape of plant constitutive and induced secondary metabolite production. *Curr Opin Insect Sci.* 2015;8:47-53. DOI: 10.1016/j.cois.2015.02.002
 49. Lankinen Å, Abreha KB, Masini L, Ali A, Resjö S, Andreasson E. Plant immunity in natural populations and agricultural fields: Low presence of pathogenesis-related proteins in *Solanum* leaves. *PLoS One.* 2018;13(11):e0207253. DOI: 10.1371/journal.pone.0207253
 50. Li D, Baldwin IT, Gaquerel E. Navigating natural variation in herbivory-induced secondary metabolism in coyote tobacco populations using MS/MS structural analysis. *Proc Natl Acad Sci USA.* 2015;112(30):E4147-55. DOI: 10.1073/pnas.1503106112
 51. Lin D, Xu Y, Wu H, Liu X, Zhang L, Wang J, Rao Q. Plant defense responses induced by two herbivores and consequences for whitefly *Bemisia tabaci*. *Front Physiol.* 2019;10:346. DOI: 10.3389/fphys.2019.00346
 52. Liu J, Chafi R, Legarrea S, Alba JM, Meijer T, Menken SBJ, Kant MR. Spider mites cause more damage to tomato in the dark when induced defenses are lower. *J Chem Ecol.* 2020;46(7):631-41. DOI: 10.1007/s10886-020-01195-1
 53. Lo MM, Benfodda Z, Molinié R, Meffre P. Volatile organic compounds emitted by flowers: Ecological roles, production by plants, extraction, and identification. *Plants.* 2024;13(3):417. DOI: 10.3390/plants13030417
 54. Lu J, Li J, Ju H, Liu X, Erb M, Wang X, Lou Y. Contrasting effects of ethylene biosynthesis on induced plant resistance against a chewing and a piercing-sucking herbivore in rice. *Mol Plant.* 2014;7(11):1-13. DOI: 10.1093/mp/ssu085
 55. Makhlof L, El Fakhouri K, Kemal SA, Aasfar A, Meftah Kadmiri I, El Bouhssini M. Advances in analytical techniques for assessing volatile organ-

- ic compounds in pulse crops: a comprehensive review. *Front Hortic.* 2024;3:1394041. DOI: 10.3389/fhort.2024.1394041
56. Malone SC, Weaver DK, Seipel TF, Menalled FD, Hofland ML, Runyon JB, Trowbridge AM. Herbivore-induced volatile emissions are altered by soil legacy effects in cereal cropping systems. *Plant Soil.* 2020;455:171-86. DOI: 10.1007/s11104-020-04674-2
 57. Materić D, Bruhn D, Turner C, Morgan G, Mason N, Gauci V. Methods in plant foliar volatile organic compounds research. *Appl Plant Sci.* 2015;3(12):1500044. DOI: 10.3732/apps.1500044
 58. Matsishina NV, Sobko OA, Ermak MV. Food as a factor determining the physiological state of populations of the phytophagous pests of agricultural crops. *Vegetable Crops of Russia.* 2024;5:84-90. DOI: 10.18619/2072-9146-2024-5-84-90
 59. Mayer RT, Inbar M, Mckenzie CL, Shatters R, Borowicz V, Albrecht U, Powell CA, Doostdar H. Multitrophic interactions of the silverleaf whitefly, host plants, competing herbivores, and pathogens. *Arch Insect Biochem Physiol.* 2002;51(4):151-69. DOI: 10.1002/arch.10065
 60. Meitei AL, Bhattacharjee M, Dhar S, Chowdhury N, Sharma R, Acharjee S, Sarmah BK. Activity of defense related enzymes and gene expression in pigeon pea (*Cajanus cajan*) due to feeding of *Helicoverpa armigera* larvae. *J Plant Interact.* 2018;13(1):231-8. DOI: 10.1080/17429145.2018.1466373
 61. Moravčíková J, Ujvariová N, Žur I, Gálová Z, Gregorová Z, Zimová M, Boszorádová E, Matusíková I. Chitinase activities in wheat and its relative species. *Agriculture (Poľnohospodárstvo).* 2017;63(1):14-22. DOI: 10.1515/agri-2017-0002
 62. Mostafa S, Wang Y, Zeng W, Jin B. Plant responses to herbivory, wounding, and infection. *Int J Mol Sci.* 2022;23(13):7031. DOI: 10.3390/ijms23137031
 63. Nilsson AK, Fahlberg P, Johansson ON, Hamberg M, Andersson MX, Ellerström M. The activity of hydroperoxide lyase 1 regulates accumulation of galactolipids containing 12-oxo-phytodienoic acid in *Arabidopsis*. *J Exp Bot.* 2016;67(17):5133-44. DOI: 10.1093/jxb/erw278
 64. Olanca B, Koxsel H, Ozderen NT, Ozay DS. Determination of wheat bug (*Eurygaster* spp.) damage in durum wheat (*Triticum durum* L.) by electrophoresis and rapid visco analyser. *J Cereal Sci.* 2016;72:69-74. DOI: 10.1016/j.jcs.2016.10.001
 65. Oz V, Erler F. Evaluation of oviposition deterrent activity of four oily substances against winterform females of pear psylla, *Cacopsylla pyri*. *Bull Insectol.* 2021;74(2): 285-90.
 66. Park I, Schwarzländer M, Hinz HL, Schaffner U, Eigenbrode SD. A simple approach to evaluate behavioral responses of insect herbivores to olfactory and visual cues simultaneously: the double stacked y-tube device and portable volatile collection system. *Arthropod-Plant Interact.* 2019;13(1):139-49. DOI: 10.1007/s11829-018-9663-4
 67. Paudel S, Lin PA, Foolad MR, Ali JG, Rajote EG, Felton GW. Induced plant defenses against herbivory in cultivated and wild tomato. *J Chem Ecol.* 2019;45(8):693-707. DOI: 10.1007/s10886-019-01090-4
 68. Pavela R, Stepanycheva E, Shchenikova A, Chermenskaya T, Petrova M. Essential oils as prospective fumigants against *Tetranychus urticae* Koch. *Ind Crops Prod.* 2016;94:755-61. DOI: 10.1016/j.indcrop.2016.09.050
 69. Pérez-Llorca M, Muñoz P, Müller M, Munné-Bosch S. Biosynthesis, metabolism and function of auxin, salicylic acid and melatonin in climacteric and non-climacteric fruits. *Front Plant Sci.* 2019;10:136. DOI: 10.3389/fpls.2019.00136
 70. Quintana-Rodriguez E, Morales-Vargas AT, Molina-Torres J, Ádame-Alvarez RM, Acosta-Gallegos JA, Heil M. Plant volatiles cause direct, induced and associational resistance in common bean to the fungal pathogen *Colletotrichum lindemuthianum*. *J Ecol.* 2015;103(1):250-60. DOI: 10.1111/1365-2745.12340
 71. Rodriguez-Saona C, Crafts-Brandner SJ, Pare PW, Henneberry TJ. Exogenous methyl jasmonate induces volatile emissions in cotton plants. *J Chem Ecol.* 2001;27(4):679-95. DOI: 10.1023/a:1010393700918
 72. Rose USR, Manukian A, Heath RR, Tumlinson JH. Volatile semiochemicals released from undamaged cotton leaves. A systemic response of living plants to caterpillar damage. *Plant Physiol.* 1996;111(2):487-95. DOI: 10.1104/pp.111.2.487
 73. Saadati M, Toorchi M. The study of plant protein accumulation in gut of insect using proteomics technique: Wheat–sunn pest interaction. *J Saudi Soc Agricult Sci.* 2017;16(3):205-9. DOI: 10.1016/j.jssas.2015.06.005
 74. Shahid I, Rizwan M, Mehnaz S. Identification and quantification of secondary metabolites by LC-MS from plant-associated *Pseudomonas aurantiaca* and *Pseudomonas chlororaphis*. *Bio-protocol.* 2018;8(2):e2702. DOI: 10.21769/BioProtoc.2702
 75. Stout MJ, Fidantsef AL, Duffey SS, Bostock RM. Signal interactions in pathogen and insect attack: systemic plant-mediated interactions between pathogens and herbivores of the tomato, *Lycopersicon esculentum*. *Physiol Mol Plant Pathol.* 1999;54(3-4):115-30. DOI:10.1006/PMPP.1998.0193

76. Thakur N, Mundey JK, Upadhyay SK. RNAi – Implications in entomological research and pest control. In: RNA Interference; 2016. P. 341-70. DOI: 10.5772/61814
77. Thaler JS, Fidantsef AL, Bostock RM. Antagonism between jasmonate- and salicylate-mediated induced plant resistance: effects of concentration and timing of elicitation on defense-related proteins, herbivore, and pathogen performance in tomato. *J Chem Ecol.* 2002;28(6):1131-59. DOI: 10.1023/a:1016225515936
78. Thaler JS, Olsen EL, Kaplan I. Jasmonate-induced plant defenses and prey availability impact the preference and performance of an omnivorous stink bug, *Podisus maculiventris*. *Arthropod-Plant Interact.* 2015;9(2):141-8. DOI: 10.1007/s11829-015-9357-0
79. Thaler JS, Fidantsef AL, Duffey SS, Bostock RM. Trade-offs in plant defense against pathogens and herbivores: a field demonstration of chemical elicitors of induced resistance. *J Chem Ecol.* 1999;25(7):1597-1609. DOI: 10.1023/A:1020840900595
80. Tholl D, Hossain O, Weinhold A, Röse USR, Wei Q. Trends and applications in plant volatile sampling and analysis. *TPJ.* 2021;106(2):314-25. DOI: 10.1111/tpj.15176
81. Thompson MC, Feng H, Wuchty S, Wilson AC. The green peach aphid gut contains host plant microRNAs identified by comprehensive annotation of *Brassica oleracea* small RNA data. *Sci Rep.* 2019;9:18904. DOI: 10.1038/s41598-019-54488-1
82. Tian M, Xu L, Jiang J, Zhang S, Liu T, Xu Y. Host plant species of *Bemisia tabaci* affect orientational behavior of the ladybeetle *Serangium japonicum* and their implication for the biological control strategy of whiteflies. *Insects.* 2020;11(7):434. DOI: 10.3390/insects11070434
83. Timilsena BP, Mikó I. Know your insect: The structural backgrounds of regurgitation, a case study on *Manduca sexta* and *Heliothis virescens* (Lepidoptera: Sphingidae, Noctuidae). *Res Ideas Outcom.* 2017;3(6):e11997. DOI: 10.3897/rio.3.e11997
84. Tumlinson JH, Pare PW, Lewis WJ. Plant production of volatiles semiochemicals in response to insect-derived elicitors. In: *Insect-plant interactions and induced plant defense.* Novartis Foundation Symp 223. Chichester; 1999. P. 95-109.
85. Uesugi A, Morrell KA, Poelman EH, Raaijmakers CE, Kessler A. Modification of plant-induced responses by an insect ecosystem engineer influences the colonization behaviour of subsequent shelter-users. *J Ecol.* 2016;104(4):1096-105. DOI: 10.1111/1365-2745.12587
86. Vaccino P, Ingegno B, Pansa M, Copta T, Tavella L. Common wheat and cereal bug interactions: kernel quality depletion and immunodetection of damage. *J Agric Sci.* 2016;155(2):193-204. DOI: 10.1017/S0021859616000162
87. Van Butselaar T, van den Ackerveken G. Salicylic acid steers the growth-immunity tradeoff. *Trends Plant Sci.* 2020;25(6):566-76. DOI: 10.1016/j.tplants.2020.02.002
88. Van der Westhuizen A, Qian XM, Botha AM. Differential induction of apoplastic peroxidase and chitinase activities in susceptible and resistant wheat cultivars by Russian wheat aphid infestation. *Plant Cell Rep.* 1998;18(1-2):132-7. DOI: 10.1007/s002990050545
89. Wang W, Zhou P, Mo X, Hu L, Jin N, Chen X, Yu Z, Meng J, Erb M, Shang Z., Gatehouse AMR, Wu J, Lou Y. Induction of defense in cereals by 4-fluorophenoxyacetic acid suppresses insect pest populations and increases crop yields in the field. *Proc Natl Acad Sci USA.* 2020;117(22):12017-28. DOI: 10.1073/pnas.2003742117
90. Wang XW, Li P, Liu SS. Whitefly interactions with plants. *Curr Opin Insect Sci.* 2017;19:70-5. DOI: 10.1016/j.cois.2017.02.001
91. Wang Y, Mostafa S, Zeng W, Jin B. Function and mechanism of jasmonic acid in plant responses to abiotic and biotic stresses. *Int J Mol Sci.* 2021;22(16):8568. DOI: 10.3390/ijms22168568
92. Weeks ENI, Logan JG, Birkett MA, Caulfield JC, Gezan SA, Welham SJ, Brugman VA, Pickett JA, Cameron MM. Electrophysiologically and behaviourally active semiochemicals identified from bed bug refuge substrate. *Sci Rep.* 2020;10(1):1-14. DOI: 10.1038/s41598-020-61368-6
93. Wu B, Chun E, Xie R, Knox GW, Gu M, Qin H. Real-time feeding behavior monitoring by electrical penetration graph rapidly reveals host plant susceptibility to crapemyrtle bark scale (Hemiptera: Eriococcidae). *Insects.* 2022;13(6):495. DOI: 10.3390/insects13060495
94. Yang L, Nuerbiye A, Cheng P, Wang JH, Li H. Analysis of floral volatile components and antioxidant activity of different varieties of *Chrysanthemum morifolium*. *Molecules.* 2017;22(10):1790. DOI:10.3390/molecules22101790
95. Yu X, Zhang W, Zhang Y, Zhang X, Lang D, Zhang X. The roles of methyl jasmonate to stress in plants. *Functional Plant Biol.* 2019;46(3):197-212. DOI: 10.1071/FP18106
96. Zhang G, Zhao F, Chen L, Pan Y, Sun L, Bao N, Zhang T, Cui CX, Qiu Z, Zhang Y, Li Y, Lin X. Jasmonate-mediated wound signalling promotes plant regeneration. *Nat Plants.* 2019;5(5):491-7. DOI: 10.1038/s41477-019-0408-x

97. Zhang W, Hu Y, Liu J, Wang H, Wei J, Sun P, Wu L, Zheng H. Progress of ethylene action mechanism and its application on plant type formation in crops. *Saud J Biol Sci.* 2020;27(6):1667-73. DOI: 10.1016/j.sjbs.2019.12.038
98. Zhao H, Sun X, Xue M, Zhang X, Li Q. Antioxidant enzyme responses induced by whiteflies in tobacco plants in defense against aphids: Catalase may play a dominant role. *PLoS One.* 2016;11(10):e0165454. DOI: 10.1371/journal.pone.0165454
99. Zhukovskaya MI, Grushevaya IV, Miltsen AA, Selitskaya OG, Shchenikova AV, Frolov AN, Tóth M. To attract a moth: wind tunnel and field testing of plant odor and light stimuli and their combination for *Ostrinia nubilalis*. *Acta Phytopathol Entomol Hun.* 2024;59(1):108-20. DOI: 10.1556/038.2024.00197



ИССЛЕДОВАНИЕ ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННОЙ ДИНАМИКИ АККУМУЛЯЦИИ ТЯЖЁЛЫХ МЕТАЛЛОВ В ДОННЫХ ОТЛОЖЕНИЯХ ЧЁРНОЙ РЕЧКИ В ПРЕДЕЛАХ УРБАНИЗИРОВАННОЙ ТЕРРИТОРИИ САНКТ-ПЕТЕРБУРГА

В.А. Кудрявцева*, **Т.А. Попова**, **Т.Д. Шигаева****

Санкт-Петербургский Федеральный исследовательский центр Российской академии наук (СПб ФИЦ РАН), Санкт-Петербург, Россия

*Эл. почта: * valenkud@yandex.ru, ** t.sh54@mail.ru*

Статья поступила в редакцию 14.11.2025; принята к печати 03.12.2025

Исследовано воздействие соединений тяжёлых металлов на экосистему Чёрной речки в Санкт-Петербурге. В летние месяцы 2023–2025 годов были определены валовые содержания кадмия, свинца, меди и цинка в донных отложениях. По индексу геоаккумуляции соединения кадмия вносят основной вклад в антропогенное загрязнение донных отложений. В устье реки (станция S1) уровень загрязнения был умеренно высоким, в истоке (станция S3) – с умеренного в 2023 году он возрос до значительного в последующие два года. На станции S2 в средней части течения реки незагрязнённое состояние в 2023 году перешло к умеренному загрязнению в 2024 и 2025 годах. Выявлено значительное повышение кислотности донных отложений в 2024 году. Эти изменения существенно повлияли на химический состав придонной воды. Концентрации цинка на станциях S1, S2 и S3 были в 300, 700 и 690 раз выше нормативных значений, соответственно. Уровень кадмия на станциях S1 и S2 превышал допустимые пределы в 4–5 раз. Также на станциях S1 и S2 было обнаружено повышенное содержание меди. Значительное увеличение концентраций растворимых форм цинка, меди и кадмия представляет риск вторичного загрязнения водной системы и долгосрочных негативных последствий для экосистем. Полученные данные подчеркивают необходимость разработки и внедрения комплексных мер по снижению антропогенного воздействия на экосистему Чёрной речки. Эти меры должны включать мониторинг качества воды, контроль за выбросами загрязняющих веществ и восстановление химического равновесия водных объектов.

Ключевые слова: донные отложения, тяжелые металлы, растворимые формы металлов, индекс геоаккумуляции, Черная речка Санкт-Петербурга.

SPATIAL AND TEMPORAL DYNAMICS OF HEAVY METAL ACCUMULATION IN BOTTOM SEDIMENTS OF A SMALL RIVER IN AN URBANIZED AREA OF SAINT PETERSBURG

V.A. Kudryavtseva*, **T.A. Popova**, **T.D. Shigaeva**

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

*Email: * valenkud@yandex.ru, ** t.sh54@mail.ru*

The impact of heavy metal compounds on the ecosystem of a small river in Saint Petersburg was investigated. During the summer months of 2023–2025, the gross contents of cadmium, lead, copper and zinc in sediment were determined. Cadmium compounds contribute most to anthropogenic sediment pollution according to the Geoaccumulation Index. At the mouth of the river (station S1) the level of pollution was moderately high. At the source (station S3) it was moderate in 2023 and increased to significant in the following two years. At station S2, in the middle of the river flow, the unpolluted state in 2023 turned to moderate pollution in 2024 and 2025. There was a significant increase in the acidity of bottom sediments in 2024. These changes significantly affected the chemical composition of the bottom water. Zinc concentrations at Stations S1, S2 and S3 were 300, 700 and 690 times higher, respectively, than the regulatory values. The level of cadmium at Stations S1 and S2 exceeded the permissible limits by 4–5 times. Also, elevated copper content was found at Stations S1 and S2. Significant increases in the concentrations of the soluble forms of zinc, copper and cadmium pose a risk of secondary contamination of the water system and long-term negative effects on ecosystems. The data obtained underline the need to develop and implement comprehensive measures to reduce anthropogenic impact on the ecosystem of the Black River. These measures should include water quality monitoring, control of pollutant emissions and restoration of the chemical balance of water bodies.

Keywords: bottom sediments, heavy metals, soluble metal forms, geoaccumulation index, Black River of Saint-Petersburg.

Введение

Малые реки выполняют роль приёмников стока городских и в значительной степени определяют гидрологический режим и качество вод рек, в которые впадают. Исследование уровня загрязнения малых рек – одна из важнейших задач экологического мониторинга. Также в силу своих малых объёмов и, как следствие, чувствительности к антропогенной нагрузке, малые реки служат хорошим индикатором экологического состояния своих водосборных территорий [2, 5, 12]. В каждом крупном городе организована ливневая канализация. Но далеко не всегда городские службы способны на ее прочистку, необходимый ремонт и замену, что приводит к утечкам в подземные воды, подтоплениям и загрязнению ливневого стока. Талые и дождевые воды, сформированные на территории городов, насыщенные растворенными и взвешенными химическими веществами, без очистки поступают в водные объекты. Химическое загрязнение водоемов промышленными стоками приводит к изменению их экологического состояния [4].

В водных системах донные отложения (ДО) препятствуют резкому изменению условий в водоеме при его загрязнении [6]. Это происходит вследствие выведения части наиболее трудно разлагаемых веществ на дно и их дальнейшей трансформации и захоронения в ДО. В связи с этим ДО рассматриваются как основные носители информации о загрязнении водоёма. При определённых условиях ДО могут служить источником вторичного загрязнения контактирующей с ними водной массы. Это зависит от состояния динамического равновесия в системе ДО–вода, а также от свойств воды, изменяющихся в присутствии различных загрязнителей [7, 13].

Тяжелые металлы (ТМ) являются ключевыми индикаторами состояния экосистем, их аккумуляция и распределение в природных средах служат важным диагностическим критерием экологического благополучия. Эти элементы не подвергаются биодеградации и не элиминируются из экосистем естественным путем, что приводит к их накоплению в различных компонентах окружающей среды. В результате тяжелые металлы трансформируются в новые химические формы, становясь основными источниками загрязнения экосистем.

В настоящее время при проведении экологических исследований ДО на предмет содержания тяжелых металлов доминирует метод оценки их валового количества, не учитывающий разнообразие форм их нахождения. Однако валовое содержание не предоставляет полной информации о степени токсичности, так как она определяется множеством факторов, включая химическую форму металла, а также физико-химические характеристики и биологические свойства среды, в которой происходит его аккумуляция.

Изучение форм нахождения тяжелых металлов в водных экосистемах, их подвижности, биодоступности для водных организмов, а также процессов миграции, седиментации и ремобилизации из ДО представляет собой актуальную и многоаспектную задачу, требующую комплексного подхода и применения современных аналитических методов. Анализ гидрохимического режима и низкой скорости течения в малых водотоках дельты Невы выявил, что эти условия способствуют интенсивному накоплению ДО с высокой концентрацией экотоксикантов, что негативно сказывается на биоценозах. В некоторых водотоках полностью отсутствуют донные беспозвоночные, что указывает на экологический кризис [11].

Цель настоящего исследования – изучить содержание растворимых и подвижных форм тяжелых металлов в ДО Черной речки в Санкт-Петербурге в летние периоды летом 2023–2025 годов; проверить, могут ли ДО загрязнять воду, когда тяжелые металлы из них мигрируют в водную толщу; выявить ключевые факторы, влияющие на качество воды в Черной речке.

Материалы и методы исследования

Объект исследования – ДО и верхний слой воды Чёрной речки, относящейся к речному бассейну р. Нева. Со времени основания Санкт-Петербурга Чёрная речка, как и многие другие водотоки, претерпела ряд изменений: часть её русла стала либо расположенной в коллекторах, находящихся под землёй, либо засыпанной в ходе строительных работ. В настоящее время протяженность сохранившегося участка Чёрной речки не превышает 4 км [11].

Пробы поверхностного слоя ДО и образцы поверхностных вод Черной речки отобраны в летние периоды 2023–2025 годов. Отбор образцов ДО производили пробоотборником-ковшом Ван-Вина 0430 для донных отложений. Для исследований отбирали поверхностный десятисантиметровый слой. Географические координаты и места отбора проб ДО и поверхностных вод представлены в табл. 1 и на рисунках 1–3.

Станция S1 (устье) находится возле пешеходного моста, рядом с которым возведен новый жилой квартал.

Станция S2 расположена в средней части течения реки возле автодорожного моста, находящегося возле станции метро Чёрная речка. В данной точке набережная облицована гранитом, организованы спуски к воде. Наклонные спуски засеяны газонными травами.

Станция S3 расположена возле железнодорожного моста. Рядом расположены жилые дома, складские и производственные помещения. На данном участке нет организованных спусков к воде, глубина реки в летний период не превышает 0,5–1,0 м. На этом участке реки растёт много деревьев, лиственной опад которых заливает русло реки.

**Географические координаты станций отбора проб донных отложений и поверхностных вод
Черной реки**

Станция	S1	S2	S3
Географические координаты	59.989619 с.ш. 30.288421 в.д	59.986479 с.ш. 30.302431 в.д	59.984157 с.ш. 30.310250 в.д.

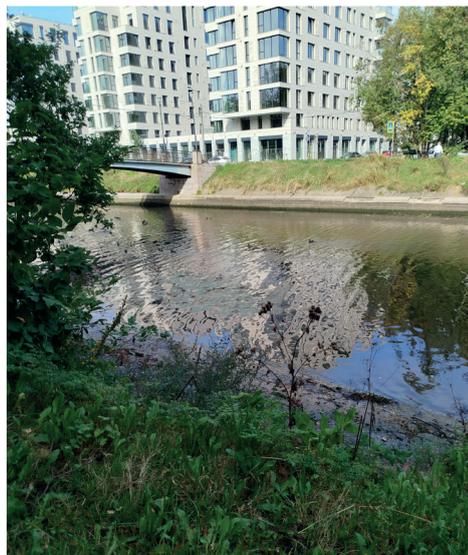


Рис. 1. Вид на Черную речку со станции S1, июль 2025 года

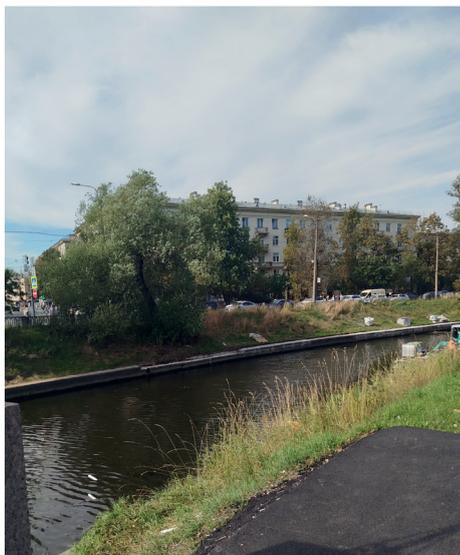


Рис. 2. Вид на Черную речку со станции S2, июль 2025 года



Рис. 3. Вид на Черную речку со станции S3, июль 2025 года

Определение валовых концентраций тяжелых металлов (Zn, Cd, Pb, Cu)

Для анализа валовых концентраций цинка, кадмия, свинца и меди использовали метод масс-спектрометрии с индуктивно-связанной плазмой (ICP-MS) на приборе Agilent 7700х. Пробы ДО предварительно разлагали в микроволновой печи смесью равных объемов концентрированной азотной, плавиковой и хлорной кислот. После разложения раствор разбавляли до необходимого объема и подвергали анализу. Количественное определение элементов осуществляли путем сравнения масс-спектров рабочей пробы и калибровочной смеси, что позволяло автоматически вычислять содержание каждого элемента.

Процедура деструкции аналитических проб включала следующие этапы. Взвешивали навеску просеянного образца ДО (не менее 0,250 г), переносили навеску в стакан для микроволновой печи, добавляли 10 см³ смеси концентрированной азотной кислоты, плавиковой кислоты и хлорной кислоты в соотношении 1:1:1, прикрывали стакан часовым стеклом и выдерживали в вытяжном шкафу в течение 2–3 часов. Добавляли около 10 см³ бидистиллированной воды, помещали стаканы в микроволновую печь и проводили разло-

жение образцов, охлаждение проб до комнатной температуры без открытия стаканов, перенос раствора в мерную колбу объемом 50 см³ и доведение объема до метки бидистиллированной водой, после чего переносили подготовленный образец в пластиковую пробирку. Раствор вводили в анализатор, где его микрокапли полностью испарялись, а атомы подвергались термической диссоциации и ионизации. Сравнение сигналов элементов в рабочей пробе и калибровочной смеси обеспечивало автоматическое определение количественного содержания каждого элемента.

Определение растворимых и подвижных форм тяжелых металлов (Cd, Cu, Pb, Zn) в донных отложениях

Концентрации подвижных форм кадмия, меди, свинца и цинка в ДО определяли в растворах ацетатно-аммонийных вытяжек. Пробы высушивали до постоянной массы при комнатной температуре и просеивали через сито с диаметром отверстий 1 мм.

Для получения ацетатно-аммонийных вытяжек в колбу с притертой пробкой вносили 5±0,01 г воздушно-сухой навески пробы, добавляли 25 мл ацетатно-аммонийного буферного раствора с рН 4,8, смесь по-

мешали на шейкер и энергично взбалтывали в течение двух часов, пробу выдерживали в ацетатно-аммонийном буферном растворе в течение суток при комнатной температуре. Через 24 часа раствор отфильтровывали в стеклянную колбу через бумажный фильтр.

Для водных вытяжек процесс был аналогичным, но вместо ацетатно-аммонийного раствора использовали воду Черной речки. Определение концентраций тяжелых металлов в водных и ацетатно-аммонийных вытяжках проводили методом анодной инверсионной вольтамперометрии на приборе АВА-3.

Анализ поверхностных вод

Анализ поверхностных вод на содержание тяжелых металлов проводили методом анодной инверсионной вольтамперометрии на приборе АВА-3. Величину рН измеряли на приборе рН 420 с использованием комбинированного электрода.

На каждой станции отбиралось по 9 проб воды и по 9 проб ДО ($n=9$). Концентрации тяжелых металлов в таблицах представлены в виде среднего значения \pm среднеквадратичная ошибка.

Результаты исследования и их обсуждение

Результаты анализа поверхностных вод представлены в табл. 2.

В 2024 году произошло небольшое закисление воды на станциях S1 и S2. Превышение предельно допустимой концентрации наблюдается только для соединений меди на всех станциях (ПДК Cu = 1 мкг/л)¹. Из табл. 2 следует, что наиболее загрязнен соединениями тяжелых металлов участок станции S3. В настоящее время недалеко от точки забора S3 идет строительство жилого дома, в 2023 году менялись газопроводные трубы. Развитие городской инфраструктуры, строительство, увеличение водонепроницаемых поверхностей усиливает интенсивность поверхностного стока [8], что мы и наблюдаем в истоке Черной речки.

Влияние объектов накопленного экологического вреда на качество водных ресурсов предложено рассматривать с учетом особенностей формирования ДО, принимая во внимание гидрологический и гидрохимический режимы малых рек, историю локальной антропогенной деятельности и динамики гидроклиматических показателей [1]. Традиционно экологическое состояние водных систем оценивается по валовому содержанию тяжелых металлов в ДО. В табл. 3 представлены средние значения валовых концентраций

соединений тяжелых металлов в пробах, отобранных с верхнего десятисантиметрового слоя ДО в летние периоды 2023–2025 годов.

Для оценки степени загрязнения ДО металлами использован индекс геоаккумуляции (I_{geo}) [15]. Расчет проводили по формуле

$$I_{geo} = \log_2 C/1,5 Cф, \quad (1)$$

где: C – концентрация тяжелых металлов в осадке; Cф – геохимическое фоновое значение концентрации химического элемента, которое определяют в результате специальных исследований, учитывая особенности рассеивания элемента в данном регионе; 1,5 – коэффициент, учитывающий различные варианты природных концентраций химического элемента.

В качестве фона принято содержание тяжелых металлов в алевритовых илах в верхнем течении р. Невы, к бассейну которой относится Черная речка [9]. Для оценки уровня загрязнения используется следующая шкала: ≤ 0 – незагрязненный (класс 0); 0–1 – от незагрязненного до умеренно загрязненного (класс 1); 1–2 – умеренно загрязненный (класс 2); 2–3 – от умеренно до сильно загрязненного (класс 3); 3–4 – сильно загрязненный (класс 4); 4–5 – от сильно до чрезвычайно сильно загрязненного (класс 5); 5–6 – чрезвычайно сильно загрязненный (класс 6). Табл. 4 демонстрирует изменение индекса геоаккумуляции соединений тяжелых металлов в ДО в летние периоды 2023–2025 годов.

В 2023 году было зафиксировано антропогенное загрязнение ДО соединениями кадмия и меди на станции S3, что свидетельствует о вкладе техногенных факторов в экологическую деградацию водной системы Черной речки. В 2024 году наблюдался резкий скачок загрязнения ДО тяжелыми металлами на всех исследуемых станциях, причем уровень загрязнения кадмиевыми соединениями достиг критических значений. Интенсивное дорожное движение и активное строительство жилых комплексов вдоль русла Черной речки являются ключевыми факторами, способствующими поступлению кадмиевых соединений в ДО через поверхностный сток [1]. Эти процессы представляют собой сложную цепь взаимодействий, включающую физико-химические трансформации загрязняющих веществ в окружающей среде, их миграцию и аккумуляцию в различных компонентах экосистемы.

Определение общей концентрации тяжелых металлов в ДО не предоставляет исчерпывающей информации о функциональной роли этих отложений в качестве источника или резервуара загрязняющих веществ. Для более глубокого понимания механизмов миграции и аккумуляции тяжелых металлов необходимо проводить детальный анализ различных форм их присутствия в ДО [3, 10]. Химическая форма металлов оказывает значительное влияние на их миграционные свойства и токсичность, что подчеркивает

¹ Приказ Федерального агентства по рыболовству от 26 мая 2025 года № 296 «Об утверждении нормативов качества воды водных объектов рыбохозяйственного значения, в том числе нормативов предельно допустимых концентраций загрязняющих веществ в водах водных объектов рыбохозяйственного значения».

Табл. 2

Концентрации соединений тяжелых металлов и рН поверхностной воды Черной речки (n = 9)

Станция	рН по годам			Металл	Концентрации тяжелых металлов (мкг/л) по годам)		
	2023	2024	2025		2023	2024	2025
S1	н/н*	6,71±0,02	7,55±0,02	Cd	н/н	0,018±0,001	0,041±0,001
				Pb	н/н	1,14±0,10	0,256±0,01
				Cu	н/н	1,31±0,05	2,44±0,06
				Zn	н/н	2,21±0,18	2,77±0,37
S2	7,62±0,02	6,72±0,02	7,39±0,02	Cd	0,066±0,009	< 0,2	< 0,2
				Pb	0,948±0,115	0,64±0,01	0,222±0,02
				Cu	2,99±0,02	1,12±0,19	2,45±0,02
				Zn	3,20±0,48	2,03±0,17	1,74±0,32
S3	7,21±0,02	7,22±0,02	7,72±0,02	Cd	0,138±0,035	0,074±0,003	0,063±0,002
				Pb	1,65±0,09	4,11±0,13	0,910±0,038
				Cu	2,68±0,05	1,95±0,04	5,96±0,19
				Zn	3,83±0,22	2,00±0,22	5,64±0,28

Примечание: * н/н – нет наблюдений

Табл. 3

Средние значения валовых концентраций тяжелых металлов (мг/кг) в донных отложениях в летние периоды 2023–2025 годов (n = 9)

Станция	Металл	Валовые концентрации (мг/кг) по годам			Фоновая концентрация (мг/кг) [10]
		2023	2024	2025	
S1	Cd	н/н	13,43±1,42	11,82±0,12	0,17
	Pb	н/н	96±9	84±8	17
	Cu	н/н	122±11	145±13	7,4
	Zn	н/н	341±31	298±30	41,5
S2	Cd	0,25±0,02	9,42±0,89	8,11±0,84	0,17
	Pb	22±2	110±12	102±10	17
	Cu	20±2	148±15	193±20	7,4
	Zn	49±5	415±42	285±29	41,5
S3	Cd	5,14±0,49	79,16±8,11	63,14±0,62	0,17
	Pb	43±4	96±10	83±8	17
	Cu	90±8	97±10	124±11	7,4
	Zn	164±15	427±41	314±32	41,5

Табл. 4

Индексы геоаккумуляции соединений тяжелых металлов в донных отложениях Черной речки в летние периоды 2023–2025 годов

Элемент	I _{гео} (S1)			I _{гео} (S2)			I _{гео} (S3)		
	2023	2024	2025	2023	2024	2025	2023	2024	2025
Cu	н/н	3,4	3,7	0,8	3,7	4,1	4,3	3,1	3,5
Zn	н/н	2,4	2,2	- 0,3	2,7	2,1	1,4	2,8	2,3
Cd	н/н	5,7	5,5	- 0,3	5,2	4,9	2,1	8,2	7,9
Pb	н/н	1,9	1,7	- 0,2	2,1	2	0,8	1,9	1,7

важность изучения специфических форм металлов в экосистемах.

Особое внимание в экологических исследованиях уделяется наиболее подвижным и биологически доступным формам тяжелых металлов [9]. В табл. 5 представлены данные по процентному содержанию растворимых и подвижных форм ТМ.

Следует отметить, что в 2024 году происходит заметное процентное увеличение растворимых форм цинка и кадмия. Аналогичная картина наблюдается и для подвижных форм ТМ. Мы предположили, что в 2024 году из-за интенсивного строительства вдоль Черной речки произошли изменения физико-химиче-

ского состояния ДО. Действительно, в 2024 году на всех исследуемых станциях Черной речки было зафиксировано закисление ДО, что сопровождалось схожими изменениями в физико-химических параметрах поверхностных вод (табл. 2 и 6). Эти наблюдения свидетельствуют о существенном антропогенном воздействии на водные экосистемы данного региона

Изменения кислотно-щелочного баланса (рН) ДО привели к увеличению концентрации растворимых форм тяжелых металлов в донных отложениях и их миграции в придонный слой, что является важным фактором в формировании экологического риска (табл. 7)

Табл. 5

Процентное содержание растворимых и подвижных форм тяжелых металлов в донных отложениях Черной речки в 2023–2025 годах

Станция	Металл	% растворимых форм ТМ в водных вытяжках по годам			% растворимых форм ТМ в ацетатно-аммонийных вытяжках по годам		
		2023	2024	2025	2023	2024	2025
S1	Cd	н/н	6,9	5,2	н/н	23	20
	Pb	н/н	0,004	0,01	н/н	18	18
	Cu	н/н	0,15	0,11	н/н	3	2
	Zn	н/н	4,5	3,1	н/н	36	32
S2	Cd	0,5	1,3	1,1	2	33	28
	Pb	5,2	0,001	4,8	10	12	11
	Cu	0,09	0,13	0,11	10	3	4
	Zn	2,4	8,5	6,4	11	39	27
S3	Cd	0,01	2,6	1,5	31	36	29
	Pb	0,01	0,001	0,008	19	8	7
	Cu	0,04	0,09	0,06	1	4	2
	Zn	0,5	8,1	6,4	28	46	34

Табл. 6

Величины рН водных вытяжек донных отложений Черной речки (n = 9)

Станция	рН водной вытяжки по годам		
	2023	2024	2025
S1	н/н	5,68±0,02	6,24±0,02
S2	6,77±0,02	5,89±0,02	5,92±0,02
S3	6,92±0,02	5,83±0,02	7,56±0,02

Табл. 7

Концентрации (мкг/л) водорастворимых форм соединений тяжелых металлов в водных вытяжках донных отложений Черной речки (n = 9)

Металл	Год									ПДК, мкг/л ¹
	2023	2024	2025	2023	2024	2025	2023	2024	2025	
	Станция S1			Станция S2			Станция S3			
Cd	н/н	18,52±0,45	1,31±0,03	0,05± 0,003	23,71±1,51	7,87±0,16	0,14±0,02	5,14±0,21	0,28±0,01	5
Pb	н/н	0,96±0,02	0,26±0,02	5,71±0,47	0,31±0,01	0,50±0,02	1,34±0,11	0,18±0,02	4,93±0,23	6
Cu	н/н	38±6	1,36±0,16	1,33±0,13	26,7±1,2	1,92±0,03	7,1±0,1	18,3±1,2	9,8±0,6	1
Zn	н/н	3071±136	448±48	10±1	7042±206	2403±33	168±9	6882±265	816±20	10

Сравнительный анализ полученных концентраций ТМ с предельно допустимыми концентрациями (ПДК) выявил значительные превышения. Для соединений цинка на станциях S1, S2 и S3 зафиксированы трех-, семисот- и семисоткратные превышения ПДК, соответственно. Концентрации соединений кадмия на станциях S1 и S2 превышают ПДК в 4-5 раз, тогда как на станции S3 увеличение концентрации растворимых форм кадмия не достигло предельных значений. Максимальные концентрации растворимых соединений меди наблюдаются на станциях S1 и S2.

В результате изменения pH донных отложений с 6,7 до 5,7 наблюдается значительное увеличение концентрации растворимых форм цинка, меди и кадмия, что способствует вторичному загрязнению поверхностных вод. Эти процессы могут иметь долгосрочные последствия для биогеохимического цикла элементов и состояния водных экосистем. Химические загрязнители могут влиять на различные химические взаимодействия между организмами [16]. Водные организмы, такие как рыбы и ракообразные, в отличие от наземных позвоночных, имеют высокоразвитые системы обоняния и вкуса, которые напрямую контактируют с химическими веществами в воде [14]. Это делает их особенно чувствительными к антропогенным загрязнителям, которые могут нарушать работу сенсорных систем различными способами. Таким образом изучение трансформации форм тяжелых ме-

таллов в ДО позволяет оценить состояние здоровья водной экосистемы.

Заключение

Изучение валового содержания тяжелых металлов донных отложений позволило выделить участки Черной речки, отличающиеся по степени антропогенной нагрузки. Основным загрязнителем являются соединения кадмия, концентрация которых на всех станциях наблюдения увеличивалась в период с 2023 по 2025 год. Анализ кислотно-щелочного баланса донных отложений показал, что в 2024 году произошло увеличение кислотности, что способствовало росту концентрации растворимых форм тяжелых металлов в донных отложениях и их миграции в придонный водный слой, что является важным фактором в формировании экологического риска. Полученные данные указывают на необходимость разработки и внедрения комплексных мер по снижению антропогенного воздействия на экосистему Черной речки, включая мониторинг качества воды, контроль за выбросами загрязняющих веществ и восстановление химического равновесия водных объектов.

Исследование выполнено в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования РФ (тема № FFZF-2025-0018).

Литература

1. Воробьев АЕ, Сарбаев ВИ, Дьяченко ВВ, Шилкова ОС. Транспортные магистрали как источник загрязнения окружающей среды. М.: МГИУ; 2000. URL: <https://elibrary.ru/item.asp?id=23691555>
2. Дроздова ОЮ, Карпухин ММ, Думцев СВ, Лапицкий СА. Формы металлов в воде и донных отложениях р. Малая Сеньга (Владимирская область). Вестн Моск ун-та сер 4. Геология. 2021;(2):97-103. URL: <https://doi.org/10.33623/0579-9406-2021-2-97-103>
3. Ерёмин ВН, Шешнёв АС, Решетников МВ, Теслинова ОВ. Содержание подвижных форм тяжелых металлов в почвах Ботанического сада Саратовского университета. Известия Саратовского университета. Новая серия. Серия: Науки о Земле. 2020;20(1):41-5. DOI: 10.18500/1819-7663-2020-20-1-41-45
4. Коломийцев НВ, Корженевский БИ, Ильина ТА, Гетьман ЕН. Оценка техногенной нагрузки на водные объекты по загрязненности донных отложений. Мелиорация и водное хозяйство. 2015;(6):15-9. URL: <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=26135874>
5. Корженевский БИ, Коломийцев НВ, Ильина ТА, Гетьман ЕН. Мониторинг загрязнения автотранспортом малых рек Московской области тяжелыми металлами. Безопасность жизнедеятельности. 2018;208(4):24-9. URL: <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=32709598>
6. Крамер ДА, Тихонова ИЮ. Антропогенное загрязнение донных отложений малых рек. Башкирский химический журнал. 2012;19(4):29-34. URL: <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=18980906>
7. Кудрявцева ВА, Шигаева ТД, Панкратова НМ. Особенности миграции тяжелых металлов в системе «придонная вода-поровая вода-поверхностный слой донных отложений» прибрежной зоны восточной части Финского залива в весенне-летний период. Известия Томского политехнического университета.

- Инжиниринг георесурсов. 2022;333(1):95-104. DOI:10.18799/24131830/2022/1/3336
8. Мануйлов МБ, Московкин ВМ. Влияние поверхностного стока (дождевых и талых вод) на экологическую и техногенную ситуацию в городах. Вода и экология: проблемы и решения. 2016;(2):35-47. URL: <https://elibrary.ru/item.asp?id=26154979>
 9. Опекунов АЮ, Митрофанова ЕС, Опекунова МГ. Техногенная трансформация состава донных отложений рек и каналов Санкт-Петербурга. Геоэкология. Инженерная геология. Гидрогеология. Геокриология. 2017;(4):48-61. URL: <https://elibrary.ru/item.asp?id=29991101>
 10. Опекунов АЮ, Опекунова МГ, Джораева АН. Фракционирование металлов в донных осадках рек Санкт-Петербурга. Вестник Санкт-Петербургского университета. Науки о Земле, 2024;69(1):166-84. DOI: 10.21638/spbu07.2024.109
 11. Петров ДС, Якушева АМ. Оценка экологического состояния малых водотоков Санкт-Петербурга по показателям зообентоса в 2019-2021 гг. Вестник Санкт-Петербургского университета. Науки о Земле. 2022;67(3):529-44. DOI: 10.21638/spbu07.2022.308
 12. Питулько ВМ, Кулибаба ВВ, Иванова ВВ. Оценка воздействия объектов накопленного вреда на геосистемы малых рек. Геоэкология. Инженерная геология, гидроэкология, геокриология. 2020;(6):54-62. DOI: 10.31857/S0869780920060090
 13. Усманов ИА, Магай МП. Донные отложения как источник загрязнения природных вод. Экологический вестник Северного Кавказа. 2020;16(1):73-6. URL: <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=42562605>
 14. Karim K, Guha S, Beni R. Comparative Analysis of Chemical, Physical and Biological Contaminants in Drinking Water in Various Developed Countries around the World. Journal of Water Resource and Protection. 2020;12(8):714-28. DOI:10.4236/jwarp.2020.128043
 15. Müller G. Schwermetalle in den Sedimenten des Rheins - Veränderungen seit 1971. Umschau in Wissenschaft und Technik. 1979;79:778-83.
 16. Niinemets Ü, Kahru A, Nöges P, Tuvikene A, Vasemägi A, Mander Ü, Nöges T. Environmental feedbacks in temperate aquatic ecosystems under global change: why do we need to consider chemical stressors? Regional Environmental Change. 2017;17(7):2079-96. DOI:10.1007/s10113-017-1197-2



ОЦЕНКА ЭКОЛОГИЧЕСКОГО СОСТОЯНИЯ ДОННЫХ ОТЛОЖЕНИЙ СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ НЕВСКОЙ ГУБЫ И ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ ФИНСКОГО ЗАЛИВА ПО МИКРОБИОЛОГИЧЕСКИМ ПОКАЗАТЕЛЯМ

Л.Л. Капустина

Институт озерадения Российской академии наук, ФГБУН Санкт-Петербургский Федеральный исследовательский центр Российской академии наук, Санкт-Петербург, Россия.

Эл. почта: larisa.kapustina@mail.ru

Статья поступила в редакцию 10.11.2025; принята к печати 08.12.2025

Проведена оценка экологического состояния донных отложений северной части Невской губы и восточной части Финского залива по результатам сезонных микробиологических исследований в 2018–2019 годах. Определяли общие колиформные бактерии (ОКБ) и *Escherichia coli*. Численность ОКБ колебалась от «отсутствия роста» до «сплошного роста» на фильтрах. Количество *E. coli* варьировало от «отсутствия роста» до 1575 колониеобразующих единиц (КОЕ) на грамм грунта. Экологическое состояние основной массы грунтов было неудовлетворительным. Большинство образцов по численности ОКБ не соответствовали нормативу для донных отложений, а по классификации для почв являлись «умеренно опасными» и «опасными». Незагрязненные донные отложения, в основном находились в восточной части Финского залива. Пятно сильно загрязненных осадков, вытянутое по направлению к защищающей от наводнений дамбе, отмечено в Невской губе в районе водовыпуска Северных очистных сооружений (Невская губа). Донные отложения с интенсивным микробным загрязнением были обнаружены также в северном побережье восточной части Финского залива (Курортный район) и вблизи водовыпусков очистных сооружений отдельных населенных пунктов. Неудовлетворительное экологическое состояние прибрежных седиментов, видимо, было вызвано попаданием вод сильно загрязненных малых водотоков (ручьев) в залив на территории от пос. Лисий Нос до г. Зеленогорска. Кроме того источником фекального загрязнения грунтов в области малых глубин могли быть скопления зеленых нитчатых водорослей в волноприбойной зоне. Значимой связи между количеством ОКБ и типом грунта выявлено не было. По-видимому, интенсивность бактериального загрязнения определяется в первую очередь расположением донных отложений относительно источников загрязнения и гидрологическими особенностями акватории.

Ключевые слова: *грунты, общие колиформные бактерии, Escherichia coli, восточная часть Финского залива, Невская губа*

ENVIRONMENTAL CONDITION OF BOTTOM SEDIMENTS IN THE NORTHERN PART OF NEVA ESTUARY AND EASTERN PART OF THE GULF OF FINLAND ASSESSED BY MICROBIOLOGICAL PARAMETERS

L.L. Kapustina

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

Email: larisa.kapustina@mail.ru

The environmental condition of the bottom sediments of the northern part of Neva Estuary and the eastern part of the Gulf of Finland was assessed based on the results of seasonal microbiological studies in 2018–2019. Total coliform bacteria (TCB) and *Escherichia coli* were determined. TCB contamination ranged from “no growth” to “confluence growth” on filters. *E. coli* contamination ranged from “no growth” to 1,575 colony-forming units (CFU) per gram of soil. The environmental condition of the most soil patterns was unsatisfactory. Most samples were found to be “moderately hazardous” and “hazardous” according to classification for soils. Unpolluted sediments were mainly located in the eastern part of the Gulf of Finland. A spot of heavily polluted sediments stretched towards the flood-proof dam was found in the Neva Strait near water discharges from Northern Water Treatment Facilities (Neva Estuary). Bottom sediments with intensive microbial contamination have also been found in the northern coast of the eastern part of the Gulf of Finland and near water discharges of sewage treatment plants of different settlements. The unsatisfactory conditions of coastal sediments, apparently, was caused by the entry of water of heavily polluted small watercourses (streams) into the Gulf near the settlements Lisiy Nos and Zelenogorsk. In addition, green filamentous algae in the wave zone could be a source of fecal contamination in shallow areas. No significant relationship between the amount of TCB and the type of soil was found. The intensity of bacteriological contamination seems to be determined primarily by the location of sediment relative to the sources of pollution and the hydrological characteristics of the water area.

Keywords: *bottom sediments, total coliform bacteria, Escherichia coli, eastern Gulf of Finland, Neva estuary*

Введение

Акватория Невской губы и восточной части Финского залива представляет собой сложную, относительно мелководную экосистему, подверженную значительному антропогенному воздействию. Из-за ресуспензии донных отложений, а также сброса промышленных, сельскохозяйственных и бытовых сточных вод для этих водоемов характерна высокая загруженность органическим веществом. После завершения (2011 год) строительства комплекса защитных сооружений (КЗС) Санкт-Петербурга от наводнений негативное воздействие на Невскую губу и восточную часть Финского залива усилилось из-за ухудшения водообмена.

Под постоянным антропогенным прессом находится пляжная зона курортного района Санкт-Петербурга и Ленинградской области. Поэтому практически постоянно запрещена рекреация в части акватории Невской губы и восточной части Финского залива, примыкающей к пляжам у населенных пунктов Сестрорецк, Лисий Нос, Солнечное, Репино, Комарово и Зеленогорск. Следует заметить, что качество вод в прибрежной зоне Курортного района в значительной степени зависит от качества донных отложений. Донные осадки являются консервативной системой, способной накапливать и хранить информацию о состоянии и изменении геохимических, биологических, климатических условий внешней среды, в том числе вызванных антропогенным воздействием. Исходя из этого, седименты можно рассматривать в качестве важного объекта экологических исследований.

Микробиологические наблюдения являются важной составляющей комплексной оценки экологического состояния водных экосистем. Бактерии принимают активное участие в круговороте веществ и играют основную роль в процессах самоочищения водоемов. За счёт деструкционной деятельности микроорганизмов происходит трансформация большей части энергии, поступающей в водные экосистемы с автохтонным и аллохтонным органическим веществом [5, 29, 18, 3]. Количественные характеристики бактериобентоса (бактерий, населяющих донные отложения) являются одними из основных показателей экологического состояния грунтов. Поэтому оценка качества донных отложений по микробиологическим параметрам представляется очень важной.

Цель настоящей работы: оценить экологическое состояние донных отложений восточной части Финского залива и северной части Невской губы по результатам сезонных микробиологических исследований; определить возможные источники загрязнения данной акватории.

Материалы и методы

Материалами послужили результаты сезонных микробиологических исследований донных отложений

в северной части Невской губы и в восточной части Финского залива. Пробы грунтов отбирались с ноября 2018 года по май 2019 года включительно. В ноябре 2018 года для рекогносцировки были отобраны 4 пробы грунтов Финского залива в районе поселка Солнечное. В 2019 году пробы донных отложений отбирались в феврале, апреле и мае. За время исследований пробы (из слоя 0–5 см) были отобраны на 67 станциях (рис. 1). В 2017 году были обследованы (водные массы) 29 малых урбанизированных водотоков, впадающих в залив на побережье курортной зоны Невской губы и восточной части Финского залива. Считаем правомерным оперировать данными по воде и донным отложениям за разные (близкие) годы, так как осадки весьма консервативны по сравнению с водой, и значения микробиологических параметров в них отражают более долговременные воздействия.

Пробы грунтов обрабатывали по стандартной методике [6, 21]. Определяли количество общих колиформных бактерий (ОКБ) и численность кишечной палочки *Escherichia coli* – вида, который входит в состав ОКБ и относится к группе термотолерантных бактерий (ТКБ). Использовался метод мембранных фильтров (СанПиН 2.1.5.980-00, 2001).

ОКБ – интегральный показатель степени фекального загрязнения, обладающий индикаторной надежностью в отношении возбудителей бактериальных кишечных инфекций [4] (СанПин 2.1.4.1074-01, 2001). *E. coli* является индикатором свежего фекального загрязнения в водных экосистемах. Общие колиформные бактерии, в частности, *E. coli*, являются обычными обитателями кишечного тракта теплокровных животных и человека и поступают в водоемы только извне – с терригенным стоком с урбанизированных территорий, коммунально-бытовыми стоками и тому подобным. В незагрязненных водах данная группа бактерий отсутствует.

К сожалению, для грунтов, в отличие от воды, практически отсутствуют четкие нормативы микробного загрязнения, что создает некоторые затруднения. В связи с этим для донных отложений водоемов часто используют методику, применяемую для оценки степени загрязнения почв [1] (СанПиН 2.1.7.1287-03, 2003; Методические рекомендации. 2004-12-24, 2004) (табл. 1).

Однако система вода-дно более динамична, нежели почва, поскольку микроорганизмы из воды могут переходить в донные отложения и обратно [17, 33]. Поэтому, для оценки микробного загрязнения грунтов, может быть, корректнее использовать норматив, допускающий увеличение численности санитарно-показательных бактерий в донных отложениях в 10 раз по сравнению с водой (СанПиН № 4631-88, 1988). В данном случае сравнивается количество общих колиформных бактерий в 1 мл воды (что для воды соот-

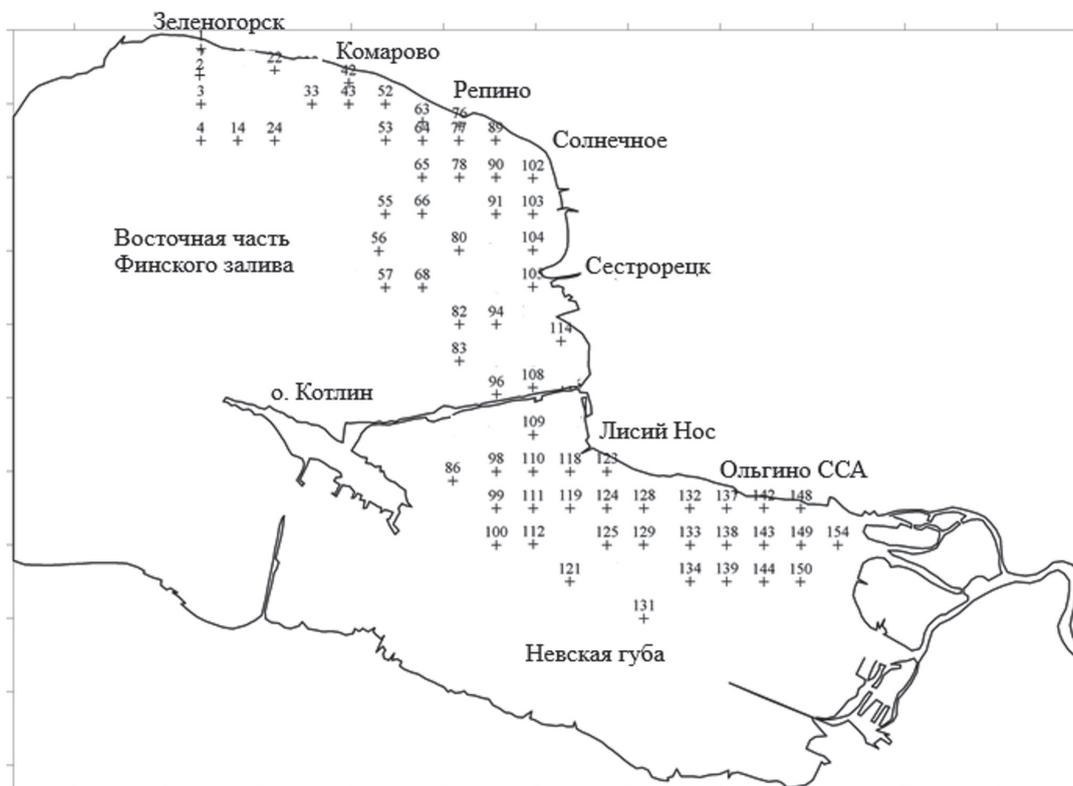


Рис. 1. Схема расположения исследованных станций на акватории восточной части Финского залива и северной части Невской губы.

Табл. 1.

Оценки степени эпидемиологической опасности почвы по СанПиН 2.1.7.1287-03, 2003

Категория загрязненности почв	Численность ОКБ (КОЕ/1 г почвы)
Чистая	1–10
Умеренно опасна	10–100
Опасна	100–1000
Чрезвычайно опасна	1000 и выше

*КОЕ – колониобразующая единица, то есть отдельная колония микроорганизмов

ветствует 1 г) и в 1 г донных отложений. Данное соотношение используют в подобных исследованиях [11]. Согласно нормативу для ОКБ, установленному для рекреационного водопользования, в 100 мл воды может содержаться не более 500 КОЕ (СанПиН 2.1.5.980-00, 2001). Соответственно, в 1 г донных отложений допускается содержание до 50 колоний ОКБ. Количество термотолерантных бактерий (в частности, *E. coli*) для донных отложений не нормируется ни в одной из классификаций. Однако, если ориентироваться на классификацию по воде, при недавнем поступлении в водоем хозяйственно-бытовых сточных вод и незавершенности процессов самоочищения соотношение численности ОКБ и *E. coli* в качестве показателя све-

жего фекального загрязнения, как правило, менее 10 (СанПин 2.1.4.1074-01, 2001; МУК 4.2.1884-04, 2004).

Однако необходимо отметить, что норматив, адаптированный для донных отложений из норматива для воды, так же как классификация для почв, не соответствует нашим целям в полной мере, поскольку предполагает механическое увеличение нормативных значений для воды в 10 раз. И поскольку, как указано выше, собственных четких нормативов для грунтов не существует, мы попытались оценить их эколого-санитарное состояние, используя обе классификации, полагая, что таким образом сможем точнее охарактеризовать степень контаминации осадков кишечной микрофлорой.

Результаты и обсуждение

В период исследований наблюдался широкий диапазон колебаний численности общих колиформных бактерий – от отсутствия роста до сплошного роста на фильтрах. «Отсутствие роста» означает, что на фильтре не вырастает ни одной колонии микроорганизмов. «Сплошной рост» означает, что на фильтре вырастает слишком много бактериальных колоний (> 300 КОЕ), они сливаются между собой, в результате чего подсчитать количество отдельных колоний невозможно. Обычно такой рост ОКБ наблюдается в водах, загрязненных органическим веществом различного происхождения (коммунально-бытовые стоки, сельскохозяйственные стоки, не полностью очищенные сточные воды и так далее). Количество *E. coli* варьировало от «отсутствия роста» до 1575 КОЕ/г грунта (табл. 2) на Ст. 133 (рис. 1) в Невской губе.

Соответствовали нормативам, установленным для донных отложений по численности ОКБ (<50 КОЕ/г; белый цвет) грунты на 17 станциях. Из них, «чистыми» по обеим классификациям (норматив для почв: <10 КОЕ/г) были грунты только на трех станциях – 1, 14 и 86. Две из них расположены в восточной части Финского залива, на продольном разрезе у города Зеленогорска (Ст. 1, 14), а третья – в Невской губе недалеко от дамбы (Ст. 86). Большинство образцов грунта (50 из 67 исследованных) не соответствовали нормативу для донных отложений и, тем более, для почв. Часть из них (38 образцов), согласно классификации для почв, являлись «умеренно опасными» и «опасными» (< 1000 КОЕ/г; серый цвет). Наиболее загрязненные грунты (12 образцов) являлись «чрезвычайно опасными» (> 1000 КОЕ/г или сплошной рост (табл. 1; табл. 2; рис. 2). Основная масса «чистых» грунтов

находилась на разрезах Зеленогорск-Солнечное и на продольном разрезе от Зеленогорска. По-видимому, систематическое антропогенное воздействие на данные участки акватории отсутствует. На остальной части исследованной акватории отмечались лишь отдельные, немногочисленные точки с «чистыми» донными отложениями.

Пятно очень сильно загрязненных грунтов (соответствовали градации «чрезвычайно опасны»), вытянутое в сторону дамбы, отмечалось вблизи водовыпуска Северной станции аэрации (ССА, северный берег Невской губы, Ольгино) (рис. 2). Здесь, в соответствии с типичными гидрологическими условиями этой части Невской губы, происходит постоянное перемещение речных вод под влиянием вдольбереговых течений [9, 10]. На фоне речных вод наблюдается шлейф воды от водовыпуска очистных сооружений ССА, который в зависимости от скорости и направления ветра может частично менять своё положение. По-видимому, степень разбавления и перемещение потока загрязненных вод, в основном, зависит от направления ветра и локальной гидрологической обстановки.

Сильно загрязненные грунты были обнаружены, также, в районах водовыпусков очистных сооружений Зеленогорска и Репино, однако это не носило столь масштабного характера, как в Невской губе. В районе этих населенных пунктов происходит активное смешение вод, поступающих со стороны Невской губы, с основной водной массой залива. Течения здесь крайне неустойчивы и зависят, прежде всего, от скоростей и направлений ветров [10]. Поступающие в этот район стоки из водовыпусков очистных сооружений, подвержены динамическим явлениям, в первую очередь течениям и турбулентности. Участки «умеренно опас-

Табл. 2.

Численность общих колиформных бактерий (ОКБ) и *E. coli* в грунтах на исследованной акватории в 2018–2019 годах

№№ станций	ОКБ КОЕ / г грунта	<i>E. coli</i> КОЕ / г грунта	ОКБ / <i>E. coli</i>	Соответствие грунтов нормативам	
				Для почвы	Для донных отложений
1, 14, 86	0–9	0		чистые	соответствуют
3, 4, 24, 33, 42, 43, 53, 55, 56, 57, 63, 64, 77, 80, 83, 89, 96, 98, 103, 105, 112, 132, 139, 142, 143, 149, 150, 154	14–100	2–59	1,0– 10,5*	умеренно опасны	соответствуют
65, 66, 68, 76, 78, 82, 91, 94, 102, 104, 108, 109, 110, 111, 114, 121, 129, 134, 137, 138, 144, 148	107–925	14–400	1,0– 10,6**	опасны	не соответствуют
22, 52, 90, 118, 119, 123, 124, 125, 128, 131, 132, 133, 142	От 950 до сплошного роста	250– 1575	1,2– 32,0***	очень опасны	не соответствуют

* Ст. 43; ** Ст. 144; *** Ст. 123. На остальных станциях соотношение ОКБ/*E. coli* менее 10.

ных» и «опасных» донных отложений находились вблизи северного берега восточной части Финского залива, в основном, между Солнечным и Сестрорецком (рис. 2). С учетом того, что колиформные бактерии могут сохраняться в воде и, особенно, в осадках длительное время, невозможно сказать, насколько свежим являлось загрязнение.

Анализ полученных данных показал, что в подавляющем большинстве образцов донных отложений количественное соотношение ОКБ/*E. coli* (показатель свежего фекального загрязнения) менее чем 10 (табл. 2). При этом в некоторых из них (Ст. 3, 4, 24, 42, 43, 53, 57, 64, 89, 96, 132 – см. рис. 2) найдено небольшое количество (ниже установленных нормативов по классификации для донных отложений), как ОКБ, так и *E. coli*. В свою очередь, высокое значение вышеуказанного показателя не всегда свидетельствовало о удовлетворительном экологическом состоянии донных отложений. Так например, на Ст. 123 (северный берег Невской губы, рис. 1), данное соотношение было равно 32. Однако в этой точке численность ОКБ превышала норматив в 16 раз. Трудно предположить наличие свежего фекального загрязнения на всей исследованной акватории. В связи с вышеизложенным

вызывает сомнение корректность применения количественного соотношения ОКБ/*E. coli* для оценки эколого-санитарного состояния донных отложений, по крайней мере, во всех случаях. Следует с осторожностью делать выводы о наличии или отсутствии свежего фекального загрязнения в грунтах, и говорить о подобном загрязнении, видимо, можно только в местах нахождения грунтов с очень высокой численностью *E. coli*. Не подлежит сомнению, что для более корректной оценки качества осадков необходима специальная классификация.

Распространение и выживание колиформных бактерий (в частности, *E. coli* как типичного их представителя) во внешней среде (вне организма человека, теплокровных животных и птиц), изучено недостаточно. Подобные исследования проводились, в основном, в рекреационных зонах Великих Американских озер. Известно, что даже в сухих водорослях и в песке пляжей бактерии группы кишечной палочки могут переживать довольно длительное время (многие месяцы) и быть основным источником микробного загрязнения воды [11, 19, 25, 27, 30, 32,]. Донные отложения прибойной зоны в районах пляжей также могут служить источником *E. coli* для воды пляжей,



Рис. 2. Численность общих колиформных бактерий (КОЕ/г грунта) в донных отложениях восточной части Финского залива и северной части Невской губы в 2018–2019 годах (до 50 КОЕ ОКБ/г – кружки белого цвета; 50–1000 КОЕ ОКБ/г – серый цвет; более чем 1000 КОЕ ОКБ/г и сплошной рост – черного цвета). Станции, где отмечен сплошной рост бактерий – черный цвет. Белыми треугольниками отмечены водовыпуски ССА (северная станция аэрации), курортных городов и поселков.

как это наблюдалось в оз. Супериор [25]. При определенных условиях (например, интенсивная волновая активность) в результате взмучивания осадков бактерии могут из донных отложений переходить обратно в воду, существенно повышая в ней количество фекальных микроорганизмов. То есть, грунты могут являться источником вторичного загрязнения воды в прибойной зоне и зоне малых глубин [28, 33, 34]. Для Великих Американских озер установлено, что в донных отложениях, песках прибойной зоны и прибрежных песках количество колиформных бактерий в среднем в 63, 74 и 1087 раз, соответственно, больше, чем в воде озер [24]. Применение различных фенотипических методов показало, что различные штаммы *E. coli* в водных объектах не обязательно могут происходить из источников, связанных с человеческой деятельностью (человек, домашние животные, коммунальные стоки). Так, существенным потенциальным источником кишечной палочки на пляжах могут быть водоплавающие птицы.

Рост и развитие *E. coli* были зафиксированы в различных типах донных отложений. Эти результаты свидетельствуют о том, что штаммы *E. coli*, потенциально происходящие из различных источников, могут выживать и, возможно, даже размножаться в песке и донных отложениях, увеличивая концентрацию фекальных колиформов на пляжах [12, 13, 14, 22, 23]. По аналогии можно предположить, что в грунтах Финского залива и Невской губы колиформные бактерии могут достаточно долго выживать и при интенсивных гидродинамических воздействиях, вызывающих взмучивание осадков, вновь попадать в водную толщу и становиться источником загрязнения для водных масс пляжей.

Определение источников загрязнения воды и донных отложений, особенно в зонах рекреации, очень важно. В 2017 году было проведено микробиологическое исследование воды 29 малых водотоков, впадающих в залив на северном побережье от поселка Лисий Нос до Зеленогорска. Численность ОКБ в воде ручьев в летний период (июль) варьировала от 500 до 16000 КОЕ/100 мл (в среднем 4100 КОЕ/100 мл), а количество *E. coli* колебалось от 90 до 11800 КОЕ/100 мл (в среднем 2200 КОЕ/100 мл). В октябре 2017 года значения обоих показателей были примерно в два раза ниже летних и составляли в среднем для ОКБ и *E. coli* 2300 КОЕ/100 мл и 1000 КОЕ/100 мл соответственно. Тем не менее, как летние, так и осенние значения многократно превышали установленные нормативы: не более чем 500 КОЕ/100 мл для ОКБ и 100 КОЕ/100 мл для *E. coli* (СанПиН 2.1.5.980-00, 2001). Большинство исследованных ручьев протекают в непосредственной близости к жилым кварталам, садоводствам, домам отдыха, точкам общественного питания. По всей видимости, в водотоки могли попадать хозяйственно-

бытовые стоки. Объемы и пространственное распространение загрязненных вод, вливающих в залив, не постоянны, так как формируются в зависимости от сезона, метеоусловий, течений. Поэтому в непосредственной близости от загрязненных точек иногда обнаруживаются грунты, соответствующие нормативу для донных отложений (но не для почв). Значительное влияние на состояние донных отложений в отдельных частях акватории, примыкающей к пляжам Курортного района Санкт-Петербурга, загрязненные водные массы могут оказывать и в зимний период. Под ледовым покровом эти потоки защищены от воздействия ветрового перемешивания и в течение длительного времени не меняют своего положения. В северном побережье восточной части Финского залива общие колиформные бактерии попадают в воду и грунты также со стоками очистных сооружений населенных пунктов курортного района, водовыпуски которых расположены относительно близко к берегу. В этих случаях загрязнение не распространяется далеко от береговой линии.

Донные отложения являются более предпочтительным субстратом, чем водные массы, для выживания колиформов, так как обеспечивают большее количество питательных веществ, а также, защиту от солнечного света и выедания протозойным планктоном (простейшими организмами) [28, 30, 16, 27]. На исследованной акватории встречались различного рода песчаные и илистые грунты. При анализе полученного материала четкая зависимость между количеством ОКБ и типом грунта обнаружена не была. И на относительно чистых участках, и в местах интенсивного загрязнения донные отложения были представлены как песками, так и илами. По-видимому, бактериальное загрязнение донных отложений связано не с определенными типами грунтов, а прежде всего определяется их пространственным расположением относительно источников загрязнения. Это вполне логично, так как бактерии группы кишечной палочки не являются естественными обитателями водных экосистем, а всегда поступают туда извне. Наши данные согласуются с результатами аналогичных исследований в Невской губе и восточной части Финского залива [7]. «Уровень бактериального и вирусного загрязнения воды в Невской губе и восточной части Финского залива во многом зависит от многочисленных источников загрязнения, включая канализованные и неканализованные стоки, выполнение работ по намыву территорий, дноуглубительных и строительных работ в исследуемых акваториях (порт Бронка)»¹.

Как уже отмечено, результаты различных исследований свидетельствуют о том, что колиформные микроорганизмы, происходящие из различных источни-

¹ https://spcras.ru/news/detail_news.php?ID_NEWS=696978

ков, могут выживать и, возможно, даже размножаться в различных типах донных отложений. При этом, обнаружено, что *E. coli* дольше выживает в воде и донных отложениях при низких температурах (15 и 4°C соответственно), нежели при высоких (37 и 30°C соответственно) [24]. В придонном слое воды в восточной части Финского залива и в северной части Невской губы температуры круглогодично составляют около 4°C [10], поэтому можно ожидать долговременного (порядка нескольких месяцев) выживания колиформов в грунтах. На наш взгляд, более опасными в смысле вторичного загрязнения воды пляжей являются песчаные грунты, так как они, как правило, расположены ближе к берегу, а значит, более загрязнены. Кроме того, гидродинамические процессы в прибойной зоне достаточно интенсивны, в связи с чем возникают условия для вторичной контаминации воды колиформными бактериями из донных отложений.

Еще одним источником колиформных бактерий для воды и грунтов могут быть скопления водорослей в прибойной зоне пляжей. В последние десятилетия было показано, что нитчатые зеленые водоросли в водоемах могут быть ассоциированы с колиформными бактериями, а также с сальмонеллой. В результате исследований на Великих американских озерах было обнаружено, что количество *E. coli* в водорослевых матах намного превышает таковое в воде [15, 17, 19, 26, 31]. Дожди и волновая деятельность могут расширять прибойную зону, водоросли быстро разлагаются во влажной среде, что создает дополнительные преференции для выживания и даже размножения колиформов. Как показали наблюдения, проведенные в восточной части Финского залива [2, 8, 20], ОКБ аккумулировались на отмерших водорослях из вод залива и сохраняли способность к росту и размножению даже после высушивания. В июле 2017 году нами было проведено небольшое исследование нитчатых зеленых водорослей, выброшенных на берег пляжей. Обилие водорослевых матов на берегу является обычным для пляжей Невской Губы и восточной части Финского залива. Выяснилось, что на пляжах поселков Лисий Нос (Невская губа) и Солнечное (восточная часть Финского залива) при отсутствии общих колиформных бактерий в воде водоросли были интенсивно загрязнены этими микроорганизмами («сплошной рост» на фильтрах). Наши данные согласуются с результатами предыдущих исследований и свидетельствуют о том, что скопления водорослей на берегу могут быть источником микробного загрязнения вод и донных отложений в прибойной зоне пляжей. По-видимому, содержание большого количества бактерий группы кишечной палочки в водорослевых матах может быть следствием жизнедеятельности морских птиц, в желудочно-кишечном тракте которых, как у всех теплокровных животных, присутствуют бакте-

рии этой группы. Ежегодные массовые скопления водорослей на берегу залива могут быть благоприятным субстратом для аккумуляции колиформных бактерий и патогенных энтеробактерий и приводить к ухудшению санитарной обстановки в рекреационных зонах Санкт-Петербурга и Ленинградской области.

В связи с широким распространением колиформных бактерий в зонах рекреации возникает проблема снижения их численности. Гарантировано надежных методов уборки пляжей не существует. Результаты ряда исследований [25, 27, 28] показали, что ручная уборка с помощью граблей, практически не влияет на концентрацию колиформов на пляжах и в песках прибойной зоны. Есть свидетельства того, что механическая уборка прямо или косвенно может даже повышать выживаемость и численность *E. coli* [25]. Использование уборочных машин нарушает структуру и стратификацию седиментов прибойной зоны, и фекалии птиц могут проникать, например, в нижележащие, более влажные слои донных отложений, где они защищены от высыхания и потенциального воздействия солнечного света. То есть для колиформов создаются благоприятные условия, в которых они могут выживать, активизироваться и, возможно, даже размножаться. Вместе с тем, результативной мерой снижения численности колиформных бактерий в песках и прибрежных грунтах пляжей может быть систематическая уборка скоплений отмерших водорослей.

Заключение

Экологическое состояние основной массы исследованных грунтов было неудовлетворительным, что, по-видимому, свидетельствовало о долговременных негативных воздействиях на акваторию Невской губы и восточной части Финского залива. Большинство образцов не соответствовали нормативу для донных отложений, а по классификации для почв являлись «умеренно опасными» и «опасными».

Незагрязненные грунты были, в основном, обнаружены в восточной части Финского залива на разрезах между г. Зеленогорском и пос. Солнечное, а также, на продольном разрезе от г. Зеленогорск. Систематическое антропогенное воздействие на данные участки акватории, по-видимому, отсутствует. Немногочисленные образцы незагрязненных донных отложений найдены в районе г. Сестрорецка и в Невской губе. В районе водовыпуска Северной станции аэрации отмечено пятно осадков с интенсивным загрязнением (соответствовали градации «чрезвычайно опасны» по классификации для почв), вытянутое по направлению к дамбе, по-видимому, в соответствии с типичными гидрологическими условиями этой части Невской губы. Грунты, соответствующие градациям «опасные» и «чрезвычайно опасные», были обнаружены также на отдельных участках акватории курортной зоны в се-

верном побережье восточной части Финского залива. По-видимому, это обусловлено попаданием сюда сильно загрязненных водных масс малых водотоков (ручьев), впадающих в залив. Загрязнение не распространялось далеко, вероятно, из-за небольшого объема стоков.

Объемы водных масс ручьев и их пространственное распространение не постоянны и зависят от сезона года, метеоусловий и гидрологической ситуации. Поэтому в непосредственной близости от загрязненных точек могут обнаруживаться грунты, соответствующие нормативу для донных отложений. В Курортном районе общие колиформные бактерии могут также попадать в воду и осадки со стоками очистных сооружений отдельных населенных пунктов, водовыпуски которых расположены относительно близко к берегу. Источником микробного загрязнения донных отложений вблизи береговой линии могут быть и скопления зеленых нитчатых водорослей в прибойной зоне, являющиеся благоприятным субстратом для аккумуляции колиформных бактерий, что приводит к ухудшению экологической ситуации в рекреационных зонах Санкт-Петербурга и Ленинградской области.

Зависимость между численностью общих колиформных бактерий и типом грунта выявлена не была.

И на относительно чистых участках, и в местах интенсивного загрязнения, донные отложения были представлены как различными видами песков, так и илами. По-видимому, интенсивность микробного загрязнения седиментов определяется прежде всего их пространственным расположением относительно источников загрязнения и гидрологическими особенностями акватории. Это вполне понятно, так как бактерии группы кишечной палочки не являются естественными обитателями водных экосистем, а всегда поступают туда извне.

Благодарности. Автор выражает признательность старшему научному сотруднику лаборатории географии и гидрологии ИНОЗ РАН - СПб ФИЦ РАН, к.г.н. С.Г. Каретникову за отбор проб грунтов и помощь в создании иллюстраций.

Финансирование. Работа выполнена в рамках государственного задания Института озераедения РАН, обособленного структурного подразделения СПб ФИЦ РАН, по теме FMNG-0154-2019-0001 «Комплексная оценка динамики экосистем Ладожского озера и водоёмов его бассейна под воздействием природных и антропогенных факторов».

Литература

- Акатова ЕВ, Арляпов ВА. Оценка экологического состояния донных отложений водоемов Тульской области. Известия Тульского государственного университета. Естественные науки. 2015; (4): 220-31.
- Губелит ЮИ. Структура и функционирование прибрежных альгоценозов восточной части Финского залива. Автореф. дисс.... кан. биол. наук. СПб; 2011.
- Копылов АИ, Косолапов ДБ. Микробная «петля» в планктонных сообществах морских и пресноводных экосистем. Ижевск: КнигоГранд; 2011.
- Корш ЛЕ, Артемова ТЗ. Ускоренные методы санитарно-бактериологического исследования воды. М.: Медицина; 1978.
- Кузнецов СИ. Микрофлора озёр и её геохимическая деятельность. М.: Наука; 1970.
- Кузнецов СИ, Дубинина ГА. Методы изучения водных микроорганизмов. М.: Наука; 1989.
- Малышев ВВ, Змеева ТА, Михайленко РР, Носкова ТВ. Результаты санитарно-микробиологического и санитарно-вирусологического мониторинга акваторий Невской губы и восточной части Финского залива. Современное состояние. В кн.: Материалы II Национального конгресса бактериологов. СПб; 2016. Т. 6, № 3, С. 65.
- Никулина ВН, Губелит ЮИ. Водоросли литорали, как показатель экологического состояния побережья восточной части Финского залива. Биология внутренних вод. 2007;(1):40-5. EDN NYRPZB
- Нежиховский РА. Река Нева и Невская губа. Л.: Гидрометеиздат; 1981.
- Нежиховский РА. Вопросы гидрологии реки Невы и Невской губы. Л.: Гидрометеиздат; 1988.
- Alm EW, Burke J, Spain A. Fecal indicator bacteria are abundant in wet sand at freshwater beaches. Water Res 2003;37:3978-82. doi:10.1016/S0043-1354(03)00301-4
- Alm EW, Burke J, Hagan E. Persistence and potential growth of the fecal indicator dacteria, *Escherichia coli*, in shoreline sand at Lake Huron. J Gt Lakes Res 2006;32:401-5. DOI:10.3394/0380-1330(2006)32[401:PAPGOT]2.0.CO;2
- Beversdorf LJ, Bornstein-Forst SM and McLellan SL. The potential for beach sand to serve as a reservoir for *Escherichia coli* and the physical influences on cell die-off. J Appl Microbiol. 2007; 102: 1372-81. doi:10.1111/j.1365-2672.2006.03177.x
- Boehm AB, Griffith J, McGee C, Edge TA, Solo-Gabriele HM, Whitman R, Cao Y, Getrich M,

- Jay JA, Ferguson D, Goodwin KD, Lee CM, Madison M and Weisberg SB. Fecal indicator bacteria enumeration in beach sand: a comparison study of extraction methods in medium to coarse sands. *J Appl Microbiol.* 2009; 107: 1740-150. doi:10.1111/j.1365-2672.2009.04440.x
15. Byappanahalli MN, Shively DA, Nevers MB, Sadowsky MJ, Whitman RL. Growth and survival of *Escherichia coli* and enterococci populations in the macro-alga *Cladophora* (Chlorophyta). *FEMS Microbiol Ecol.* 2003; 46: 203-11. DOI:10.1016/S0168-6496(03)00214-9
 16. Byappanahalli MN, Whitman RL, Shively DA, Ting WT E, Tseng CC, and Nevers MB. Seasonal persistence and population characteristics of *Escherichia coli* and enterococci in deep back-shore sand of two freshwater beaches. *J Water Health.* 2006; 4:313-20. DOI: 10.2166/wh.2006.518
 17. Byappanahalli MN, Sawdey R, Ishii S, Shively DA, Ferguson J, Whitman RL, Sadowsky MJ. Seasonal stability of *Cladophora*-associated *Salmonella* in Lake Michigan watersheds. *Water Res.* 2009; 43 (3): 806-14. DOI: 10.1016/j.watres.2008.11.012
 18. Cole JJ, Findlay S., Pace ML. Bacterial production in fresh and saltwater ecosystems: A cross-system overview. *Marine Ecol Progr.* 1988; 43:1-10. DOI: 10.3354/meps043001
 19. Englebort ET, McDermott C, Kleinheinz GT. Impact of the alga *Cladophora* on the survival of *E. coli*, *Salmonella*, and *Shigella* in laboratory microcosm. *J Gt Lakes Res.* 2008;34(2):377-82. DOI:10.3394/0380-1330(2008)34[377:IOTACO]2.0.CO;2
 20. Gubelit YuI, Vainshtein MB. Growth of Enterobacteria on algal mats in the eastern part of the Gulf of Finland. *Inland Water Biol.* 2011;4(2):132-36. DOI:10.1134/S1995082911020246
 21. Kemp PF, Cole JJ, Sherr BF, Sherr EB6, eds. *Handbook of methods in aquatic microbial ecology.* Boca Raton: Lewis Publishers; 1993. <https://doi.org/10.1201/9780203752746>
 22. Hassard F, Gwyther CL, Farkas K, Andrews A, Jones V, Cox B, Brett H, Jones DL, McDonald JE, Malham SK. Abundance and distribution of enteric bacteria and viruses in coastal and estuarine sediments - a review. *Front Microbiol.* 2016;7:1-30. DOI: 10.3389/fmicb.2016.01692
 23. Hardina CM, Fujioka RS. Soil: the environmental source of *Escherichia coli* and enterococci in Hawaii's streams. *Environ Toxicol Water Qual.* 1991;6(2):185-96. DOI: 10.1111/j.1365-2672.1998.tb05286.x
 24. Ishii S, Hansen D, Hicks R, Sadowsky M. Beach sand and sediments are temporal sinks and sources of *Escherichia coli* in Lake Superior. *Environ Sci Technol.* 2007;41:2203-9. DOI:10.1021/es0623156
 25. Kinzelman JL, Whitman RL, Byappanahalli M, Jackson E, Bagley RC. Evaluation of beach grooming techniques on *Escherichia coli* density in foreshore sand at North Beach, Racine. *Lake Reservoir Manag.* 2003;19(4):349-54. DOI: 10.1080/07438140309353944
 26. Kleinheinz GT, Englebort E. *Cladophora* and the beach: implications for public health. *Cladophora research and management in the Great Lakes. Gt Lakes Water Inst Spec Rep.* 2005;(1):19-30.
 27. Mika KB, Imamura G, Chang C, Conway V, Fernandez G, Griffith JF, Kampalath RA, Lee CM, Lin C-C, Moreno R, Thompson S, Whitman RL, Jay JA. Pilot- and bench-scale testing of faecal indicator bacteria survival in marine beach sand near point sources. *J Appl Microbiol.* 2009;107:72-84. DOI: 10.1111/j.1365-2672.2009.04197.x
 28. Obiri-Danso K, Jones K. Intertidal sediments as reservoirs for hippurate negative campylobacters, salmonellae and fecal indicators in three EU recognized bathing waters in North West England. *Water Res.* 2000;34:519-27. DOI: 10.1016/S0043-1354(99)00146-3
 29. Pomeroy LR. The ocean's food web, a changing paradigm. *Bioscience.* 1974;24:499-504. URL: <http://www.jstor.org/stable/1296885>
 30. Whitman RL, Nevers MB. Foreshore sand as a source of *Escherichia coli* in near-shore water of a Lake Michigan beach. *Appl Environ Microbiol.* 2003; 69(9):5555-62. DOI: 10.1128/AEM.69.9.5555-5562.2003
 31. Whitman RL, Shively DA, Pawlik H, Nevers M, Byappanahalli MN. Occurrence of *Escherichia coli* and enterococci in *Cladophora* (Chlorophyta) in nearshore water and beach sand of Lake Michigan. *Appl Environ Microbiol.* 2003;69(7):4714-29. DOI: 10.1128/AEM.69.8.4714-4719.2003
 32. Whitman RL, Nevers MB, Byappanahalli MN. Examination of the watershed-wide distribution of *E. coli* along Lake Michigan: an integrated approach. *Appl Environ Microbiol.* 2006;72(11):7301-10. DOI:10.1128/AEM.00454-06
 33. Yamahara KM, Layton BA, Santoro AE, and Boehm AB. Beach sands along the California coast are diffuse sources of fecal bacteria to coastal waters. *J Environ Sci Technol.* 2007;41:4515-21. DOI: 10.1021/es062822n
 34. Zehms TT, McDermott CM, Kleinheinz GT. Microbial concentrations in sand and their effect on beach water in Door County, Wisconsin. *J Gt Lakes Res.* 2008; 34:524-34.

БАЙКАЛЬСКАЯ НЕРПА (*PUSA SIBIRICA* GMELIN 1788, PINNIPEDIA) В ЧИВЫРКУЙСКОМ ЗАЛИВЕ ОЗ. БАЙКАЛ: 1. МИГРАЦИИ

М.Е. Овдин^{1,2*}, Е.А. Петров²

¹Заповедное Подлесье, пос. Усть-Баргузин, Баргузинский район, Бурятия, Россия;

² Байкальский музей Сибирского отделения РАН, пос. Листвянка, Иркутская обл., Россия

*Эл. почта: ovdin@pdmr.ru

Статья поступила в редакцию 21.09.2025; принята к печати 03.11.2025

На основании критического анализа литературных данных и новых сведений, полученных в 2020–2024 годах в том числе с помощью стационарных видеосистем и беспилотных летательных судов (БЛС), приведена характеристика осенних перемещений (миграций) байкальской нерпы в Чивыркуйский залив оз. Байкал. Показано, что сроки миграции зверей в соответствии с климатическими условиями Байкала сместились в сторону зимы на 3–4 недели, и что трофический фактор не является побуждающим фактором к началу миграций. В качестве такового выступает температурный режим, обуславливающий появление первых льдов на мелководьях и в заливах. Мотивом (внутренним побуждением) к перемещению зверей в залив признана потребность в полноценном отдыхе на молодом льду. Предположительно, в осенние миграции вовлекаются преимущественно особи, хорошо подготовленные к зимовке. За осенний период (ноябрь–декабрь) на короткий период (несколько дней) залив посещают тысячи байкальских нерп, однако, вероятно заметная их часть делает это неоднократно.

Ключевые слова: байкальская нерпа, ледовый режим, Байкал, миграции, потепление

BAIKAL SEAL (*PUSA SIBIRICA* GMELIN 1788, PINNIPEDIA) IN CHIVYRKUISKY BAY OF LAKE BAIKAL: 1. MIGRATIONS

M.Ye. Ovdin^{1,2*}, Ye.A. Petrov¹

¹Zapovednoye Podlemye, Ust-Barguzin, Barguzinsky District, Buryatia, Russia;

²Baikal Museum, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Listvyanka, Irkutsk Region, Russia

Email: ovdin@pdmr.ru

Based on a critical analysis of literature and new data obtained in 2020–2024, including those obtained with stationary video systems and unmanned aerial vehicles (UAVs), this paper characterizes the autumn movements (migrations) of Baikal seals to Chivyrkuisky Bay in Lake Baikal. It is shown that the timing of the animals migration, in accordance with Baikal climatic conditions, has shifted toward winter by 3–4 weeks, and that trophic factors are not the driving force behind the onset of migration. Temperature, which determines the appearance of the first ice in shallow waters and bays, most likely serves as the driving factor. The need for adequate rest on young ice is recognized as the motive (internal drive) for the animals migration to the bay. Presumably, individuals well prepared for wintering are predominantly involved in autumn migrations. During the autumn (November–December), thousands of Baikal seals visit the bay for short periods (several days), but a significant number likely do so repeatedly.

Key words: Baikal seal, ice regime, Lake Baikal, migrations, global warming

ВВЕДЕНИЕ

Активные перемещения байкальской нерпы *Pusa sibirica* Gm. (БН) по акватории возможны только в период чистой воды (июнь–ноябрь, в южной части озера – с мая по декабрь), который является и нагульным периодом в годовом цикле жизни нерпы. В это время БН занимается в основном поиском и потреблением

пищи, причем в большем количестве, чем это нужно для восполнения энергетических затрат, благодаря чему звери к осени набирают вес и обычно имеют максимальную упитанность (в году). БН за период открытой воды способна преодолевать тысячи километров [6, 13, 16, 18], при этом сомнительно, чтобы нерпы при выборе места обитания ориентировались на

такие факторы природной среды, как глубина, расстояние от берега, содержание хлорофилла и мутность, как предполагают некоторые исследователи [2]. Отметим, в этом исследовании не выявлены выраженные температурные предпочтения, т. е. температура воды не влияла на выбор тюленями того или иного района обитания, хотя, конечно, это не так [9-11].

По литературным данным прежних лет, ежегодно осенью, начиная с октября, БН активно откочевывала на мелководья, в заливы вдоль восточного берега (Провал, Баргузинский, Чивыркуйский), на придельтовые участки рек Верхняя Ангара, Кичера, Селенга, в Дагары и другие губы северо-восточного побережья, то есть туда, где в первую очередь образуются льды, и *термический фактор* считали одной из причин начала осенних миграций [11]. Но мнение о мотивации нерп, направляющихся в указанные мелководные районы Байкала, было неоднозначным. Предполагали, что, кроме термического, миграции БН обуславливались *трофическим фактором*, поскольку они во времени совпадали с нерестовыми миграциями омуля и сига в реки Ангара, Большой Чивыркуй, Баргузин, Селенга и др. [9], а в Чивыркуйском заливе осенью скапливалась и соровая рыба. Другими словами, допускалось, что эти виды рыб и привлекали БН, а значит, она в этих локациях питалась омулем и сеголетком, что однако не соответствует действительности [14, 15]. Оригинальная трактовка мотивации посещения заливов БН предложена Е.А. Барановым [1]: в осеннее время, когда на Байкале часты сильные ветры и шторма, нерпы не могут выспаться ни в воде, ни на лежбищах, и потому направляются в заливы. Наиболее удобным и безопасным из всех способов сна является сон подо льдом, во время которого нерпы прижимаются снизу к поверхности льда, плотно вставив нос в «отдушину», причем в первую очередь такой возможностью должны пользоваться (по мнению автора) беременные самки, которые нуждаются в отдыхе, имеют опыт посещения заливов и первыми заходят в него. За ними заходят взрослые самцы (тоже, надо полагать, не выспавшиеся) и, в последнюю очередь, животные меньших возрастов и сеголетки, которым по логике автора релаксация нужна меньше. На наш взгляд, эти доводы не убедительны, да и маловероятно, чтобы БН преодолевали десятки, если не сотни километров, чтобы «выспаться». Конечно, БН в заливе отдыхает на льдах, но и только (в следующем сообщении мы подкрепим свой вывод оригинальными наблюдениями).

«Классические» представления о сезонных миграциях БН в Чивыркуйский залив сложились на основе визуальных наблюдений в 1960–1980-х годах и выглядят следующим образом. В залив нерпы начинали заходить с середины октября, «стягиваясь» с летних, распадающихся к тому времени, лежбищ [9, 11].

В заливе в разные годы насчитывалось от 1 до 7 тыс. нерп, в среднем 4 тыс. [11, с. 136], а ледовые залежки (так называемые *урганы*), состоящие из разновозрастных животных обоего пола, могли насчитывать до нескольких сотен голов [9-11]. Северные ветра регулярно разрушали тонкий ледовый покров, и его обломки, в том числе в виде больших ледяных полей, состоящих из относительно толстого белого припая, с такой же регулярностью выносились южными ветрами из залива в открытый Байкал, а вместе со льдом залив покидали и нерпы [11]. Они могли достигать акваторий в районе р. Сосновки и губы Давша, то есть уплывать на 40–60 км от створа залива. Предполагали, что звери, уплывающие на льдах из залива, могли там же оставаться на зимовку [9, 10]. С середины ноября численность нерп в Чивыркуйском заливе уменьшалась, и к концу месяца (реже в начале декабря) звери покидали залив поголовно, по большей части переходя на плавающие льды, возникающие к тому времени в открытом Байкале, преимущественно вдоль северо-восточного берега. В целом по озеру на осенних ледовых лежбищах скапливалось до $\frac{1}{3}$ – $\frac{1}{2}$ популяции [11], то есть, при тогдашней численности популяции, несколько десятков тысяч особей. Считалось, что нерпа в этих местах оставалась до конца ледостава, в течение 1,5–3 мес. в зависимости от погодных условий [9].

В современных условиях, сложившихся на фоне потепления климата, характер осенних миграций, в частности в Чивыркуйский залив, изменился. Критический анализ изложенных фактов и обоснование наших представлений об осеннем периоде жизни байкальской нерпы в измененных метеорологических условиях и неустойчивого ледового режима и стали задачами настоящей работы. Исходя из накопившихся сведений, мы полагаем, что БН осенью целенаправленно перемещается на мелководья (включая Чивыркуйский залив), однако динамика (сроки) заходов изменилась; стимулом (внешним побуждением) к кочевкам является температурный фактор, а мотивом (внутренним побуждением) – потребность в отдыхе как элементе комфортного поведения зверей, набравших за время нагула достаточные энергетические запасы для предстоящей длительной зимовки под сплошным ледовым покровом. В этом смысле позднеосенние залежки на молодом льду в относительно спокойных местах Байкала функционально можно рассматривать как продолжение летне-осенних береговых лежбищ. Мы полагаем, что так же, как и летом, потребность в таком времяпровождении возникает не у всех особей популяции, и массовость захода нерп в Чивыркуйский залив год от года может быть разной, поскольку она, по-видимому, определяется конкретными климатическими условиями не только осени, но и всего года.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалы собирались в течение 2020–2024 годов в Чивыркуйском заливе оз. Байкал (рис. 1).

Разновозрастных байкальских нерп добывали осенью во время сетного лова зверей по научной квоте (БакалВНИРО, г. Улан-Удэ). Питание нерп изучали традиционным «отолитным» методом [5, 11]. Методика заключается в отмывании не перевариваемых остатков пищи, в частности отолитов рыб, из содержимого желудочно-кишечного тракта (ЖКТ). После идентификации и подсчета отолитов рассчитывали два коэффициента встречаемости (%): A – число отолитов данного вида рыбы к общему числу отолитов в пробе, и B – число животных в выборке, в пробах которых встречены отолиты данного вида рыб. Но,

в отличие от прежних публикаций, мы попытались провести анализ питания нерпы по величине реставрированного «пищевого комка». «Реставрацию» пищевого комка проводили простым переводом числа отолитов в среднестатистической пробе в массу съеденной рыбы. При этом во всех случаях использовали средние навески рыб, заимствованные из разных источников, приведенных в работах [14, 15], за которые приняты: малая голомянка, МГ, (*Comephorus dybowskii*) – 4 г; большая голомянка, БГ, (*Comephorus baicalensis*) – 12 г; длиннокрылка, ДКР, (*Cottocomephorus inermis*) и желтокрылка, ЖКР, (*Cottocomephorus grewingkii*) и песчаная широколобка, ПШ, (*Leocottus kesslerii*) – 10 г; каменная широколобка, КШ, (*Paracottus knerii*) – 12 г; донные бычки *Abyssocottidae*

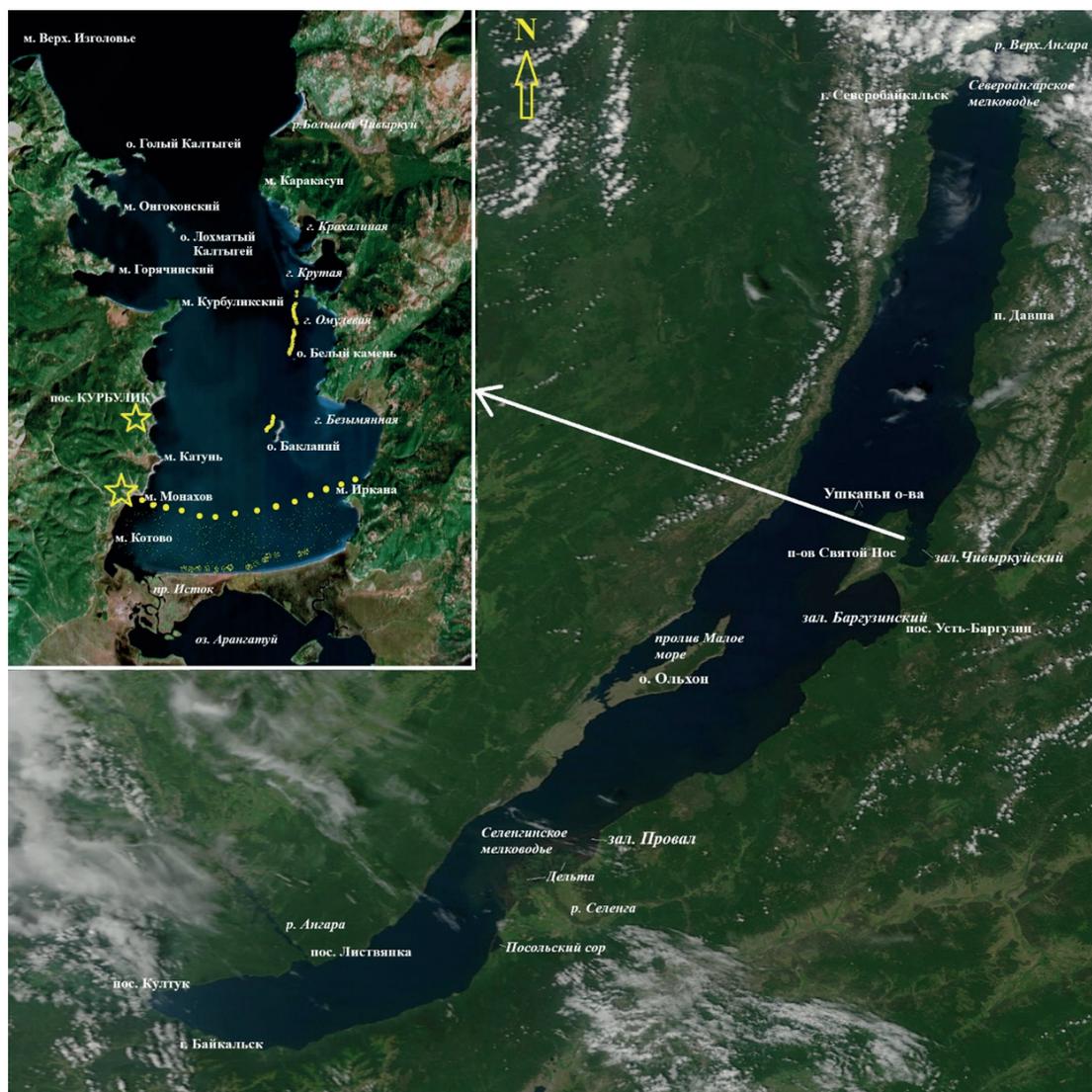


Рис. 1. Озеро Байкал и залив Чивыркуйский (врезка) с обозначением мест, упомянутых в тексте. Звездочками отмечены места установки стационарных видеокамер; желтыми точками отмечена приблизительная граница первого (молодого) льда в годы исследований; желтые области – локации залегания нерп, наблюдаемых в разные годы видеокамерами (основа Google Earth Pro)

– 40 г; соровые виды (елец, окунь и др.), СОР, – 40 г; лососевидные, ЛОС, (омуль *Coregonus autumnalis migratorius*, *Georgi*, сиг *Coregonus lavaretus baicalensis*, *Dyb.*, хариусы *Thymallus arcticus baicalensis*, *Dyb.* и *Th. arcticus baicalensis brevipinnis Swet.*) – 220 г. Несмотря на известную условность подобного расчета (например, осенью в питании нерпы большую часть диеты составляют более крупные особи рыб, нежели весной, но мы использовали среднюю навеску потребляемых рыб «за год»), его применение дает показательные результаты.

Видеонаблюдения проводили с помощью стационарных купольных поворотных видеокамер Hikvision DS-2DF7225IX-AELW (мыс Монахово), Hikvision DS-2TD6267-75C4L/W (мыс Курбулик) и малых БПЛА модели DJI Mavic 3 Cine. Во время выездов в район

исследований также проводили визуальные наблюдения (бинокль). Статистическую обработку некоторых материалов проводили с использованием MS Excel.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ Трофический фактор

На рис. 2 показаны видовой состав (диета) и реставрированная средняя масса пищевого комка БН в 2020 и 2021 годах, а на рис. 3 – те же показатели в прежние годы по литературным данным [15]. Видно, что в целом через 20 лет качественный состав питания (диета) нерп в Чивыркуйском заливе не претерпел значимых изменений, однако масса пищевого комка нерп осенью 2020 года составила всего 1220 г, а в 2021 году – 1380 г, что заметно меньше, чем было в «нулевых» годах.

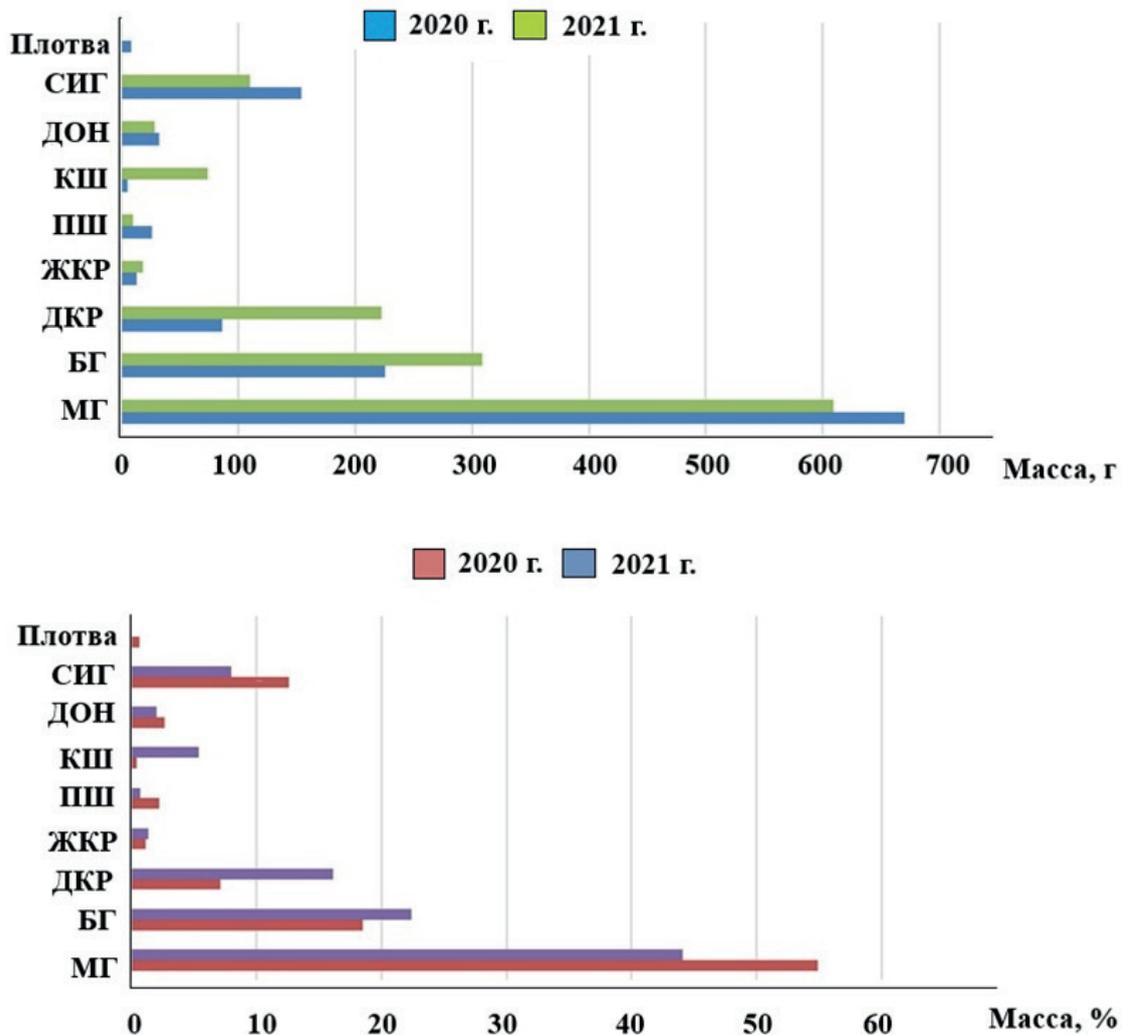


Рис. 2. Питание байкальской нерпы в Чивыркуйском заливе осенью 2020 и 2021 годах.

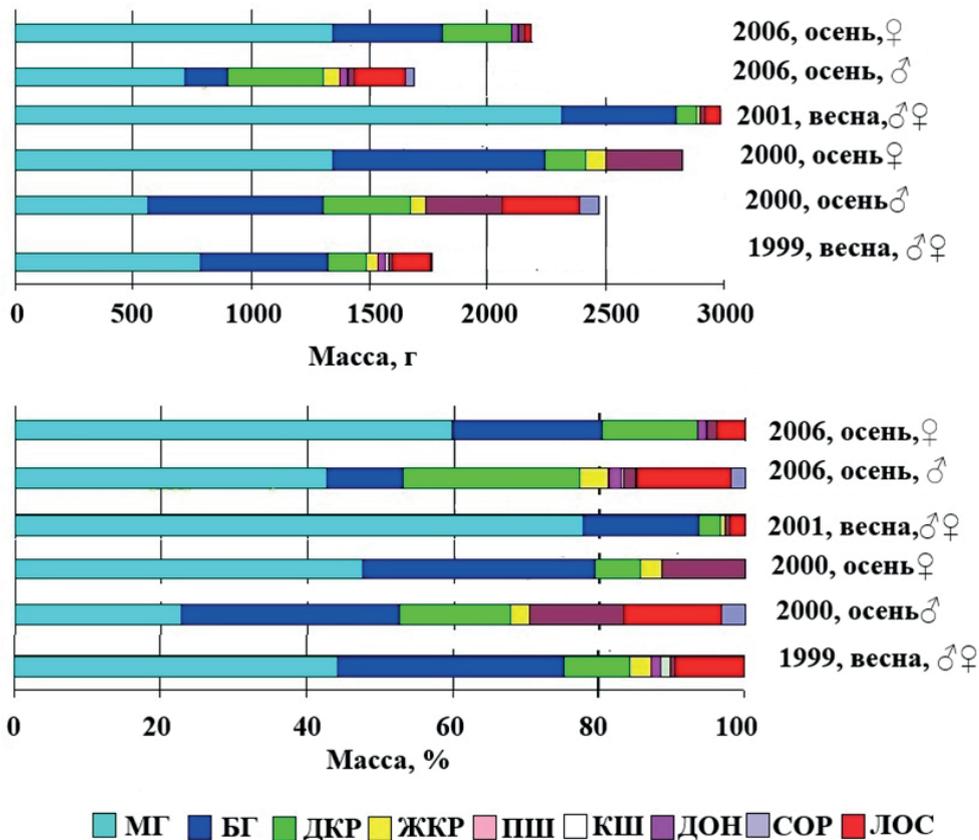


Рис. 3. Питание байкальской нерпы весной и осенью в разные годы (по [15]).

С уверенностью утверждать, что нерпы в 2000-х годах питались обильнее, чем в 2020–2021 годах, мы не можем, поскольку есть сомнения в объективности количественных оценок питания, основанных на «отолитной» методике [3, 4]. Возможно, что большое количество отолитов в пробе свидетельствует о нерегулярном характере питания (отчего в ЖКТ и накапливаются отолиты), а не об обилии пищи, и, таким образом количество отолитов в пробе можно интерпретировать двояко. С другой стороны, в мае–июне, когда нерпы обитают в открытой пелагиали над глубинами в сотни метров, в их питании доминировали МГ и БГ (в разных соотношениях – сравните данные 1999 и 2001 годов, рис. 2В), заметную долю составляли также пелагические ДКР и лососевые рыбы. Осенью в Чивыркуйском заливе в пищевом комке нерп доминирующая роль голомянок сохранялась, но у самок она составляла по массе ≈80%, а у самцов – только ≈50% (2000 год, возраст самок 9,9±1,5 лет, самцов – 11,6±3,0 лет). Массы донных подкаменщиков в пищевом комке самцов и самок были близкими, но самцы охотились явно активнее самок – в их питании была заметная доля быстрых лососевых (отсутствующих у самок) и местных соровых рыб, при этом общая масса съеден-

ной рыбы была меньше, чем у самок. Осенью 2006 года диета самцов также была разнообразнее, чем у самок. Доля лососевых и соровых рыб в питании самцов, как и в 2000 году, была заметно больше, чем у самок, но масса пищевого комка – меньше. Отметим, что реставрированные массы пищевого комка нерп существенно различаются по годам (весна 1999 и 2001 годов., осень 2000 и 2006 годов) – рис. 3А.

Таким образом, нет оснований считать, что в прежние годы питание БН в мелководном Чивыркуйском заливе было существенно лучше или обильнее, чем питание зверей, обитающих в открытых глубоководных районах Байкала в мае–июне¹. Поэтому мы можем исключить трофический фактор как определяющий направление осенних перемещений нерп. Однако есть оговорка. Дело в том, что места сбора осенних материалов – это достаточно обособленный мелководный участок Байкала (залив). Понятно, что ихтиофауна пелагиали открытых частей озера и мелководного Чивыркуйского залива (75% его площади занимают глубины до 25 м) совершенно разные, и, соответственно, питание байкальской нерпы в этих акваториях должно быть разным.

¹ Сведения о питании нерп весной в 2020-х годах отсутствуют.

Но поскольку влияние местной кормовой базы почти не отражается на диете нерп, можно сделать вывод, что по крайней мере животные, попавшие в научные выборки, обитали в заливе непродолжительное время. Этот вывод косвенно подтверждает наше предположение о том, что БН заходит в Чивыркуйский залив на время, измеряемое несколькими днями. Если бы нерпы оставались в заливе надолго, то и в питании доминировали бы местные виды рыб, чего за всю историю изучения питания ни разу отмечено не было. Отметим, что пищевая ценность рыб, обитающих в Чивыркуйском заливе, невысокая. За исключением речного окуня (114 ккал), калорийность щуки, налима, сороги (плотвы сибирской) <90 ккал, при жирности, 3,7, 0,69, 0,81 и 2,0 г/100 г ткани, соответственно. Калорийность омуля, сига и хариуса также невысокая (88–98 ккал) при жирности 1,9; 2,0 и 2,0 г/100 г ткани [7]. Кроме того, судя по видеосъемкам с БЛС, среди нерп, залегающих на льду залива, практически не встречаются плохо упитанные особи, то есть в залив заходят животные, которые физически подготовлены к предстоящей зимовке.

Температурный фактор

Он является основным в процессе льдообразования и замерзания озера (обзор [17]). На рис. 4 приведены данные о сумме среднесуточных температур воздуха (T_a) в октябре–декабре за последние 5 лет (подекадно, I–III). Динамика и сумма T_a в октябре и ноябре 2020 и 2021 годов были одинаковыми, но декабрь 2020 года в целом был холоднее, чем декабрь 2021 года. В 2022

году октябрь в целом был холодным, но значительное похолодание наступило в III декаде ноября. В декабре после относительного потепления в I декаде в дальнейшем установилась холодная погода. В 2023 году значительное похолодание наступило, как и в 2022 году, только в III декаде ноября, а II декада декабря была самой холодной за 5 лет. В 2024 году заметное похолодание наступило рано, во II декаде октября, и оно нарастало до II декады ноября; после чего установилась устойчиво холодная погода.

Если исходить из представленных данных в Чивыркуйском заливе только в 2024 году, лед мог появиться во II декаде октября. В другие сравниваемые годы первый лед, вероятно, возник только в ноябре. Соответственно, и первых нерп в заливе мы отмечаем не в первой декаде октября, как это было прежде, а в первых числах ноября. Так, в 2022 году первые обширные поля цельного молодого льда на мелководной акватории площадью около 22 км² появились в бухте Котова и в районе, прилегающем к протоке Исток, 4 ноября. Следует иметь в виду, что эти нерпы в заливе уже преодолели расстояние около 30 км (от створа залива по прямой), которое они, впрочем, могут пройти за 2–3 часа. Заход нерп в залив, очевидно, был массовым, похожим на описанные ранее *привалы* нерп на летние береговые лежбища. Уже 6 ноября только в этой части залива на льду залегали около 3,5 тыс. зверей, а 7 ноября – больше 5 тыс. (лед в более северных частях залива в это время отсутствовал). В 2023 году первые нерпы на молодом льду зафиксированы также в южной части залива, но раньше – утром

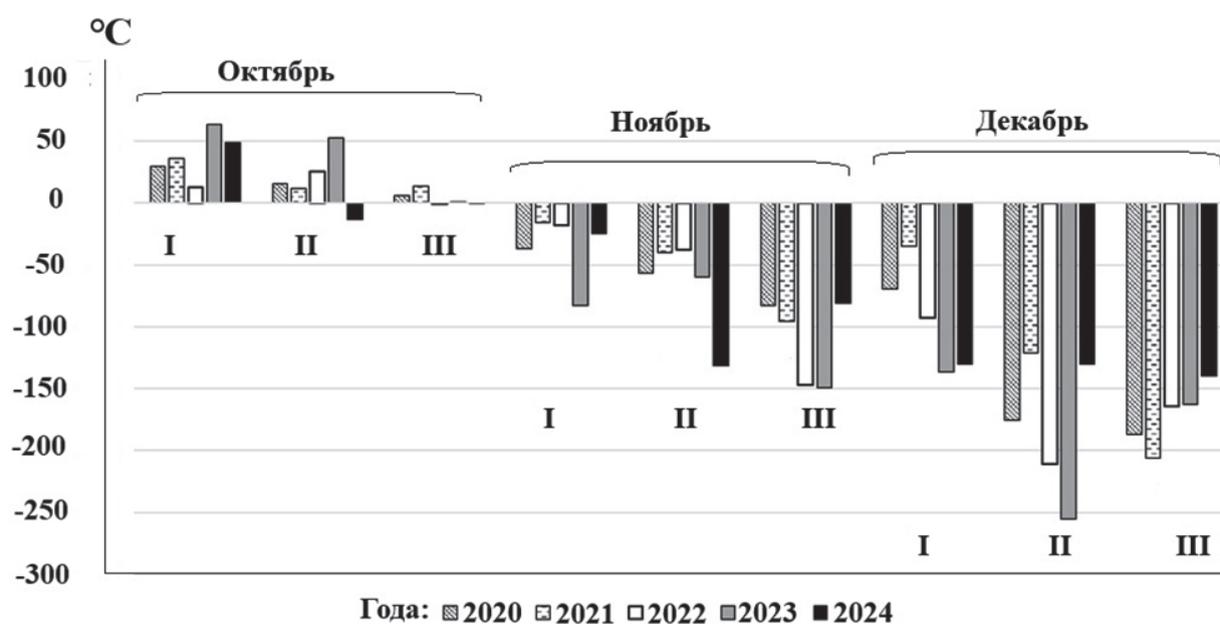


Рис. 4. Сумма средних температур воздуха подекадно в разные годы (по материалам <http://pogoda-service.ru/archive>)

1 ноября. 7 ноября в этом районе лед покрывал большую акваторию и был разновозрастным, в частности, наблюдали белый лед, толщина которого превышала 10 см. По видеоматериалам, полученным с помощью купольной поворотной камеры, установленной в местности Монахово, численность нерп на льду 7 ноября составляла около 4 тыс. особей. 9 ноября ледовый покров в южной части залива был взломан и начал выноситься в северном направлении. Вместе со льдами, очевидно, переместилась и нерпа – на оставшихся отдельных льдинах залежали несколько десятков особей. Однако 14 ноября с помощью камеры, установленной в пос. Курбулик, мы зафиксировали скопления нерп на льдах, находящихся под восточным берегом залива между бухтами Безымянная и Крохалиная (рис. 1). Большая удаленность льдов негативно повлияла на качество видеоматериалов, и подсчитать численность зверей не представлялось возможным, но по визуальной оценке она составляла 2–3 тысячи. Силуэты зверей на кадрах сливались и выглядели как темные (черные) полосы на белом льду. В 2024 году первых нерп заметили 1 ноября, но ввиду отсутствия льда они залежали на камнях на о-ве Бакланий. Первый лед (забереги) в бухте Котова отмечен только 5 ноября. На льду сразу появились нерпы, и их численность увеличивалась в течение дня от 100 до 150 особей. На следующий день в 10 ч 30 мин мы насчитали более 700 нерп, а 7 ноября в это же время суток – 830. Таким образом похоже, что характер захода нерп в залив отличался от такового в 2022 году. 8 ноября юго-западный ветер взломал тонкий ледовый покров, и начался вынос льдин в северном направлении, но на льдах оставалось >300 нерп. 11 ноября залив практически очистился ото льда, немногочисленные залежки наблюдались на плавающих льдах у о-ва Бакланий и в бухте Безымянная. 19 ноября лед покрывал значительную акваторию Чивыркуйского залива, и байкальские нерпы не стремились вглубь залива, находя подходящий субстрат для залегания в северной части. Они устраивали залежки уже не на молодом льду, а на плавающих относительно толстых белых льдинах в районе бухт Крутая и Крохалиная (рис. 1). Льдов в южной части залива смогли достичь всего около трех десятков особей. Нерпы постепенно покидали залив, и 26 ноября единичных нерп наблюдали у о-ва Белый камень и у м. Крутогубский.

Таким образом, следует согласиться с В.Д. Пастуховым [11] в том, что понижение T_a и следом температуры воды (T_w) в открытом Байкале является сигналом к началу перемещений нерп в мелководные районы озера. Однако в 2020-х годах в связи с потеплением климата появление льда в заливе по сравнению с 1960–1980-ми годами сдвинулись в сторону зимы на 2–3 недели, в отдельные годы – на месяц. Следовательно, изменилась и динамика захода БН в Чивыркуйский залив.

Что касается *времени пребывания зверей в заливе*, то оно, очевидно, зависит как от внешних факторов, в частности, от температурного и ветрового режимов, так и от устремлений самих БН.

В первом случае, как упоминалось выше, ежегодно господствующие ветра сначала неоднократно взламывают ледовый покров в заливе (причем распадаются на отдельные льдины практически поля любой толщины), а потом в течение одного-двух дней выносят образовавшиеся льдины в открытое озеро. Поэтому, несмотря на низкие T_a и T_w , по данным космического мониторинга, например 26 ноября 2022 года, значительная часть залива была свободна ото льда; в 2023 году залив очищался ото льдов трижды (30 октября, 5 ноября и 25 декабря), но 25 ноября вся акватория южнее линии от м. Курбулик до м. Каракасун (рис. 1) находилась подо льдом. Даже в декабре могут происходить значительные подвижки монолитного льда, как произошло, например, в 2024 году: съемки с БЛС 13 декабря показали, что залив полностью замерз, и лед покрыт снегом, а 26 декабря 2024 года залив очистился ото льда. Уже на основании этих данных понятно, что БН не может «скапливаться» в Чивыркуйском заливе, как писал В.Д. Пастухов [11]. Другими словами, нерпа не может находиться в заливе продолжительное время. Очевидно, что осенью до установления в заливе постоянного ледового покрова происходит ротация нерп, хотя не исключено, что его посещают одни и те же особи по несколько раз.

Инструментальные исследования, проведенные в 1990–1991 годах показали, что перемещения нерп в сентябре и отчасти в октябре (лето в 1990 году было чрезвычайно теплым) вряд ли были связаны с термическим фактором (с появлением льдов), но в конце октября и в ноябре нерпы явно держались районов, где уже шло льдообразование [13, 18]. БН в это время посетили Верхне-Ангарский сор; а в III декаде ноября – по несколько раз заходили в Чивыркуйский залив. Одна из четырех нерп оставалась в районе Чивыркуйский залив – Ушканьи острова – Нижнее Изголовье п-ова Святой Нос весь декабрь и только в январе переместилась в южном направлении и осталась на зимовку в районе Селенгинского мелководья. По данным другого инструментального исследования [6], ключевым местообитанием самок является северная часть озера, а ключевым местообитанием самцов – в основном центральный Байкал (что на наш взгляд по сути сомнительно, да и приведенные в работе [6] рисунки не подтверждают этого). Что касается сезонных различий в ключевых местообитаниях БН, то, если игнорировать категоричность изложения и претензии авторов на первенство, то они подтверждают те известные факты [11], что в конце октября – начале декабря нерпы начинают активно перемещаться в районы образования первых льдов и первыми (в октябре)



Рис. 5. Байкальские нерпы на молодом битом льду Чивыркуйского залива 9 ноября 2021 г. (стоп-кадр видеосъемки с БЛС).

идут самки, а следом самцы². Однако, судя по рисунку в статье [6], с 1 января по 28 февраля³ семь самцов оказались в южной части озера. Существует гипотеза, согласно которой поздней осенью, перед ледоставом в открытой пелагиали БН целенаправленно перемещается не ко льдам, а от них, к чистой воде [9]. Такое поведение можно расценить как стремление нерп максимально увеличить время активного нагула, одновременно сокращая сложный период пребывания подо льдом [12, 13].

Оценки численности зверей, посещающих осенью мелководья, в частности, Чивыркуйский залив, также требуют корректировки. По литературным данным, в прежние годы в Чивыркуйском заливе, начиная с октября, ледовые залежки насчитывали до 1000–1500 особей, во второй половине ноября – по 400–900, а в декабре – до 100–150 особей [5, 11], но в 1990-х годах таких крупных ледовых залежек не наблюдали, и даже была высказано предположение о перелове (в те годы в заливе проводился интенсивный промысел БН) [12]. К такому же выводу подвели результаты промысла: в 1990-х годах, несмотря на увеличение промыслового усилия в 2–3 раза, объемы вылова сокращались в разы как в Чивыркуйском заливе, так и в заливе Провал, в котором также вели промышленную добычу нерп. В целом, в осенние перемещения (миграции), вероятно, вовлечены тысячи БН. Однако

верить оценке, согласно которой на осенних ледовых лежбищах скапливается до $1/3-1/2$ популяции [11] едва ли можно. Не исключено, что за осень указанные районы действительно посещают очень много зверей, но, конечно, они не «скапливаются» на ледовых залежках в указанных количествах⁴. Кроме того, полагали, что нерпа в местах первого ледостава остается до завершения этого процесса, то есть в течение 1,5–3 мес. в зависимости от погодных условий [9], однако, это не так. По крайней мере в последние годы мы неоднократно отмечали нерп, зимующих в границах Чивыркуйского залива. Например, к декабрю 2020 года лед покрывал практически весь залив, но к 3 декабря его вынесло ветром, и залив очистился ото льда, за исключением юго-западного участка. Там акватория была забита отдельными истертыми льдинами разных размеров, толщиной 10–20 см, качающимися на крупной зыби, идущей с севера-запада (с открытого Байкала). Ледовитость была очень высокой (между льдинами не просматривалась чистая вода)⁵ и на льду не было ни одной БН. Однако ближе к краю описанного ледяного скопления, на более разреженном льду залежали нерпы. Общая их численность составляла первые десятки и лежали они очень разрежено на отдельных льдинах. Характерная картина залегания зверей на молодом битом льду показана на рис. 5. Она однозначно свидетельствует об относительно небольшой численности зверей, однако, если за эти-

² По мнению авторов, такое поведение самок связано с тем, что лед играет важную роль для рождения детенышей, и тогда возникает вопрос, а зачем это самцам.

³ Как были получены данные в феврале и марте непонятно, в это время Байкал гарантировано находится подо льдом и сигналы с передатчика «Пульсар» спутниковой системы Argos пройти не могли.

⁴ В противном случае предположение о роли трофического фактора в осенних миграциях [11] теряет смысл – в том же Чивыркуйском заливе многотысячные стада нерп не могут прокормиться.

⁵ При замерзании этих льдин получится ледовый покров типа чашечника (тарелочника), а у берега – крепкий припай [8]

ми зверями наблюдать с борта лодки или судна в бинокль (то есть издали), будет казаться, что нерпы лежат очень скученно, образуя те самые скопления, которые в прежних публикациях (например [5, 9-11] и называли урганы.

Из изложенного выше, следует, что характер осенних миграций байкальской нерпы изменился на фоне потепления климата, в частности, можно сделать следующие выводы.

– Стимулом (внешним побуждением) к кочевкам, включая заходы зверей в Чивыркуйский залив, является температурный фактор, а мотивом (внутренним побуждением) – потребность в полноценном отдыхе на молодом льду (смотрите сообщение 2).

– Предположение о том, что стимулом к перемещению БН из открытой пелагиали на мелководья в осеннее время (в том числе в Чивыркуйский залив) является трофический фактор не соответствует действительности.

– Сроки заходов БН в залив сместились на 3–4 недели в сторону зимы.

– Вероятно, изменилась и динамика численности (либо прежние оценки были неверными), в частности количество зверей, посещающих залив, сократилось, в том числе потому, что, по крайней мере, часть зверей заходят в залив в течение ноября–декабря неоднократно. Кроме этого, вероятно некоторые особи стали

оставаться в заливе на зимнее время, правда, только в его северной части.

– Позднеосенние залежки на молодом льду в Чивыркуйском заливе – в относительно спокойном месте Байкала функционально можно рассматривать как продолжение летне-осенних береговых лежбищ, а сам залив – как своеобразный «рефугиум релаксации».

Благодарности. Авторы благодарят сотрудников Байкальского филиала ВНИРО за предоставленные материалы по питанию байкальской нерпы в осенний период 2020 и 2021 гг. (в рамках договора о научном сотрудничестве).

Финансирование. Работа выполнена в рамках бюджетной темы № 121032900077-4 «Экологическая диагностика изменений некоторых элементов биогеоценозов территории Восточной Сибири». В работе использовано оборудование Центра коллективного пользования «Научно-экспедиционный центр Байкал» (<https://ckp-rf.ru/catalog/ckp/3213559>).

Соблюдение этических норм. Настоящая статья не содержит исследований с участием людей или животных в качестве объектов экспериментальных исследований. Библиографические ссылки на все использованные источники оформлены в соответствии с правилами данного издания. Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

ЛИТЕРАТУРА

1. Баранов ЕА. Трактровка некоторых особенностей миграционного поведения байкальских нерп (*Pusa sibirica* Gm.) в условиях природного обитания на основании наблюдений за нерпами, содержащимися в бассейне. В кн.: Морские млекопитающие Голарктики: сборник научных трудов по материалам шестой международной конференции (Калининград, 11–15 октября 2010 г.). Калининград: Капрос; 2010. С. 54-8.
2. Железный ОМ, Ильина ПО, Соловьёва МА, Пилипенко ГЮ. Природные факторы перемещений байкальской нерпы (*Pusa sibirica*). Научные труды Национального парка «Хвалынский». 2023;(15):11-8.
3. Егорова ЛИ, Елагин ОК, Иванов МК, Казачишина ИЮ, Петров ЕА. Питание байкальской нерпы: состояние проблемы. 1. Метод и результаты исследования питания в конце 80-х годов. Сибирский биологический журнал. 1992;4:40-7.
4. Иванов МК, Петров ЕА, Тимонин АП. Питание байкальской нерпы: состояние проблемы. 2. Возможности «отолитной» методики. Сибирский биологический журнал. 1992;4:47-52.
5. Иванов ТМ. Байкальская нерпа, её биология и промысел. Известия биолого-географического НИИ при Восточно-Сибирском государственном университете. 1938;8(1-2):1-119.
6. Ильина ПО, Пилипенко ГЮ, Железный ОМ, Соловьёва МА, Глазов ДМ, Рожнов ВВ. Перемещения байкальских нерп (*Pusa sibirica*, Gmelin, 1788) по данным спутникового прослеживания. Труды XII Международной научно-практической конференции «Морские исследования и образование (MARESEDU-2023)» Том IV. Тверь: ООО «ПолиПРЕСС»; 2024. С. 322-7.
7. Клейменов ИЯ. Пищевая ценность рыбы. М.: Пищевая промышленность. 1971.
8. Бреховской ЮП, ред. Номенклатура морских льдов. Условные обозначения для ледовых карт. Л.: Гидрометеиздат, 1974.
9. Пастухов ВД. Об осеннем и раннезимнем распределении нерпы на Байкале. Известия СО АН СССР. 1961;2:108-15.
10. Пастухов ВД. О концентрации, распределении и питании нерпы. В кн.: Лимнология придельтовых пространств Байкала (Труды Лимнологи-

- ческого института СО АН СССР). Л.: Наука; 1971. С. 278-86.
11. Пастухов ВД. Байкальская нерпа: биологические основы рационального использования и охраны ресурсов. Новосибирск: Наука; 1993.
 12. Петров ЕА. Байкальская нерпа: эколого-эволюционные аспекты: дисс. ... докт. биол. наук. Улан-Удэ; 2003.
 13. Петров ЕА, Сиделева ВГ, Стюарт Б, Мельник НГ. Питание байкальской нерпы: состояние проблемы. 5. Нырительное поведение и экология питания. Сибирский биологический журнал. 1993;6:32-41.
 14. Петров ЕА, Смирнова ОГ, Ткачев ВВ. Потребление ценных промысловых видов рыб байкальской нерпой (*Pusa sibirica* Gm., Pinnipedia). Сибирский биологический журнал. 2007; 4: 639-51.
 15. Петров ЕА, Смирнова ОГ. Питание байкальской нерпы. Рыбное хозяйство. 2008;3:53-7.
 16. Соловьёва МА, Пилипенко ГЮ, Глазов ДМ, Петерфельд ВА, Петров ЕА, Рожнов ВВ. Активность перемещений байкальской нерпы по данным спутникового мечения. Труды ВНИРО. 2020;181:92-101. <https://doi.org/10.36038/2307-3497-2020-181-92-101>
 17. Kouraev AV, Semovski SV, Shimaraev MN, Mognard NM, Legresy B, Remy F. The ice regime of Lake Baikal from historical and satellite data: Relationship to air temperature, dynamic, and other factors. *Limnol Oceanogr.* 2007; 52(3):1268-86. <https://doi.org/10.4319/lo.2007.52.3.1268>.
 18. Stewart B, Petrov E, Baranov E, Timonin A, Ivanov M. Seasonal movements and dive patterns of juvenile Baikal seals, *Phoca sibirica*. *Marine Mammal Sci.* 1997;12(4):528-42. <https://doi.org/10.1111/j.1748-7692.1996.tb00065.x>



БАЙКАЛЬСКАЯ НЕРПА (*PUSA SIBIRICA* GMELIN 1788, PINNIPEDIA) В ЧИВЫРКУЙСКОМ ЗАЛИВЕ ОЗ. БАЙКАЛ: 2. ПОВЕДЕНЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ

М.Е. Овдин^{1,2*}, Е.А. Петров²

¹Заповедное Подлеморье, пос. Усть-Баргузин, Баргузинский район, Бурятия, Россия

²Байкальский музей Сибирского отделения РАН, пос. Листвянка, Иркутская обл., Россия

* Эл. почта: ovdin@pdmr.ru

Статья поступила в редакцию 21.09.2025; принята к печати 03.11.2025

На основании анализа видеоматериалов, полученных с помощью малых БАС (DJI Mavic 2, DJI Mavic 3 Pro, DJI Mini 3 Pro) в 2020-2024 годах в осенний период в Чивыркуйском залива оз. Байкал, впервые описано поведение байкальских нерп (*Pusa sibirica* Gm.), залегающих на первых льдах. Описаны основные поведенческие паттерны, приведены примеры поведения нерп в различных жизненных ситуациях. Показано, что «мирное» поведение нерп на осенних льдах не существенно, но отличается от поведения на весенних плавающих льдах и особенно от поведения на береговых лежбищах, а паттерны агрессивного поведения практически не встречаются. Описаны новые поведенческие паттерны (сон под молодым льдом, способы передвижения по скользкому молодому льду и др.), не наблюдаемые ни на плавающих льдах, ни на берегу. Отмечено, что на осенних льдах одновременно и рядом залегают как самцы, так и самки разного возраста, однако преобладают взрослые особи. Все животные очень хорошо упитаны, но многие имеют симптомы кожных заболеваний, а также признаки неоконченной линьки. Большинство зверей продемонстрировали высокую терпимость к БАС, что можно использовать при организации экологического туризма, но эксклюзивного характера.

Ключевые слова: байкальская нерпа, ледовые осенние залежки, поведение на льду, поведенческие паттерны

BAIKAL SEAL (*PUSA SIBIRICA* GMELIN 1788, PINNIPEDIA) IN CHIVYRKUI-SKIY BAY (LAKE BAIKAL): 2. BEHAVIORAL ASPECTS

M.Ye. Ovdin^{1,2*}, Ye.A. Petrov¹

¹Zapovednoye Podlemorye, Ust-Barguzin, Barguzinsky District, Buryatia, Russia;

²Baikal Museum, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Listvyanka, Irkutsk Region, Russia

Email: ovdin@pdmr.ru

Based on an analysis of video footage obtained using small UAVs (DJI Mavic 2, DJI Mavic 3 Pro, and DJI Mini 3 Pro) in the autumn of 2020–2024 in Chivyrkuysky Bay, Lake Baikal, the behavior of Baikal seals (*Pusa sibirica* Gm.) roosting on the first ice is described for the first time. The main behavioral patterns are described, and examples of seal behavior in various life situations are provided. It has been shown that the “peaceful” behavior of seals on autumn ice is not significant, but differs from the behavior on spring floating ice, and especially from the behavior on coastal rookeries, and patterns of aggressive behavior are practically not encountered. Aggressive behavior patterns are virtually nonexistent. New behavioral patterns (sleeping under young ice, methods of moving on slippery young ice, etc.) not observed either on floating ice or on shore are described. It has been noted that both males and females of various ages, though predominantly adults, are found lying side by side on the autumn ice. All animals are very well nourished, but a significant number show signs of skin diseases and incomplete molting. Most animals have demonstrated a high tolerance to BLS, which could be exploited for ecotourism, albeit on a more exclusive basis.

Key words: Baikal seal, autumn ice haul outs, behavior on ice, behavioral patterns

ВВЕДЕНИЕ

Осенью Чивыркуйский залив оз. Байкал посещают тысячи особей байкальской нерпы (БН) (*Pusa sibirica* Gm.), и на протяжении примерно двух месяцев звери в большем или меньшем количестве проводят какое-то время в заливе, образуя залежки на льду (см. наше

сообщение 1). О поведении БН на первых льдах, образующихся на оз. Байкал, в первую очередь на мелководных, защищенных от ветров районах, в частности, в Чивыркуйском заливе, практически ничего не известно, кроме того, что нерпы формируют на льдах многочисленные залежки [4, 5]. Между тем знание это-

логической стороны жизни животных в этот период годового цикла нерпы имеет не только академический интерес, но и, возможно, будет полезно в практической деятельности, в частности, при организации востребованных рекреационных видов природного туризма. С появлением беспилотных летательных судов (БЛС) и при грамотном их использовании появилась возможность наблюдать за дикими животными в естественной среде, не нарушая их жизнедеятельности. Целью настоящей статьи стало описание поведения БН на осенних ледовых залежках (на примере Чивыркуйского залива) и сравнение его с поведением нерп на весенних ледовых залежках и береговых лежбищах.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалы для данного сообщения собирались в течение 2020–2024 годов. Полевые наблюдения и аэросъемку проводили во время выездов в район исследований, где обычно образуются первые льды (юго-западный «угол» Чивыркуйского залива), на которых формируются залежки БН (рис. 1 в сообщении 1). Кроме визуальных наблюдений (бинокль) с относительно больших дистанций, мы проводили съемку акватории с использованием малых беспилотных летательных судов (БЛС), позволяющих при соблюдении соответствующей высоты полета исключать (минимизировать) вмешательство наблюдателей в происходящие на лежбищах биологические процессы. Для съемок использовали легкие квадрокоптеры фирмы DJI модели Mavic 2, Mavic 3 Pro и Mini 3 Pro. Снимали в основном видео (в формате 4K, 25 кадров/с) с высоты 30–60 м в дневные часы в безветренную погоду (при скорости ветра не выше 10–12 м/с). Исключение составили специальные съемки, при которых изучали ряд вопросов (например, оценка физического состояния зверей, реакцию нерп на БЛС). Объем проанализированных видеоматериалов показан в табл. 1, общий объем видео 132,24 Гб, продолжительностью 172,3 мин.

При анализе отснятого материала использовали как видеоматериалы, так и срезы (стоп-кадры), на которых присутствовала дополнительная информация (координаты, высота полета/съемки). Видеонаблюдения проводили также с помощью стационарных купольных поворотных видеокамер Hikvision DS-

2DF7225IX-AELW (установлена на мысу Монахово), Hikvision DS-2TD6267-75C4L/W (на мысу Курбулик). В тексте использованы термины согласно [3].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ Местообитания

Байкальский лед – гетерогенная среда обитания, и ниже мы выделяем несколько типов льда (по возрасту, толщине, генезису), на которых залегают или не залегают БН (рис. 1). В первую очередь, это первый молодой лед. Такой лед обычно возникает в тихую погоду холодными ночами и к утру имеет толщину до 1–1,5 см, он совершенно ровный (без торосов) и гладкий (скользкий), при этом нередко не выдерживает веса зверя и прогибается под его тяжестью, в результате чего на льду образуется слой воды и у лежащих нерп обращенная ко льду сторона тела мокрая (ниже – состояние в полуводе). Такой лед нерпа легко пробивает головой, делая отдушины для вентиляции легких (рис. 1D). Молодой лед может занимать большие площади и виде сплошного поля (тип 1) (рис. 1C). В результате ветрового взлома таких полей образуются многочисленные льдины разных размеров и геометрических форм, толщиной 1–4 см, большинство которых плавает, соприкасаясь друг с другом, участки чистой воды между льдинами немногочисленные (это – разреженный лед, тип 2, рис. 1A). Иногда сплоченность разреженного льда составляла 10 баллов (воды не видно), и такие ледяные структуры близки к понятию сплошной дрейфующий лед (тип 3). За осень в результате волнового воздействия монолитное ледовое поле неоднократно разбивается, и продукты разрушения выносятся из залива, после чего чистая акватория снова замерзает и покрывается новым льдом. Под действием остаточной зыби, идущей с севера, льдины сбиваются в южную оконечность залива, где они трутся друг о друга и приобретают округлую форму, иногда с каемкой по периметру, образованной в результате трения (это разреженный лед типа 4), и ледовитость акваторий, занимаемых такими льдами, может достигать до 10 баллов. На видео также присутствовал лед заберег (young coastal ice) (тип 5), а на периферии ледяных скоплений – отдельные плавающие льдины разного размера (тип 6) и обычно более

Табл. 1

Время, продолжительность и объем видеосъемок БЛС

Дата съемки	Гб	Мин	Дата съемки	Гб	Мин
11.11.2020	4,95	18,8	08.11.2022	43,2	28,0
03.12.2020	12,8	38,9	15.11.2022	9,25	7,2
09.11.2021	4,46	17,9	7 и 14.11.2023*	1,88	10,4
04.11.2022	43,8	34,2	12.10.2024	6,7+5,2	9,4+7,5

* записи с купольной видеокамеры (Монахово)

толстые, чем льдины типа 2. При долгом безветрии в заливе образуются толстые белые льды (внешне похожие на весенние) – дрейфующие (оторвавшиеся от берега части припая, тип 7) или неподвижные (припай, шириной до нескольких десятков метров, тип 8). Один раз наблюдали лед, показанный на рис. 1В (тип 9).

Существует ли у БН избирательность при выборе льда для залежки, сказать трудно. Общим правилом

можно считать то, что нерпы явно избегают оставаться под сплошным ледовым покровом большой площади, даже если лед тонкий. Они также практически не обитают на льдах, показанных на рис. 2.

Замечено, что если на разреженном битом молодом льду залежали в основном звери крупного и среднего размера, то на сплоченном льду, в данном случае состоящим из многочисленных мелких, но более тол-



Рис. 1. Примеры разных биотопов байкальской нерпы в Чивыркуйском заливе осенью (слева – обитаемые, справа – не обитаемые). Слева: А – участок молодого льда типа 2 (ледовитость 6–7 баллов); В – сплоченный лед типа 9 (чистой воды почти нет, ледовитость 7–8 баллов; кружками отмечены нерпы); С – кромка цельного поля льда типа 1 (ноябрь 2022 года); Д – ледяное поле покрытое снегом (широкий припай, тип 8) и битый лед типа 6, 11 ноября 2020 года (квадратиками обозначены некоторые нерпичьи отдушины – проломы льда, в окружности лежат около 250 нерп); Е – кромка припая (тип 8) и промоина с плавающим льдом типа 6, 9 ноября 2021 года; F – лед типа 4, редкие нерпы на льдинах, 3 декабря 2020 года (стоп-кадры с видео БЛС). Справа: А – плотные скопления округлых льдин, образовавшихся в результате взлома ледяного поля и воздействия зыби (ледовитость до 10 баллов); В – то же поле ближе к чистой воде (немного разрежено); С – многодневный ледовый покров, не подвергавшийся ветровому взлому.

стых льдин (рис. 2*B*), животные такого размера (возраста) крайне редки. Но на них залегают мелкие особи (на рис. 2*B* их не менее 25).

Поздней осенью крупные залежки, иногда насчитывающие сотни нерп, располагались на белом, относительно толстом припае, оторвавшемся от берега.

Такие картины были характерны для ноября во второй половине 1970-х и вплоть до конца 1990-х (личные наблюдения одного из авторов). Эти льдины вместе с залегающими на них нерпами периодически выносятся из залива даже в отсутствии сильных ветров и волнения.



Рис. 2. Типы льдов, на которых байкальская нерпа либо вовсе не образует залежек (А, С), либо на них лежат одиночные звери (В).

Первые заходы нерп в залив

Наблюдения показали, что каждый год первые БН на льду Чивыркуйского залива появляются в крайней юго-западной части на акваториях, прилегающих к местечку Котово, мысу Монахово и районе протоки Исток (связь залива с оз. Рангатуй/Арангатуй). Эти льды могут распространяться к восточной стороне залива, примерно по направлению к мысу Иркана, реже – немного севернее (рис. 1 в сообщении 1). Следует отметить, что близость береговой линии не препятствует залеганию нерп на льду. Случаи залегания нерп в непосредственной близости фиксировались каждый год, но особенно показательные картины наблюдали в 2023 году, а в 2000-х годах мы неоднократно отмечали крупные залежки нерп на припайном льду даже в такой закрытой локации, как Крутая губа. Численность залежек в губе в отдельные дни составляла 2–3 сотни особей, но нерпы всегда заблаговременно (до полного замерзания губы) покидали ее через довольно узкий проход.

Характерной чертой залегания БН на молодом льду является залегание в полуводе. В таких ситуациях нерпы лежат на льду, но часть тела, обращенная к его поверхности, – мокрая, или даже находится в воде. Вода на льду появляется в результате деформации его поверхности под тяжестью животных. Прогибание льда иногда наблюдается на больших площадях, чаще всего по периферии ледяных полей. Лежание на субстрате в полуводе в некоторых случаях похоже на аналогичную картину, наблюдаемую на береговых лежбищах Ушканьих островов при высоком уровне воды, когда звери лежат на полузатопленных камнях в прибрежной зоне.

Первые осенние залежки БН всегда очень разрежены, и даже в случаях, если несколько особей внешне напоминали некую агрегацию, с БЛС видно, что нерпы лежали на большом расстоянии друг от друга, и индивидуальная дистанция часто намного превышала размеры тела животных. Несмотря на наличие разных типов льда, первые БН, заходящие в залив, чаще всего довольствовались молодым, обычно тонким льдом, однако ледовые условия год от года во время съемок различались.

В 2020 году нам удалось провести съемку только 11 ноября, когда акватория района обследования полностью находилась под сплошным ледовым покровом, присыпанным снегом. И несмотря на то, что лед был тонкий и нерпы, вероятно, без особых усилий пробивали его головой (рис. 1D), в глубине поля зверей не было. Однако несколько сотен нерп залегали на участках битого льда типа 6. Следующий облет БЛС удалось сделать лишь 3 декабря после того, как уже сформированный ледовый покров почти полностью вынесло в открытую часть озера. В районе обследования сохранилось довольно много льдин типа

4, которые качались на высокой зыби, но нерп было мало. Они лежали в основном на периферии скопления льда поодиночке или группами до 4 особей, причем в пасмурную погоду (в отсутствии солнечного света), и звери оставались на льду до вечера, однако общая численность зверей на льду составляла <100 голов.

В 2021 году облеты проведены 9 ноября, когда значительная часть обследуемой акватории была под сплошным неподвижным ледовым покровом (широкий припай). Лед был явно не однодневным, на его поверхности местами лежал снег, а нерпичьи отверстия отсутствовали. Севернее мыса Монахово акватория залива оставалась чистой. Нерпы лежали сосредоточено по кромкам ледяного поля и промоины, а также на отдельных плавающих льдинах (рис. 1E). Подавляющее количество зверей залегали по краям льдин, и только на очень малочисленных льдинах, достигающих в поперечнике до 10–12 м, часть животных лежали вдали от воды. Толщина ледового покрова составляла ≈ 5 см, он выдерживал вес зверей без деформации, и многие нерпы были сухими. В промоине и в непосредственной близости нерпы лежали, по-видимому, достаточно давно (многие с сухим волосяным покровом) и очень спокойно; они очень близко подпускали дрон, медленно приближающийся к ним в горизонтальном полете на высоте около 15 м.

В 2022 году первый лед появился 4 ноября, но с утра нерп было очень мало не только на льду, но, вероятно, и в воде, поскольку отсутствовали характерные отверстия во льду, проделываемые нерпами при выныривании. Только в районе протоки Исток на молодом льду типа 2 (толщиной ≈ 2 см) поодиночке, на отдельных остроугольных льдинах лежали ≈ 200 особей, причем большинство зверей лежали в полуводе.

В 2023 году наблюдения проводили только с помощью стационарных видеокамер. Первые массовые залежки отмечены 7 ноября. Только на льдах, образовавшихся на акватории в нескольких сотнях метров от южного берега залива, залегало не менее 2000 особей. Частично они лежали на припае, частично на битых льдах. 14 ноября другая камера зафиксировала 2–3 тысячи зверей, залегающих на белых льдах, вероятно, выносимых из залива (вдоль восточного берега). Таким образом, заход нерп в залив в 2023 году был несколько позже, чем в предыдущие годы, но довольно массовым.

В 2024 году первых нерп, появившихся в районе наблюдений, отметили 12 октября. Учет с воздуха показал, что общая численность зверей на льду составляла несколько сотен особей (например только на одном кадре их было >180), а общая численность зверей (вместе с теми, что оставались под водой/льдом) могла составлять около 1000. Как и в предыдущие годы, многие нерпы лежали на льду типа 2 в полуводе.

Поведение на поверхности льда

Выходя на облюбованную льдину, нерпа стремится принять удобную позу, редко перемещаясь дальше от края, и обычно сразу разворачиваясь головой к воде (табл. 2).

Положение «на краю» и «головой к воде» лучше всего способствует быстрому уходу нерпы со льдины в случае возникновения такой необходимости, и половина нерп лежали на льду в непосредственной близости к краю льда и головой к воде. Но заметное число зверей не меняли первоначального положения после выхода на лед и оставались лежать «хвостом» к воде и кромке льда. Подавляющая часть зверей (70–80%) лежали на животе (табл. 2) – также наиболее удобная поза для покидания льдины в случае опасности. Заметная часть зверей находились в нескольких метрах от кромки льда (табл. 2). Например, очень крупная и упитанная беременная самка лежала в 6–7 м от кромки, и прежде, чем она оказалась в воде (бегство было реакцией на БЛС), нерпе понадобилось совершить 13 характерных толчковых движений телом по скользкой поверхности льда, покрытой слоем воды. Бегство заняло 15 сек, в то время как лежащей на краю нерпе для этого требуется буквально 2–3 сек. Другая взрослая упитанная нерпа (предположительно самец), убегая от БЛС по такому льду, за 10 сек преодолела расстояние 8,5 м, совершив 15 толчковых движений (наблюдение 8.11.2022 г.), при этом часть дистанции она преодолела, скользя на животе, напоминая в этом отношении пингинов.

Значительно чаще далеко лежащих нерп можно наблюдать на большом поле молодого льда, и мы предполагаем, что перемещение нерп подальше от кромки может быть обусловлено стремлением зверей оказаться в более комфортной обстановке для полноценного отдыха – на поверхности не прогибающегося и не заливаемого водой льда. На ледяном поле, образованном из многочисленных мелких белых льдинок, смерзшихся в монолитное поле, сверху напоминающее «лоскутное одеяло», мы наблюдали нерп, лежащих настолько далеко от кромки, что непонятно, как они вообще там оказались.

Основные поведенческие паттерны

Формальная оценка типов поведения нерп на залежках не проведена, поскольку для этого требуются длительные периоды наблюдений за отдельными особями, которые у нас в лучшем случае составляли десятки секунд. Однако в результате наблюдений и анализа полученных видеоматериалов мы установили, что основным поведенческим паттерном БН на льдах залива является отдых в широком смысле слова, т. е. сон, спокойное лежание в состоянии поведенческого полифазного сна и более или менее активное бодрствование без перемещения тела. Четкой границы между сном и бодрствованием нет (см. ниже). В этограмму «мирного» поведения БН можно включить: (1) плавание, исследовательское поведение, предшествующее выходу нерп на твердый субстрат, сопровождаемое сканированием окружающей обстановки на поверхности; (2) выбор места выхода и сам процесс выхода на лед, который требует больших физических затрат (усилий), чем выход на весенний лед, поскольку молодой лед очень скользкий, а часто и мокрый; (3) выбор оптимального положения тела на месте залегания, включающий выбор позы и ориентацию (расположение) тела на лежке по отношению к воде; (4) при лежании на льду обязательное сканирование окружающей обстановки. Облежавшись и убедившись в безопасности, нерпы принимают оптимальную позу и либо отдыхают без сна (покой), глаза обычно зажмурены (состояние дремоты) (5), либо засыпают в той же позе (сон, 6). Только в случае продолжительного пребывания на льду (звери сухие) отдых и сон могут сопровождаться потягиванием (7), т. е. растяжкой тела при длительном лежании в неизменной позе. Также наблюдали добровольный сход в воду (8) и демонстрацию намерений в виде отложенного действия – замирания перед началом активного реагирования на опасность или задержка на кромке льда перед сходом в воду (9).

На ледовых залежках, в отличие от береговых, мы очень редко наблюдали такие паттерны, как зевота; поведение, связанное с терморегуляцией (расправление задних лап, помахивание ими в воздухе, измене-

Табл. 2

Ориентация тела байкальских нерп в осенних залежках по материалам 2021 и 2022 гг. (%)

По отношению к воде*			По отношению к кромке льда			Положение тела на льду		
Головой	Боком	«Хвостом»	<2 м	2–5 м	>5 м	Живот	Бок	Спина
2021 год, n = 124								
61,2	24,8	8,3	-	-	-	71,8	27,4	0,8
2022 год, n = 108								
48,1	30,6	21,3	50,0	34,3	15,7	79,6	20,4	0

* недостающее до 100% количество нерп попали в категорию «по-иному».

ние положения тела относительно солнца), и ни разу не отметили чесание собственного тела или соседа и вообще тактильные контакты (очевидно ввиду большой индивидуальной дистанции), а также игровое поведение и другие социальные взаимодействия. Таким образом этограмма «мирного» поведения БН в осенних ледовых залежках еще более обеднена поведенческими паттернами (их всего 9), нежели при залегании на весенних льдах, на которых отмечены 13 [8] из 16 основных паттернов, составляющих этограмму поведения нерп на береговых лежбищах [6]. При этом мы не наблюдали ни агрессивных, ни умиротворяющих поведенческих паттернов, из которых складывается агонистическое поведение зверей на береговых лежбищах [7]. По-видимому, таковые практически отсутствуют, в первую очередь, ввиду разреженного размещения зверей на льдах и, соответственно, отсутствия конкуренции за территорию. Также мы не заметили, чтобы плавающие в воде нерпы непременно стремились выбраться на льдины, на которых уже присутствуют звери, что нередко наблюдается на береговых лежбищах и является причиной возникновения напряженных отношений между нерпами.

Но при большой численности БН все же создают некие агрегации, обусловленные, по нашему мнению, не наличием аттрактанта (привлекающего фактора) в виде лежащих на льду особей, а однотипными требованиями нерп к выбору конкретного места залегания. В данном случае для БН очевидно важны минимум два момента: качество субстрата (толщина, характер поверхности льдин), и безопасность локации (см. ниже). Но все же полностью исключать роль лежащих на льду нерп как аттрактантов, вероятно, не следует. Отметим, что конкретные залежки нерп вероятно существуют относительно короткое время (максимум световой день), хотя в хорошую погоду мы отмечали зверей на льду и в сумерках.

Следует отметить, что хотя поведенческие паттерны почти одинаковые у нерп на осеннем и весеннем льду, но проявляются они не всегда одним и тем же образом. Например, осенью при попытках некоторых зверей выбраться на льды типа 1 видно, что сделать это непросто: препятствовала не только мокрая скользкая поверхность льдин, но и их небольшие размеры и небольшая масса. Из-за неустойчивости льдины нерпа не могла надежно опереться на ее край, чтобы «вытолкнуть» тело на поверхность. При этом мы не заметили, чтобы нерпы при вылезании на лед использовали когти передних конечностей, а опирались на запястья.

Особенно отметим впервые наблюдаемую манеру сна подо льдом (рис. 2F; рис 4A, G). Нерпа спала под молодым льдом, всплыв и прижавшись спиной к его нижней поверхности (высокая упитанность создавала

положительную плавучесть телу); она не двигалась, задние лапы были скрещены и сжаты, передние – прижаты к туловищу, голова втянута в кожно-жировой мешок и чуть опущена (рис. 2F). Такой сон, из-за необходимости периодически всплывать для вентиляции легких, очевидно кратковременный, но вероятно самый крепкий, поскольку в этой случае отпадает необходимость сканировать окружающую обстановку и сохранять постоянную бдительность. В этом смысле был прав Е.А. Баранов [2], утверждавший, что сон подо льдом самый предпочтительный для нерп, с оговоркой, что нерпы спят подо льдом, не выставляя нос в отверстие во льду, как он описывал (подробнее смотрите наше сообщение 1). Мы наблюдали, как под молодым льдом, на расстоянии не более 19 м от кромки одновременно спали несколько особей хорошо упитанных («круглых») нерп; отверстий поблизости во льду не было, но подо льдом было множество воздушных пузырей, образованных от подводных выдохов плавающих нерп. Иногда медленно плавающие под прозрачным льдом нерпы то ли вдыхали этот воздух, то ли играли с пузырями.

Кроме общих паттернов, описанных выше, были отмечены и другие, редкие или даже неизвестные ранее поведенческие акты. К необычным (редким) элементам поведения можно отнести наблюдение, как взрослая беременная самка, среагировав на зависшее БЛС, передним ластом *оттолкнула плавающую льдину*, мешающую ей уйти в воду. Другая нерпа также раздвинула льдинку передними лапами прежде, чем сойти в воду. Отметим случай, когда, вынырнув среди небольших тонких льдин и намереваясь выйти на лед, нерпа, подплыв ко льду, долго сканировала окружение, оставаясь на одном месте в вертикальном положении, *удерживаясь за кромку льда* передними лапами (рис. 3E). Весной нам не приходилось видеть такую манеру фиксации тела в воде. Дважды мы наблюдали необычную манеру плавания, которую можно условно сравнить со стилем баттерфляй или дельфин. Нерпа плыла по поверхности быстро погружая переднюю часть тела под воду/заныривая, а при выныривании часть тела оказывалась над водой. Таким способом нерпа очень быстро преодолела дистанцию в десяток метров и ушла под лед. Такой стиль плавания мы однажды наблюдали и в районе береговых лежбищ. *Скольжение* по льду – поведенческий паттерн, практически не наблюдаемый на весенних ледовых залежках, но очень часто наблюдаемый ранней осенью на молодом льду. Он заключается в том, что благодаря интенсивным волнообразным изгибам тела в горизонтальной плоскости с попеременным взмахиванием передними лапами и скоординированным гребным движениям задних лап зверь очень быстро передвигался по льду, покрытому тонким слоем воды.

Несколько описаний поведения нерп в осеннее время

В условиях зыби, качающей округлые белые льдины разного размера, удалось наблюдать несколько интересных поведенческих моментов.

1. Хорошо упитанная нерпа среднего размера несколько раз предпринимала попытку выйти на льдину, но каждый раз останавливалась на полпути и начинала активно скрести валик льда (который выходу не мешал, его вид показан на рис 3А, описываемая нерпа в синем кружке) продолжительное время с перерывами (на отдых?), но в результате так и оставалась в воде. В это время крупная очень толстая нерпа быстро выбралась на ту же льдину, но, недолго полежав, не меняя позы, ушла в воду.

Следом очень толстая и крупная самка, выбираясь на льдину, как и первая, «повисла» на льдине (задняя часть оставалась в воде), осмотрелась и выбралась целиком (рис. 3А, нерпа в желтом кружке); но через несколько десятков секунд заметила дрон (он к тому времени снизился до высоты менее 20 м) и быстро ушла в воду. Во время этих событий четвертая нерпа

среднего размера спокойно лежала на той же льдине, изредка потягивалась и приподнимала голову.

2. Две нерпы примерно одинакового размера лежали рядом на льдине, но одна (1) лежала боком к дрону, а другая (2) – спиной (рис. 3В), и их поведение было заметно разным (время наблюдения 167 сек, расстояние от зависшего БЛС до льдины ≈ 20 м, высота $\approx < 10$ м). Нерпа (1) лежала на краю льдины головой к воде и постоянно осматривалась (поднятие/ поворот головы 25 раз, 0,15 раз/сек) 5 раз «ворочалась», принимая более комфортную позу, и с какого-то расстояния посматривала на источник шума. Ушла не спеша. Нерпа (2) лежала в центре льдины на торосе и практически не шевелилась, но изредка пыталась оглянуться «через плечо» (15 раз или 0,075 раз/сек). Сход соседки в воду спровоцировал ее настороженность, и нерпа ушла в воду.

3. Взрослая спокойно лежащая нерпа (рис. 3D1, нерпа слева) среагировала на шум, созданный беременной самкой (с массой тела не менее 100 кг), которая не смогла с первого раза выйти на скользкий лед, подниманием головы, взглядом в сторону источника шума и

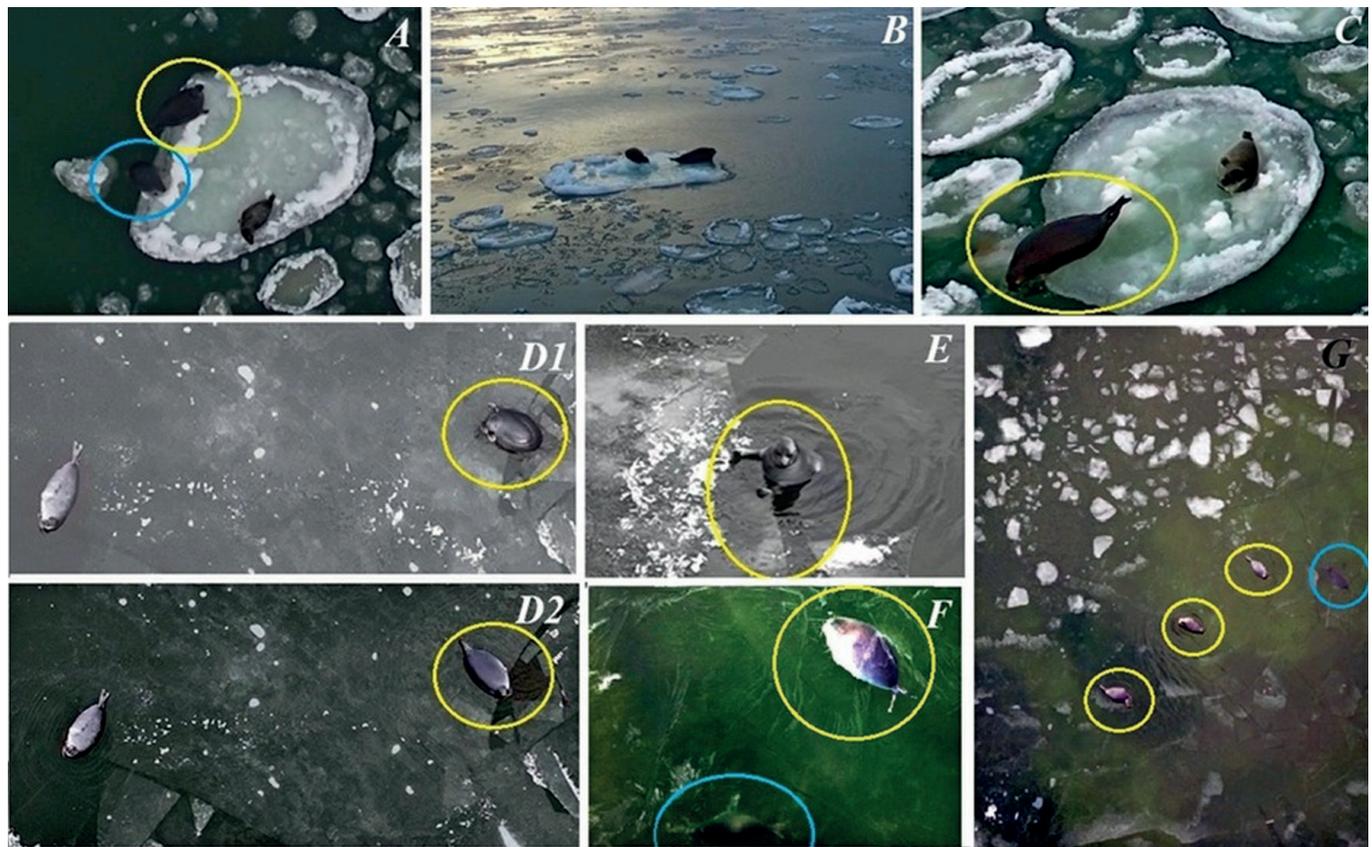


Рис. 3. Элементы поведения байкальской нерпы на осенних залежках: А – выход зверей на льдину (высота съемки ≈ 12 м); В – реакция нерп на БЛС; С – реакция взрослого самца на БЛС; D1 и D2 – выход беременной самки на молодой лед; E – способ фиксации у кромки льда (высота съемки ≈ 6 м); F – манера сна под молодым льдом; G – три нерпы на молодом льду в отсутствии отверстий (в синих кружочках нерпа в воде и подо льдом; пояснения в тексте).



Рис. 4. Байкальская нерпа на осеннем льду: А, В, С – спящая подо льдом нерпа (красная стрелка) агрессивно отнеслась к нерпе, подплывающей к ней с глубины (синяя стрелка); D – перемещающаяся нерпа с обрывком сети на заднем лапте в сопровождении двух нерп подо льдом (видно отражение БЛС); E-F – внешний вид нерп с патологиями кожно-волосного покрова; G – спящая нерпа (красная стрелка) и две подплывающие к ней особи, одна из которых вызвала агрессию спящей (не показано).

почти круговым сканированием окружения, для чего ей пришлось вытянуть шею. Самка, со второй попытки вышедшая на лед (предварительно тоже «повисев» на кромке), сразу развернулась головой к воде (рис. 3D, нерпа справа), причем сделала она это очень легко, не прикладывая никаких видимых усилий и не совершая обычных в таких случаях движений. Не переставая сканировать окружающую обстановку, она просто скользила на животе по смоченному водой льду, при этом лед прогнулся, и нерпа оказалась в полуводе. Обе

нерпы не обращали внимания (или не заметили) завысшее на высоте $\approx 15-17$ м БЛС.

4. В течение 623 сек (4.11.2022) наблюдали за тремя нерпами, лежащими в нескольких метрах друг от друга. Поведение их было разным. Две крупные нерпы постоянно осматривались, не меняя позы, третья более мелкая особь (молодая) выглядела как безмятежно спящая на правом боку (голова на льду). Эта особь поджимала задние лапы в «ключ» (элемент терморегуляторного поведения), немного как бы чесала о лёд



Рис. 5. Элементы поведения байкальской нерпы на осенних залежках (по материалам 12 октября 2024 года): А, В – этапы бегства зверей по льду в поисках участка чистой воды; С – исходная локация зверей на льду типа 1; D – затруднения при выходе нерп на молодой лед типа 1; E, F, G – этапы бегства нерпы в поисках чистой воды (высота съемки ≈ 6 м); – манера сна под молодым льдом (пояснения в тексте, сквозь лед просвечивает дно; точками показан путь зверей; в желтых кружках – нерпы на льду спят/отдыхают; в синих кружках – нерпы выныривают между льдинами и пытаются выйти на лед; в красных кружках – нерпы подо льдом; стрелкой показано предположительно нерпичье отверстие)

тело, и практически не поднимала головы для контроля обстановки. В течение 101 сек нерпа только 3–4 раза подняла голову для сканирования, около 20 раз чесалась, совершая колебательные движения телом в горизонтальной плоскости преимущественно задней частью, несколько раз потянулась и 2 раза зевнула. Другая, самая крупная, нерпа за 230 сек 50 раз повернула голову вправо-влево от фронтального положения, осматривая окружающую местность; примерно в половине случаев взгляд задерживался на 2–3 секунды. Третья нерпа (взрослая, меньшего размера) за 276 сек наблюдения 58 раз просканировала местность и дважды потянулась. Таким образом, две взрослые особи долго лежали на льду, но не спали, а постоянно осматривали окружение с одинаковой ча-

стотой (0,217 и 0,219 в секунду). Все три нерпы долго не реагировали на зависающий над ними БЛС, и только при снижении дрона до 2–3 м и после того, как взрослая самка визуально обнаружила над собой дрон, животные покинули лед. Все три нерпы страдали кожными заболеваниями, самая мелкая особь – в большей мере.

5. Нам удалось наблюдать несколько сцен частной жизни и социальных взаимоотношений БН. В частности, впервые отметили не описанный ранее способ сна нерпы. Хорошо упитанная взрослая нерпа спала под молодым льдом (рис. 3F), БЛС висел над спящей более 90 сек, опускаясь на 0,5 м от поверхности льда. За это время рядом, но не приближаясь к спящей, подо льдом проплыли минимум три нерпы.

6. Мы заметили, что во всех случаях наблюдения за спящими подо льдом нерпами (а их было не менее 10), рядом со спящими всегда плавали другие нерпы, но они ни разу не контактировали со спящей и не потревожили сон своего сородича. Однако отмечено несколько случаев, когда проснувшаяся (или разбуженная) нерпа демонстрировала агрессивное поведение по отношению к слишком близко подплывшим сородичам. На рис. 4А-С изображена сцена более серьезного столкновения: спящая нерпа, проснувшись, активно набросилась (с попыткой укунуть за задний ласт) на нарушительницу спокойствия, которая быстро ретировалась.

При очень спокойном, очень медленном плавании под молодым льдом одновременно нескольких нерп также отмечены элементы агрессивного поведения, в частности, при контакте более крупная нерпа отгоняет сородича меньшего размера (причина ссоры неясна).

7. Не типичное поведение продемонстрировали нерпы, лежащие в поле молодого льда (покрытого слоем воды). Заметив БЛС, животные начали убежать в направлении к ломанному краю большой льдины (рис. 5А), и им пришлось преодолеть несколько метров в поисках доступа к воде. Нерпе 1 удалось относительно быстро уйти в воду (но она тут же снова стала выбираться на лед), нерпа 2, вероятно, приложила больше усилий, чем следовало, и проломила лед (рис. 5В, в красном кружке). 12 октября 2024 года лед был очень тонким, и нерпам было непросто найти место для лежания (рис. 5D): в кадре 10 нерп, из них только одна смогла устроиться на льду, 5 нерп пытаются выбраться на лед и 4 зверя плавают подо льдом. На таком же льду около лежащей нерпы поблизости не было отверстия во льду, и, начав убежать от БЛС, нерпа 7 секунд искала путь к воде (и в результате, чтобы нырнуть, раздвинула плавающие льдины). Возникают два вопроса: как и почему нерпы оказались вдали от воды¹ и, в целом, может ли отмечаемая нами беспечность многих зверей обуславливаться тем, что они в этом месте и в это время чувствуют себя в полной безопасности?

Физическое состояние животных и их реакция на БЛС

Если судить по упитанности, то согласно визуальным оценкам БН осенью были хорошо и очень хорошо упитаны. Это значит, что упитанность большинства нерп составляла 50–60%, плохо упитанных особей (тощих) мы не отметили вообще, несмотря на заметное число страдающих кожными заболеваниями неизвестного генезиса [1]. Отсутствие плохо упитанных животных на осенних льдах в 1970-1980-х го-

¹ Единственное разумное объяснение – нерпы долго находились на льду, и отверстие, через которое они выбрались на поверхность, замерзло (такое случается со щенками).

дах отмечалось ранее [5]. По-видимому, недостаточно упитанные особи не заходят в Чивыркуйский залив, предпочитая оставаться в местах нагула, и это еще раз свидетельствует в пользу нашего утверждения, что трофический фактор не является поводом для осенних перемещений БН.

Все залежки были смешанными, то есть на одних и тех же льдах лежали звери всех возрастов (но преобладали взрослые особи) обоих полов. Некоторые особенности освоения отдельных видов льда описаны в тексте. На заднем лапе одной нерпы обнаружен обрывок рыболовной сети (рис. 4D), нерпа линияла, но была хорошо упитана, и за время наблюдения (232 сек) не быстро перемещалась по льду, долгое время не замечая следившее за ней БЛС (иногда на высоте < 2 м). Кроме дрона нерпу постоянно «сопровождали» несколько нерп, плавающих или даже дрейфующих под и рядом с ползающей по льду нерпой. Когда нерпа наконец заметила висевший над ней дрон, она продемонстрировала пример панического бегства, во время которого зверь производил интенсивные змеевидные движения телом и быстро скользил по мокрой поверхности льда, описанным выше способом.

В 2022 году из 19 особей, наблюдаемых нами крупным планом, у 7 особей визуально отмечены диффузная линька (1 случай) и явные патологические изменения кожно-волосного покрова, а в относительно плотной залежке зверей с неоконченной линькой явные симптомы дерматитов и частичная аллопеция были не менее чем у 65% особей (объем выборки 256 преимущественно взрослых нерп) (рис. 4E-F).

Наша практика наблюдения за БН с помощью БЛС показала, что осенью, находясь на первых льдах, звери весьма терпимо относились к коптеру, нередко проявляли явное любопытство, подолгу смотрели в сторону БЛС и, как правило, уходили в воду только при приближении аппарата на дистанцию около 6–8 м, если он медленно перемещался на небольшой высоте над поверхностью воды/льда. Если зависающее над объектом БЛС с большой высоты медленно снижалось в вертикальной плоскости, то звери, даже проявляя признаки беспокойства (поворачивание головы в разные стороны в поисках источника шума), оставались лежать на льду, пока коптер не опускался до предельно низких высот. Большинство беспечных особей, поданных вышеописанной нерпе (с сетью), стремительно покидали лед, как только зрительно обнаруживали висевший над ними коптер. Приведем описание поведения трех нерп, лежащих невдалеке друг от друга (продолжительность наблюдения 70 сек). 1) «Сухая» взрослая нерпа, спокойно лежала головой к воде на расстоянии 3 м от кромки (голова навесу). Она 5–6 раз оглянулась предположительно в сторону зависшего БЛС, совершила несколько незаконченных движений для придания телу более удобного положения; по-



Рис. 6. Поведение байкальской нерпы на молодом льду. В красном круге «круглая» нерпа спит в описанной в тексте позе; шесть нерп лежат на льду на разных расстояниях от кромки: одна – сухая, остальные лежат в полуводе. Стрелками показаны кромка ледяного поля (желтыми) и граница проникновения воды на лед (синими); белые пятна – воздушные пузыри. Все нерпы на снимке (возможно, кроме спящей) страдают дерматитами.

том развернулась на месте, заняв положение хвостом к воде; снова пыталась переменить положение тела (неудачно), двигала задней часть тела («хвостом», возможно чесалась) при этом ни разу не оглянулась и не осмотрелась. 2) Соседка такого же размера и тоже «сухая» лежала боком к воде, на таком же расстоянии от края; вскоре развернулась головой к воде и успокоилась; два раза не активно пыталась переменить позу, два раза потянулась с позевыванием и расправлением задних лап (терморегуляция). 3) В нескольких метрах от первых двух крупная самка лежала на краю льда животом в воде (остальная часть тела сухая, то есть она туда переместилась недавно); на теле четко видна диффузная линька (возможно, патологического характера); она восемь раз посмотрела в сторону БЛС (без последствий). Нерпа явно видела БЛС, но не опасалась его; один раз приподняла переднюю часть тела.

Обращает на себя внимание, что все нерпы практически не сканировали внешнюю обстановку и даже на явно обнаруженный БЛС (висящий в 6–8 м над поверхностью льда на расстоянии 10–15 м от зверей) только посматривали. 11 ноября 2020 года в течение 132 сек мы наблюдали реакцию на БЛС у двух нерп, лежащих на одной толстой льдине (рис. 3С). Первым дрон заметил крупный самец. Он резко развернулся головой к воде, но долго оставался на месте, следил за источником звука (грущиеся друг о друга льдины

очевидно маскировали посторонний шум), несколько раз откладывал действие, потом толчком придвинулся к краю льдины так, что голова свисала над водой, и продолжал оглядываться. Только после того, как дрон подлетел еще ближе (на высоте ≈ 5 м, дистанция до зверей ≈ 8 м), самец неспешно ушел в воду (рис. 3С). Вторая нерпа продолжала спокойно лежать, изредка поднимала голову; после ухода самца она стала осматриваться, но дрон не замечала и осталась на месте.

На рис. 6 показана типичная сцена залегания нерп на молодом льду (типа 1). Одна нерпа лежит на сухом льду далеко от кромки; при уходе от БЛС (вслед за соседями) она сначала (10 сек) передвигалась обычным способом (толчками с одновременным взмахиванием передними лапами), достигнув водного слоя – ускорила за счет ундуляционных движений, в результате чего вода разбрызгивалась в разные стороны, и через 4–5 сек оказалась в воде. Остальные нерпы, следуя ее примеру, сразу прибежали ко второму способу передвижения и очень быстро убежали со льда.

Предположительно, пораженные болезнью особи меняют модель поведения, в частности, они становятся менее пугливы и, несмотря на кажущуюся поведенческую бдительность, меньше реагируют на угрозу (БЛС). Например, в течение 402 сек БЛС зависало над хорошо упитанной, но явно страдающей неким дерматитом нерпой, лежавшей на боку – передние ла-

сты плотно прижаты к телу, задние сомкнуты в замок (рис. 6). За время наблюдения два раза были замечены нерпы, проплывающие под водой. Нерпа бодрствовала, лишь один раз попыталась сменить позу, иногда приподнимала голову и оглядывалась (четыре раза), и постоянно поворачивала голову в ту или иную сторону (всего 73 раза, или 0,18/сек), но ни разу не посмотрела наверх (хотя мы меняли высоту зависания).

На БЛС, опустившееся в конце наблюдения на высоту 1,5–2 м, нерпа практически не реагировала, возможно потому, что шум винтов маскировался окружающим шумом, возникающим при качании льдин на зыби. Однако нерпа явно слышала БЛС, но не смогла определить источник шума, не подтвердила сигнал зрительным образом и не уходила. Кроме возможной беспечности этой особи, мы полагаем, что больные, как и линяющие звери, неохотно сходят в воду.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, поведение БН на осенних льдах не существенно, но заметно отличается от поведения на весенних плавающих льдах, демонстрируя несколько новых поведенческих паттернов. Прежде всего – это манеры сна и передвижения по поверхности льда. БН в осенних залежах, возможно, чувствуют себя в безопасности, что проявляется в относительно слабой реакции на БЛС, при условии аккуратного пилотиро-

вания. Такое поведение зверей позволяет надеяться, что в осеннее время в Чивыркуйском заливе возможно проведение эксклюзивных экологических туров с целью наблюдения за поведением диких животных в естественной среде обитания, особенно с использованием малых БЛС с хорошей оптикой и зумом.

Благодарности. Авторы благодарят сотрудников ФГБУ «Заповедное Подлесье» за техническую помощь при проведении съемок, а также сотрудников ФГБНУ «БайкалВНИРО» за предоставленные материалы по питанию (согласно договору о сотрудничестве).

Финансирование. Работа выполнена в рамках бюджетной темы № 121032900077-4 «Экологическая диагностика изменений некоторых элементов биогеоценозов территории Восточной Сибири». В работе использовано оборудование Центра коллективного пользования «Научно-экспедиционный центр Байкал» (<https://ckp-rf.ru/catalog/ckp/3213559>).

Соблюдение этических норм Настоящая статья не содержит исследований с участием людей или животных в качестве объектов экспериментальных исследований. Библиографические ссылки на все использованные источники оформлены в соответствии с правилами данного издания. Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

ЛИТЕРАТУРА

1. Аникиенко ИВ, Рядинская НИ, Петров ЕА, Костюнин КЮ, Белова СЕ, Иконникова ДР. Кожа байкальской нерпы (*Pusa sibirica*, Phocidae Pinnipedia): норма и патология. Зоол журн. 2025;104(1):93-111. <https://doi.org/10.31857/S0044513425010076>
2. Баранов ЕА. Трактовка некоторых особенностей миграционного поведения байкальских нерп (*Pusa sibirica* Gm.) в условиях природного обитания на основании наблюдений за нерпами, содержащимися в бассейне. В кн.: Морские млекопитающие Голарктики: сборник научных трудов по материалам Шестой международной конференции (Калининград, 11–15 октября 2010 г.). Калининград: Капрос; 2010. С. 54-8.
3. Бреховской ЮП, ред. Номенклатура морских льдов. Условные обозначения для ледовых карт. Л.: Гидрометеиздат, 1974.
4. Пастухов ВД. Об осеннем и раннезимнем распределении нерпы на Байкале. Известия СО АН СССР. 1961: 2:108-5.
5. Пастухов ВД. Байкальская нерпа: биологические основы рационального использования и охраны ресурсов. Новосибирск: Наука; 1993.
6. Петров ЕА, Купчинский АБ. Мирное поведение байкальской нерпы (*Pusa sibirica* Gmelin, 1778) на береговом лежбище. Биота и среда природных территорий. 2023;11(3):53-74. https://doi.org/10.25221/2782-1978_2023_3_4
7. Петров ЕА, Купчинский АБ. Агонистическое поведение байкальской нерпы *Pusa sibirica* (Gmelin, 1778) на береговых лежбищах: агрессивные и умиротворяющие паттерны. Биота и среда природных территорий. 2023;11(4):5-26. https://doi.org/10.25221/2782-1978_2023_4_1
8. Петров ЕА, Купчинский АБ, Сыроватский АА. Весенние ледовые залежи и поведение байкальской нерпы (*Pusa sibirica* Gmelin 1788, Pinnipedia). Зоол журн. 2025;104(3):67-84. <https://doi.org/10.31857/S0044513425030073>

ОСОБЕННОСТИ ЛЕСОВОЗОБНОВЛЕНИЯ В НАРУШЕННЫХ КОРНЕВОЙ ГУБКОВОЙ СОСНЯКАХ ЮЖНОЙ ЧАСТИ МИНУСИНСКОЙ КОТЛОВИНЫ

**А.И. Татаринцев, А.Е. Войткевич, Н.Н. Кулакова,
Н.П. Хижняк**

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

* Эл. почта: lespat@mail.ru

Статья поступила в редакцию 01.12.2025; принята к печати 02.02.2026

Корневая губка (*Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref.) один из наиболее значимых дендропатогенных видов в хвойных лесах бореальной зоны, в монодоминантных сосняках Минусинской котловины (юг Красноярского края) выступает основным биотическим фактором очагового усыхания древостоев. Важный аспект данной проблемы – восстановительные сукцессии в очагах корневой гнили, в связи с чем цель настоящей работы – оценить естественное лесовозобновление в нарушенных корневой губкой сосняках. Объект исследований – сосняки естественного происхождения на юге Минусинской котловины (Перовское лесничество Национального парка «Шушенский бор»). На трех репрезентативных ключевых участках заложены круговые пробные площадки (ПП), в том числе в очагах корневой гнили и в непораженных (контрольных) насаждениях; в пределах каждой ПП на 16-ти учетных площадках размером 2 × 2 м по общепринятой методике выполнен сплошной учет молодого поколения лесообразующих видов растений. В развивающихся очагах распада древостоев значительную долю составляют всходы сосны, абсолютное количество которых выше в сравнении с непораженными сосняками; в многолетних очагах их количество лимитирует задержание почвы и отсутствие достаточного количества источников обсеменения. При наличии относительно большого количества всходов и самосева до состояния крупного подростка в очагах доживает существенно меньшее количество молодых растений сосны, что обусловлено патогенным воздействием корневой гнили, дополнительно – поражением хвои микромицетом *Gremmenia infestans* (P. Karst.) Srous и фитогенной конкуренцией. В нетронутых корневой гнилью насаждениях установлено достаточное количество крупномерного жизнеспособного подростка для успешного лесовозобновления главной породы, отпад части соснового подростка здесь происходит в результате угнетения со стороны древостоя с последующим поражением полупаразитными микромицетами. В восстановлении древостоев в патогенно-нарушенных сосняках активно участвуют мелколиственные виды; в составе подростка отмечено до 40% березы, на отдельных участках до 10% осины. Это приведет к формированию на площадях распада сосняков Шушенского бора устойчивых к корневой губке смешанных сосново-березовых, березово-осиновых насаждений, что является экологически целесообразным процессом. Для восстановления нарушенных лесопокрытых площадей главной породой перспективен селекционно-семеноводческий метод с использованием обнаруженных в очагах корневой гнили устойчивых генеративных деревьев и крупномерного жизнеспособного подростка сосны.

Ключевые слова: корневая губка, Минусинская котловина, сосняки, очаги усыхания, лесовозобновление, подрост.

FEATURES OF REFORESTATION IN PINE FORESTS INFECTED BY HETEROBASIDION ANNOSUM IN THE SOUTH OF THE MINUSINSK BASIN

A.I. Tatarintsev, A.E. Voitkevich, N.N. Kulakova, N.P. Khizhniak
Reshetnev Siberian State University of Science and Technology, Krasnoyarsk, Russia

* E-mail: lespat@mail.ru

Heterobasidion annosum (Fr.) Bref. is an important significant pathogen affecting coniferous forests in the boreal zone. In the monodominant pine forests of the Minusinsk Basin (southern Krasnoyarsk Region), it plays a key role in the deterioration and mortality of forest stands. A critical aspect of this issue pertains to the succession patterns observed in disease foci. The objective of the present study is to evaluate the process of natural reforestation in pine forests damaged by *H. annosum* root rot. The study was conducted in natural pine forests in the southern Minusinsk Basin (Perovskoye forest management unit of the Shushensky Bor National Park). Circular sample plots were established at three representative forest sites encompassing areas affected by root rot or found to be healthy, the latter serving as a reference. In each sample plot, all trees of the young generation of forest-forming species were measured using a standard methodology on sixteen 2 × 2 m plots. In disease foci, pine seedlings comprise a substantial proportion, their absolute counts being higher in comparison to healthy pine forests. In forest stands that have been impacted by

root rot for a long time, pine young growth proliferation is constrained by crowding and the paucity of sufficient seed sources. In the presence of a relatively large number of seedlings and saplings, a significantly smaller number of young pine trees survive in disease foci. This may be attributed to the pathogenic effect of the fungus, as well as to damage caused to needles by the micromycete *Gremmenia infestans* (P. Karst.) Crous and to competition. In the stands not affected by root rot, a sufficient number of large viable saplings is present for successful reforestation of the main species. The loss of a part of the young pine trees in healthy stands results from pressure by the canopy of the main stand followed by damage by semi-parasitic micromycetes. Deciduous trees play an active role in the restoration of pathogen-damaged pine forests; up to 40% of the young trees are birch and, in some areas, up to 10% are aspen. This will result in the establishment of mixed pine-birch and birch-aspen stands that exhibit resistance to *Heterobasidion annosum* in disturbed pine forests of the Shushensky Bor, which is an environmentally sound process. The restoration of damaged forest sites with pine is promising when resistant generative trees and large-sized viable young pine trees found in disease foci may be used. This approach implies selection and seed production procedures.

Keywords: root rot, Minusinsk Basin, pine forest, forest dieback, reforestation, young growth.

Введение

Современное санитарное состояние лесов во многих районах бореальной зоны является неудовлетворительным, что часто проявляется в очаговом усыхании древостоев на значительных площадях. В качестве причин деградации лесных насаждений выступают неблагоприятные погодно-климатические и эдафические изменения, антропогенные воздействия, деятельность дендрофильных организмов [2, 11, 20, 26, 27]. Отмечается комплексное влияние этих факторов на древостой с сопряженным и синергическим эффектом. При этом негативные абиотические и антропогенные факторы становятся триггером снижения устойчивости насаждений и повышения агрессивности насекомых-дендрофагов и дендропатогенных организмов [1, 7, 17, 22, 23]. В числе последних значимую роль выполняют дереворазрушающие грибы-корневые патогены, которые, являясь полупаразитами (факультативными паразитами, факультативными сапротрофами), чутко реагируют на состояние популяций растений-хозяев [14, 15, 17, 22, 23].

Среди корневых патогенов наиболее известна корневая губка (комплекс *Heterobasidion annosum* s.l.), поражающая многие виды древесных растений в хвойных лесах Евразии [25, 34, 35, 39]. Патогенное воздействие гриба приводит к усыханию деревьев, резкому ухудшению санитарного состояния насаждений. Повышенная агрессивность корневой губки отмечается в монодоминантных древостоях сосны обыкновенной, особенно в искусственных сосняках на старопахотных землях, что проявляется в выраженном куртинном усыхании деревьев и даже распаде насаждений [5, 12, 16, 19, 36]. Очаги корневой губки с разной степенью пораженности древостоев в последние десятилетия выявлены в ленточных и островных сосновых борах Минусинской котловины (юг Красноярского края) [13, 14, 23]. В качестве возбудителя на основе классических методов и ДНК-анализа идентифицирован вид *H. annosum* (Fr.) Bref. [30]. Поражением здесь охвачены естественные насаждения и лесные культуры, произрастающие как на старопахотных, так и лесных землях, что подтверждает отмечаемое в последние годы

расширение экологического ареала корневой губки [7, 31, 38]. К настоящему времени помимо установления масштабов нарушенности сосняков Минусинской котловины в результате деятельности корневой губки, изучены закономерности формирования в них очагов корневой гнили в зависимости от лесорастительных условий, рекреационного воздействия.

В числе важных аспектов рассматриваемой проблемы – восстановительные сукцессии в очагах корневой губки, в частности изучение процессов естественного лесовозобновления. Несмотря на имеющиеся результаты исследований по этому вопросу [3, 8, 9, 24, 28, 29], он остается недостаточно раскрытым. Специальные исследования по изучению лесовозобновления в сосняках юга Средней Сибири при интенсивном их поражении корневой губкой ранее не выполнялись. Целью данной работы явилась оценка естественного возобновления в нарушенных корневой губкой природных сосновых борах Минусинской котловины.

Материалы и методы исследований

Сосняки Минусинской предгорной котловины из сосновых лесов наиболее удалены к югу, располагаются среди степей и являются интразональными образованиями [14]. Основную их площадь составляют ленточные боры в центральной части котловины. Объект наших исследований – сосняки, которые расположены единым массивом в южной части котловины, примыкая к поселку Шушенское. Они относятся к лесостепному кластеру (Перовское лесничество) Национального парка «Шушенский бор», произрастают на переветренных песчаных почвах и представлены в основном насаждениями разнотравной группы типов леса [32]. Групповое и куртинное усыхание древостоев от корневой губки установлено в разных частях Шушенского бора, суммарная площадь выделов с очагами корневой гнили достигает более 30% от площади сосняков по лесничеству [23].

Исследования выполняли в середине вегетации 2024 года в природных (естественного происхождения) сосняках на трех ключевых участках, которые

Характеристика пробных площадей

Участок	ПП по вариантам	Привязка		Лесоводственно-таксационное описание насаждений*
		координаты	квартал (выдел)	
Андреевская поляна	очаг	0432163; 5906496	12 (39)	Состав, тип леса: 10С+Б, грушанково-разнотравный; средние: возраст – 70 лет, диаметр – 32 см, высота – 25 м; класс бонитета – 1, относительная полнота – 0,9; стволовой запас – 400 м ³ /га; подлесок редкий: рябина, ива козья; почва: дерново-среднеподзолистая, супесчаная свежая
	контроль	0432199; 5906472		
Шаньгина пашня	очаг	0434549; 5906035	19 (3)	Состав, тип леса: 10С, мшисто-разнотравный; средние: возраст – 65 лет, диаметр – 30 см, высота – 24 м; класс бонитета – 1, относительная полнота – 0,9; стволовой запас – 340 м ³ /га; подлесок редкий: яблоня; почва: дерново-среднеподзолистая, супесчаная свежая
	контроль	0434433; 5905974		
Средний бор	очаг	0430778; 5904200	27 (2)	Состав, тип леса: 10С, грушанково-разнотравный; средние: возраст – 75 лет, диаметр – 32 см, высота – 25 м; класс бонитета – 1, относительная полнота – 0,8; стволовой запас – 320 м ³ /га; подлесок средней густоты: боярышник, ива козья, яблоня; почва: дерново-слабоподзолистая, супесчаная свежая
	очаг	0430770; 5904342		
	контроль	0430807; 5904299		

* В составе древостоев: буквами обозначены лесообразующие древесные виды (элементы леса), в том числе: С – сосна обыкновенная, Б – береза повислая; цифрами – доля участия древесной породы в суммарном стволовом запасе (1 соответствует 10%).

подбирали по следующим критериям: типичность для лесного покрова Шушенского бора; наличие расстроенных корневой губкой насаждений (очагов усыхания и распада древостоя) и рядом расположенных схожих по лесоводственным показателям насаждений без признаков поражения (в качестве контроля). При проведении полевых работ использовали комбинацию известных методических подходов. На каждом участке закладывали пробную площадь (ПП) в центральной части очага корневой губки (на третьем участке – в двух очагах) и в контроле. Учитывая оценку естественного возобновления в рамках комплексного обследования сосняков и необходимость актуализации лесоводственно-таксационных показателей насаждений, пробные площади закладывали по методике государственной инвентаризации лесов (ГИЛ) Рослесинфорга. В каждом случае ПП состояла из трех концентрических кругов (диаметр – 3,5 м, 7,5 м, 15,0 м) с целью упорядоченного перечета деревьев разного диаметра. Обозначали центр ПП и выполняли её географическую привязку с использованием GPS-устройства. Разбивку пробных площадей осуществляли по сторонам света с помощью буссоли и мерной ленты с обозначением границ кругов флажками-указателями. Характеристика пробных площа-

дей с описанием коренной растительности приведена в таблице 1.

Для учета естественного лесовозобновления в проекции пробных площадей было заложено по 16 учетных площадок размером 2 × 2 м (4 м²) как показано на схеме (рис. 1). В соответствии с методикой, изложенной в Правилах лесовосстановления¹ и научном руководстве А.В. Побединского [18], на учетных площадках молодые древесные растения сплошным перечетом подразделяли по лесообразующим видам, возрастным группам: всходы (до двух лет), самосев (2–5 лет), подрост (старше пяти лет). Последние, в свою очередь, разделяли по следующим грациям состояния: жизнеспособные, сомнительного состояния, усохшие. Для подроста дополнительно выделяли категории крупности: мелкий – до 0,5 м, средний – 0,6–5 м, крупный – более 1,5 м.

¹ Приказ Министерства природных ресурсов и экологии Российской Федерации от 29.12.2021 № 1024 «Об утверждении Правил лесовосстановления, формы, состава, порядка согласования проекта лесовосстановления, оснований для отказа в его согласовании, а также требований к формату в электронной форме проекта лесовосстановления», URL: <http://publication.pravo.gov.ru/Document/View/0001202202110024>

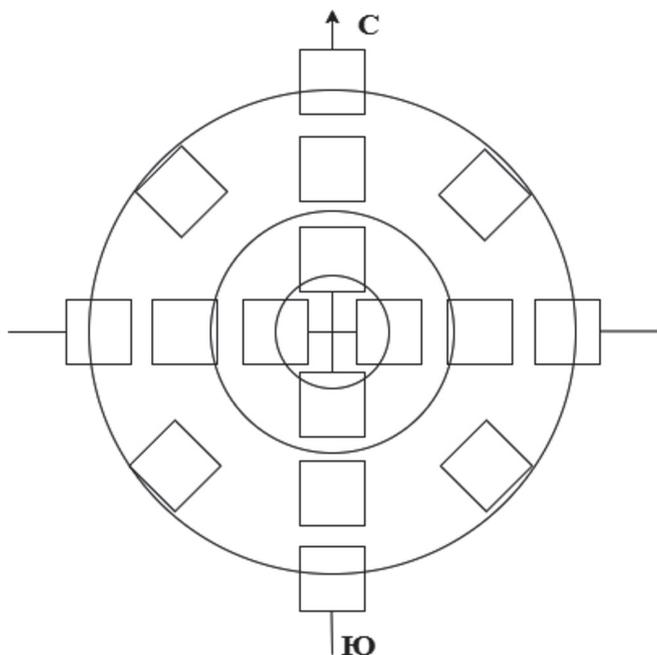


Рис. 1. Схема размещения учетных площадок для учета молодого поколения лесообразующих пород в проекции пробной площади

Количественный перевод подроста в категорию крупного производили путем умножения на пересчетный коэффициент: мелкого подроста на 0,5, среднего – на 0,8. Характер размещения молодого поколения лесообразующих видов (в частности, подроста) на пробных площадях оценивали по значению встречаемости. Встречаемость (в %) определяли, как отношение числа учетных площадок с живыми растениями к общему числу (16 шт.). Размещение подроста на площади: при встречаемости $\geq 65\%$ – равномерное, 40–64% – неравномерное, $< 40\%$ – групповое.

Для каждого участка выполнен пересчет молодых растений на 1 га на основании данных о их количестве на 16 учетных площадках размером 4 м². Формулу состава подроста определяли по доле участия представленных древесных видов в суммарной численности жизнеспособного подроста, переведенного в категорию крупного. Успешность лесовозобновления и варианты лесовосстановления в нарушенных корневой губкой сосняках определяли по численности жизнеспособного подроста (в переводе на крупный) согласно критериям для Алтае-Саянского горно-лесостепного района в Правилах лесовосстановления.

Необходимые расчеты выполнены с применением Microsoft Excel.

Результаты и обсуждение

Общая численность живых (жизнеспособных, сомнительного состояния) молодых растений лесо-

образующих видов, их распределение по возрастным группам на обследованных участках (пробных площадях) неравнозначны (табл. 2). Особого внимания заслуживают данные по главной древесной породе в районе исследований – сосне обыкновенной. Абсолютная численность соснового подроста (в пересчете на 1 га) на всех участках ниже в очагах корневой губки в сравнении с контрольными насаждениями. Такая тенденция особенно выражена на втором (Шаньгина пашня) и третьем (Средний бор) участках: количество живого подроста сосны в контроле превышает этот показатель в очагах поражения в 5–8 раз. Это отмечается и по общей численности (с учетом всходов и самосева) молодого поколения сосны на данных участках. В то же время на первом участке (Андреевская поляна) общая численность молодых растений сосны выше в пределах очага корневой губки в сравнении с контролем (на 4,4 тыс.), что связано со значительным количеством всходов в очаге (около 19 тыс. шт./га), на которые приходится 52% в возрастной структуре молодого поколения сосны. На большинстве пробных площадей, заложенных в очагах поражения (окнах распада древостоя), доля всходов и самосева сосны (возраст до 5 лет) превышает 65% (табл. 2). По имеющимся данным [10] выход полноценных семян сосны обыкновенной в очагах корневой губки потенциально достаточен для успешного естественного возобновления, несмотря на явное деструктивное состояние древесного яруса. Очевидно, источниками таких семян для последующего после патогенного распада древостоя лесовозобновления выступают деревья в окружающих насаждениях, а также оставшиеся деревья в очагах поражения.

В результате исследования естественного возобновления в нарушенных корневой губкой сосняках Ульяновской области [3, 28, 29] было установлено увеличение численности молодого поколения сосны в возрасте до двух лет (всходы) по мере усиления распада древостоя в очагах усыхания. Данные, полученные нами в многолетних очагах корневой губки на третьем участке (Средний бор), указывают на меньшую представленность всходов сосны как в сравнении с контрольным насаждением, так и с более молодыми очагами на других участках Шушенского бора (табл. 2). Это обусловлено следующими основными причинами: значительная площадь очагов, действующих более десяти лет; наличие в них лишь единичных деревьев сосны генеративного возраста; внедрение в почвенный покров и разрастание светолюбивых травяно-луговых видов растений с задернением почвы, что препятствует прорастанию семян.

Лесовозобновление сосны в незатронутых поражением насаждениях на всех ключевых участках характеризуется равномерным размещением молодых растений, в частности подроста (табл. 3). При этом

**Численность молодого поколения (живых растений) лесобразующих видов
(числитель – шт./га; знаменатель – %)**

Порода	Возрастные категории растений	Андреевская поляна		Шаньгина пашня		Средний бор		
		очаг	контроль	очаг	контроль	очаг	очаг	контроль
Сосна	всходы	<u>18906</u> 51,7	<u>11563</u> 35,9	<u>25938</u> 52,7	<u>39063</u> 25,8	<u>1406</u> 17,6	<u>3438</u> 48,9	<u>38438</u> 50,2
	самосев	<u>7813</u> 21,4	<u>8906</u> 27,7	<u>15625</u> 31,7	<u>75625</u> 49,9	<u>2813</u> 35,3	<u>1094</u> 15,6	<u>17188</u> 22,4
	подрост	<u>9844</u> 26,9	<u>11719</u> 36,4	<u>7656</u> 15,6	<u>36719</u> 24,3	<u>3750</u> 47,1	<u>2500</u> 35,5	<u>20938</u> 27,4
Всего		36563	32188	49219	151406	7969	7032	76564
Берёза	всходы	<u>469</u> 23,1	0	0	0	0	0	0
	самосев	<u>1250</u> 61,5	<u>156</u> 100	<u>2500</u> 43,2	<u>3125</u> 87,0	<u>1406</u> 50,0	<u>3125</u> 64,5	<u>1563</u> 83,3
	подрост	<u>313</u> 15,4	0	<u>3281</u> 56,8	<u>469</u> 13,0	<u>1406</u> 50,0	<u>1719</u> 35,5	<u>313</u> 16,7
Всего		2032	156	5781	3594	2812	4844	1876
Осина	всходы	0	0	0	0	0	0	0
	самосев	0	0	<u>313</u> 50,0	0	<u>781</u> 100	<u>469</u> 100	0
	подрост	0	0	<u>313</u> 50,0	0	0	0	0
Всего		0	0	626	0	781	469	0

подрост относительно общей совокупности молодых растений отличается более низкой встречаемостью, размещается преимущественно в проекции просветов между кронами взрослых деревьев. В относительно молодых очагах распада древостоев (первые два участка) равномерное размещение молодого поколения сосны обеспечивается высокой встречаемостью значительно представленных всходов и самосева в условиях достаточного количества источников обсеменения. Всходы и самосев сосны в длительно действующих очагах Среднего бора располагаются неравномерно, преимущественно по периферии прогалов. Сосновый подрост (растения старше 5 лет) во всех очагах в большей или меньшей степени размещается фрагментарно – неравномерно или отдельными группами (табл. 3).

В очагах корневой губки в сравнении с нерасстроенными сосняками повышена численность и встречаемость молодого поколения березы, в основном представленного самосевом, отмечается появление самосева и подростка осины (табл. 2, 3). Это связано с известной способностью мелколиственных древес-

ных пород участвовать в качестве пионерных видов в восстановительных сукцессиях на площадях нарушенных лесных биогеоценозов, а также с их устойчивостью к корневой губке, что подтверждает результаты других исследователей [3, 8, 9, 28, 29].

Основной показатель успешности лесовозобновительного процесса – количество жизнеспособного подростка на лесном участке, в первую очередь коренной породы. Виталитетные структуры (соотношения особей разного жизненного состояния) соснового подростка в относительно молодых очагах поражения и в контрольных насаждениях в целом схожие (ключевые участки: Андреевская поляна и Шаньгина пашня) (рис. 2). При общей выраженной тенденции более высокой абсолютной численности живого подростка сосны в непораженных сосняках относительное его количество может быть выше в окнах распада древостоев. На третьем участке (Средний бор), где объектами исследований явились многолетние очаги, это наиболее показательно, в том числе по доле жизнеспособного подростка: 68% и 94% против 38% в контрольном насаждении (рис. 2). Летализация и накопление погибшего

Оценка характера размещения молодых растений лесобразующих видов
(числитель – всходы, самосев, подрост; знаменатель – подрост)

Участок	ПП по вариантам, древесная порода	Встречаемость, %	Размещение растений
Андреевская поляна	очаг	сосна	94 / 63
		береза	38 / 13
	контроль	сосна	100 / 75
		береза	6 / 0
Шаньгина пашня	очаг	сосна	100 / 44
		береза	50 / 38
		осина	19 / 6
	контроль	сосна	100 / 69
		береза	25 / 13
		осина	6 / 0
Средний бор	очаг	сосна	63 / 50
		береза	56 / 44
		осина	13 / 0
	очаг	сосна	81 / 38
		береза	75 / 50
		осина	6 / 0
	контроль	сосна	94 / 94
		береза	19 / 13
		осина	6 / 0

(усохшего) соснового подроста является следствием воздействия различных абиотических и биотических факторов. В ненарушенных корневой губкой сосняках – это сопряженное действие негативных фитогенных факторов (неравная конкуренция с деревьями основного полога за световой поток и эдафические ресурсы; связанная с затенением повышенная влажность, особенно в микропонижениях) и фитопатогенных микроорганизмов, инициирующих некротико-раковые болезни и поражение хвои у угнетенного, ослабленного подростка. В очагах распада древостоев усыхание подростка при попадании корней в слой ризосферы пораженных деревьев – в первую очередь следствие воздействия корневой губки (рис. 3); часть растений может погибать в результате критического поражения хвои микромицетом *Gremmenia infestans* (P. Karst.) Crous, для которого в прогалинах создаются оптимальные условия развития на хвое в толще снега [23].

Соотношение абсолютных численностей жизнеспособного подростка в очагах корневой губки и контрольных насаждениях (табл. 4) соответствует выше обсуждаемой тенденции: уменьшение численности самосева и подростка сосны в окнах распада древостоев и появление молодого поколения лиственных пород. Распределение жизнеспособного подростка по категориям крупности на разных участках неоднозначно (рис. 4, табл. 5). На третьем ключевом участке отмечается схожесть представлений соснового подростка всех категорий крупности в многолетних очагах и контрольном насаждении, при этом преобладает (более 50%) крупный подрост (рис. 4). На участке в районе Шаньгиной пашни преобладает мелкий под-

рост как в очаге, так и в контроле (73% и 70% соответственно), что может свидетельствовать о начальной стадии сукцессии (в очаге) или о неблагоприятных условиях для роста подростка [34]. В очаге крупный подрост здесь отсутствует, в контроле он составляет 11%. На первом ключевом участке (Андреевская поляна) в очаге доминирует крупный подрост (79%) при полном отсутствии мелкого подростка и небольшой доле среднего (21%); в контроле выявлена относительно одинаковая представленность подростка сосны всех категорий крупности. Выявленные различия в распределении подростка по грациям крупности на обследованных участках могут быть связаны с локальными особенностями микроклимата, почвенных условий и конкуренцией между растениями нижнего яруса [37, 40], а также патогенным воздействием корневой губки.

Совокупная численность крупного жизнеспособного подростка (с учетом перевода мелкого и среднего подростка в категорию крупного) отражает общую динамику лесовозобновления в нарушенных корневой губкой сосняках в сравнении с окружающими непопораженными насаждениями (табл. 5). При уменьшении численности крупного подростка сосны в очагах поражения, особенно выраженном на втором и третьем участках, представленность крупного подростка березы, иногда в сочетании с осинной, в составе достигает 30%–40%, в то время как в контрольных насаждениях он отсутствует или составляет менее 5%.

В соответствии с нормативами по лесовосстановлению для сосняков Минусинской котловины (Алтае-Саянский горно-лесостепной район) лесовозобнови-

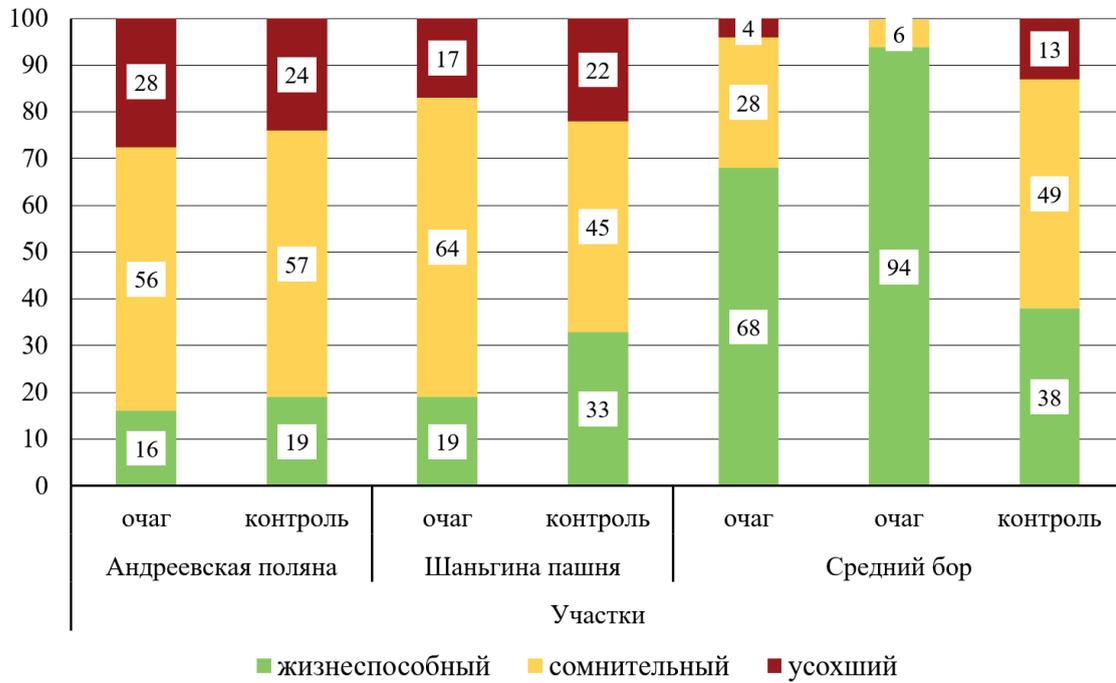


Рис. 2. Распределение подраста сосны по категориям состояния, %

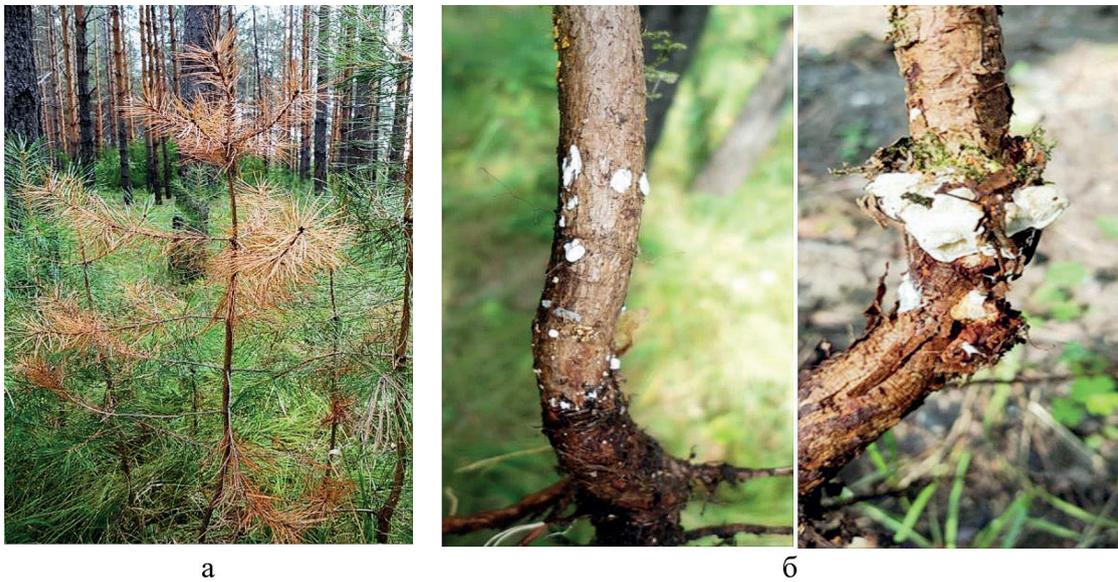


Рис. 3. Поражение подраста корневой губкой: а – пораженный подрост; б – плодовые тела *H. apposum* у корневой шейки

Численность жизнеспособного подраста лесообразующих видов на участках, шт./га

Табл. 4

Порода	Андреевская поляна		Шаньгина пашня		Средний бор		
	очаг	контроль	очаг	контроль	очаг	очаг	контроль
Сосна	2188	2969	1719	15625	2656	2344	9063
Берёза	156	0	313	0	1406	1406	313
Осина	0	0	156	0	0	0	0

Табл. 5

**Распределение жизнеспособного подроста по категориям крупности (шт./га)
с определением формулы состава**

Порода	Категории крупности	Андреевская поляна		Шаньгина пашня		Средний бор		
		очаг	контроль	очаг	контроль	очаг	очаг	контроль
Сосна	мелкий	0	938	1250	10938	469	781	1563
	средний	469	1093	469	2969	625	313	2656
	крупный	1719	938	0	1719	1562	1250	4844
	всего в переводе на крупный	2094	2281	1000	9563	2297	1891	7750
Береза	мелкий	0	0	0	0	0	0	0
	средний	0	0	0	0	0	0	0
	крупный	156	0	313	0	1406	1406	313
	всего в переводе на крупный	156	0	313	0	1406	1406	313
Осина	мелкий	0	0	0	0	0	0	0
	средний	0	0	0	0	0	0	0
	крупный	0	0	156	0	0	0	0
	всего в переводе на крупный	0	0	156	0	0	0	0
Формула состава*		9С1Б	10С	7С2Б1Ос	10С	6С4Б	6С4Б	10С+Б

* В составе подроста: буквами обозначены лесобразующие древесные виды, в том числе: С – сосна, Б – береза, Ос – осина; цифрами – доля участия древесной породы в суммарном количестве (1 соответствует 10%).

Табл. 6

Лесоводственная оценка успешности естественного лесовозобновления сосны

Участок	Вариант	Численность подроста, тыс. шт./га			Способы лесовосстановления (основание по количеству жизнеспособного подроста, тыс. шт./га)**
		жизнеспособный	сомнительный	успешный*	
Андреевская поляна	очаг	2,1	3,6	3,9	Естественное; мероприятия по сохранению подроста (более 3)
	контроль	2,3	5,8	5,2	
Шаньгина пашня	очаг	1,0	2,4	2,2	Естественное и комбинированное; минерализация почвы, частичные лесные культуры (1-3)
	контроль	9,6	6,6	12,9	Естественное; мероприятия по сохранению подроста (более 3)
Средний бор	очаг	2,3	0,8	2,7	Естественное и комбинированное; минерализация почвы, частичные лесные культуры (1-3)
	очаг	1,9	0,2	2,0	
	контроль	7,8	8,0	11,8	Естественное; мероприятия по сохранению подроста (более 3)

* в сумме жизнеспособный и 50% сомнительного подроста;

** согласно Приложения 30 «Требования (критерии) к лесовосстановлению в Алтае-Саянском горно-лесостепном районе» к Правилам лесовосстановления, принятым Приказом Минприроды России от 29.12.2021 № 1024 «Об утверждении Правил лесовосстановления, формы, состава, порядка согласования проекта лесовосстановления, оснований для отказа в его согласовании, а также требований к формату в электронной форме проекта лесовосстановления»

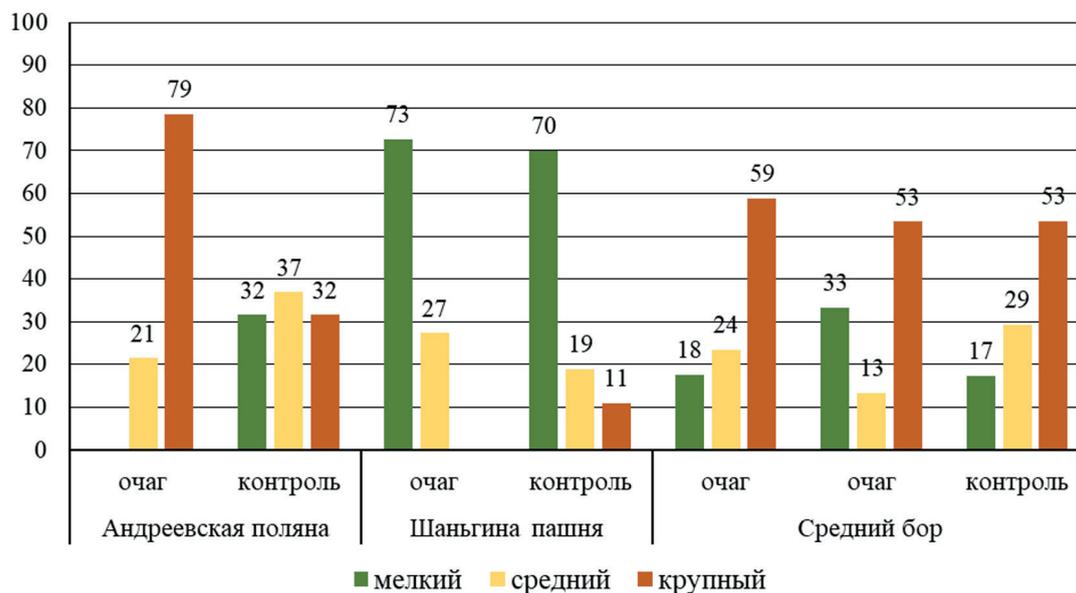


Рис. 4. Относительное распределение жизнеспособного подроста сосны по категориям крупности, %

тельный процесс на ненарушенных корневой губкой участках Шушенского бора с учетом количества жизнеспособного подроста сосны, тем более с поправкой на долю подроста сомнительного состояния, следует признать успешным (табл. 6). В таких насаждениях рекомендовано сохранение имеющегося подроста при проведении хозяйственных мероприятий. Успешный лесовозобновительный (лесовосстановительный) процесс коренной породой в очагах корневой гнили не в полной мере обеспечен достаточным количеством жизнеспособного подроста сосны. При этом следует учитывать возможность дальнейшей гибели соснового подроста от инокулюма корневой губки, накопившегося в очагах поражения в почве и древесных остатках. Учитывая полученные данные по динамике видового состава подроста в окнах распада древостоев, следует ожидать их восстановление с преобладающим участием устойчивых к воздействию патогена лиственных видов (березы, осины). Такая структурная перестройка монодоминантных сосняков в направлении мозаики смешанных древостоев повышает устойчивость лесных биогеоценозов и является экологически целесообразной [21].

Отмеченное выше присутствие отдельных живых взрослых деревьев, а также определенного количества крупного жизнеспособного соснового подроста в очагах поражения указывает на вероятное проявление их устойчивости к патогенному воздействию корневой губки. Устойчивость сосны к корневой губке связывают со смолопродуктивностью, которая закономерно повышается у всех деревьев при контакте с патогеном; при этом у устойчивых более смолопро-

дуктивных деревьев в лубе ствола интенсивнее возрастает содержание токсичного для патогена фенола [4, 6]. Выяснение этого аспекта в сосняках Минусинской котловины требует проведения дополнительных исследований.

Заключение

Лесовозобновление в очагах корневой губки представлено предварительным подростом, возникшим под пологом древостоя, большей частью – молодыми древесными растениями, появившимися в окнах его распада. До 85% от общей численности молодого поколения сосны приходится на всходы и самосев (растения до пяти лет). В относительно молодых очагах доля всходов составляет более 50%. В многолетних крупных по площади очагах распада древостоев, характеризующихся задернением почвы и недостатком источников обсеменения, представленность всходов сосны ниже.

Количество живого, в том числе жизнеспособного, подроста сосны (растения старше пяти лет) в очагах корневой губки значительно меньше в сравнении с непораженными сосняками. Ниже и встречаемость, что указывает на более фрагментарное размещение соснового подроста в очагах поражения. Основные факторы ослабления и усыхания подроста сосны: в очагах распада – патогенное воздействие корневой губки, дополнительно – поражение хвои микромицетом *G. infestans* и фитогенная конкуренция; в непораженных древостоях – угнетение со стороны древостоя с сопряженным воздействием полупаразитных микромицетов.

Размерная и возрастная дифференциация жизнеспособного соснового подроста наиболее выражена в нетронутых поражением сосняках. Фактическое соотношение подроста разной крупности как в очагах, так и в непораженных древостоях определяется локальными особенностями микроклимата, почвенных условий и конкуренцией между растениями нижнего яруса, в очагах – патогенным воздействием корневой губки.

По обеспеченности крупным жизнеспособным подростом естественное возобновление сосны в ненарушенных насаждениях протекает успешно. Количество такого подроста в очагах патологического распада древостоев, тем более с учетом вероятной гибели его части от корневого патогена, не гарантирует восстановления древостоя главной породы. Во всех очагах в составе подроста присутствует жизнеспособ-

ный крупный подрост березы (до 40%), на отдельных участках – подрост осины (до 10%). В перспективе в окнах распада можно ожидать формирования смешанных сосново-березовых, березово-осиновых насаждений, устойчивых к корневой губке.

Имеющиеся в очагах поражения устойчивые к корневой губке генеративные деревья и подрост сосны являются ценным генофондом и материалом селекционной работы для восстановления лесопокрываемых площадей древостоями с преобладанием главной породы.

Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования РФ на выполнение коллективом научной лаборатории «Защита леса» проекта «Методологические основы оценки лесопатологических рисков в насаждениях юга Средней Сибири» (№ FEFE-2024-0016)

Литература

1. Ачиколова ЮС, Сидоренков ВМ. Анализ причин деградации темнохвойных лесов таежной зоны европейской России. В кн: Актуальные вопросы таежного и притундрового лесоводства на Европейском Севере России. Материалы научно-практической конференции. Москва; 2023. С. 80-5. URL: <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=59994990&pff=1>
2. Бажина ЕВ. О факторах усыхания пихтовых лесов в горах Южной Сибири. Изв Иркут гос ун-та. 2010;3(3):20-5. URL: <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=15541927>
3. Битяев СГ, Чураков БП. Санитарное состояние древостоев и естественное лесовозобновление как факторы сохранения лесного биоценоза в очагах корневой губки. В кн: Актуальные направления фундаментальных и прикладных исследований. Материалы XXII международной научно-практической конференции. 2020. с. 71-7. URL: <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=42555937>
4. Высоцкий АА, Евлаков ПМ. Устойчивость сосны обыкновенной к корневой губке в связи со смолопродуктивностью деревьев и содержанием основных монотерпенов в живице. Тр СПб НИИ лесного хоз-ва. 2014;(4):5-21. URL: <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=22603988>
5. Высоцкий АА, Корчагин ОМ. Корневая губка в насаждениях сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.). Проблемы и пути решения. Изв СПбг лесотехн акад. 2018;(224):176-92. DOI: 10.21266/2079-4304.2018.224.176-192
6. Гаврилик ОН, Ребко СВ. Состав фенольных соединений у деревьев сосны различной устойчивости к корневой губке. В кн: Состояние лесов и актуальные проблемы лесопользования. Материалы Всероссийской конференции с международным участием. Хабаровск; 2013. С. 296-300. URL: <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=53866310&pff=1>
7. Звягинцев ВБ, Волченкова ГА. Трансформация патогенеза корневой губки при интенсификации лесного хозяйства. В кн: Стороженко ВГ, Руоколайнен АВ, ред. Грибные сообщества лесных экосистем. Москва-Петрозаводск; 2014. С. 15-25. URL: <https://elib.belstu.by/handle/123456789/23993>
8. Кабанов СВ, Раздивилов ИА. Состояние сосняков Базарно-Карабулакского лесхоза, подвергшихся воздействию корневой губки. Бюлл бот сада Саратов гос ун-та. 2003;(2):54-9. URL: <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=24333642>
9. Кабанов СВ, Козлецов ВВ. Некоторые особенности окон возобновления в сосняках, поврежденных корневой губкой. Бюлл бот сада Саратов гос ун-та. 2007;(6):37-41. URL: <https://bbs.sgu.ru/ru/articles/nekotorye-osobennosti-okon-vozobnovleniya-v-sosnyakah-povrezhdennyh-kornevoy-gubkoy>
10. Кистерный ГА. Состояние женской генеративной сферы сосны обыкновенной в действующем очаге корневой губки (*Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref.). Лесотехн журн. 2022;12(4):31-46. DOI: 10.34220/issn.2222-7962/2022.4/3.

11. Мешкова ВЛ. Усыхание сосновых лесов Украины с участием короедов: причины и тенденции. Изв СПб лесотехн акад. 2019;(228):312-35. DOI: 10.21266/2079-4304.2019.228.312-335
12. Павлов ИН. Куртинное усыхание в монокультурах основных лесобразующих пород – априори низкая устойчивость или ошибки в технологии создания? В кн: Плодоводство, семеноводство, интродукция древесных растений: материалы IX Междунар науч конф. Красноярск: СибГТУ; 2006. С. 3–21.
13. Павлов ИН, Корхонен К, Губарев ПВ, Черепнин ВЛ, Барабанова ОА, Миронов АГ и соавт. Закономерности образования очагов *Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref. s. str. в географических культурах сосны обыкновенной (Минусинская котловина). Хвойные бореальной зоны. 2008;25(1-2):28-37. URL: <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=11806174>
14. Павлов ИН, Губарев ПВ, Барабанова ОА, Агеев АА, Орлов ЮА, Лобанов АИ. Влияние лесорастительных условий на устойчивость сосняков Минусинской впадины к корневым патогенам. Хвойные бореальной зоны. 2009;26(1):48-57. URL: <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=12330612>
15. Павлов ИН. Макромицеты бореальной зоны. Хвойные бореальной зоны. 2009;26(1):7-8. URL: <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=12330605>
16. Павлов ИН, Барабанова ОА, Кулаков СС, Юшкова ТЮ, Агеев АА, Пашенова НВ, и др. К вопросу образования очагов куртинного усыхания сосны обыкновенной на старопашотных землях (роль корневой губки, эдафических факторов и изменения климата). Хвойные бореальной зоны. 2010;27(3-4):263-72. URL: https://forest-culture.narod.ru/HBZ/Stat_10_3-4/pavlov7.pdf
17. Павлов ИН. Биотические и абиотические факторы усыхания хвойных лесов Сибири и Дальнего Востока. Сиб экол журн. 2015;22(4):537-54. DOI: 10.15372/SEJ20150405
18. Побединский АВ. Изучение лесовосстановительных процессов. Москва: Наука; 1966.
19. Попова НН, Курненкова ИП, Гаврицкова НН. Очаги распространения корневой губки в сосновых насаждениях Краснобаковского лесничества Нижегородской области. Вестн Нижегород гос с-х акад. 2014;4:257-61. URL: <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=22648902>
20. Пугачевский АВ, Игнатъев ЯК, Тимашкова АВ, Жданович СА, Глушакова МН. Усыхание хвойных лесов Беларуси в контексте изменения погодно-климатической ситуации в 1990-2024 гг. В кн: Лесное хозяйство. Материалы 89-й научно-технической конференции профессорско-преподавательского состава, научных сотрудников и аспирантов (с международным участием). Минск; 2025. С. 12-6. URL: <https://elib.belstu.by/handle/123456789/70404>
21. Стороженко ВГ. Микоценоз и микоценология. Теория и эксперимент. Тула: Гриф и К; 2012. EDN REGVRJ
22. Татаринцев АИ. К проблеме усыхания темнохвойных насаждений в южной части Средней Сибири. В кн: Защита лесов от вредителей и болезней: научные основы, методы и технологии: Материалы Всерос конф с междунар участием. Иркутск: Изд-во института географии им. В.Б. Сочавы СО РАН; 2015. С. 73-8.
23. Татаринцев АИ, Каленская ОП, Бубликов АГ. К вопросу пораженности корневой гнилью сосняков минусинской котловины. Хвойные бореальной зоны. 2015;33(5-6):240-7. URL: <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=25676555>
24. Трофимов ВН, Трофимова ОВ. Поражение корневой губкой (*Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref.) подроста ели в затухших очагах короеда-типографа в Московской области. В кн: Актуальные проблемы биологической и химической экологии. Сборник материалов VI Международной научно-практической конференции. 2019. С. 187-91. URL: <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=37276188>
25. Федоров НИ. Корневые гнили хвойных пород. М.: Лесная промышленность; 1984.
26. Харук ВИ, Шушпанов АС, Петров ИА, Демидко ДА, Им СТ, Кнорре АА. Усыхание *Abies sibirica* Ledeb. в горных лесах Восточного Саяна. Сиб экол журн. 2019;26(4):369-82. DOI 10.15372/SEJ20190401
27. Чебакова НМ, Бажина ЕВ, Парфенова ЕИ, Сенашова ВА. В поисках фактора “икс”: обзор публикаций по проблеме усыхания темнохвойных лесов Северной Евразии. Метеорол гидрол. 2022;(5):123-40. URL: <https://mig-journal.ru/archive?id=5709>
28. Чураков БП, Битяев СГ, Чураков РА. К вопросу об естественном возобновлении леса в очагах корневой губки. Изв высш учебн заведений. Лесн журн. 2017;(4):45-56. DOI: 10.17238/issn0536-1036.2017.4.45
29. Чураков БП, Битяев СГ, Чураков РА. Естественное лесовозобновление в очагах корневой губки. Лесоведение. 2020;(5):474-80. DOI 10.23648/UMBJ.2017.25.5257
30. Шеллер МА, Татаринцев АИ, Сухих ТВ, Ибе АА, Михайлов ПВ. Видовая идентификация *Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref. В очагах усыхания сосны обыкновенной на территории национального парка «Шушенский бор». Би-

- осфера. 2023;15(2):107-10. DOI: 10.24855/biosfera.v15i2.805
31. Шишкина АА, Карпун НН. Влияние таксационных характеристик сосновых древостоев на развитие очагов корневой губки в условиях Московской области. В кн.: Сохранение биоразнообразия и рациональное ведение лесного хозяйства: опыт, проблемы, перспективы (Антоновские чтения). Сборник статей Всероссийской научно-практической конференции, посвященной 100-летию со дня рождения И.С. Антонова. Пенза; 2023. С. 148-52.
 32. Эколого-экономическое обоснование организации охранной зоны национального парка «Шушенский бор»: общая пояснительная записка. Шушенское; 2002.
 33. Hejtmánek J, Stejskal J, Provazník D, Čepl J. Understanding the role of ecotypic factors in the early growth of *Pinus sylvestris* L. *J For Sci*. 2023;69:539-49. DOI:10.17221/102/2023-JFS
 34. Heydeck P. Bedeutung des Wurzelschwammes im nordostdeutschen Tiefland. *AFZ/Wald*. 2000;55(14):742-4.
 35. Korhonen K. Fungi belonging to the genera *Heterobasidion* and *Armillaria* in Eurasia. В кн: Стороженко ВГ, Крутов ВИ, ред.. Грибные сообщества лесных экосистем. Москва-Петрозаводск; 2004. Том 2. С. 89-113.
 36. Lakomy P, Broda Z, Werner A. Genetic diversity of *Heterobasidion* spp. in Scots pine, Norway spruce and European silver fir stands. *Acta Mycol*. 2013;42(2):203-10. DOI:10.5586/am.2007.023
 37. Moravec J. Succession of plant communities and soil development. *Folia Geobot Phytotax*. 1969;4:133-64. DOI:https://doi.org/10.1007/BF02854599
 38. Stenlid J, Oliva J, Boberg J, et al. Emerging diseases in European forest ecosystems and responses in society. *Forests*. 2011;2(2):486-504. DOI:10.3390/f2020486
 39. Woodward S, Stenlid J, Karjalainen RO, Hüttermann A. *Heterobasidion annosum*: biology, ecology, impact and control. Cambridge: University Press; 1998.
 40. Zhou Y, Lei Z, Zhou F, Han Y, Yu D, Zhang Y. Impact of climate factors on height growth of *Pinus sylvestris* var. *mongolica*. *PLoS One*. 2019;14(3):e0213509. DOI:10.1371/journal.pone.0213509





Подписано в печать 27.02.2026.

Дата выхода в свет 18.03.2026.

Отпечатано в **ООО «Типография Лесник»**

197183, г. Санкт-Петербург, ул. Сабировская, 37, Лит. Д, комната 206

Тел.: +7 (812) 649-73-14.

Тираж 30 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**