

2024

T. 16, № 2

МЕЖДИСЦИПЛИНАРНЫЙ НАУЧНЫЙ
И ПРИКЛАДНОЙ ЖУРНАЛ



БИОСФЕРА

ISSN 2077-1371 / www.21bs.ru



**«БИОСФЕРА – ГИДРОСФЕРА –
НООСФЕРА» КАК ЕДИНАЯ
ГИПЕРСЛОЖНАЯ СИСТЕМА**

А.Н. Камнев

«BIOSPHERE – HYDROSPHERE –
NOOSPHERE» AS A SINGLE
HYPERCOMPLEX SYSTEM

A.N. Kamnev

**ОЦЕНКА РИСКА БИОАККУМУЛЯЦИИ
МИКРОПЛАСТИКА И НАНОЧАСТИЦ
ТЯЖЕЛЫХ МЕТАЛЛОВ
ДЛЯ ПРЭСНОВОДНЫХ
ОДНОКЛЕТОЧНЫХ
PARAMECIUM CAUDATUM**

И TETRAHYMENA THERMOPHILA

**О.В. Карпукхина, А.А. Снег,
И.Г. Калинина**

ASSESSING THE RISK
OF BIOACCUMULATION OF MICRO-
PLASTICS AND HEAVY METAL
NANOPARTICLES FOR FRESH-
WATER UNICELLULAR ORGANISMS
PARAMECIUM CAUDATUM AND
TETRAHYMENA THERMOPHILA

O.V. Karpukhina, A.A. Sneg, I.G. Kalinina

**КОНЦЕПЦИЯ ФИЗИОЛОГО-
БИОХИМИЧЕСКОЙ АДАПТАЦИИ
ГАЛОФИТОВ К ЗАСОЛЕННОЙ
ПОЧВЕ НА ПРИМЕРЕ
РАСТЕНИЙ ПРИЭЛЬТОНЬЯ**

В.Н. Нестеров

A CONCEPT OF PHYSIOLOGICAL
AND BIOCHEMICAL ADAPTATION
OF HALOPHYTES TO SALINE SOILS
EXEMPLIFIED WITH THE LAKE
ELTON VICINITY

V.N. Nesterov



ФОТО: MIQUEL, FLICKR.COM



© ФОНД НАУЧНЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ «XXI ВЕК»
РОССИЙСКАЯ ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ АКАДЕМИЯ

БИОСФЕРА

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

Том 16, № 2

Санкт-Петербург

2024



BIOSPHERE

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

Vol. 16, No. 2

Saint Petersburg

2024

© «XXI CENTURY» RESEARCH FOUNDATION
RUSSIAN ECOLOGICAL ACADEMY

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ**EDITORIAL BOARD****ГЛАВНЫЙ РЕДАКТОР EDITOR-IN-CHIEF****Г.С. РОЗЕНБЕРГ (ТОЛЬЯТТИ) G.S. ROZENBERG (TOGLIATTI)****ЗАМЕСТИТЕЛЬ ГЛАВНОГО РЕДАКТОРА DEPUTY EDITOR-IN-CHIEF****А.Г. ГОЛУБЕВ (С.-ПЕТЕРБУРГ) A.G. GOLUBEV (SAINT PETERSBURG)****СЕКРЕТАРЬ РЕДАКЦИИ:****И.М. ТАТАРНИКОВА**

EDITORIAL SECRETARY:

I.M. TATARNIKOVA

ДИЗАЙН: Е.А. КОРЧАГИНА

DESIGN: YE.A. KORCHAGINA

ВЕРСТКА: Т.А. СЛАЩЕВА

LAYOUT: T.A. SLASCHEVA

КОРРЕКТОР: Н.А. НАТАРОВА

PROOFREADING: N.A. NATAROVA

АДМИН САЙТА:**И.В. ПЕРЕСКОКОВ**

SITE ADMIN:

I.V. PERESKOKOV

Е.В. Абакумов (С.-Петербург) E.V. Abakumov (Saint Petersburg)**Э.В. Баркова (Москва) E.V. Barkova (Moscow)****В.Н. Большаков (Екатеринбург) V.N. Bolshakov (Ekaterinburg)****Л.Я. Боркин (С.-Петербург) L.Ja. Borkin (Saint Petersburg)****А.К. Бродский (С.-Петербург) A.K. Brodsky (Saint Petersburg)****Р.М. Вильфанд (Москва) R.M. Vilfand (Moscow)****В.В. Глупов (Новосибирск) V.V. Glupov (Novosibirsk)****М.Д. Голубовский (Окленд, США) M.D. Golubovskiy (Oakland, CA, USA)****В.А. Драгавцев (С.-Петербург) V.A. Dragavtsev (Saint Petersburg)****Г.В. Жижин (С.-Петербург) G.V. Zhizhin (Saint Petersburg)****Т.Д. Зинченко (Тольятти) T.D. Zinchenko (Togliatti)****Г.А. Ивахненко (С.-Петербург) G.A. Ivakhnenko (Saint Petersburg)****Г.А. Исаченко (С.-Петербург) G.A. Isachenko (Saint Petersburg)****Л.М. Кавеленова (Самара) L.M. Kavelenova (Samara)****Н.А. Кашулин (Апатиты) N.A. Kashulin (Apatity)****М. Клявинш (Рига, Латвия) M. Klavins (Riga, Latvia)****С.В. Кривовичев (С.-Петербург) S.V. Krivovichev (Saint Petersburg)****Г.Р. Кудоярова (Уфа) G.R. Kudoyarova (Ufa)****А.Ю. Кулагин (Уфа) A.Yu. Kulagin (Ufa)****М.Д. Магомедов (Махачкала) M.D. Magomedov (Makhachkala)****Н.Н. Марфенин (Москва) N.N. Marfenin (Moscow)****М.А. Надпорожская (С.-Петербург) M.A. Nadporozhskaya (Saint Petersburg)****Ю.К. Новожилов (С.-Петербург) Yu.K. Novozhilov (Saint Petersburg)****Г.В. Осипов (Москва) G.V. Osipov (Moscow)****В.А. Павлюшин (С.-Петербург) V.A. Pavliushin (Saint Petersburg)****К.М. Петров (С.-Петербург) K.M. Petrov (Saint Petersburg)****О.Н. Пугачев (С.-Петербург) O.N. Pugachev (Saint Petersburg)****Ю.А. Рахманин (Москва) Yu.A. Rakhmanin (Moscow)****В. Реген (Берлин, Германия) W. Regen (Berlin, Germany)****А.А. Редько (С.-Петербург) A.A. Redko (Saint Petersburg)****А.Л. Рижинашвили (С.-Петербург) A.L. Rizhinashvili****Г.А. Софронов (С.-Петербург) G.A. Sofronov (Saint Petersburg)****В.М. Тарбаева (С.-Петербург) V.M. Tarbayeva (Saint Petersburg)****Ф.А. Темботова (Нальчик) F.A. Tembotova (Nalchik)****И.А. Тихонович (С.-Петербург) I.A. Tikhonovich (Saint Petersburg)****М.Д. Уфимцева (С.-Петербург) M.D. Ufimtseva (Saint Petersburg)****М.А. Филатов (Сургут) M.A. Filatov (Surgut)****Е.Я. Фрисман (Биробиджан) Ye.Ya. Frisman (Birobijan)****О. Чертов (Бинген-на-Рейне, Германия) O. Chertov (Bingen am Rhein, Germany)****Л.П. Чурилов (С.-Петербург) L.P. Churilov (Saint Petersburg)****АДРЕС РЕДАКЦИИ:****197110, Санкт-Петербург,****Большая Разночинная ул., д. 28;****Тел./факс: (812) 415-41-61****Эл. почта: biosphaera@21mm.ru****Электронная версия:****http://21bs.ru (ISSN 2077-1460)****POSTAL ADDRESS:**

28 Bolshaya Raznochinnaya,

197110,

Saint Petersburg, Russia;

Phone/fax: +7 (812) 415-41-61;

E-mail: biosphaera@21mm.ru

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

СОДЕРЖАНИЕ

А3

СОДЕРЖАНИЕ
CONTENTS

ТЕОРИЯ / THEORY

144

**«ГИДРОСФЕРА – БИОСФЕРА – НООСФЕРА» КАК
ЕДИНАЯ ГИПЕРСЛОЖНАЯ СИСТЕМА**

А.Н. Камнев

«BIOSPHERE – HYDROSPHERE – NOOSPHERE» AS A
SINGLE HYPERCOMPLEX SYSTEM
A.N. Kamnev

198

SHORT-TERM RESTORATIVE SUCCESSIONS IN
SPRUCE FORESTS OF SOUTH URALS
G.V. Andreyev, N.S. Ivanova

**ВЛИЯНИЕ СУЛЬФАТОВ В ПРОЯВЛЕНИИ
ТОКСИЧНЫХ СВОЙСТВ ДВУХВАЛЕНТНЫХ
ТЯЖЕЛЫХ МЕТАЛЛОВ И ШЕСТИВАЛЕНТНОГО
ХРОМА В КУЛЬТУРЕ МОРСКОЙ ВОДОРОСЛИ
DUNALIELLA TERTIOLECTA**

**Ю.С. Григорьев, Е.С. Стравинскене,
Н.К. Артына**

THE INFLUENCE OF SULFATES ON THE TOXIC EFFECTS
OF BIVALENT HEAVY METALS AND CHROMIUM(VI) ON
CULTURED MARINE ALGA DUNALIELLA TERTIOLECTA
Yu.S. Grigoriev, Ye.S. Stravinskene, N.K. Artyna

ПРАКТИКА / PRACTICE

158

**ОЦЕНКА РИСКА БИОАККУМУЛЯЦИИ
МИКРОПЛАСТИКА И НАНОЧАСТИЦ
ТЯЖЕЛЫХ МЕТАЛЛОВ ДЛЯ ПРЕСНОВОДНЫХ
ОДНОКЛЕТОЧНЫХ PARAMECIUM CAUDATUM
И TETRAHYMENA THERMOPHILA**

О.В. Карпухина, А.А. Снег, И.Г. Калинина

ASSESSING THE RISK OF BIOACCUMULATION OF
MICRO-PLASTICS AND HEAVY METAL NANOPARTICLES
FOR FRESH-WATER UNICELLULAR ORGANISMS
PARAMECIUM CAUDATUM AND TETRAHYMENA
THERMOPHILA

O.V. Karpukhina, A.A. Sneg, I.G. Kalinina

206

**ЛАНДШАФТНО-БИОНОМИЧЕСКОЕ
РАЙОНИРОВАНИЕ И ПРОСТРАНСТВЕННО-
ВРЕМЕННАЯ МНОГОЛЕТНЯЯ ДИНАМИКА
КОНЦЕНТРАЦИИ ХЛОРОФИЛЛА-А
ФИТОПЛАНКТОНА В БЕРЕГОВОЙ ЗОНЕ
СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ ЯПОНСКОГО МОРЯ**

Т.Д. Ракитин

LANDSCAPE-BIONOMIC ZONING AND SPATIAL-
TEMPORAL MULTIYEAR DYNAMICS OF
PHYTOPLANKTON CHLOROPHYLL-A CONCENTRATION
IN THE COASTAL ZONE OF THE NORTHWESTERN PART
OF THE SEA OF JAPAN

T.D. Rakitin

166

**БИОТЕСТИРОВАНИЕ ВОДЫ ИЗ ОЗЕРА ИМАНДРА
(МУРМАНСКАЯ ОБЛАСТЬ) С ПОМОЩЬЮ МУШКИ
ДРОЗОФИЛЫ ЧЕРНОБРУХОЙ (DROSOPHILA
MELANOGASTER)**

М.В. Смирнова, Д.Б. Денисов

BIOLOGICAL TESTING OF WATER FROM THE LAKE
IMANDRA (MURMANSK REGION) USING THE FRUIT FLY
DROSOPHILA MELANOGASTER

M.V. Smirnova, D.B. Denisov

223

**ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ИЗМЕНЕНИЙ
ФАУНЫ МНОГОКЛЕТОЧНЫХ ПАЗАЗИТОВ
ОКУНЯ (PERCA FLUVIATILIS LINNAEUS,
1758) В ПРИТОКЕ КУЙБЫШЕВСКОГО
ВОДОХРАНИЛИЩА**

М.В. Рубанова, О.В. Мухортова

Ecological aspects of changes in the fauna of
multicellular parasites of river bass (Perca
fluviatilis Linnaeus 1758) in a tributary of the
Kuibyshev reservoir

M.V. Rubanova, O.V. Mukhortova

ПРИРОДА / NATURE

173

**КОНЦЕПЦИЯ ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКОЙ
АДАПТАЦИИ ГАЛОФИТОВ К ЗАСОЛЕННОЙ
ПОЧВЕ НА ПРИМЕРЕ РАСТЕНИЙ ПРИЭЛЬТОНЬЯ**

В.Н. Нестеров

A CONCEPT OF PHYSIOLOGICAL AND BIOCHEMICAL
ADAPTATION OF HALOPHYTES TO SALINE SOILS
EXEMPLIFIED WITH THE LAKE ELTON VICINITY
V.N. Nesterov

235

**СОСТОЯНИЕ ДВУХ ГЕМАТОЛОГИЧЕСКИХ
ПАРАМЕТРОВ У МАССОВЫХ ВИДОВ РЫБ В
ЭКОЛОГИЧЕСКИХ УСЛОВИЯХ САРАТОВСКОГО
ВОДОХРАНИЛИЩА**

А.К. Минеев

The conditions of two hematological parameters in
mass species of fish of Saratov reservoir
Mineyev A.K.

183

**КОРОТКО-ВОССТАНОВИТЕЛЬНЫЕ СУКЦЕССИИ В
ЕЛОВЫХ ЛЕСАХ ЮЖНОГО УРАЛА**

Г.В. Андреев, Н.С. Иванова

ЗДРАВООХРАНЕНИЕ / PUBLIC HEALTH

249

**ЗДОРОВЬЕ НАСЕЛЕНИЯ КАК ОСНОВА
ОБЕСПЕЧЕНИЯ УСТОЙЧИВОГО РАЗВИТИЯ
РЕГИОНА**
Р.С. Кузнецова
*PUBLIC HEALTH AS A BASIS FOR THE SUSTAINABLE
DEVELOPMENT OF AN ADMINISTRATIVE REGION
R.S. Kuznetsova*

**РЕЦЕНЗИИ И ДИСКУССИИ /
VIEWS AND REVIEWS**

261

А.Г. Розенберг, Г.Э. Кудинова, Г.С. Розенберг
Рецензия на книгу:
**ВРЕМЕНА КРИЗИСА, ВРЕМЕНА ПЕРЕМЕН:
НАУКА ДЛЯ УСКОРЕНИЯ ПРЕОБРАЗОВАНИЙ В
ЦЕЛЯХ УСТОЙЧИВОГО РАЗВИТИЯ**
A.G. Rosenberg, G.E. Kudinova, G.S. Rozenberg
Book review:
*TIMES OF CRISIS, TIMES OF CHANGE: SCIENCE FOR
ACCELERATING TRANSFORMATIONS TO SUSTAINABLE
DEVELOPMENT*



«БИОСФЕРА—ГИДРОСФЕРА—НООСФЕРА» КАК ЕДИНАЯ ГИПЕРСЛОЖНАЯ СИСТЕМА

А.Н. Камнев

Московский государственный психолого-педагогический университет,
Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова
и Институт океанологии имени П.П. Ширшова РАН, Москва, Россия

Эл. почта: dr.kamnev@mail.ru

Статья поступила в редакцию 26.04.2024; принята к печати 12.06.2024

В статье обсуждается необходимость интеграции естественнонаучных и современных гуманитарных знаний при осмыслении биосферы, что становится чрезвычайно актуальным в эпоху цифровизации. Биосфера и ноосфера рассматриваются на фоне развития наук о земной системе, концепций пределов роста, устойчивого развития, управления земной системой. Рассматриваются значение и структура гидросферы, некоторые ее параметры и подсистемы, биосферная роль воды, взаимосвязь и единство гидросферы и биосферы. Уделяется большое внимание проблемам дефиниции биосферы, в частности, у Э. Зюсса, В.И. Вернадского, П. Тейяра, проблемы интерпретации понятия «ноосфера». Анализируется первоисточник В.И. Вернадского «Несколько слов о ноосфере». На основе геохимических критериев ноосферы очерчены реальные подсистемы ноосферы (урбосфера, инфосфера, идеосфера, киберпространство и др.). Показана фактическая ноосферизация современной деятельности человека, включая образование. Наглядно продемонстрировано, что слово «биосфера» применяется в самых разных областях человеческой деятельности, например, в названии экспериментальных комплексов, музеев, системы ООПТ, то есть объектов ноосферы, а это является проблемой репрезентации. Приведены примеры того, что применение системного подхода, парадигмы сложности Э. Морена и теории гиперсложных систем позволяет корректно и эффективно демонстрировать взаимопроникновение гидросферы, биосферы и ноосферы.

Ключевые слова: агрофера, антропосфера, антропоцен, идеосфера, инфосфера, биосфера, В.И. Вернадский, гидросфера, гиперсложная система, живая система, живое вещество, земная система, киберпространство, ноосфера, техносфера, урбосфера.

«BIOSPHERE — HYDROSPHERE — NOOSPHERE» AS A SINGLE HYPERCOMPLEX SYSTEM

A.N. Kamnev

Moscow State University of Psychology and Education, Lomonosov Moscow State University, and P.P. Shirshov
Institute of Oceanology of the Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

E-mail: dr.kamnev@mail.ru

The article discusses the need to integrate natural science and modern humanitarian knowledge for understanding the biosphere. This is becoming extremely relevant in the era of digitalization. The biosphere and noosphere are considered against the background of development of Earth system science and the concepts of growth limits, sustainable development, and Earth system management. Considered are the significance and structure of the hydrosphere, some of its parameters and subsystems, the biospheric role of water, and the relationship and unity of the hydrosphere and biosphere. Much attention is paid to the problems of defining the biosphere, in particular, by E. Suess, V.I. Vernadsky, and P. Teilhard, and to the problems of interpreting the concept of «noosphere». The original views of V.I. Vernadsky formulated in his article «A Few Words about the Noosphere» are analyzed. Based on the geochemical criteria of the noosphere, the subsystems of the noosphere are outlined (the urbosphere, the infosphere, the ideosphere, the cyberspace, etc.). The reality of the noospherization of modern human activities, including education, is shown. It is demonstrated by examples that the word «biosphere» is used in a variety of areas of human activity, such as in naming of experimental complexes, museums, protected natural areas, which are objects of the noosphere, and that this is a representation problem. Examples are given of how the application of the systems approach, the complexity paradigm of E. Morin, and the theory of hypercomplex systems allows to correctly and effectively demonstrate the interpenetration of the hydrosphere, biosphere, and noosphere.

Key words: agrosphere, anthroposphere, anthropocene, ideosphere, infosphere, biosphere, V.I. Vernadsky, hydrosphere, hypercomplex system, living system, living matter, Earth system, cyberspace, noosphere, technosphere, urbosphere.

От эволюции понятий к эволюции возможностей и желаний

Вторую половину XX столетия можно охарактеризовать как период поразительных научных открытий и бурного роста технологий, которые привели, с одной стороны, к прогрессу во всех отраслях человеческой жизни, а с другой – к истощению природных ресурсов, изменению рельефа поверхности Земли, трансформации биогеохимических процессов, а также к загрязнению окружающей среды, сопоставимому с глобальными катастрофами прошлого.

На передний план вышли глобальные проблемы. Это, в свою очередь, заставило человечество задуматься над вопросами о сохранении и возобновлении природных ресурсов. Люди стали всерьез обсуждать даже дефицит запасов чистой пресной воды. Пришлось пересмотреть отношение к жизни на Земле, к потреблению ресурсов, по-новому взглянуть на образование и воспитание, которые должны опираться на принципы природосообразности и знания экологических законов. Перед населением планеты Земля встал целый ряд серьезных задач, решение которых должно способствовать выживанию и дальнейшему разумному существованию человечества в сложившихся условиях. Это были задачи, связанные с экологической обстановкой, задачи социального характера, задачи образования и воспитания, а самое главное, задачи духовно-нравственной и этической сфер взаимоотношения людей.

В связи с этим изменились и исследовательские подходы. С 1960-х годов по мере развития *общей теории систем* (General Systems Theory, GST) Землю стали рассматривать как единую сложную систему, развивая *науку о земной системе* (Earth System Science, ESS). Она была призвана учитывать и достижения экологии, и постоянные изменения представлений о Земле, меняющиеся по мере развития аппаратной базы и вычислительной техники. ESS стала активно использовать данные таких наук, как глобальная экономика, системная геология, климатология, мегаэкология, океанология [24]. В этом научном направлении вошло в употребление понятие «*экосфера*», которое предложил Ламонт Коул [23], объединяющее геосферу (все твердое вещество планеты), атмосферу, гидросферу, магнитосферу и биосферу (под которой подразумевают только совокупность живых организмов Земли). Важное значение для продвижения этого подхода имел организационный фактор: в 1983 году в рамках NASA был сформирован «*Комитет по науке о системе Земли*», регулярно публикующий объемные труды. В 2000 году был основан «*Альянс по образованию в области наук о системе Земли*», который с тех пор подготовил более трех тысяч преподавателей.

В 2007 году на основе ESS Фрэнк Бирманн представил парадигму «*Управления земной системой*» [21], а в 2009 году стартовал «*Проект управления земной системой*» (Earth System Governance Project, ESGP). Его концепция включала в себя пять наборов исследовательских линз и четыре контекстуальных условия: трансформация, неравенство, антропоцен, разнообразие. Опираясь на десятилетние исследования, Бирманн определяет управление земной системой как эмпирическую реальность и политическую необходимость мировой политики в антропоцене [22]. По нашему мнению, традиционный подход ESS и ESGP недооценивает антропогенные (ноосферные) системы, которые оказывают колоссальное влияние на геосферу Земли и биоту, а также недостаточно учитывает достижения биогеохимической школы В.И. Вернадского, основоположника учения о биосфере и ноосфере. Можно предполагать, что стремление управлять земной системой «извне» должно вызывать соответствующий системный ответ, с непредсказуемыми негативными последствиями. Известно, что подобные мегапроекты сперва вызывают энтузиазм, затем осознание негативных последствий, которых едва ли не больше, чем позитивных, затем разочарование и «выход из моды».

В свое время подобный энтузиазм вызвали модели «*Пределы роста*» и «*Устойчивое развитие*». В XX веке осознание экологических проблем породило массовое представление, что на Земле может прожить лишь ограниченное количество людей, и снижение численности – один из путей решения проблем. На научной основе пределы экономического и демографического роста человеческой цивилизации в условиях постепенно истощающихся природных ресурсов были изучены на математических моделях и озвучены в докладе «*Пределы роста*» в 1972 году Римского клуба по проекту «*Проблемы человечества*» [13]. Это исследование выполнила по заказу Римского клуба команда Массачусетского технологического института из 17 человек под руководством профессора Денниса Медоуза. Там моделировались наиболее характерные для мировой системы сценарии в условиях приближения к пределам роста, и наиболее оптимальные, устойчивые сценарии развития человечества. Спустя пятнадцать лет в 1987 году в Ганновере экономист Эдуард Пестель, который в 1972 году критически проанализировал «*Пределы роста*», сделал доклад «*За пределами роста*» [26]. Доклад рассматривал диалектику роста и развития, пытался выявить резонанс «*Пределов роста*» и делал вывод о том, что вопрос заключается не в росте как таковом, а в качестве роста. В 1980 году термин «*sustainable development*» (от лат. *sustinere* – поддерживать, выносить, содержать) был вынесен в заглавие

программы «Всемирная стратегия охраны природы», разработанной МСОП совместно с UNEP, WWF, FAO и UNESCO [31].

В 1987 году на Генеральной Ассамблее ООН Г.Х. Брундтланд озвучила доклад «**Наше общее будущее**» [16], который был составлен «Всемирной комиссией по вопросам окружающей среды и развития» (WCED), учрежденной в 1983 году ООН с целью объединить страны для совместного достижения устойчивого развития. В 1992 году на Конференции ООН «Саммит Земли» в Рио-де-Жанейро представители 179 государств утвердили «Повестку дня на XXI век», включавшую **ориентацию на устойчивое развитие**. На этой конференции работала и российская делегация, которую возглавлял вице-президент. В 1996 г. Указом Президента РФ от 01.04.1996 № 440 была утверждена «Концепция перехода Российской Федерации к устойчивому развитию». В 2015 году Генассамблея ООН приняла Цели устойчивого развития на период до 2030 года.

Концепции «пределов роста» и «устойчивого развития» имели сложную историю и повлияли на политические представления. Однако выяснилось, что реальные тенденции противоречат целям и идеалам «устойчивого развития» – о мирной и стабильной жизни, экономическом и экологическом благополучии. С момента принятия идеи «устойчивого развития» были инспирированы крупные **политические кризисы**, из-за которых пострадало огромное число людей. Так, ликвидация блока СЭВ (январь 1991) и распад СССР (декабрь 1991) вызвали длительный кризис развития в десятках стран и «новых независимых государствах». «Война с терроризмом», объявленная США после событий 11 сентября 2001 года, сопровождалась вторжением в Афганистан, Пакистан, Филиппины, Сомали, Йемен, Судан, Ирак и другие суверенные страны, порождая разрушения и длительную дестабилизацию. Происходила череда «цветных революций», «Арабская весна» (2011), организованные беспорядки в Европе, России и США на рубеже 2020-х, пандемия COVID-19, системный военный конфликт в начале 2020-х. Более того, осуществляется эскалация конфликтов, попытки довести их до глобального, общечеловеческого уровня. Все это негативно отражается на судьбах людей, а также на социальном климате, состоянии окружающей среды – и соответственно вызывает разочарование в идеалах устойчивости и в научно обоснованных моделях.

Сегодня мы наблюдаем аналогичный энтузиазм в отношении генеративных нейросетей, искусственного интеллекта и различных нейронаук. На эту область возлагались и возлагаются большие надежды, за исследования в нейронауках были вручены 28 Нобелевских премий (причем первым в 1904 году ее удостоился И.П. Павлов). Проведя исследование,

мы обнаружили, что в нейронауках развивается великое множество направлений, зачастую не связанных ни между собой, ни с нервной системой живых организмов. **Современные нейронауки** можно сгруппировать по следующим направлениям: 1) биологические (нейрофизиология, когнитивная нейробиология, нейроэтология); 2) генетические (нейрогенетика, генетика поведения); 3) информационные (нейрокибернетика, нейросети, нейрокомпьютерный интерфейс); 4) культурологические (нейрокультура, нейроархитектура, нейродизайн); 5) медицинские (неврология, нейрохирургия, нейроинженерия); 6) образовательные (нейропедагогика, нейрокоучинг); 7) политические (нейрополитика, нейроправо, военная нейронаука); 8) психологические (нейропсихология, нейрокоммуникации); 9) социологические (нейросоциология, нейроантропология); 10) философские (нейроэпистемология, нейроэвристика, нейрофеноменология, нейроэтика, нейротеология); 11) химические (нейрохимия, молекулярная нейронаука, нейропсихофармакология); 12) экономические (нейроэкономика, нейромаркетинг); 13) языковые (нейролингвистика, нейросемантика). Этот обширный список (перечисляющий далеко не все нейронауки) приведен здесь для иллюстрации как бурного развития большой науки, так и восприятия ее результатов в обществе. Казалось бы, прогресс в сфере нейронаук очевиден. Вопрос в том, стало ли у нас спокойнее на душе? В порядке ли наши нервы? Возросла ли разумность общества и рациональность принятия крупных решений?

Развитие проектов большой науки, таких как «Управление планетой Земля», «Геном человека», «Человеческий мозг», позволило получить уникальные данные, и, соответственно, инструменты, необходимые для разумной, здоровой, созидательной и счастливой жизни. У человечества появились знания и технологии, позволяющие заняться исправлением ошибок и решением проблем. Однако у этой медали выявилась обратная сторона: наряду с позитивными возможностями появились новые соблазны и механизмы, направляющие людей на потребительский образ жизни и усугубляющие глобальные проблемы. Экология из академической науки превратилась в предмет массовой культуры, общественной активности и политических спекуляций. Произошли разительные изменения в менталитете масс и в картине мира индивидуума, размывающие понимание биосферных проблем.

А в целом происходят **радикальные изменения** в самых разных областях жизни, которые называют «цифровая эпоха» (Digital Age) или «эпоха интернета» (Internet Age). В таких условиях для корректного обсуждения и исследования вопросов экологии и такой фундаментальной темы, как биосфера, требует-

ся *новая эпистемология*, новизна которой связана с развитием информационных технологий, накоплением больших данных, прогрессом наук о сложности и с другими возможностями. Необходим синтез гуманитарных, естественнонаучных и информационных знаний, использование системного подхода, анализ базовых понятий в их историческом аспекте.

Гидросфера и ее подсистемы

Ключевым компонентом устойчивого существования биосферы является вода, принадлежащая, по сути, гидросфере. Вода, находящаяся в различных физико-химических состояниях и растворах, одновременно является средой обитания, условием жизни, ресурсом жизнеобеспечения, а также основной составной частью всех живых организмов. Вода – среда, в которой совершаются сложные биохимические и биофизические процессы, в том числе важнейший для биосферы – фотосинтез, где вода является не только средой, но и важнейшей химической субстанцией фотолитиза.

Все воды планеты Земля можно объединить в *гидросферу*. Это слово использовал еще **Аристотель** в IV веке до н. э., когда в труде «Метерологика» [1] описал погодные явления, первоэлементы, водяной пар, геологические изменения, размер ойкумены, соединение морей, химические преобразования минералов и органических субстанций, сферичность Земли, а также наличие литосферы, гидросферы, атмосферы и даже сферы огня

(в соответствии с четырьмя Первоэлементами). В обиход геологии эти понятия ввел в 1875 году авторитетный ученый **Эдуард Зюсс**, упоминая земные оболочки в заключении книги по геологии Альп [27]. Длительный период под гидросферой подразумевали прерывистую водную оболочку, расположенную на поверхности земного шара, – совокупность океанов, морей, рек, озер, болот, ледников, снежного покрова, а также подземных вод. Но при этом не учитывали влагу атмосферы, оводненность живых организмов (которая достигает 60–90% веса) и воды в земных глубинах. Более емко под гидросферой понимаются все природные воды Земли, участвующие в глобальном круговороте веществ. Гидросферу можно условно подразделить на ряд перекрывающихся подсистем, пояснив их составляющие (табл. 1).

Гидросфера играет ведущую роль в формировании лика Земли (берегов, дна, осадочной толщи, атмосферных условий), однако этот процесс был весьма разнородным. В частности, существенно изменялась глубина морей и площадь Мирового океана: 3 млрд лет назад – 506 млн км²; 2,2 млрд лет назад – 499 млн км²; 2,1 млрд лет назад – 462 млн км², в пермский период – 411 млн км²; что значительно больше современных 361,8 млн км². Неоднократно происходили трансгрессии и отступления моря. Большая часть Русской равнины, Западной Сибири, Дальнего Востока были морским дном. В меловой период моря занимали значительную часть современной Европы, Северной и

Табл. 1

Основные подразделения гидросферы

Аквасфера	Жидкая вода морей, внутренних вод, почв, осадков, облаков
Антропогенные воды	Все воды, используемые в экономической деятельности человечества, вовлеченные в состав ноосферы и ее компонентов. Воды, подвергшиеся хозяйственному воздействию. Техногенные воды (и растворы) с искусственными свойствами
Биологические воды	Влага в живых организмах, а также в продуктах их жизнедеятельности и сооружениях
Гидроатмосфера	Водяной пар в атмосфере, в почвенном воздухе. Облака (водяные и ледяные)
Космические воды	Молекулы воды, уносимые в виде атмосферного шлейфа. Вода, попадающая на Землю в составе метеоритов и комет, а также в форме молекул
Криосфера	Ледники, фирн, снежный покров, замерзшие грунтовые воды, многолетняя мерзлота, морской лед, шельфовый лед, айсберги, ледяные облака (перистые)
Лимносфера	Жидкие воды внутренних водоемов, грунтовые воды, болота, почвенные воды, подпочвенные воды, мерзлота, водяной пар в почве, замерзшие воды, осадки над сушей
Океаносфера	Жидкая вода океанов и морей, морской лед, шельфовые ледники и айсберги, жидкая вода и лед на морском дне, осадки над океанами
Подземные воды	Инфильтрационные, конденсационные, соленые воды. Грунтовые и межпластовые воды. Трещинные и карстовые воды. Многолетняя мерзлота, надмерзлотные, межмерзлотные и подмерзлотные воды. Родники, гейзеры. Свободная гравитационная и капиллярная вода, и химически связанная вода в горных породах
Сверхкритические воды	Флюиды недр, глубоководные гидротермальные источники
Сублитосферные воды	Вода коры, мантии: связанная, поровая, трещинная, флюиды и др.
Хиносфера	Часть тропосферы, в которой на поверхности суши возможно зарождение и существование снежников и ледников.

Южной Америки, северной части Африки, северо-западной части Азии и часть современной Австралии. В период меловой трансгрессии (максимум которой был 90–97 млн лет назад) под водой находилось 36% современной суши. Площадь Мирового океана тогда достигала 415 млн км² – 81% всей поверхности земного шара [12]. Эти факты говорят о том, что *гидросфера очень изменчива*. И когда мы призываем прилагать всемирные усилия для стабилизации климата, уровня моря и береговой линии, мы, возможно, вступаем в противоречие с естественной динамичностью земной системы – и требуем от нее невозможного.

Гидросфера – важнейшая планетарная система, участвующая в формировании атмосферы и литосферы, фактор формирования, регуляции и стабилизации глобального энергетического баланса, связующий фактор круговоротов, интегрирующий фактор биосферы и педосферы. В этих процессах участвует и вода, и биота. Огромную биосферную роль играют фотосинтез продуцентов и разрушение органического вещества редуцентами, в первую очередь, в водной среде. Общая биомасса фитопланктона в верхних 200 м Мирового океана составляет, по оценкам М.Е. Виноградова и Э.А. Шушкиной [9], около 6,7 млрд т сырой массы, или 400 млн т углерода, бактериальное окисление составляет 60–100 млрд т С в год, а общее окисление 85–150 млрд т С в год. Для России, территория которой покрыта снегами, ледниками, арктическими льдами и вечной мерзлотой, огромное значение имеют криосфера и хиносфера. Важно не только изучать их, но и разрабатывать концептуальные основы сосуществования с этими мощными подсферами *по принципу гармонизации систем* (а не противоборства). Это, вероятно, может снизить ущерб от весенних паводков, ледовых заторов и других разрушительных явлений.

Проблема изучения биосферы

Биосферу невозможно увидеть воочию – можно исследовать и наблюдать лишь какие-то ее подсистемы. Биосфера – это уникальная планетарная система, гро-

мадную пространственно-временную протяженность и сложнейшую структуру которой еще предстоит осмыслить. Понимание существования и роли биосферы сложилось на основе интеграции обширных знаний по геологии и почвоведению, которое осуществили выдающиеся ученые – Э. Зюсс, В.И. Вернадский и П. Тейяр де Шарден. Однако они вкладывали в это понятие разный смысл, что отчасти осложнило принятие термина «биосфера» в мировой науке (см. табл. 2).

Эдуард Зюсс впервые упомянул термин «биосфера» в финале книги «**Происхождение Альп**» [27, р. 159], а затем расширил его в трехтомнике «Лик Земли». На этой основе развивали свои представления геологи В.И. Вернадский и П. Тейяр де Шарден. Именно В.И. Вернадский создал *целостное учение о биосфере*, опираясь на данные геологии, геохимии, радиологии, биологии. Более того, он создал целое научное направление – *биогеохимию*, которая изучает химический состав живого вещества и геохимические процессы, протекающие в биосфере Земли при участии живых организмов. В понимании В.И. Вернадского биосферой является наружная оболочка Земли, охваченная геохимической деятельностью живого вещества. Это не столько пространство обитания живых организмов, сколько глобальная система взаимодействия живого и неживого вещества, обуславливающего массообмен химическими элементами. Эти процессы поддерживают геохимическую организованность биосферы [3].

Вернадский посвятил биосфере как обобщающие работы [3, 29, 30], так и специальные труды по биогеохимии, в том числе опубликованные в серии «Труды биогеохимической лаборатории». Полная **библиография произведений В.И. Вернадского** (682 названия), а также статей о В.И. Вернадском (914 названий) представлена в биобиблиографическом издании 1992 года [10]. Особая заслуга академика Вернадского состоит в том, что для развития биогеохимии и учения о биосфере он инициировал создание и активную работу таких учреждений, как Радиева экспедиция, Ради-

Табл. 2

Биосфера в понимании Э. Зюсса, П. Тейяра де Шардена и В.И. Вернадского

Автор	Понимание	Аспект	Синонимы
Эдуард Зюсс (1875, 1883, 1909)	Биосфера – абиотическое пространство на Земле, где возникает жизнь	Пространственная и геологическая биосфера	Физиосфера, геосфера
Владимир Иванович Вернадский (1926)	Биосфера – совокупность земных организмов вместе с пространством, в котором они обитают, с которым они взаимодействуют и которое активно формируют	Экологическая и биогеохимическая биосфера	Биогеосфера, геобиосфера, экосфера
Пьер Тейяр де Шарден (1957)	Биосфера – совокупность живых существ Земли	Биотическая и геологическая биосфера	Глобальная биота, глобальный биоценоз

вый институт, Комиссия по изучению естественных производительных сил страны, Отдел живого вещества, Биогеохимическая лаборатория. Все это требовало настойчивости и умений. Но самое главное – Вернадский воспитал плеяду блестящих специалистов минералогии, геохимии, биогеохимии, почвоведения, возглавивших целые направления научной мысли. Фактически В.И. Вернадский создал не только научную школу, но и целое мировоззрение, повлиявшее на представления миллионов людей.

Свой вклад в развитие учения о биосфере внесли многие отечественные биогеохимики, почвоведы, математики, биологи, экологи и другие ученые. В частности, Н.Ф. Реймерс уделил особое внимание анализу дефиниций, закономерностей, структур и границ биосферы. Он дал следующее расширенное определение, которое можно привести целиком: «Биосфера – это сложная динамическая система, осуществляющая улавливание, накопление и перенос энергии путем обмена веществ между живыми организмами и окружающей их абиотической средой. Организмы биосферы, сложно взаимодействуя друг с другом, составляют органически единую, целостную и динамическую систему, также системно объединенную в единое целое с абиотическими сферами – атмосферой, литосферой и гидросферой, их веществом и пространством. При этом поддерживается динамическое равновесие – гомеостаз между всеми составляющими. В геологическом подходе биосфера – активная оболочка Земли, в которой совокупная деятельность живых организмов проявляется как геохимический фактор планетарного масштаба и служит основным средообразующим фактором. Биосфера характеризуется большим кругом биотического обмена веществ» [17].

В.И. Вернадский неслучайно посвятил ряд философских работ проблемам пространства, времени, геометрии и симметрии жизни [8]. В биосфере пространство и время проявляют исключительную структурную сложность. Современные исследования показывают, что биосфера охватывает слои литосферы, гидросферы и тропосферы суммарной мощностью около 40 км [2]. Но внешние границы – это еще не пространственная структура. В XXI веке активно обсуждаются труднодоступные для изучения, но весьма влиятельные *подсистемы биосферы*: виросфера, разреженная микробная биосфера, глубинная биосфера. При описании подсистем биосферы ученые предлагали разнообразные термины: географическая и биогеоценотическая оболочка, биогеосфера, фитогосфера, витасфера, парабiosфера, аквабиосфера, аэробiosфера, террабиосфера, педосфера и др. Критический анализ развития таких представлений о биосфере проделал В.С. Савенко [18]. Очень влиятельная подсистема биосферы – маринобиосфера, хотя суммарная биомасса океана составляет всего 0,13% общей биомас-

сы Земли. Дело в том, что в море происходит быстрое обновление фитопланктона и всего живого вещества (около 30 дней), что поддерживает продуктивность на очень высоком уровне. Вопрос в том, являются ли эти «сферы» истинными геосферами, всеобъемлющими планетарными оболочками. По нашему мнению, применять термин «сфера» надо с оговоркой, с пониманием, что только биосфера представляет собой непрерывную геосферу с планетарным влиянием, а ее подсистемы – это более низкий уровень организации.

Вернадский понимал, что изучать сумму живых организмов Земли затруднительно (по целому ряду причин), и следует применять другой подход, изучая «живое вещество». Это активная часть *вещества биосферы*, в котором Вернадский выделял семь разнообразных, но геологически взаимосвязанных частей: **живое** вещество; биогенное вещество (возникшее из живого или подвергнутое переработке); **косное** вещество (абиотическое, образованное вне жизни) **био-косное** вещество (возникшее на стыке живого и неживого, в том числе почва); **радиоактивное вещество** (в стадии радиоактивного распада); **рассеянные атомы**; **вещество космического происхождения** [4].

Радиоактивное вещество часто упускают из внимания, однако этот пункт чрезвычайно важен. Как директор Радиевого института, Вернадский хорошо понимал, что открытие радиоактивности переводит сложность биосферы на новый уровень. Биосфера состоит не только из элементов и ионов, но и из нуклидов, изотопов, частиц, и это усложняет понимание разнообразия химических соединений и специфики живого вещества. Всем нам со школьной скамьи известна «таблица Менделеева», а точнее, Периодическая таблица, отражающая периодический закон Д.И. Менделеева. Однако таблица нуклидов (Chart of nuclides) неизмеримо сложнее. Общее число всех известных нуклидов превышает 3300, и это без учета изомеров. На сегодня известно около 1000 нуклидов в основных состояниях, для которых существуют одно или несколько метастабильных возбужденных состояний с периодом полураспада, превышающим 0,1 мкс. При этом деление на радиоактивные и устойчивые нуклиды условно, поскольку период полураспада меняется постепенно и является результатом вычислений. Это важная тема для понимания специфики и биосферы, и ноосферы.

Живое вещество составляет всего около 0,01% косного вещества биосферы (которая, в свою очередь, менее 0,1% массы планеты), однако оно играет ведущую роль в биогеохимических процессах и в формировании лика Земли. Биомасса живого вещества оценивается у разных авторов от 1,128 трлн т до 11,48 трлн т. Такой разброс оценок обусловлен спецификой методов, критериев и учета антропогенного влияния. Пример расчета распределения биомасс живого вещества в гигатоннах углерода приведен на рис. 1.

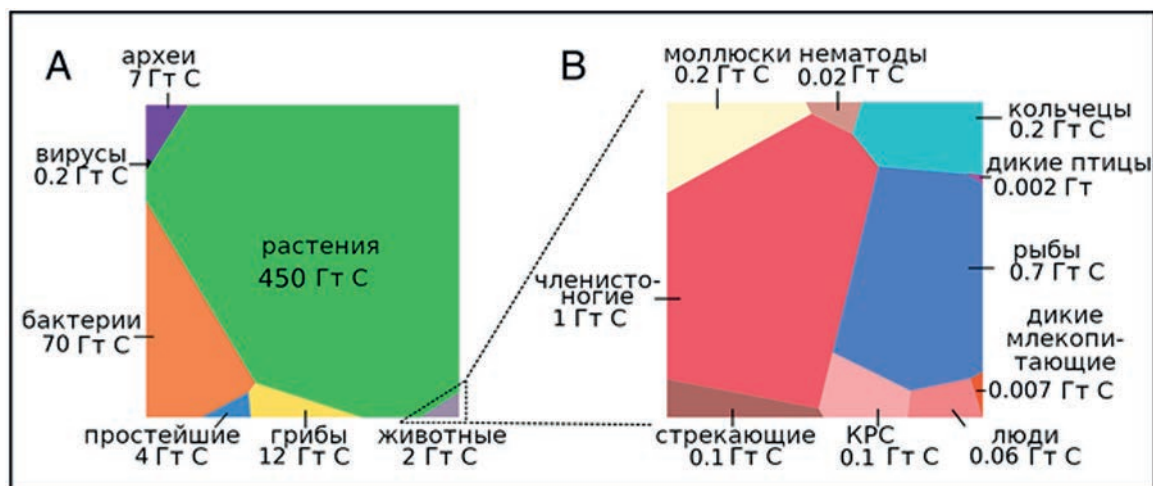


Рис. 1. Графическое представление глобального распределения биомассы по таксономическим группам [20]

Геохимические критерии ноосферы

Вернадский не успел создать полноценное учение о ноосфере, но дал нам ключ, открывающий двери для геологического, экологического и философского осмысления данного феномена, для теоретического и практического применения знаний о ноосфере. Последняя прижизненная публикация В.И. Вернадского – это статья 1944 года «**Несколько слов о ноосфере**» [7]. Она невелика, однако обладает огромной глубиной смысла. Каждое ее суждение отражает жизненный опыт академика и содержит важную истину. Цитируя эту статью ниже, мы будем выделять курсивом важные аргументы.

Вернадский – геолог и геохимик, для него доказательство существования ноосферы в том, что человечество производит новые вещества, причем в огромных количествах: «Минералогическая редкость – самородное железо – вырабатывается теперь в миллиардах тонн. *Никогда не существовавший* на нашей планете самородный алюминий производится теперь *в любых количествах*. То же самое имеет место по отношению к почти бесчисленному множеству вновь создаваемых на нашей планете искусственных химических соединений (биогенных культурных минералов). Масса таких искусственных минералов непрерывно возрастает. *Все стратегическое сырье* относится сюда» [7].

Как основатель радиогеологии, Вернадский понимал необычайность и того, что человечество способно извлекать, концентрировать и использовать радиоактивные элементы, и даже синтезировать новые, которых почти нет в природе. Например, современное количество произведенного плутония, вероятно, в 10^5 раз больше его содержания в земной коре.

Зная геологическую историю Земли, а также изучив историю цивилизации и научного познания, Вернад-

ский справедливо считал основным фактором возникновения ноосферы научную мысль: «Ноосфера есть новое геологическое явление на нашей планете. В ней впервые человек становится крупнейшей геологической силой. Он может и должен перестраивать *своим трудом и мыслью* область своей жизни, перестраивать коренным образом по сравнению с тем, что было раньше» [7].

При этом Вернадский не считал ноосферу рационально «разумной», а видел в ней стихию, подобную гидросфере и биосфере: «Лик планеты – биосфера – химически резко меняется человеком сознательно и *главным образом бессознательно*». Далее Вернадский конкретизирует эти изменения: «Меняется человеком физически и химически воздушная оболочка суши, *все ее природные воды*. В результате роста человеческой культуры в XX веке все более резко стали меняться (химически и биологически) прибрежные моря и части океана. Человек должен теперь принимать все большие и большие меры к тому, чтобы сохранить для будущих поколений никому не принадлежащие морские богатства. Сверх того, человеком создаются *новые виды и расы* животных и растений» [7]. Здесь важно буквально каждое слово. Например, эпитет «никому не принадлежащие» предсказывает огромные этические и политические проблемы: если богатства моря никому не принадлежат, то на каком основании кто-то может обязать конкретного гражданина их сохранять? На каком основании следует распределять и оспаривать «ничейные» ресурсы моря и недр под шельфом? Эти вопросы действительно крайне актуальны и в нашем XXI веке.

В статье 1944 года Вернадский точно поясняет, что идея ноосферы имела не духовную, а геологическую и биогеохимическую основу: «В 1922/23 году на лекциях в Сорбонне в Париже я принял как основу био-сферы биогеохимические явления. ...Приняв установ-

ленную мною *биогеохимическую основу* биосферы за исходное, французский математик и философ бергсониец Э. Ле-Руа в своих лекциях в Коллеж де Франс в Париже ввел в 1927 году понятие “ноосферы” как современной стадии, *геологически переживаемой биосферой*. Он подчеркивал при этом, что он пришел к такому представлению вместе со своим другом, *крупнейшим геологом* и палеонтологом Тейяром де Шарденом, работающим теперь в Китае» [7].

Таким образом, Вернадский установил *естественнонаучные, в первую очередь, геохимические критерии выделения ноосферы*: 1) новый геологический этап (антропоцен); 2) кардинальные изменения ландшафтов, водных объектов, биоты и геохимических явлений (урбанизация); 3) влияние научной мысли и организованного труда (цифровизация); 4) человечество своей жизнью становится единым целым (глобализация); 5) перестройка биосферы в интересах человечества (освоение территорий); 6) изменение лика Земли (ландшафтное освещение). (Здесь в скобках мы добавили современные конкретные воплощения, о которых Вернадский еще не знал, но по сути предсказал их.)

Уточняя историю понятия «ноосфера», заметим, что его геохимические критерии возникли у Вернадского намного раньше 1944 года – еще когда он преподавал курсы геохимии и истории науки. В то время сама геохимия была новой и очень сложной наукой, которая требовала интеграции обширных знаний, от строения атома до солнечной системы, суммирования большого эмпирического материала. При геохимических обобщениях возникала необходимость оценить воздействие человечества на распределение элементов. Поэтому в книгу *«Очерки геохимии»* [6] Вернадский включил параграф 22 «Геохимическая деятельность человечества». В России эта книга была издана в 1927 году как перевод французской книги 1924 года и многократно переиздавалась [6]. Мы можем убедиться, что уже во французской книге имелся параграф 22 «*Activité géochimique de l'humanité*» [30, р. 341], где были высказаны геохимические аргументы. Они звучат (в русском издании) следующим образом: «В нашу геологическую эпоху – в психозойскую эру, в эру разума – появляется новый геохимический фактор первостепенной важности. В течение последнего десятка-двух тысяч лет геохимическое воздействие человечества, захватившего посредством земледелия зеленое живое вещество, стало необыкновенно интенсивным и разнообразным. <...> Человек ввел в структуру планеты новую форму действия живого вещества на обмен атомов живого вещества с косной материей. Раньше организмы влияли на историю только тех атомов, которые были нужны для их роста, размножения, питания, дыхания. Человек расширил этот круг, влияя на элементы, нужные для техники и

для создания цивилизованных форм жизни. <...> Он изменяет геохимическую историю всех металлов, он образует новые соединения, воспроизводит их в количествах того же порядка, какой создан для минералов, продуктов природных реакций. <...> С геохимической точки зрения все эти продукты – массы свободных металлов, таких как металлический алюминий, никогда на Земле не существовавший, железо, олово или цинк, массы угольной кислоты, произведенной обжиганием извести или сгоранием каменных углей, огромные количества серного ангидрида или сероводорода, образовавшихся во время химических и металлургических процессов, и все увеличивающееся количество других технических продуктов – не отличаются от минералов. Они изменяют вечный бег геохимических циклов» [6, с. 257].

Таким образом, геохимические критерии «эры разума» Вернадский сформулировал еще в 1922–1923 годах, когда читал лекции по геохимии, и даже задолго до того. В комментариях к «Очеркам геохимии» Вернадский сообщал, что опирался в данном параграфе на представления геологов К. Шухерта и А.П. Павлова, на идеи Бюффона, Ламарка, Дарвина, Спенсера, Бергсона и др. Однако там еще не используется слово «ноосфера».

Только в 1944 году Вернадский публикует статью [7], где указывает, что термин «ноосфера» предложил Ле Руа. Уточним, что **Эдуард Ле Руа** (Edouard Le Roy, 1870–1954) имел очень авторитетный статус: выпускник Эколь Нормаль, магистр, затем профессор математики, возглавлял кафедру греческой и латинской философии в Коллеж де Франс, был избран академиком Академии моральных и политических наук. Термин «ноосфера» он применил в 1927 году в объемной книге *«Потребность в идеализме и факт эволюции»* [25, р. 195–196], а через год выпустил книгу *«Происхождение человека и эволюция интеллекта»*. Такая тема вызывала острый интерес, поэтому первое упоминание ноосферы было весьма авторитетным. Еще большую известность получили работы **Пьера Тейяра де Шардена**. Впервые слово «ноосфера» прозвучало в его эссе *«Гоминизация»*, которое датировано 6 мая 1923 года, но опубликовано только в 1958 году [28]. Работы Тейяра имели сильный теософский уклон. Неоднозначной была и его репутация в научном мире: где-то Тейяра считали сильным ученым и гениальным мыслителем, где-то подвергали остракизму. Это оказало свое влияние на восприятие и развитие понятия «ноосфера».

Важно учесть, что Вернадский рассматривал ноосферу *не как планетарную оболочку, а как эпоху*. В прижизненных публикациях он употребляет слово «ноосфера» только в заключительных параграфах 11–13 статьи 1944 года, добавляя, что это «состояние биосферы», «состояние эволюции биосферы», «состо-

яние наших дней». Это была мудрая позиция. Во-первых, до 1944 года ноосфера еще не проявляла себя как глобальная система. Экономическая и политическая глобализация с развитием принципиально новых технологий (включая атомные и космические) отсчитывается с 1945 года. Во-вторых, пространство и время ноосферы очень своеобразны, их нельзя вписывать в «материальный мир» механически и линейно. Здесь нужны особые понятия, используемые в гуманитарных областях: хронотоп, нарратив, гиперобъект, репрезентация, плюральная сферология и др. Это тема для отдельного исследования.

Подсистемы ноосферы

В силу многих причин представления о ноосфере развивались совершенно по-разному. Ноосфера стала повсеместно ассоциироваться не с биогеохимией, а с такими областями, как теология, парапсихология, конспирология, космогония, футурология, экополитика, охрана природы, алармизм, экофилософия, гносеология, история науки, антропология, психология, педагогика. Под ноосферой стали подразумевать лишь духовную деятельность человека, включая религию, искусство, литературу и науку. Все это нельзя считать неверным, потому что сам феномен ноосферы исключительно сложен. Ноосфера основана на деятельности живых людей, для которых духовность является мощным организующим фактором.

Однако мы предпочитаем возвратиться к критериям В.И. Вернадского. С этой позиции неверно считать ноосферу чем-то эфемерным, идеальным, грядущим, утопическим. **Ноосфера – это реальная и массивная оболочка Земли, очень энергоемкая, весома, динамичная и влиятельная.** Ноосферу надо рассматривать не как утопический мир, «разумный» и, следовательно, этичный и конструктивный, а как реальную геосферу, состоящую из множества крупных подсистем. Ноосфера прекрасно видна из космоса – как сеть городов, сельхозугодий, а ночью как «огни Земли». Но такая картина показывает лишь мизерную часть этой обширной геосферы. Терминология здесь пока не сложилась, но можно в общих чертах обрисовать следующие **подсистемы ноосферы**.

Агросфера и **урбосфера** формируют сельскохозяйственные угодья и антропогенные ландшафты, сельские и городские. Огромную глобальную массу имеют сооружения, объекты инфраструктуры этих подсистем, а также переработанные грунты: урбоземы, техноземы, запечатанные и возделанные почвы.

Техносфера – это неисчислимые технические устройства и системы, от микрочипа до разводного моста, от самоката до лихтеровоза. Техносферные объекты (механизмы, машины, системы) обычно имеют двигатель, источник энергии, рычаги, вращающиеся части, колеса, в них происходит преобразование

энергии, движения, материалов, информации. Именно ради колесной техники создается транспортная инфраструктура, и приходится запечатывать грунты на огромных площадях. Техносферные объекты есть всюду: на полюсах, на орбите, глубоко под землей, под водой. В XXI веке техносферу заполнили автомобили, гаджеты, киберфизические системы. Это новые формы «техноразнообразия».

Антропосфера – это не только вся совокупность людей (человечество), но и все их личное имущество, без которого человек не мыслит свое существование. Абсурдно подсчитывать общий вес людей на планете (390 млн т), а затем заявлять, что все человечество можно уместить в километровый куб. Уместить нельзя, потому что живому человеку требуются персональное пространство, место работы, отдыха, приема пищи, то есть жизненно необходимые ресурсы. Все это весит на 2–3 порядка больше биомассы. Также в антропосферу можно включить биоту, которую человечество специально культивирует и поддерживает: тысячи сельскохозяйственных пород, сортов и культурных видов, симбионты и спутники, питомцы и декоративные виды. С антропосферой пересекается **социосфера**, которая включает в себя не только людей, но социальные группы и институты, обладающие своим необходимым имуществом: движимым, недвижимым, интеллектуальным, символическим.

Инфосфера включает в себя информацию, данные, знания, коммуникации и всю сумму информационных сущностей, хранящихся на носителях информации. А это все библиотеки мира, типографии, музеи, архивы, дата-центры и др. Как видим, инфосфера вовсе не эфемерна. В частности, в ее состав входит **киберпространство**, которое обеспечивается глобальной сетью инфраструктуры ИТ и телекоммуникаций – а это кабели, серверы, штаб-квартиры, электростанции, компьютеры, гаджеты и др. Получается, что «виртуальный мир» зиждется на массивной материально-технической базе и потребляет огромные ресурсы, в том числе энергетические, трудовые и минеральные. Причем минеральные ресурсы киберпространству требуются изысканные: для производства полупроводников, волоконной оптики и электроники нужны германий, галлий, индий и европий; для батарей – литий, для солнечной энергетики – теллур и селен. А всей современной ноосфере требуются десятки «высокотехнологичных металлов» (Cu, Li, Co, Au, Nd, Pt, Pd, Rh, Sc, Y, Gd и др.). В 2020-х годах наблюдается бум «искусственного интеллекта», вводятся в действие сотни нейросетей, поисковиков, криптовалют, поэтому инфосфера потребляет колоссальные ресурсы и производит массу отходов, включая тепловое и информационное загрязнение.

Также в ноосфере можно выделить **идеосферу** – как сумму чистых идей, вне текстов и носителей. Но выс-

няется, что и они имеют планетарный вес и влияние. Например, такие идеи, как «покорение природы» или «освоение космоса», мощно повлияли на стратегию природопользования, мотивировали горную добычу, бесчисленные стройки и перестройки. В.И. Вернадский высоко ценил принцип «все живое из живого», выдвинутый в 1668 году **Франческо Реди**, называя его «первым научным достижением, которое позволяет нам научно подойти к загадке жизни» [5, 6]. Этот принцип, на первый взгляд абстрактный и непрактичный, обосновал производство консервов, упаковки, средств дезинфекции и асептики. А это уже громадные области индустрии, обеспечивающие комфорт и выживание, но одновременно усугубляющие глобальное накопление мусора и пластиковое загрязнение. Всего за полвека ноосфера пополнила седиментосферу отложениями мусора, главным образом, из упаковки. На стыке ноосферы, биосферы, гидросферы и педосферы возникла **пластисфера**: частицы пластика (всех размеров) покрываются различными пленками, обрастателями, и формируют влиятельную глобальную подсистему. А ведь производство пластика началось с идеи. Получается, что идея может и разрушать, и породить целые горы материи.

Духовная часть идеосферы тоже проявляет себя, и очень весомо. Не будем обсуждать здесь теологические аспекты и обойдемся без мистики. В персональном и общественном сознании существуют духовные ценности, цели, привязанности, символы, вызывающие чувство святого, единения и т. п. Подобные «невесомые» сущности мотивируют людей и общества на подвиги, великие свершения, регулярные действия, которые отражаются в материальных процессах и объектах. В частности, строятся или учреждаются памятники (monuments), святилища (shrines), святые места (sanctuaries), аборигенные сакральные пространства (sacred spaces), которые могут иметь грандиозные размеры. По этому принципу, кстати, учреждены многие типы особо охраняемых природных территорий (ООПТ), например, заповедник дикой природы (wildlife sanctuary), природно-исторический парк, памятник природы, культуры, истории. Некоторые колоссальные сооружения и комплексы являются символами целой страны, например, пирамиды Гизы, Московский Кремль, Эйфелева башня. Критерий выделения такого объекта из остального ландшафта – идеосферный, но сами эти объекты вполне материальны: у них есть геоподоснова, масса, химический состав, объем затрат и т. д.

Такие объекты существовали и тысячи лет назад, но спорадически, локально, и не составляли планетарную систему. Ноосфера стала цельной, когда интернет, мобильная связь, система спутников, морские пути, международные договоры и учреждения создали единую глобальную систему. **В XXI веке ноосфера – это не**

«идеальная утопия», а массивная оболочка планеты, связанная с перераспределением колоссальных потоков вещества, энергии, информации, структур и сущностей. Она оказывает мощное влияние на прочие геосферы – включая магнитосферу, термосферу и даже экзосферу, заполняя их летательными аппаратами, космическим мусором, радиоволнами и др.

Свою статью 1944 года В.И. Вернадский завершил словами, которые кажутся нам поразительно актуальными: «Сейчас мы переживаем новое геологическое эволюционное изменение биосферы. Мы входим в ноосферу. Мы вступаем в нее – в новый *стихийный* геологический процесс – в *грозное время*, в эпоху *разрушительной мировой войны*. Но важен для нас факт, что идеалы нашей демократии идут в унисон со стихийным геологическим процессом, с законами природы, отвечают ноосфере. Можно смотреть поэтому на наше будущее уверенно. Оно в наших руках. Мы его не выпустим» [7].

Здесь важно буквально каждое слово, в том числе «мы» и «наше». В.И. Вернадский адресовал эту статью не всему человечеству, а соотечественникам, поддерживая их в то тяжелое время, когда под угрозой было само существование страны. Учение о ноосфере возникло и продолжало развиваться в русском мире, отражая способность к крупным обобщениям у русских интеллектуалов. Именно здесь появились концепции ноосферного мышления, ноосферной научной школы, ноосферного образования.

Возникает желание переосмыслить идею ноосферно-экологического образования. Современное экологическое образование – без всяких концепций, а фактически – стало ноосферным, ибо в нем участвуют объекты не биосферы, а ноосферы: изображения, метафоры, модели, виртуальные сущности. Сегодня, чтобы изучать дикую природу, требуются не рюкзак, посох и лес, но автотранспорт и гаджеты, мобильная связь и интернет. На природе, и тем более в лаборатории, происходит работа с информацией и техникой, поэтому деятельность всех субъектов образовательного процесса становится, по сути, технологической. Но как при этом сохранить свою природу, пусть и человеческую?

Обсуждая ноосферу, важно помнить, что ее основания – геохимические. Это не грядущая утопия, не эфемерная концепция, а весомая реальность, мощная стихия мироздания и гиперсложная система. Она неизбежно теснит и заменяет «девственную» биосферу, дикую природу. Рождение и разрастание новой геосферы порождает системные коллизии, ноосфера сталкивается с биосферой, гидросферой и литосферой. При этом происходит не только разрушение, но и созидание, происходит (словами академика Н.Н. Моисеева) коэволюция Человека и Природы [14]. Коэволюция идет во всех подсистемах, и это вселяет надежду на гармонизацию.

Проблема репрезентации

Отдельная проблема, которую пришлось проработать, изучая феномен биосферы, – это *репрезентация биосферы*, то есть ее представление в сознании человека и общества, в массовой культуре и в понятийном аппарате научных сообществ, передача образа аудитории. В XXI веке термины «биосфера» (и особенно «ноосфера») стали применяться чрезвычайно широко и с большими разночтениями. Словом «биосфера» обозначают совершенно разные сущности: геосферу, пространство жизни, глобальную экосистему, живое вещество, объект охраны природы, окружающую среду, предмет познания, арт-проект, музыкальную группу, музей окружающей среды, исследовательский центр. Например, выставочный комплекс «**Монреальская биосфера**» называют просто «La Biosphère». Это сферическое сооружение, построенное по проекту Р.Б. Фуллера для «Экспо-67», с долгой историей, где ныне обосновался музей окружающей среды. Большую известность получил проект «**Биосфера-2**» – это целый комплекс лабораторных сооружений, построенный близ г. Оракл (Аризона) для исследования замкнутой экосистемы. Он считается самым дорогим экологическим экспериментом в истории. Один из его создателей – Джон П. Аллен, системный эколог, инженер, металлург и писатель, по собственному свидетельству, вдохновился идеями Вернадского и Фуллера [19]. Заметим, что подобные сооружения являются объектами урбосферы и техносферы и крайне далеки как от дикой природы, так и от реальной планетарной биосферы.

В 2020-х годах Государственный Дарвиновский музей в Москве открыл мультимедийный образовательный центр «**Познай себя – познай мир**» с интерактивным комплексом «Биосфера», рассказывающим о многообразии форм жизни на нашей планете. Это замечательный музей, однако знакомятся с биосферой там через экраны. Иными словами, репрезентация учения о живой оболочке Земли происходит в полностью искусственной среде. Это не хорошо и не плохо, это тенденция, которая отражает давно предсказанный переход биосферы в ноосферу, сопровождающийся коэволюцией экосистем и социоценозов.

Опубликование и продвижение трудов В.И. Вернадского способствовало внедрению термина «биосфера» в *практику охраны природы*. В 1972 году Генеральная Ассамблея ООН организовала конференцию в Стокгольме, где была принята **Программа ООН по окружающей среде (UNEP)**, поддержавшая идеи охраны дикой природы и типичных экосистем в различных биоклиматических зонах мира. При ее поддержке стала развиваться программа ЮНЕСКО «**Человек и биосфера**» (МАВ). Первый биосферный заповедник был учрежден в 1976 году, а к 2010 году в мире насчитывалось уже 553 биосферных резервата в 107

странах мира, в том числе 41 на территории России. Создавались целые системы заповедных территорий. В настоящее время **Всемирная сеть биосферных заповедников (WNBR)** включает 748 объектов в 134 странах. Там сохраняются эталоны природных сообществ, резервы флоры и фауны. Биосферные заповедники участвуют в системе биомониторинга [11]. Ныне термин «*биосферный заповедник*» стал привычным, но его внедрение в массовое сознание – результат большого труда по учреждению и охране заповедников, экологическому просвещению. Не будем забывать, что биосферный заповедник – это не только природная территория, но и ноосферный объект, у которого есть документы, границы, персонал, дирекция, система охраны, исследований и мониторинга. И конечно, никакой биосферный заповедник, и даже вся мировая система ООПТ, не тождественны биосфере.

Расхождения в репрезентациях биосферы и ноосферы отражают естественное разнообразие мнений в системе знаний, и это нормально. Однако в научной и политической полемике желательно четко устанавливать терминологические критерии и учитывать различия мнений и интерпретаций.

Биосфера, гидросфера и ноосфера как компоненты гиперсложной системы

Когда понятие биосферы используется в экологической полемике, оно кажется простым и привычным. Его связывают с текущим и будущим состоянием окружающей среды, с задачами биосферного мониторинга, с прогнозами на ближайшее и далекое будущее. Но ведь концепция биосферы сформировалась на основе сведений не о будущем, а о прошлом, причем огромной древности, чуть ли не 4 млрд лет. Она зиждется на данных палеонтологии и геологии, а не прогностики и политики. Требовать на этой основе точный прогноз более чем противоречиво.

Биосферу изучали многие ученые, применяя методы и подходы разных наук, и обязательно – математические методы. Трудно даже перечислить все публикации на данную тему. Однако исследуется модель, а не сам объект. И это логично, ибо невозможно охватить умом всю биосферу. И вообще, может ли научный проект, и даже отдельная научная дисциплина описать такой объект, как биосфера: протяженный и скрытый от прямого наблюдения? Да и объект ли это вообще? Подобные вопросы эпистемологического характера возникают на каждом шагу.

Сегодня, рассматривая такие грандиозные феномены, как биосфера, ноосфера и гидросфера, целесообразно учитывать достижения *науки о сложности (complexity science)* и о сложных системах. Выдающийся философ **Эдгар Морен** обосновал переход от

«парадигмы простоты» к «парадигме сложности», разработал понятие «сложность» (complexity), а также исследовал различные свойства сложных систем [15]. По нашему мнению, идеи Морена применимы и к биосфере: она может рассматриваться как система разных типов: живая, экологическая, глобальная, земная, сложная, адаптивная и уникальная. Вообще геосферы, будучи сложными системами, взаимодействуют, конкурируют, подвергаются трансформации и коэволюции. Поведение биосферы похоже на поведение живых систем, но лишь отчасти. Биосферу нельзя отождествлять с организмом, она не является живой системой (как минимум за счет преобладания косного и биокосного вещества). Биосферу нельзя даже отождествлять с реальной экосистемой и считать ее «самой большой экосистемой». Да, биосфера состоит из экосистем, но отличается от любой из них. Вот и наш организм состоит из клеток, тканей и органов, но его нельзя назвать «самым большим органом». Реальная экосистема имеет аналоги, соседей, а также границы, где возможна и даже изобилует жизнь (эктоны). У биосферы нет никаких соседей и аналогов, а границы по определению проходят там, где жизнь невозможна. Биосфера выделяется даже среди планетарных оболочек, потому что существует в пространстве других геосфер и переплетается с ними. На наш взгляд, *биосфера – это система совершенно особого типа: уникальная планетарная экосистема sui generis*. Такой биосферы больше не существует во всем космосе. Это факт, и его не отменяют предположения о существовании жизни на экзопланетах. И такой системы больше не существует во всем мироздании.

Среди разнообразных систем биосфера ближе всего к *сложной адаптивной системе* и проявляет ряд характерных свойств: автономия, автопоэзис, адаптивность, взаимодействия, вложенная иерархия, гармоничность, гистерезис, диссипация, жизнеспособность, иерархичность, обратные связи, разнообразие, резилентность, резистентность, саморегуляция и др.

В отношении биосферы, ноосферы и гидросферы продуктивно применять и понятие «гиперсложная система». Гиперсложность системы проявляется и в онтологии, и в эпистемологии: чем больше мы узнаем о ней фактов, тем больше возникает загадок и неопределенности. Гиперсложная система порождает «злостные проблемы» (wicked problem), которые активно сопротивляются попыткам их решить. Геосферы Земли не существуют «по отдельности», а проявляют взаимопроникновение на всех уровнях, от планетарного до молекулярного, образуя гиперсложное хитросплетение (com-plexus по Морену).

В качестве примера *проявления гиперсложности, взаимосвязи и взаимопроникновения* рассмотрим озеро Байкал. Его принято рассматривать как объ-

ект *гидросферы*. Однако воды Байкала содержат и биоту: мириады живых организмов разных размеров и таксонов, от гаммаруса до байкальской нерпы, от микроскопической глеотрихии до зарослей нителлы. В зависимости от глубины и местоположения гидробионты Байкала образуют различные сообщества и воздействуют на чистоту воды. Разнообразные биоценозы существуют и на побережье. На состояние этого прекрасного озера влияют и отдаленные леса водосборного бассейна, обеспечивающие чистоту около 500 рек и водотоков, впадающих в озеро. Таким образом, Байкал является и частью *биосферы*, живое вещество которой активно участвует в его онтологии.

Одновременно Байкал является и частью *ноосферы*. По Байкалу перемещается более 10 тысяч больших и маломерных судов, через его водную гладь протянуты ЛЭП и кабели, на берегах расположены более 500 предприятий, автомобильные и железные дороги. Это все объекты техносферы. На берегах Байкала около сотни населенных пунктов с угольями – это объекты урбосферы и агросферы. Байкал встроен и в инфосферу: как узел политических интересов, объект административно-территориального деления, пространство экономической деятельности. Байкал покрыт невидимой системой радиосвязи и мобильной связи. Байкал – ценностный символ страны. На его побережье находятся три заповедника, два национальных парка и пять заказников, причем Баргузинский заповедник – один из старейших в России. Это проявления идеосферы. Таков далеко не полный перечень феноменов ноосферы, связанных с Байкалом. Поэтому характеризовать его только как водный объект, как часть гидросферы и лимносферы, некорректно – с точки зрения и онтологии, и эпистемологии, и прагматики.

Взаимопроникновение геосфер проявляется не только в пространстве, но и во времени. Может показаться, что биосфера – «моложе» и «нежнее» других геосфер. Однако согласно палеонтологическим данным биосфера – очень старая и очень влиятельная система. Именно биосфера, обладая относительно небольшой массой, радикально меняла облик планеты, формировала гидросферу, атмосферу и литосферу, перемещая вещество, создавая устойчивые потоки и круговороты веществ и энергии, выстраивала геологическую летопись. Благодаря биосфере в гидросфере возникли русла рек, болота, пляжи, рифы и мангровые берега, существенно изменился состав Мирового океана. Благодаря биосфере в воздухе образовалось нынешнее соотношение азота и кислорода, а в литосфере формировались седиментосфера и педосфера.

Парадокс в том, что «нежная» биосфера не только влиятельнее, но и стабильнее прочих геосфер. Мы теперь хорошо знаем, что нестабильны даже конти-

ненты, что осушаются моря, вырастают и разрушаются горы, дрейфуют литосферные плиты. Однако в биосфере остается неизменным системный каркас: структура белков и нуклеиновых кислот, закономерности обмена веществ, общее строение клетки, системы организма, базовая структура экосистем и т. д. Миллиарды лет сохраняют стабильность некоторые таксоны микроорганизмов. Конечно, жизнь отдельной цианобактерии неизмеримо короче существования континента. Однако она продолжает «бессмертную» клеточную линию, которая длится миллиарды лет. Получается, что бактерия старше континента.

Если же заглянуть глубже в этот системный каркас биосферы, окажется, что всюду его формирует вода, то есть субстанция гидросферы. Без воды невозможна работа молекулярно-биологических механизмов и активность клеток, обмен веществ организмов и функционирование любых экосистем. Там, где есть жизнь, обязательно есть и молекулы воды. Но можно сказать и наоборот: где есть вода, присутствуют какие-то формы жизни, или биогенное вещество. В биосферу встроены даже объекты «безжизненной» криосферы: снега и льды оказывают мощное влияние на биоту, содержат споры, пыльцевые зерна и прочие зачатки жизни. Исследования показали, что тающие ледники высвобождают сотни тысяч тонн микроорганизмов порядка тысячи видов: археи, бактерии, водоросли, микобиота. Жизнь есть даже там, где вода дистиллирована и стерилизована – потому что рядом присутствуют люди, осуществляющие эту дистилляцию.

Таким образом, биосфера и гидросфера переплетены как единая надсистема. А в эпоху антропоцена в нее активно встраивается и ноосфера. Это молодая, но мощная геосфера. Она способна изменять прочие системы посредством информационного фактора: изучая, описывая, картируя. Девственные леса и горы, моря и океаны уже поглощены ноосферой, потому что вписаны в кадастры, карты, ГИС, справочники, системы глобального позиционирования и мониторинга, пронизаны радиоволнами, пройдены исследователями. А описание – это первый шаг к освоению.

Ноосфера в принципе не ограничена в пространстве, потому что в процессе описания и репрезентации стремится вобрать в себя все мироздание, включая дальний космос и микромир частиц. Потоки информации и энергии в ноосфере чем-то похожи на явления в гидросфере, а объекты – на живые организмы (для них даже придумали термин «инфорг»). Однако ноосфера – это принципиально иная система. Геосферы похожи – и не похожи, переплетены – но различаются в общем и в частности. Таково проявление гиперсложности. А поскольку вода присутствует и главенствует в нашем мире повсюду, можно поставить ее на первое место – и рассуждать о гиперсложной системе «гидросфера–биосфера–ноосфера». Такой подход помогает нам избегать неопределенности, профанных и панических суждений, вырабатывать более взвешенные и зрелые концепции и нацеливать свою деятельность на гармонизацию сосуществования трех геосфер – и порождаемых ими стихийных явлений.

Литература

Список русскоязычной литературы

1. Аристотель. Метеорология. Л.: Гидрометиздат; 1983.
2. Башкин ВН. Биогеохимия: Учебное пособие. М.: Научный мир; 2004.
3. Вернадский ВИ. Биосфера. Л.: НТО ВСНХ; 1926.
4. Вернадский ВИ. Биосфера (Избранные труды по биогеохимии). М.: Мысль; 1967.
5. Вернадский ВИ. Начало и вечность жизни. Петроград: Время; 1922.
6. Вернадский ВИ. Очерки геохимии. М.: Наука; 1983.
7. Вернадский ВИ. Несколько слов о ноосфере. Успехи современной биологии. 1944; 8(2):113-20.
8. Вернадский ВИ. Философские мысли натуралиста М.: Наука; 1988.
9. Виноградов МЕ, Шушкина ЭА. Функционирование планктонных сообществ эпипелагиали океана. М.: Наука; 1987.
10. Бебих ИГ, Жидовинов СН, Матвеева ГИ, Яншина ФТ (составители). Владимир Иванович Вернадский. Материалы к биобиблиографии ученых. М.; 1992.
11. Камнев АН, Богатырев ЛГ, Стуколова ИВ, Яковлев АС, Рыбальский НГ. Мониторинг и контроль состояния окружающей среды: вчера, сегодня, завтра. Использование и охрана природных ресурсов в России. 2021;(3):79-87.
12. Клиге РК, Данилов ИД, Конищев ВН. История гидросферы. М.: Научный мир; 1998.
13. Медоуз ДХ, Медоуз ДЛ, Рэндерс Й, Беренс ВВ. Пределы роста. М.: Изд-во МГУ; 1991.
14. Моисеев НН. Человек и ноосфера. М.: Молодая гвардия; 1990.
15. Морен Э. О сложности. Ин-т философии РАН; 2019.
16. Всемирная комиссия по вопросам окружающей среды и развития (WCED). Наше общее буду-

- щее. Развитие и международное экономическое сотрудничество: проблемы окружающей среды. Доклад WCED. Генассамблея ООН. Сессия 42, п. 83. 4 авг. 1987. A/42/427 п. 59. <https://www.un.org/ru/ga/pdf/brundtland.pdf>.
17. Реймерс НФ. Экология (теории, законы, правила, принципы и гипотезы). М.: Россия Молодая; 1994.
 18. Савенко ВС. Развитие и современное состояние представлений о биосфере. Вестник МГУ Сер 4 Геология. 2003;(1):3-24.
- Общий список литературы/References**
1. Aristotel. Meteorologica. Leningrad: Gidrometizdat; 1983. (In Russ.)
 2. Bashkin VN. Biogeokhimiya Uchebnoye Posobiye. Moscow: Nauchnyi Mir; 2004. (In Russ.)
 3. Vernadsky VI. Biosfera. Leningrad: NTO VSNKh; 1926. (In Russ.)
 4. Vernadsky VI. Biosfera (Izbrannye Trudy po Biogeokhimi). Moscow: Mysl; 1967. (In Russ.)
 5. Vernadsky VI. Nachalo i Vechnost Zhizni. Petrograd: Vremia; 1922. (In Russ.)
 6. Vernadsky VI. Ocherki Geokhimi. Moscow: Nauka; 1983. (In Russ.)
 7. Vernadsky VI. Neskol'ko slov o noosfere. Uspekhi Sovremennoy Biologii. 1944;18(2):113-20. (In Russ.)
 8. Vernadsky VI. Filosofskiye Mysli Naturalista. Moscow: Nauka; 1988. (In Russ.)
 9. Vinogradov MYe, Shushkina EA. Funktsionirovaniye Planktonnykh Soobshchestv Epipelagiali Okeana. Moscow: Nauka; 1987. (In Russ.)
 10. Bebikh IG, Zhidovinov SN, Matyeva GI, Yanshina FT, compilers. Vladimir Ivanovich Vernadskii (Materialy k Bibliografii Uchenykh). Moscow; 1992. (In Russ.)
 11. Kamnev AN, Bogatyrev LG, Stukolova IV, Yakovlev AS, Rybalskiy NG. [Monitoring and control of environmental conditions: yesterday, today, and tomorrow]. Ispolzovaniye i Okhrana Prirodnikh Resursov v Rossii. 2021;(3):79-87. (In Russ.)
 12. Klige RK, Danilov ID, Konishchev VN. Istoriya Gidrosfery. Moscow: Nauchnyi Mir; 1998. (In Russ.)
 13. Meadows DH, Meadows DL, Randers J, Behrens W. Predely Rosta [Limits to Growth]. Moscow: Izdatelstvo MGU; 1991. (In Russ., translated from Eng.)
 14. Moiseyev NN. Chelovek i Noosfera. Moscow: Molodaya Gvardiya; 1990. (In Russ.)
 15. Morin E. O Slozhnostnosti [On Complexity]. Moscow: Institut Filosofii RAN; 2019. (In Russ., translated from French)
 16. World Commission on Environment and Development. Our Common Future. URL: <https://sustainabledevelopment.un.org/content/documents/5987our-common-future.pdf>
 17. Reimers NF. Ekologiya (Teorii, Zakony, Pravila, Printsipy i Gipotezy). Moscow: Rossiya Molodaya; 1994. (In Russ.)
 18. Savenko VS. [Development and current state of concepts of the biosphere]. Vestnik MGU Ser Geologiya. 2003;(1):13-24. (In Russ.)
 19. Allen J. Me and the Biospheres: A Memoir by the Inventor of Biosphere 2. Synergetic Press; 2009.
 20. Bar-On YM, Phillips R, Milo R. The biomass distribution on Earth. Proc Natl Acad Sci USA. 2018;115(25):6506-11.
 21. Biermann F. 'Earth system governance' as a crosscutting theme of global change research. Glob Environ Change. 2007;17:326-37.
 22. Biermann F. Earth System Governance: World Politics in the Anthropocene. Cambridge MA: MIT Press; 2014.
 23. Cole LC. The Ecosphere. Sci Am. 1958;4:83-92.
 24. Jacobson M, Charlson RJ, Rodhe H, Orians G. Earth System Science, From Biogeochemical Cycles to Global Changes. London: Elsevier-Academic Press; 2000.
 25. Le Roy É. L'Exigence Idéaliste et le Fait de l'Évolution. Paris: Boivin & Cie; 1927.
 26. Pestel E. Beyond the Limits to Growth. A Report to the Club of Rome. Universe Books, 1989.
 27. Suess E. Die Entstehung Der Alpen. Wien: Wilhelm Braumüller, 1875. URL: https://opac.geologie.ac.at/ais312/dokumente/7574,%2080_Suess_Entstehung_Alpen.pdf.
 28. Teilhard de Chardin, P. L'Hominisation (in «La Vision du Passé»). Paris; 1958.
 29. Vernadsky W. La biosphère. Paris: Librairie Félix Alcan, 1929. URL: https://fr.wikisource.org/wiki/Livre:Vernadsky_-_La_Biosphère,_1929.djvu.
 30. Vernadsky W. La Géochimie. Paris: Librairie Félix Alcan, 1924. URL: <https://gallica.bnf.fr/ark:/12148/bpt6k9819468s/f12.item>.
 31. International Union for Conservation of Nature and Natural Resources. World Conservation Strategy: Living Resource Conservation for Sustainable Development. 1980. <http://www.a21italy.it/medias/31C2D26FD81B0D40.pdf>.

ОЦЕНКА РИСКА БИОАККУМУЛЯЦИИ МИКРОПЛАСТИКА И НАНОЧАСТИЦ ТЯЖЕЛЫХ МЕТАЛЛОВ ДЛЯ ПРЕСНОВОДНЫХ ОДНОКЛЕТОЧНЫХ *PARAMECIUM CAUDATUM* И *TETRAHYMENA THERMOPHILA*

О.В. Карпухина^{1, 3*}, А.А. Снег², И.Г. Калинина³

¹ Биологический факультет и ² Факультет почвоведения МГУ имени М.В. Ломоносова и ³ Федеральный исследовательский центр химической физики им. Н.Н. Семенова РАН, Москва, Россия

* Эл. почта: karpukhina.msu@yandex.ru

Статья поступила в редакцию 07.03.2024; принята к печати 04.05.2024

Масштабное использование микропластиков и наноматериалов, приводящее к загрязнению окружающей среды, вызывает серьезную обеспокоенность. Исследования показали, что микропластик модулирует токсичность тяжелых металлов. Нами изучено сочетанное влияние микрополиэтилена (порошок 300 мкм) и наночастиц оксидов тяжелых металлов на жизнедеятельность пресноводных одноклеточных *Paramecium caudatum* и *Tetrahymena thermophila*. Полученные данные свидетельствуют о том, что токсичность наночастиц оксидов меди (20–60 нм), цинка (40–60 нм) и молибдена (5–20 нм) увеличивается, когда они воздействуют на организм в сочетании с микрополиэтиленом.

Ключевые слова: микропластик, наночастицы, биоаккумуляция, эукариоты, пресноводные инфузории.

ASSESSING THE RISK OF BIOACCUMULATION OF MICRO-PLASTICS AND HEAVY METAL NANOPARTICLES FOR FRESH-WATER UNICELLULAR ORGANISMS *PARAMECIUM CAUDATUM* И *TETRAHYMENA THERMOPHILA*

O.V. Karpukhina^{1, 3*}, A.A. Sneg², I.G. Kalinina³

¹ Biological Faculty and ² Soil Science Faculty, M.V. Lomonosov Moscow State University and ³ N.N. Semenov Research Center of Chemical Physics, Moscow, Russia

* Email: karpukhina.msu@yandex.ru

Large-scale use of micro-plastics and nanomaterial is prone with environmental pollution and therefore raises serious concerns. Research has shown that micro-plastics modulate the toxicity of heavy metals. We have studied the combined effects of micro-polyethylene (300 μm powder) and of nanoparticles of heavy metal oxides on the conditions of freshwater unicellular organisms *Paramecium caudatum* and *Tetrahymena thermophila*. The results suggest that the toxicity of the nanoparticles of oxides of copper (20–60 nm), zinc (40–60 nm) and molybdenum (5–20 nm) increase when they interact with micro-polyethylene.

Keywords: micro-plastics, nanoparticles, bioaccumulation, eukaryotes, fresh-water infusorians.

Введение

За последнее десятилетие в значительном числе исследований проанализировано воздействие микро- и наноразмерных материалов на наземные и водные системы, а также механизмы их токсичности для человека, животных и растительных организмов. Однако существуют вопросы, которые требуют дальнейшего внимания. Загрязнение пластическими полимерами стало в настоящее время глобально важной экологической проблемой в мире [3, 8, 12, 13, 15, 24, 25]. Полиэтилен, полистирол, поливинилхлорид и поли-

метилметакрилат используются в различных промышленных производствах и в быту. Частицы пластика <5 мм определяются как микропластик (МП), в окружающей среде размер частиц МП колеблется от нескольких микрон до нескольких миллиметров, появляются даже наноразмерные частицы [12, 19, 25].

Первичный пластик микроразмера – это обычно промышленное сырье, которое используется, например, в изготовлении средств медицинского назначения и косметических препаратов; большие количества пластиковых микрошариков применяются в различ-

ных производствах для увеличения трения и очищающего эффекта. После применения первичный МП в больших количествах поступает через канализацию в водную среду.

Вторичный МП в основном образуется в результате крупномасштабного механического дробления пластических полимеров, например, при износе пластмассовых конструкций, пластиковых труб, шин или при биологическом разложении пластика [19, 25].

Предполагается, что в первую очередь МП первичный и выделяющийся из материалов, контактирующих с водой или почвой, оказывает воздействие на пресноводные организмы. *Paramecium caudatum* и *Tetrahymena thermophila* – свободноживущие относительно крупные (до 300 мкм) одноклеточные организмы широко распространены в прудах, реках и озёрах. Эти инфузории находятся на первом уровне водной пищевой цепи и, следовательно, обладают способностью переносить загрязняющие вещества, такие как тяжелые металлы, на более высокие трофические уровни.

Исследование в данной работе направлено на расширение знаний о роли МП как потенциального токсичного агента, попадающего в пресноводную пищевую цепь. В естественной среде обитания организмы обычно подвергаются одновременному воздействию нескольких загрязнителей окружающей среды. Биологические эффекты, возникающие в результате суммы токсических взаимодействий, могут значительно отличаться от эффектов, вызванных воздействием каждого загрязняющего вещества в отдельности. Опасность МП заключается как в прямом воздействии на биологические системы, так и в переносе других загрязняющих окружающую среду токсикантов [7, 16, 24]. МП благодаря своим уникальным характеристикам, таким как небольшой размер, пористость, высокое соотношение поверхности и объема и высокая гидрофобность, легко адсорбирует тяжелые металлы [21, 30]; например, полиэтиленовые МП и хлорированные полиэтиленовые МП могут адсорбировать на своей поверхности медь (Cu^{2+}), кадмий (Cd^{2+}) и свинец (Pb^{2+}) [4, 24, 31]. Взаимодействие между МП и тяжелыми металлами может изменить поведение ионов металлов в окружающей среде, их биодоступность и потенциальную токсичность, что сопряжено с существенными экологическими рисками.

В последние годы в связи с развитием нанотехнологий в мире возросло использование наночастиц (НЧ) металлов и металлосодержащих соединений [27], которые попадают в окружающую среду всевозможными путями. Такие обстоятельства, как сброс городских канализационных вод, накопление мусорных отходов, городские промышленные и сельскохозяйственные сточные воды, являются причинами проникновения НЧ металлов в водные объекты [20].

Присутствие НЧ тяжелых металлов в окружающей среде может оказать потенциально негативное воздействие на жизнедеятельность наземных, почвенных и водных организмов. Физические и химические свойства НЧ выступают в качестве ключевых факторов, влияющих на проникновение, транслокацию и накопление НЧ в клетках организма.

Основой токсичности НЧ тяжелых металлов считается индукция окислительного стресса [17, 22, 27]. Этот процесс возникает при дисбалансе между образованием свободных радикалов азота и кислорода и уровнем антиоксидантной защиты, как ферментативной, так и не ферментативной [11].

Проведено множество экспериментов с целью исследования сложных физических и химических механизмов взаимодействия между МП и тяжелыми металлами [18, 23], всесторонне изучались такие факторы, как структурная конфигурация, реакционная способность, pH, скорость адсорбции тяжелых металлов на микропластике в водной среде [23], но информация о совместном влиянии МП и НЧ металлов на биологические системы остается недостаточной. Адсорбция НЧ тяжелых металлов на поверхности МП может приводить к появлению неожиданных токсических эффектов и при попадании внутрь организма ощутимо влиять на функции клеток, поэтому в представленном исследовании мы оценивали двигательную активность и функциональные особенности поведения пресноводных одноклеточных организмов *Paramecium caudatum* и *Tetrahymena thermophila* в условиях раздельного и сочетанного присутствия полиэтиленового микропорошка и НЧ оксидов меди CuO (20–60 нм), цинка ZnO (40–60 нм) и молибдена MoO_3 (5–20 нм) в среде культивирования.

Материалы и методы

В опытах использован полиэтиленовый порошок 300 мкм ЛПЭНП (ОСЧ 99,9%; производство Казаньоргсинтез, Россия), поскольку полиэтилен – наиболее распространенный в мировом производстве полимер и один из основных компонентов МП, встречающегося в пресноводных экосистемах [1, 12]. Наночастицы были получены в ОИВТ РАН методом лазерной абляции металлических мишеней, помещенных в различные жидкости [1]. Для опытов в ультразвуковом диспергаторе ULTRA-TURRAX® Tube Drive нами готовилась суспензия металлосодержащих наночастиц на основе физиологического раствора и дистиллированной воды (pH = 7).

Опыты были проведены на инфузориях *Paramecium caudatum* и *Tetrahymena thermophila* – хорошо изученных моделях-биоиндикаторах для исследований воздействия факторов среды [2, 14, 26, 32]. Преимущество экспериментов с этими микроорганизмами заключается в их коротком жизненном цикле, про-

стоте и экономичности лабораторных манипуляций с клетками.

Клетки ($n = 10-12$) собирали вручную из маточной культуры (стационарная фаза роста) и инокулировали в 96-луночные культуральные планшеты с добавлением либо 50 мкл МП, либо 50 мкл НЧ оксида металла, либо смеси МП и НЧ оксида металла. *P. caudatum* и *T. thermophila* инокулировали до 24 ч при температуре 22 ± 2 °С без доступа к пище. В контрольный момент времени подсчитывали жизнеспособные и нежизнеспособные клетки с применением светового микроскопа и цифровой камеры Levenhuk С310, 3.1 Мрixel; погибшими считали те клетки, которые были неподвижны и не сохранили типичную форму.

Выживаемость (N , %) рассчитывали по формуле:

$$N = N_2/N_1 \times 100,$$

где N_2 – среднее число клеток в контрольный момент времени эксперимента и N_1 – среднее число клеток в начале эксперимента.

Репродуктивную способность *P. caudatum* исследовали, помещая одну клетку инфузории в лунки культурального планшета (использовали 24-луночные планшеты) и фиксируя динамику роста (численность потомства) в течении 96 ч. В лунки добавляли соответствующие объемы МП, наночастиц и питательной среды (включая пищу – стерильную взвесь дрожжей *Saccharomyces cerevisiae*). Влияние исследуемых частиц на воспроизводство потомства оценивали как снижение скорости бинарного деления по сравнению с контрольными клетками. Контрольные эксперименты проводили только с использованием чистых питательных сред.

Антиоксидантную ферментативную активность в клетках *P. caudatum* и *T. thermophila* анализировали с использованием общепринятых методик биохимического анализа. Клетки инокулировали в 96-луночный планшет (~700 клеток/лунка) и подвергали воздействию сред с МП, НЧ оксидов металлов и их смеси. После 24-часового воздействия клетки центрифугировали при 800 g в течение 15 минут, а осадок клеток перед обработкой ультразвуком при 4 °С суспензировали в 5 мл предварительно охлажденного физраствора, забуференного фосфатами (PBS); далее лизаты клеток центрифугировали при 13 000 g в течение 20 мин при 4 °С, а затем собирали надосадочную жидкость (1 мл) для анализа активности антиоксидантных ферментов: супероксиддисмутазы (СОД) и каталазы (КАТ). Активность СОД измеряли в соответствии с протоколом Бочампа и Фридовича [5]. Активность КАТ в клетках анализировали с помощью спектрофотометрического анализа (UV-3600, Shimadzu) методом прямого измерения распада H_2O_2 при длине волны 240 нм, как описано Бирсом и Сайзером [6].

Для статистического анализа обрабатывались результаты трех независимых опытных повторов; для

оценки значимости различий между вариантами опытов применяли t -критерий Стьюдента (Statistica 12.6).

Результаты

Присутствие полиэтиленового порошка в среде инокубирования привело к снижению скорости движений у исследуемых нами видов инфузорий. Численность жизнеспособных клеток *P. caudatum* и *T. thermophila* начала снижаться через 2 ч от начала опыта (рис. 1).

НЧ оксидов тяжелых металлов в опытных концентрациях также оказали значительное негативное влияние на клетки *P. caudatum* и *T. thermophila*: сократилась подвижность ресничек, отмечались морфологические изменения тела, наблюдался лизис и разрушение мембран клеток. Коллоидный раствор НЧ оксида цинка (3,9 мг/л) был токсичен для инфузорий в большей степени, чем суспензии НЧ оксида меди (122 мг/л) или молибдена (131 мг/л). Токсическое действие НЧ оксида меди не зависело от продолжительности воздействия, тогда как негативное влияние наночастиц соединений цинка и молибдена уменьшилось после 8 ч инокубирования, что, вероятно, связано с адаптацией клеток к новым условиям среды (рис. 2).

Одновременное присутствие в среде культивирования МП и НЧ оксидов тяжелых металлов значительно уменьшило выживаемость клеток инфузорий при сравнении с контрольной группой и наличием каждого токсиканта в отдельности.

Повышение супероксиддисмутазной (СОД) и каталазной (КАТ) активностей является индикатором окислительного стресса в клетках. Результаты биохимического анализа продемонстрировали общее увеличение активности двух антиоксидантных ферментов, которое коррелировало с действием НЧ оксидов металлов. Значимое увеличение СОД в сравнении с контролем наблюдалось, когда клетки *P. caudatum* подвергались воздействию НЧ оксида цинка либо НЧ оксида меди (рис. 3).

При наличии в среде одного только полиэтиленового порошка активность СОД в клетках инфузорий *Paramecium caudatum* оказалась меньше, нежели в случае одновременного сочетанного присутствия в культуральной среде МП и каких-либо из исследуемых нами металлосодержащих НЧ (рис. 3).

Значимое усиление активности антиоксидантного фермента КАТ наблюдалось нами только у инфузорий, подвергшихся воздействию НЧ оксида цинка. Повышение уровня этого фермента в клетках после воздействия НЧ оксида меди и НЧ оксида молибдена было незначительным по сравнению с интактными клетками (рис. 4). Между тем, нами установлено, что активность КАТ повышалась в клетках в случае инокубирования их в среде, содержащей смесь МП и НЧ оксида меди либо смесь МП и НЧ оксида молибдена, и показатели КАТ для этих клеток были выше, чем

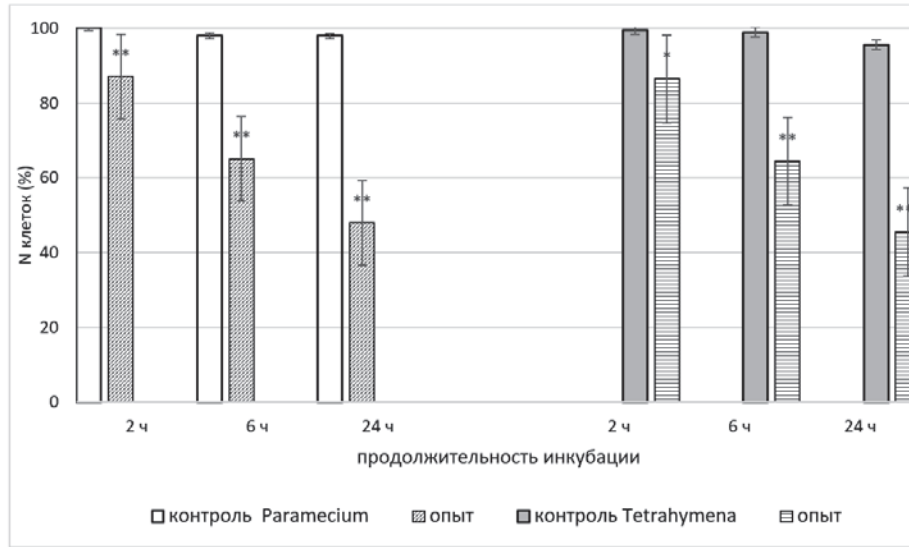


Рис. 1. Выживаемость *N* (%) клеток *P. caudatum* и *T. thermophila* в среде с 50 мкл полиэтиленового порошка, инкубация 24 ч. Представлены средние по трем независимым экспериментам; * $p < 0,5$; ** $p < 0,01$ для различий между средними значениями, указанными линией

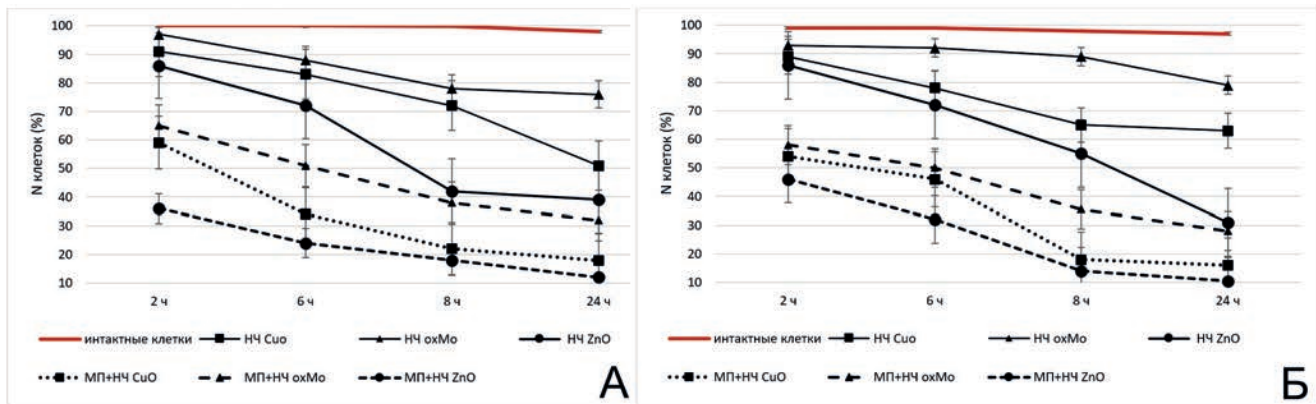


Рис. 2. Выживаемость *N* (%) клеток *P. caudatum* (А) и *T. thermophila* (Б) при 24-часовом воздействии токсикантов

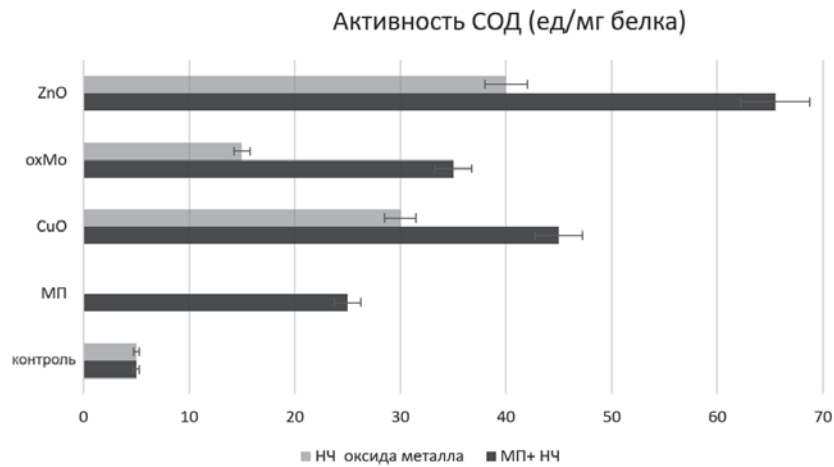


Рис. 3. Активность СОД в клетках *P. caudatum* в контроле и при наличии МП и металлосодержащих НЧ в среде

в случае присутствия в среде культивирования только одного полиэтиленового порошка (рис. 4). Аналогичные данные были получены в результате биохимического анализа лизата клеток *T. thermophila*.

Дополнительно установлено, что полиэтиленовый МП ингибирует бесполое размножение (деление) у *Paramecium caudatum* (рис. 5). Сочетанное влияние МП и НЧ оксида цинка подавляло у инфузорий деле-

ние настолько сильно, что число дочерних клеток в каждой лунке планшета к третьим суткам эксперимента оказалось почти равным нулю.

Данные о негативном сочетанном воздействии полиэтиленового порошка и металлосодержащих наночастиц на репродуктивную функцию *P. caudatum* получены также и в опытах с частицами оксида меди и оксида молибдена.

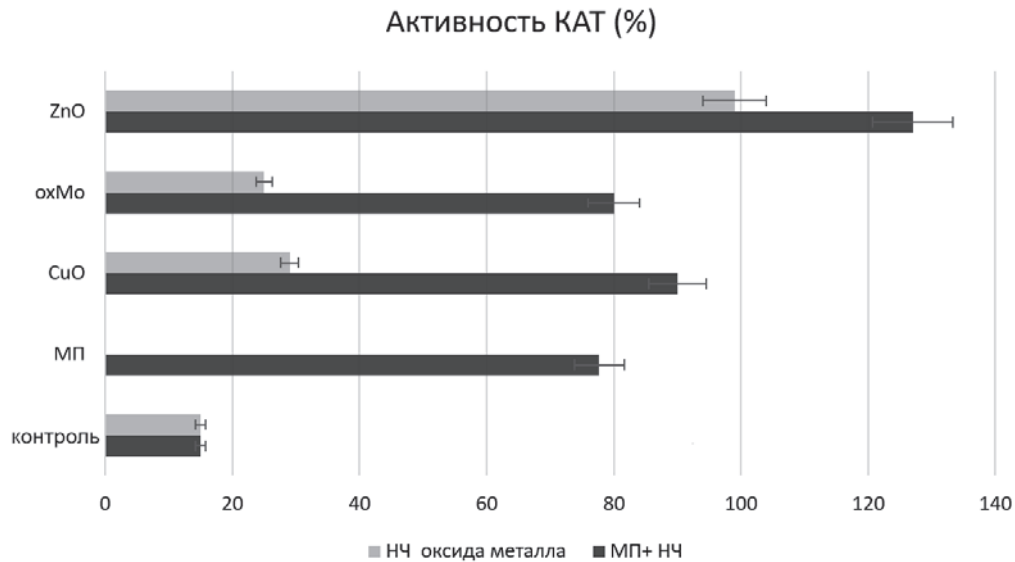


Рис. 4. Активность каталазы в клетках *P. caudatum* в контроле и при наличии МП и металлосодержащих НЧ в среде

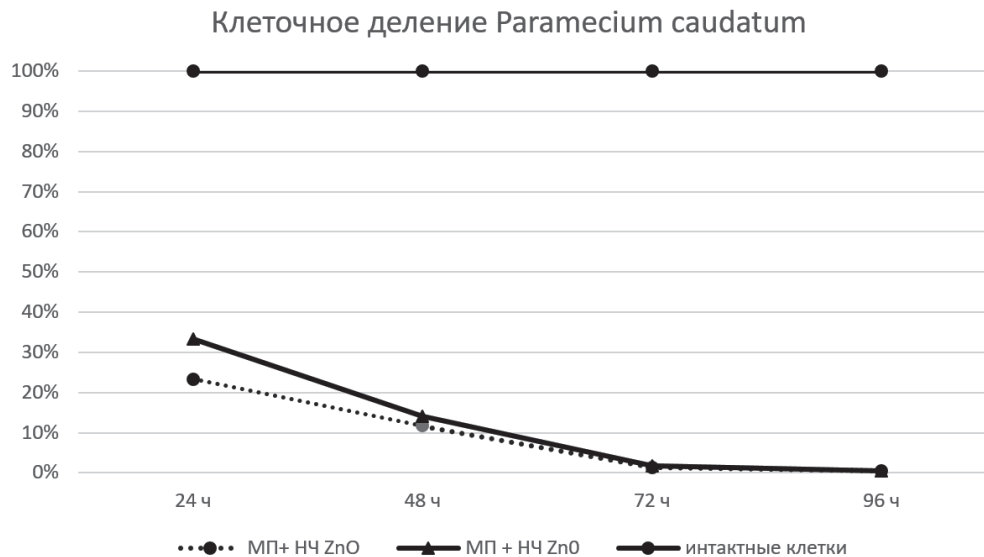


Рис. 5. Число клеток *P. caudatum* в среде с полиэтиленовым микропорошком (300 мкм) и НЧ оксида ZnO (~60 нм) относительно числа интактных клеток в контроле (%) при различных сроках инкубации в условиях бесполого размножения

Обсуждение результатов

В наших опытах после воздействия полиэтиленового порошка, либо металлосодержащих НЧ, либо их смеси наблюдались изменения в локомоции *P. caudatum* и *T. thermophila*. Движение инфузорий становилось аномальным: отмечались выраженные однонаправленные круговые траектории, сопровождающиеся заметным снижением скорости с нарушением ритма биения ресничек. В результате сочетанного воздействия МП и НЧ оксидов металлов было зарегистрировано «слипание» ресничек и нарушение целостности мембранного аппарата клеток. Следовательно, физическое повреждение от микрочастиц могло стать основной причиной нарушения двигательной активности *P. caudatum* и *T. thermophila*.

НЧ легко проникают через клеточную мембрану, далее попадают в цитоплазму и внутрь клеточных органелл [29]. Известно, что НЧ малого размера (менее 10 нм) могут проходить через клеточные мембраны путем диффузии, тогда как НЧ большего размера проникают в клетки с помощью других механизмов транспорта, таких как фагоцитоз, микропиноцитоз и прочее [29, 33]. Размер НЧ обеспечивает прохождение мембран для взаимодействия с такими органеллами, как митохондрии, лизосомы и ядро, что в конечном итоге приводит к повреждению клеток [9–10, 29].

Мы получили данные, что при инкубировании клеток в среде, содержащей смесь полиэтиленового порошка и НЧ оксида металла, происходили изменения мембранного аппарата и заметная реорганизация структур цитоскелета *Paramecium caudatum* и *Tetrahymena thermophila*, которые становились причиной гибели этих организмов (не показано).

Морфологические и функциональные нарушения у двух видов инфузорий под влиянием НЧ оксидов металлов могут быть связаны с развитием окислительного стресса, что соответствует показанному нами увеличению активности антиоксидантных ферментов СОД и КАТ более чем на 20%, указывающему на запуск каскада окислительных процессов в клетках *Paramecium caudatum* и *Tetrahymena thermophila*. Совместное действие СОД и КАТ обеспечивает разложение перекиси водорода, таким образом уменьшая повреждение клеток [28].

Большая удельная поверхность НЧ оксидов тяжелых металлов увеличивает их каталитические и адсорбционные свойства и химическую реакционную способность. Дополнительно ионы металлов Cu, Zn и Mo сами по себе могут обладать способностью катализировать активные формы кислорода (АФК), такие как синглетный кислород, супероксид ($O_2^{\bullet-}$), гидроксил (HO^{\bullet}), гидропероксил (HO_2^{\bullet}), перекись водорода

(H_2O_2) [22]. Генерация реактивных радикалов возможна как за счет взаимодействия металлосодержащих НЧ или же высвободившихся из наноконтекста ионов металла с внешней мембраной инфузорий (каскадный механизм перекисного окисления липидов), так и внутри клеток инфузорий при взаимодействии НЧ с эндоплазматической сетью и митохондриями [9, 28].

Результаты нашего эксперимента подтверждают, что МП является окислительным стрессором и в сочетании с металлосодержащими НЧ приводит к изменению окислительного статуса инфузорий в пользу образования агрессивных свободных радикалов.

Сочетанное действие полиэтиленового пластика и НЧ оксида металла оказали резко негативное влияние на репродуктивные функции инфузорий. Обычно бесполой процесс размножения у *Paramecium caudatum* происходит при благоприятных условиях – температуре 20–25 °С и рН 6,6–7,6; в этом случае одна особь может делиться два раза в сутки [2]. Результаты проведенных нами опытов показали, что одновременное наличие в среде культивирования микрочастиц пластика и металлосодержащих НЧ полностью ингибирует процесс деления у инфузорий данного вида.

Заключение

Наше исследование демонстрирует, что простейшие пресноводные организмы *P. caudatum* и *T. thermophila* уязвимы к сочетанному воздействию МП и НЧ оксидов таких металлов, как медь, цинк и молибден, сильнее, чем при действии этих веществ по отдельности. Микропластик и наночастицы металлов являются двумя важными источниками загрязнения водных экосистем, и взаимодействие этих двух токсикантов может вызвать опасные последствия для окружающей среды и живых организмов. Адсорбируя наночастицы металлов, микропластики выступают переносчиками таких загрязнителей в водной среде, и кроме того, воздействуя комплексно с металлосодержащими частицами, способны в высшей степени отрицательно изменить жизненные функции водных организмов. Полученные нами данные подтверждают необходимость дополнительных исследований для более точного понимания негативных последствий присутствия микропластика в водной среде с экологической и токсикологической точек зрения; для оценки рисков синергетического воздействия наноразмерных материалов на живые организмы.

Исследование выполнено в рамках научного проекта государственного задания МГУ имени М.В. Ломоносова (тема «Нейробиологические основы поведения животных» № 121032500080-8).

Литература

Список русскоязычной литературы

1. Бородина ТИ, Вальяно ГЕ, Карпухин ВТ, Маликов ММ, Казарян МА. Особенности строения и общность морфологии наноструктур оксидов меди, цинка, циркония, молибдена, вольфрама и ванадия, синтезированных методом лазерной абляции в воде. Краткие сообщения по физике Физического института им. П.Н. Лебедева Российской Академии наук. 2020;47(7):3-10.
2. Карпухина ОВ, Гумаргалиева КЗ, Иноземцев АН, Заиков ГЕ, Абзалдинов ХС. Особенности кинетики роста культуры *Paramecium caudatum* в модели окислительного стресса. Вестник Казанского технологического университета. 2015;18(10):9-11.
3. Сперанская О, Понизова О, Цитцер О, Гурский Я. Пластик и пластиковые отходы в России: ситуация, проблемы и рекомендации. Международная Сеть по Ликвидации Загрязнителей (International Pollutants Elimination Network). М.: ЭКО-Согласие; 2021.

Общий список литературы/References

1. Borodina TI, Valyano GE, Karpukhin VT, Malikov MM, Kazaryan MA. [Structural features and common morphology of nanostructures of copper, zinc, zirconium, molybdenum, tungsten and vanadium oxides synthesized by laser ablation in water]. Kratkiye soobshcheniya po fizike Fizicheskogo instituta im. P.N. Lebedeva Rossiyskoy Akademii Nauk. 2020;47(7):3-10. (In Russ.)
2. Karpukhina OV, Gumargaliyeva KZ, Inozemtsev AN, Zaikov GE, Abzal'dinov KHS. Osobennosti kinetiki rosta kul'tury *Paramecium caudatum* v modeli okislitel'nogo stressa. Vestnik Kazanskogo Tekhnologicheskogo Universiteta. 2015;18(10):9-11. (In Russ.)
3. YA. Plastik i Plastikovye Otkhody v Rossii: Situatsiya, Problemy i Rekomendatsii. Mezhdunarodnaya Set' po Likvidatsii Zagryazniteley (International Pollutants Elimination Network). М.: ЕКО-Согласие; 2021. (In Russ.)
4. Metal adsorption by microplastics in aquatic environments under controlled conditions: exposure time, pH and salinity. Int J Environ Anal Chem. 2020;102(5):1-8 <https://doi.org/10.1080/03067319.2020.1733546>.
5. Beauchamp C, Fridovich I. Superoxide dismutase: Improved assays and an assay applicable to acrylamide gels. Anal Biochem. 1971;44:276-87.
6. Beers RF, Sizer IW. A spectrophotometric method for measuring the breakdown of hydrogen peroxide by catalase. J Biol Chem. 1952;195:133-40.
7. Bhagat J, Nishimura N, Shimada Y. Toxicological interactions of microplastics/nanoplastics and environmental contaminants: Current knowledge and future perspectives. J Hazard Materials. 2021;405:123913. <https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2020.123913>.
8. Burns EE, Boxall ABA. Microplastics in the aquatic environment: Evidence for or against adverse impacts and major knowledge gaps. Environ Toxicol Chem. 2018;37(11):2776-96.
9. Dayem A, Hossain MK, Lee SB, Kim K, Saha SK, Yang GM, Choi HY, Cho SG. The role of reactive oxygen species (ROS) in the biological activities of metallic nanoparticles. Int J Mol Sci. 2017;18(1):120. <https://doi.org/10.3390/ijms18010120>.
10. Donahue ND, Acar H, Wilhelm S. Concepts of nanoparticle cellular uptake, intracellular trafficking, and kinetics in nanomedicine. Advanced Drug Delivery Rev. 2019;143:68-96.
11. Halliwell B, Gutteridge JMC. Free Radicals in Biology and Medicine. 5th Edition. New York: Oxford University Press; 2015.
12. Henderson L, Green C. Making sense of microplastics? Public understandings of plastic pollution. Marine Pollut Bulln. 2020;152:110908-23.
13. Huang D, Tao J, Cheng M, Deng R, Chen S, Yin L, Li R. Microplastics and nanoplastics in the environment: Macroscopic transport and effects on creatures. J Hazard Mater. 2021;5(407):124399. <https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2020.124399>.
14. Karpukhina OV, Gumargaliyeva KZ, Inozemtsev AN. The effect of antioxidant compounds on oxidative stress in unicellular aquatic organisms. In: Gennady E. Zaikov GE, Haghi AK, Klodzinska E, eds. Materials Science and Engineering: Physicochemical Concepts, Properties, and Treatments. Toronto: Apple Academic Press & CRC Press; 2016. p. 323-9.
15. Koelmans AA, Redondo-Hasselerharm PE, Nor NHM, Ruijter VN de, Mintenig SM, Kooi M. Risk assessment of microplastic particles. Nat Rev Materials. 2022;7:138-52.
16. Kumar R, Ivy N, Bhattacharya S, Dey A, Sharma P. Coupled effects of microplastics and heavy metals on plants: Uptake, bioaccumulation, and environmental health perspectives. Sci Total Environ. 2022;836:155619.

17. Li N, Xia T, Nel AE. The role of oxidative stress in ambient particulate matter-induced lung diseases and its implications in the toxicity of engineered nanoparticles. *Free Rad Biol. Med.* 2008;44:1689-99. <https://doi.org/10.1016/j.freeradbiomed.2008.01.028>.
18. Liu S, Shi J, Wang J, Dai Y, Li H, Li J, Liu X, Chen X, Wang Z, Zhang P. Interactions between microplastics and yeavy metals in aquatic environments: A review. *Front Microbiol.* 2021;12:652520. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2021.652520>.
19. Lusher A, Hollman P, Mendoza-Hill J. Microplastics in Fisheries and Aquaculture: Status of Knowledge on Their Occurrence and Implications for Aquatic Organisms and Food Safety. FAO; 2017.
20. Malakar A, Kanel SR, Ray C, Snow DD, Nadagouda MN. Nanomaterials in the environment, human exposure pathway, and health effects: A review. *Sci Total Environ.* 2021;759:143470-522. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.143470>.
21. Ming L, Yang L, Guanghui X, Yang W, Yong Y. Impacts of polyethylene microplastics on bioavailability and toxicity of metals in soil. *Sci Total Environ.* 2021;760:144037. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.144037>.
22. Nel AE, Xia T, Mädler L, Li N. Toxic potential of materials at the nanolevel. *Science.* 2006;311:622-7. <https://doi.org/10.1126/science.1114397>.
23. Oz N, Kadizade G, Yurtsever M. Investigation of heavy metal adsorption on microplastics. *App Ecol Environ Res.* 2019;17(4):7301-10.
24. Ozogul F. Nano/micro-Plastics Toxicity on Food Quality and Food Safety. Netherlands, Elsevier Science, 2023.
25. Rochman CM, Brooks C, Bikker J, Djuric N, Earn A, Bucci K, Athey S, Huntington A, McIlwraith H, Munno K, De Frond H, Kolomijeca A, Erdle L, Grbic J, Bayoumi M, Borrelle SB, Wu T, Santoro S, Werbowski LM, Zhu X, Giles RK, Hamilton BM, Thaysen C, Kaura A, Klasios N, Ead L, Kim J, Sherlock C, Ho A, Hung C. Rethinking microplastics as a diverse contaminant suite. *Environ Toxicol Chemistry.* 2019; 38(4):703-11. <https://doi.org/10.1002/etc.4371>.
26. Savinov VP, Yakunin VG, Karpukhina OV, Inozemtsev AN, Timoshenko VY, Riaby VA. Influence of low-temperature atmospheric pressure plasma on the vital functions of microorganisms. *J Phys: Conference Ser.* 2019;1348:012007.
27. Sengul AB, Asmatulu E. Toxicity of metal and metal oxide nanoparticles: a review. *Environ Chem Lett.* 2020; 18:1659-83. <https://doi.org/10.1007/s10311-020-01033-6>.
28. Somasundaram S, Abraham JS, Maurya S, Toteja R, Gupta R, Makhija S. Expression and molecular characterization of stress-responsive genes (hsp70 and Mn-sod) and evaluation of antioxidant enzymes (CAT and GPx) in heavy metal exposed freshwater ciliate, *Tetmemena* sp. *Mol Biol Rep.* 2019;46(5):4921-31. <https://doi.org/10.1007/s11033-019-04942-0>.
29. Sukhanova A, Borzova S, Sokolov S, Berestovoy M, Karaulov A, Nabiev I. Dependence of nanoparticle toxicity on their physical and chemical properties. *Nanoscale Res Lett.* 2018;13:1-21.
30. Turner A, Holmes LA. Adsorption of trace metals by microplastic pellets in fresh water. *Environ Chem.* 2015; 12:600-10. <https://doi.org/10.1071/EN14143>.
31. Turner, Holmes, Thompson RC, Fisher AS. Metals and marine microplastics: Adsorption from the environment versus addition during manufacture, exemplified with lead. *Water Res.* 2020;173:115577. <https://doi.org/10.1016/j.watres.2020.115577>.
32. Van Houten JL. Chemoresponse in microorganisms. *Annu Rev Physiol.*1992;54:639-63.
33. Zhang S, Gao H, Bao G. Physical principles of nanoparticle cellular endocytosis. *ACS Nano.* 2015;9(9):8655-71. <https://doi.org/10.1021/acsnano.5b03184>.

БИОТЕСТИРОВАНИЕ ВОДЫ ИЗ ОЗЕРА ИМАНДРА (МУРМАНСКАЯ ОБЛАСТЬ) С ПОМОЩЬЮ МУШКИ ДРОЗОФИЛЫ ЧЕРНОБРЮХОЙ (*DROSOPHILA MELANOGASTER*)

М.В. Смирнова^{1*}, Д.Б. Денисов^{2**}

¹Лаборатория медицинских и биологических технологий и ²Институт проблем промышленной экологии Севера, Кольский научный центр Российской академии наук, Апатиты, Россия

Эл. почта: *zbe3do4et@mail.ru; **d.denisow@ksc.ru

Статья поступила в редакцию 29.03.2024; принята к печати 29.04.2024

Мушки *D. melanogaster* исследованы в качестве тест-модели для биотестирования воды из природного источника. Воду с поверхности оз. Имандра (Мурманская область) в 6 пунктах отбора проб смешивали в пробирках с питательной средой в пропорциях 1:3. В пробирки помещали мух для откладки яиц с последующим удалением и наблюдением за личинками и имаго. По мере окукливания личинок замеряли высоту расположения пупариев и вычисляли соотношение полов после начала эклозии имаго. Показано, что при сравнении с контролем статистически значимые различия в высоте расположения пупариев над средой показали все пробы, отмечена гибель имаго в трех пробах и изменение соотношения полов в двух пробах. Отмечено грибковое поражение среды во всех опытных образцах.

Ключевые слова: *Drosophila melanogaster*, токсичность, пробы воды, биотестирование.

BIOLOGICAL TESTING OF WATER FROM THE LAKE IMANDRA (MURMANSK REGION) USING THE FRUIT FLY *DROSOPHILA MELANOGASTER*

M.V. Smirnova^{1*}, D.B. Denisov^{2**}

¹Laboratory of Medical and Biological Technologies and ²Institute of North Industrial Ecology Problems, Kola Science Centre of the Russian Academy of Sciences, Apatity, Russia

Email: *zbe3do4et@mail.ru; **d.denisow@ksc.ru

Fruit flies *D. melanogaster* were studied as a test model for biological testing of water from natural sources. Samples of surface water of the lake Imandra (Murmansk Region) were obtained at six sites and mixed with feeding medium for flies in test tubes at a 1:3 ratio. Flies were placed into the tubes for egg laying and then removed. The development of larvae up to imago was observed. Upon pupation, the height of puparia placement was measured. After eclosion, the ratios of males and females were determined. Statistically significant changes from control in the heights of puparia position above medium were found in all samples. Imago losses were found in three samples. Changes in sex ratio were found in two samples. Fungal contamination was present in all samples.

Keywords: *Drosophila melanogaster*, toxicity, water samples, biological testing.

Введение

Водные ресурсы Арктики определяют развитие многих отраслей производства, например, энергетики, горно-перерабатывающих предприятий, рыболовства и рыбоводства, а также являются источником питьевой воды. Среди особенностей антропогенного влияния на водоемы Арктики можно выделить образование большого количества отработанных руд и мелкодисперсных отходов, сбрасываемых в озера и реки после горных разработок, недостаточная очистка сточных вод или ее отсутствие, использование водных ресурсов для энергетики (происходит искусственное нагревание вод). Также имеет значение приток

хозяйственно-бытовых стоков и загрязнение территорий водосборов бытовым и другим мусором. Все эти факторы привели к деградации экосистем и снижению ресурсного потенциала вод [4, 5, 20].

Озеро Имандра считается самым крупным водоемом Мурманской области. Оно состоит из трех плесов, соединенных салмами (Большая, Йокостровская и Бабинская Имандра). Его длина – 109 км, средняя ширина – 3,19 км, площадь с островами – 880,4 км², объем воды – 10,86 км³ [7]. Водоем уже долгое время подвергается загрязнению стоками предприятий горнодобывающей и металлургической промышленности, а также тепловому воздей-

ствию из-за Кольской АЭС, сбрасывающей теплые воды в губу Молочная, что вызвало значительные изменения химического состава воды и ухудшение экологического состояния озера [3, 6]. Наиболее загрязненным является плес Большая Имандра, в который поступают стоки медно-никелевого комбината (губа Монче) и ОАО «Апатит» (губа Белая) [2] (рис. 1). Указанные на рисунке точки находятся либо в зоне воздействия промышленных предприятий, либо на удалении от них (губа Уполокша и губа

Кунчаст), но испытывающие как аэротехногенное загрязнение водосбора плеса Бабинской Имандры, так и накопление марганца, алюминия и железа в донных отложениях, происходящее из-за речных притоков и смешения вод из губы Монче с открытой частью Большой Имандры [4, 37].

В связи с этими проблемами необходима всесторонняя оценка токсичности воды с точки зрения не только по содержанию химических веществ, но и по влиянию на живые организмы.

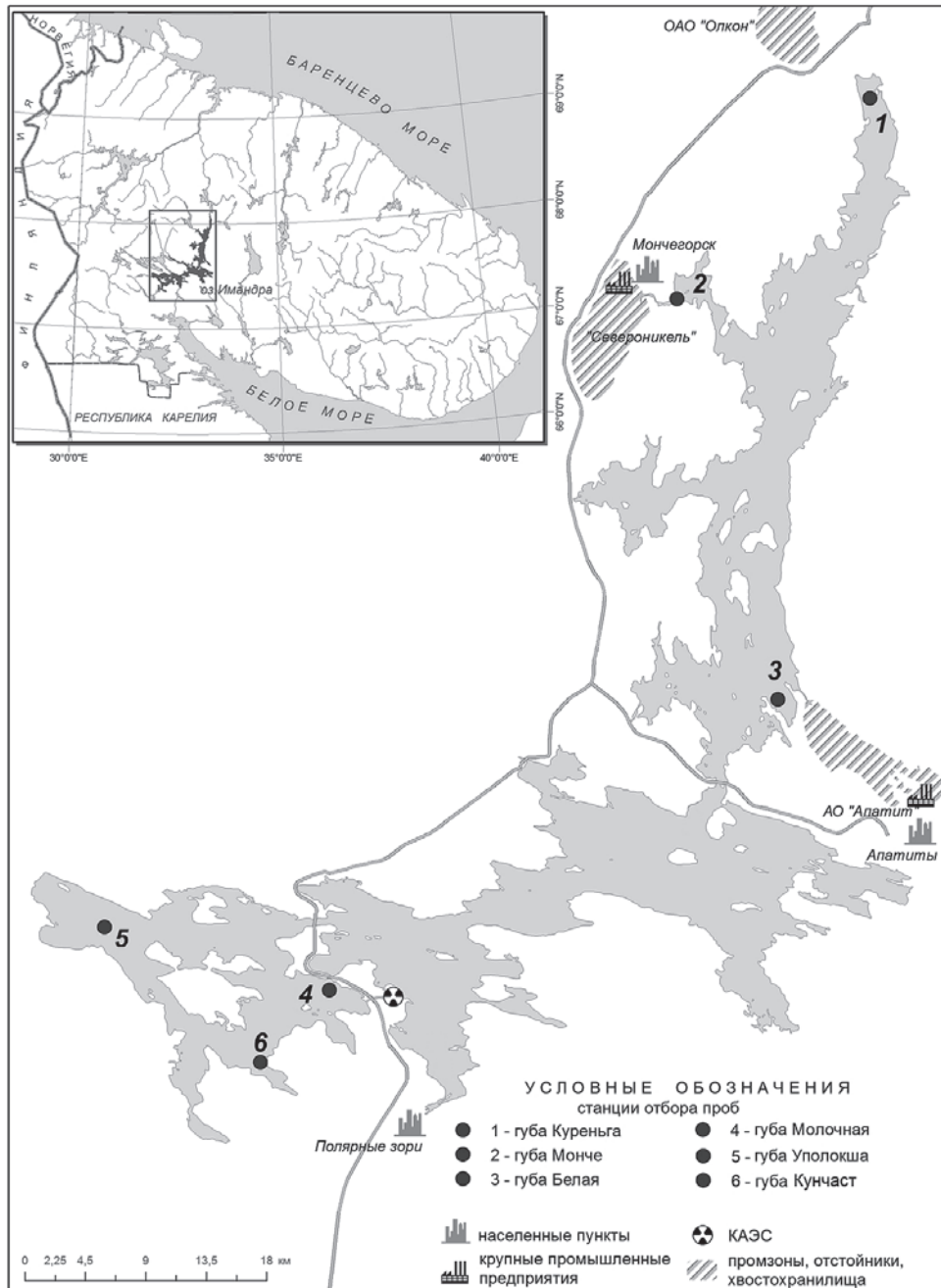


Рис. 1. Карта точек забора воды для исследований [3] (с изменениями)

Наряду с методами биоиндикации в настоящее время актуальны и методы биотестирования, позволяющие в лабораторных условиях оценить влияние различных факторов среды на живые организмы посредством использования тестовых систем *in vivo*.

Некоторые традиционные тесты *in vivo* ограничены в использовании из-за этических норм и трудностей с содержанием тест-объектов, поэтому предпочтение отдается более простым экспериментальным моделям, таким как круглые черви и рыбы данио. *Drosophila melanogaster* (плодовая мушка) является идеальной моделью для исследований, в первую очередь генотоксичности, из-за значительного числа генов, гомологичных человеческим (более 60%) и почти 75% генов, имеющих функции, связанные с заболеваниями человека [14, 15, 18]. В настоящее время дрозофилу рассматривают еще и как модель для токсикологических исследований, разрабатываются различные протоколы проведения тестов с применением разных стадий ее развития [8, 27].

Дрозофилы как голометаболические насекомые в своем развитии проходят четыре различные стадии, занимающие по продолжительности примерно 10–11 суток при температуре 21–25 °С и зависящие от нее [13, 15]. Стадии развития дрозофилы по продолжительности описываются примерно так: яйца – 24 часа, далее личинки увеличиваются в размерах с каждой линькой (3 стадии, каждая из которых занимает 24–30 часов). Отличительные характеристики становятся заметны на стадиях 2 и 3, когда личинки уже имеют выраженные темноокрашенные челюстные крючки в области головы и сегментированное тело. Окукливание в пупарий и выход имаго происходит через 100–120 часов. Личиночная стадия имеет сходство со стадией развития организмов в водной среде и может быть полезна для изучения влияния переносимых водой токсикантов [8, 21].

Целью нашей работы было биотестирование воды с пунктов отбора проб оз. Имандра (Мурманская область) с помощью тест-системы *D. melanogaster*.

Материалы и методы исследования

В настоящем исследовании использовали методику Азаровой [1] с незначительной модификацией.

Пробы воды с поверхностного слоя (1 м от поверхности) озера Имандра в пунктах отбора проб забирали с помощью пластикового батометра объемом 2 л [37]. Забор проб проводился в рамках мониторинга экологического состояния оз. Имандра.

В качестве тест-системы использовали мушек *D. melanogaster* линии D-32 (красные глаза), выращенных на стандартной питательной среде с увеличенной долей дрожжей, агара и сахара (манная крупа, сахар, дрожжи, агар, патока (изюм), пропионовая кислота в качестве консерванта) в условиях 12-часового освеще-

ния при температуре 24–25 °С и влажности 40–45% [34]. Линия была получена из ФГБУ «ЦСП» ФМБА России (г. Москва). Она характеризуется низкой спонтанной мутагенностью, и личинки окукливаются вне места размножения, что удобно для проведения исследования [16, 31].

На каждую пробу и контроль (дистиллированная вода) брали по 5 самцов и 5–8 самок возрастом от 3 суток (по достижении половозрелости самки не будут откладывать неоплодотворенные яйца). Такая численность особей не ведет к искажению результатов из-за перенаселения среды личинками [35]. Эксперимент проводили в трехкратной повторности в пробирках 30×150 мм (высота пробирок обеспечивает правильность выполнения анализа на высоту расположения куколок). В опытную среду подмешивали подслащенную воду с опытных точек оз. Имандра в пропорции 1:3. Мух удаляли из пробирок через 72 часа после появления личинок и производили наблюдение. Эксперимент длился до начала массового окукливания личинок и вылета имаго. Просмотр куколок и имаго осуществляли с помощью стереоскопического биноклярного микроскопа MC-2-ZOOM var.2CR при увеличении ×20 («Micromed», Китай, 2022).

В качестве основных показателей влияния воды на жизненный цикл дрозофилы выбрали соотношение полов в опыте и контроле, продолжительность прохождения стадий развития и высоту нахождения куколок над средой.

Соотношение полов – чувствительный показатель, который может изменяться в ответ на негативное действие различных факторов [1]. Пол определяли после начала эклозии мух или в пупариях на поздних стадиях метаморфоза. Имаго собирали во флаконы, обездвигивали в морозильной камере и просматривали под микроскопом, в пупариях отмечали наличие хорошо визуализируемых половых гребешков на первой паре ног у самцов.

Высота расположения куколок над средой указывает на способность личинки к передвижению до того, как муха перешла в фазу куколки [36], этот параметр входит в комплекс признаков, который определяется другими простыми видами поведения, например, питанием, пищевыми предпочтениями пищи [12, 31, 32]. Положение куколки отражает энергию, которой обладает личинка во время фазы «блуждания» после «прожорливой фазы», поэтому оно может быть использовано для исследований в качестве одного из параметров при оценке токсичности химических веществ, например, удобрений, лекарственных препаратов, отходов производства [1, 9, 17, 23, 24, 29] и влияния состава рациона на состояние организма [26, 33]. Высоту нахождения куколки измеряли в миллиметрах (мм) как расстояние от поверхности среды до средней точки между дыхальцами на куколке, либо

до середины уже пустого пупария после выхода имаго [30]. Если пупарий касался среды или находился на ней, то высоту окукливания отмечали как ноль [19, 25, 32]. Всего было посчитано 1449 пупариев.

Дистиллированная вода в данном случае является удовлетворительным контролем, поскольку на ней готовится питательная среда и точно известно, что она очищена от различных примесей.

Статистический анализ проводили в программе R Studio. Были использованы тесты ANOVA, Тьюки ($p \leq 0,05$).

Результаты исследования

В пробах с губ Монче, Белая и Уполокша было отмечено небольшое число мертвых личинок, вышедших из среды на стенки пробирки раньше срока, а затем и мертвых мух – в пробах с губ Кунчаст (9 шт.), Молочная (6 шт.) и Куреньга (8 шт.). Выход личинок из среды может быть связан с ее избеганием [9]. Задержку прохождения личиночных стадий 2 и 3, а также созревания имаго в пупариях на 12–18 часов по сравнению с контролем отмечали во всех пробах.

На 11–12-е сутки в опытных пробирках был обнаружен грибок, который поразил среду и куколки, что

привело к невозможности эклозии, поэтому пол имаго был определен в тех пупариях, где это было возможно. Эксперимент был прекращен.

Во всех опытных точках наблюдалось статистически значимое снижение высоты подъема куколок по сравнению с контролем (рис. 2).

Значимые отличия от контроля по соотношению полов (хи-квадрат, $p \leq 0,05$) найдены в пробах с губ Белая и Молочная.

Табл. 1

Численности имаго самцов и самок *D. melanogaster* после вылета и идентифицированных в пупариях

Пункт отбора проб	Самцы (шт.)	Самки (шт.)
Куреньга	133	157
Монче	25	30
Белая*	50	27
Молочная*	45	35
Уполокша	12	19
Кунчаст	88	107
Контроль	80	103

* Пробы с этих пунктов значимо отличаются по соотношению полов от контроля.

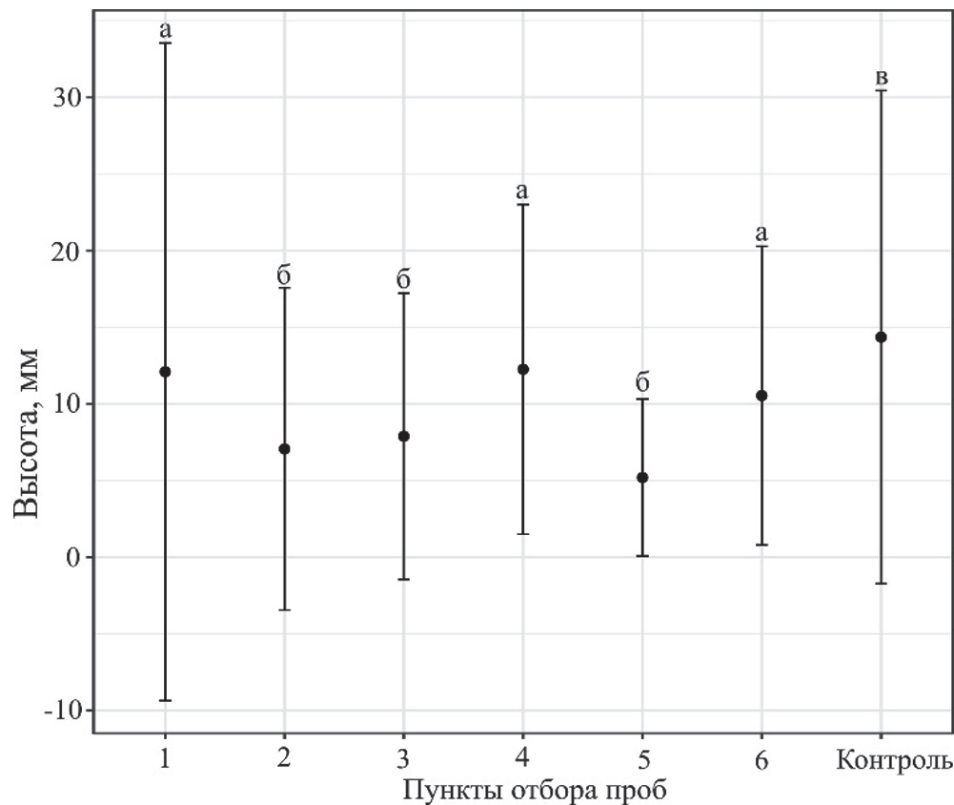


Рис. 2. Средние значения высоты подъема куколок *Drosophila melanogaster* над питательной средой с добавленной в нее водой с пунктов отбора проб оз. Имандра и контролем (дистиллированная вода). Планки погрешностей обозначают стандартное отклонение. Одинаковыми буквами обозначены не различающиеся ($p \geq 0,05$) выборки. Обозначения: 1 – Куреньга ($n = 341$); 2 – Монче ($n = 96$); 3 – Белая ($n = 142$); 4 – Молочная ($n = 322$); 5 – Уполокша ($n = 105$); 6 – Кунчаст ($n = 240$); контроль ($n = 203$)

Заключение

В результате проведенного исследования установлено, что вода с пунктов отбора проб оз. Имандра влияет на процесс прохождения жизненного цикла тест-модели *D. melanogaster*.

В пробах из губы Молочная и губы Белая в сравнении с контролем отмечены достоверное понижение высоты пупариев над средой, изменение соотношения полов, а также задержка личиночной стадии и метаморфоза. В остальных пробах отмечали достоверное понижение показателя высоты пупариев по сравнению с контролем, задержку личиночной стадии и перехода к окукливанию.

Из литературных источников следует, что высота окукливания может быть использована в качестве потенциального биомаркера токсичности различных веществ, добавленных в питательную среду, но следует максимально учитывать все условия содержания линии дрозофил. Существует положительная корреляция между высотой окукливания и кормовым поведением у личинок, и положение куколки влияет на выживаемость имаго [28].

Другим важным моментом является механизм образования жизнеспособных куколок из личинок. На него влияет масса тела личинки [22], и вполне возможно, что личинки окукливаются в ближайшем к поверхности среды месте, чтобы избежать энергетических затрат на передвижение дальше от источника питания [10].

Результаты настоящего исследования согласуются с данными работ [11, 35], где выдвинуто предположение, что наиболее медленно развивающиеся личин-

ки окукливались ближе к поверхности среды. Таким образом, для токсикологических исследований предпочтительней изначально использовать личинок в качестве объекта из-за легкости дозирования веществ для кормления, оценки локомоторных функций и повреждений клеток [27].

Задержка прохождения личиночной стадии может быть вызвана стрессовым действием веществ из воды на гормональные процессы у личинок и снижением содержания экдизона – гормона линьки и метаморфоза.

Задержка выхода имаго из пупариев может быть связана с накопительным эффектом веществ из воды, поскольку личинки дрозофилы после окукливания могут вступать в фазу так называемой «псевдостационарной внутренней дозы», когда токсикант, накопленный в процессе питания, может эффективно сохраняться в процессе метаморфоза из-за отсутствия экскреции.

Выбранные параметры оценки воздействия воды с пунктов мониторинга оз. Имандра на жизненный цикл дрозофилы показали свою чувствительность, но требуют дальнейшей проработки и накопления экспериментальных данных.

В дальнейшем планируется добавить параметры, например, оценку состояния кишечника личинок, геотаксиса и веса имаго, локомоторной активности личинок и их реакции на свет/тень, уровень перекисного окисления липидов. Это позволит построить более четкую картину воздействия воды с опытных станций оз. Имандра на жизненные функции у дрозофилы.

Литература

Список русскоязычной литературы

1. Азарова СВ, Язиков ЕГ, Ильинских НН. Оценка экологической опасности отходов горнодобывающих предприятий республики Хакасия с применением метода биотестирования. Известия Томского политехнического университета. 2004;307(4):55-9.
2. Валькова СА, Кашулин НА, Даувальтер ВА, Сандимиров СС. Структура и динамика сообществ зообентоса озера Имандра в зоне влияния медно-никелевого комбината. Труды КНЦ, прикладная экология Севера. 2012;(10):166-83.
3. Даувальтер ВА, Кашулин НА. Фоновые содержания элементов в донных отложениях озера Имандра. Труды КНЦ, прикладная экология Севера. 2019;4(10):13-30.
4. Даувальтер ВА, Кашулин НА. Влияние деятельности горно-металлургических предприятий на химический состав донных отложений

озера Имандра, Мурманская область. Биосфера. 2015;7(3):295-314.

5. Даувальтер ВА, Сандимиров СС, Денисов ДБ, Демин ВИ, Кашулин НА, Терентьев ПМ, Валькова СА, Вандыш ОИ, Королева ИМ, Кудрявцева ЛП, Зубова ЕМ, Петрова ОВ, Черепанов АА. Экологическое состояние озера Имандра. Т. 1: Гидролого-геохимические условия. Апатиты: Изд-во ФИЦ КНЦ РАН; 2023.
6. Моисеенко ТИ, Гашкина НА. Формирование химического состава вод озер в условиях изменения окружающей среды. М.: Наука; 2010.
7. Рихтер ГД. Физико-географический очерк озера Имандра и его бассейна. Л.: Гостехтеориздат; 1934.

Общий список литературы/References

1. Azarova SV, Yazikov EG, Ilinskikh NN. [Using biological testing for evaluation of the

- environmental hazardousness of waste produced by mining industry in the republic of Khakassia]. *Izvestiya Tomskogo Politekhnicheskogo Universiteta*. 2004;307(4):55-9. (In Russ.)
2. Valkova SA, Kashulin NA, Dauvalter VA, Sandimirov SS. [Structure and dynamics of zoobenthos communities in the lake Imandra where it is impacted by a copper-nickel works]. *Trudy KNTs Prikladnaya Ekologiya Severa*. 2012;(10):166-83. (In Russ.)
 3. Dauvalter VA, Kashulin NA. [Background levels of chemical elements in the bottom sediments of the lake Imandra]. *Trudy KNTs Prikladnaya Ekologiya Severa*. 2019;4(10):13-30. (In Russ.)
 4. Dauvalter VA, Kashulin NA. [The impact of mining-and-smelting industry on the chemical composition of bottom sediments of the lake Imandra (Murmansk Oblast, Russia)]. *Biosfera*. 2015;7(3):295-314. (In Russ.)
 5. Dauvalter VA, Sandimirov SS, Denisov DB, Demin VI, Kashulin NA, Terentyev PM, Valkova SA, Vandysh OI, Koroleva IM, Kudryavtseva LP, Zubova EM, Petrova OV, Cherepanov AA. *Ekologicheskoye Sostoyaniye Ozera Imandra. T. 1. Gidrologo-Geokhimicheskiye Usloviya. Apatity: Izdatelstvo KNTs RAN; 2023.* (In Russ.)
 6. Moiseyenko TI, Gashkina NA. *Formirovaniye Khimicheskogo Sostava Vod Ozer v Usloviyakh Izmeneniya Okruzhayushchey Sredy*. Moscow: Nauka; 2010. (In Russ.)
 7. Rikhter GD. *Fiziko-Geograficheskiy Oчерk Ozera Imandra i Yego Basseyna*. Leningrad; 1934. (In Russ.)
 8. Affleck JG, Walker VK. *Drosophila as a model for developmental toxicology: using and extending the Drosophotoxicology model*. *Methods Mol Biol*. 2019;1965:139-53.
 9. Bahadorani S, Hillike AJ. Biological and behavioral effects of heavy metals in *Drosophila melanogaster* adults and larvae. *J Insect Behav*. 2009;22:399-411.
 10. Berrigan D, Lighton J. Bioenergetic and kinematic consequences of limblessness in larval diptera. *J Exper Biol*. 1993;179(1):245-59.
 11. Casares P, Carracedo MC. Pupation height in *Drosophila*: Sex differences and influence of larval developmental time. *Behav Gegenet*. 1987;17(5):523-35.
 12. Casares P, Carracedo MC, García-Florez L. Analysis of larval behaviours underlying the pupation height phenotype in *Drosophila simulans* and *D. melanogaster*. *Genet Sel Evol*. 1997;29:589-600.
 13. Demir E. Adverse biological effects of ingested polystyrene microplastics using *Drosophila melanogaster* as a model in vivo organism. *J Toxicol Environ Health Pt A*. 2021;(84):649-60.
 14. Demir E, Demir FT. *Drosophila*: a promising model for evaluating the toxicity of environmental pollutants. *Karaelmas Sci Engin J*. 2022;12(1): 101-18.
 15. Demir E. An in vivo study of nanorod, nanosphere, and nanowire forms of titanium dioxide using *Drosophila melanogaster*: toxicity, cellular uptake, oxidative stress, and DNA damage. *J Toxicol Environ Health*. 2020;(83):356-469.
 16. Fauzi A, Zubaidah S, Susanto H. The study of larva and adult behavior of *Drosophila melanogaster*: Do strains affect behavior? *AIP Conf Proc*. 2020;2231:040014.
 17. Harini BP. Interspecies variation in pupation site preference on exposure to different antiepileptic drugs – a study in few species of *Drosophila*. *Int J Sci Res (IJSR)*. 2016;2:816-20.
 18. Jennings BH. *Drosophila – a versatile model in biology & medicine*. *Materials Today*. 2011;14(5):190-5.
 19. Joshi A, Mueller LD. Directional and stabilizing density-dependent natural selection for pupation height in *Drosophila melanogaster*. *Evolution*. 1993;47(1):176-84.
 20. Kashulin NA, Dauvalter VA, Denisov DB, Valkova SA, Vandysh OI. Selected aspects of the current state of freshwater resources in the Murmansk region, Russia. *J Environ Sci Health Pt A Toxic/Hazardous Subst Environ Engin*. 2017;52(9):921-9.
 21. Lakhota SC, Ranganath HA. *Experiments with Drosophila for Biology Courses*. Bengaluru: Indian Acad Sci; 2021.
 22. Levot G, Brown K, Shipp E. Larval growth of some calliphorid and sarcophagid Diptera. *Bull Entomol Res*. 1979;69:469-75.
 23. Lozinsky OV, Lushchak OV, Storey JM, Storey KB, Lushchak VI. Sodium nitroprusside toxicity in *Drosophila melanogaster*: Delayed pupation, reduced adult emergence, and induced oxidative/nitrosative stress in eclosed flies. *Arch Insect Biochem Physiol*. 2012;80(3):166-85.
 24. Lozinsky OV. Aconitase and developmental endpoints as early indicators of cellular toxicity induced by xenobiotics in *Drosophila melanogaster*. *Iran J Toxicol*. 2014;8(24):1-6.
 25. Mueller LD, Sweet VF. Density-dependent natural selection in *Drosophila*: evolution of pupation height. *Evolution*. 1986;40(6):1354-6.
 26. Ormerod KG, LePine OK, Abbineni PS, Bridgeman JM, Coorssen JR, Mercier AJ, Tattersall GJ. *Drosophila* development, physiology, behavior, and lifespan are influenced by altered dietary composition. *Fly (Austin)*. 2017;11(3):153-70.
 27. Rand MD, Tennessen JM, Mackay TFC, Anholt RRH. Perspectives on the *Drosophila*

КОНЦЕПЦИЯ ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКОЙ АДАПТАЦИИ ГАЛОФИТОВ К ЗАСОЛЕННОЙ ПОЧВЕ НА ПРИМЕРЕ РАСТЕНИЙ ПРИЭЛЬТОНЬЯ

В.Н. Нестеров

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

Эл. почта: nesvik1@mail.ru

Статья поступила в редакцию 26.03.2024; принята к печати 07.06.2024

В статье обобщены результаты многолетних полевых исследований 22 видов галофитных растений Приэльтона, относящихся к 4 семействам и 14 родам. Растения были классифицированы по экологической (соленакпливающие эугалофиты, солевывделяющие криногалофиты, солейсключающие гликогалофиты) и генетической (С3-тип и С4-тип фотосинтеза) системах. Показаны условия абиотической среды (уровень засоления и влажности почвы), при которой произрастали различные группы галофитных растений. Проведен анализ физиолого-биохимического состояния растений по водному обмену, фотосинтетической функции, редокс-метаболизму, особенностям строения фотосинтетических тканей, клеток и их мембран. На основе полученных результатов и их обобщения, анализа литературных данных предложена концепция физиолого-биохимической адаптации галофитов к засоленной почве. Сделано заключение, что с произрастанием на засоленных почвах тесно связаны характерные черты метаболизма. Поэтому в зависимости от степени засоленности грунтов вклад каждой группы галофитов в общую структуру видов в экосистеме меняется. Ключом, позволяющим отдельным видам приспосабливаться к существующим условиям среды, являются специфические особенности метаболизма (или стратегии), тесно связанные со строением тканей, органов, клеток и мембран.

Ключевые слова: NaCl, галофиты, адаптация, стратегии солеустойчивости.

A CONCEPT OF PHYSIOLOGICAL AND BIOCHEMICAL ADAPTATION OF HALOPHYTES TO SALINE SOILS EXEMPLIFIED WITH THE LAKE ELTON VICINITY

V.N. Nesterov

Institute of Volga Basin Ecology, the Russian Academy of Sciences, Togliattiu, Russia

Email: nesvik1@mail.ru

The present paper summarized the results of long-term field studies of halophilic plants in the lake Elton vicinity. The plants are referred to 22 species and 14 genera. They are classified according to their ecological (salt-accumulating euhalophytes, salt-extruding crinohalophytes, and salt-excluding glycohalophytes) and genetic (C3 or C4 type of photosynthesis) attribution. These different plant groups were associated with different soil salinity and humidity conditions. The physiological and biochemical conditions of the plants were characterized by selected parameters of their water metabolism, photosynthetic functions, redox-conditions and features of photosynthetic tissue, cell and membrane structures. The original and published data were analyzed to suggest a concept of the physiological and biochemical adaptations of halophytes to saline soils. Because metabolic features specific for each group of halophytes are associated with the ability to dwell on saline soils, the contribution of each group to the species composition of an ecosystem changes with changes in the degree of soil salinity. Of the key significance for a defined species adaptability to a current environment are the features of its metabolism (strategy), which are tightly associated with plant tissue, organ, cell, and membrane structure.

Keywords: NaCl, halophytes, adaptation, salt-resistance strategies.

Введение

Расширение площади засоленных почв на планете связано с глобальным изменением климата, распространением орошения и ростом населения, что создает угрозы для здоровья человека, экосистем и на-

циональных экономик [23, 29, 36]. Засоленные почвы на территории России составляют порядка 53,9 млн га (3,3% почвенного покрова страны или 5,0% площади равнинных территорий), в Европейской части России – около 23,3 млн га [21]. В южных регионах

они достигают 30–40% от площади с/хозяйственных угодий [24]. Накопление солей в почве является одним из основных экологических факторов, лимитирующих рост и продуктивность растений [27]. Однако на сильно засоленных почвах на протяжении всего жизненного цикла способны выживать экологически специализированные растения – галофиты [1, 3, 5, 8, 37]. В ходе эволюции у таких растений выработались особые механизмы солеустойчивости, которые реализуются как на уровне целого растения и растительной ткани, так и на клеточно-молекулярном уровне [15]. Повышенное засоление среды стимулирует рост и развитие облигатных галофитов [4]. Факультативные галофиты способны переносить высокое содержание соли в почве, но лучше развиваются при ее низком содержании. Как правило, их корневая система отличается соленепроницаемостью.

Известно, что видовое распределение галофитов соответствует убыванию степени засоленности [19], а структурные особенности (например, степень развития аэренхимы, эндодермы, наличие трихом и пр.) галофитов определяют их экологию в сообществе [28].

Высокая семенная продуктивность, способность произрастать на условно непригодных для культурных растений землях, применение в искусственных экосистемах, использование в качестве масличных и кормовых растений определяют потенциальную возможность практического использования галофитов [20, 23, 25, 30, 31]. С другой стороны, многие виды галофитов являются малоизученными с точки зрения фиторемедиации [34, 35]. Фундаментальные исследования адаптаций галофитных растений к экстремальным факторам окружающей среды (сильно засоленные почвы, засуха) на различных уровнях организации и с применением современных методов анализа позволят выяснить малоизученные, но необходимые для жизни и развития растений биологические механизмы. Более широкое изучение экологии галофитов может помочь в решении экологических проблем, связанных с целевым использованием растений.

Целью работы было исследовать закономерности физиолого-биохимической адаптации галофитов к засоленным почвам на примере растений Приэльтонья. Задачами исследования были анализ экофизиологических особенностей галофитов, произрастающих по градиенту засоления почвы, выявление возможных адаптаций, обобщение полученных результатов в виде концепции физиолого-биохимической адаптации галофитов.

Материалы и методы

Исследования наземных галофитов флоры бассейна оз. Эльтон проводили в период с 2010 по 2020 год. На различные виды анализов было отобрано более 2000 проб растений и 150 проб почвы.

Характеристика района исследований. Эльтон – самое крупное самосадочное соленое озеро Европы, расположенное примерно в 170 км к северо-востоку от г. Волгоград (Волгоградская область, Россия), реликт морских условий, когда-то существовавших на Прикаспийской низменности [12]. Характерной чертой Приэльтонья является высокая степень засушливости с резким дефицитом осадков. Температурный режим отличается амплитудой экстремальных температур (более 70 °С) [9]: абсолютный минимум отмечен в январе (–31 °С), абсолютный максимум – в августе (+41 °С). Среднегодовое количество осадков – 280–300 мм, а испарение достигает 850 мм, что в 2 и более раз больше, чем выпадает с осадками. Растительный покров Приэльтонья характеризуется распространением галофитных сообществ, отличающихся высоким разнообразием. Район Приэльтонья располагается в подзоне светло-каштановых почв. Механический состав почв чаще всего суглинистый, супесчаный и песчаный. Почвенный покров комплексный, с широким распространением солонцов и солончаков из-за близости залегания грунтовых вод и засоленности материнских пород [11]. Зональным типом растительности данной территории являются полынно-типчачково-ковыльные (опустыненные) степи, относящиеся к Ергенинско-Заволжской подпровинции Заволжско-Казахстанской степной провинции Евразийской степной области [11, 16].

Объекты исследований: 22 вида галофитов – № 1 *Halocnemum strobilaceum* (Pall.) M. Bieb., № 2 *Petrosimonia oppositifolia* (Pall.) Litv., № 3 *Salicornia perennans* Willd., № 4 *Climacoptera crassa* (M. Bieb.) Botsch., № 5 *Anabasis aphylla* L., № 6 *Ceratocarpus arenarius* L., № 7 *Suaeda acuminata* (C.A. Mey.) Moq., № 8 *Suaeda linifolia* Pall., № 9 *Suaeda salsa* (L.) Pall., № 10 *Suaeda physophora* Pall., № 11 *Halimione verrucifera* (M. Bieb.) Aellen, № 12 *Atriplex cana* C.A. Mey., № 13 *Bassia prostrata* (L.) Beck, № 14 *Sedobassia sedoides* (Pall.) Freitag & G. Kadereit, № 15 *Limonium caspium* (Willd.) Gams, № 16 *Limonium gmelinii* (Willd.) Kuntze, № 17 *Tamarix ramosissima* Ledeb., № 18 *Artemisia santonica* L., № 19 *Artemisia lercheana* Weber ex Stechm., № 20 *Artemisia pauciflora* Weber, № 21 *Artemisia dracunculus* L., № 22 *Artemisia taurica* Willd.

Отбор проб. Галофиты Приэльтонья собирали в дельте рек Чернавка (№ 4-1, 49°12' с.ш., 44°40' в.д.), Ланцуг (№ 4-2, 49°12' с.ш., 46°38' в.д.), Хара (№ 4-3, 49°12' с.ш., 46°39' в.д.), Солянка (№ 4-4, 49°10' с.ш., 46°35' в.д.) и Большая Сморогда (№ 4-5, 49°07' с.ш., 46°50' в.д.) на экспериментальных площадках (20 × 20 м) на которых произрастали исследуемые виды.

Для биохимических анализов использовали листья из 15–20 растений одного вида. Среднюю часть листьев или побегов (в случае с *Salicornia perennans* и др.) одного вида, собранных с одной площадки, измельчали,

из объединенной биомассы составляли три биологических пробы (2–4 г сырой массы) и использовали непосредственно для анализов или замораживали в жидком азоте (–196 °С). Одновременно отбирали пробы почвы на глубине 10–20 см для определения кислотности, влажности и минерального остатка почвы [2].

Анализы

Оводненность тканей рассчитывали после определения сырого и сухого веса как процентное отношение содержания воды к сырому весу.

Содержание ионов определяли в сухом материале после минерализации проб с применением атомно-абсорбционной спектроскопии на приборе МГА-915 («Люмэкс», Россия).

Барьерные свойства мембран оценивали по степени выхода (утечки) электролитов [22].

Содержание пигментов определяли в ацетоновой вытяжке (90%) на спектрофотометре ПромЭкоЛаб ПЭ-3000 УФ («ПромЭкоЛаб», Россия) при $\lambda = 662, 645$ и 470 нм [32].

Активность супероксиддисмутазы (СОД) определяли по рекомендациям [26].

Продукты перекисного окисления липидов (ПОЛ) в тканях растений оценивали спектрофотометрически по содержанию малонового диальдегида (МДА) после реакции с тиобарбитуровой кислотой [10].

Для анализа белков использовали метод Лоури [33].

Для анализа мезоструктуры листа и подсчета числа устьиц листья растений фиксировали в 3%-м глутаровом альдегиде на фосфатном буфере. Подсчет количества хлоропластов в клетках мезофилла проводили на давленных препаратах в 30 клетках мацерата листьев, приготовленного в 1 N HCl [7]. Подсчет числа клеток в единице площади листа проводили в камере Горяева, диски листьев мацерировали в 20%-м КОН при кратковременном кипячении. Для тканей мезофилла листьев анализировали не менее 30 проекций клеток. Все измерения проводили с помощью специализированного комплекса для анализа мезоструктуры листьев Simagis Mesoplant («СИАМС», Россия).

Интенсивность фотосинтеза оценивали по скорости поглощения/выделения CO_2 листьев галофитов в полевых условиях в первой половине дня, используя портативный инфракрасный газоанализатор LCPPro+ («ADC BioScientific Ltd», Великобритания). Скорость газообмена CO_2 в расчете на 1 м^2 листовой поверхности определяли с помощью программы газоанализатора, с учетом того, что площадь листовой камеры, куда помещается лист, составляет $6,25 \text{ см}^2$. Интенсивность падающего светового потока в области ФАР определяли с помощью датчика интенсивности света, находящегося непосредственно на листовой камере прищепки газоанализатора и далее по показаниям на шкале прибора.

Экстракцию, разделение и идентификацию липидов проводили, как описано ранее [14].

Статистика. Анализ каждого компонента проводили трижды в каждой биологической пробе. На рисунках и в таблицах результаты представлены в виде средних значений параметра для группы растений. Дополнительно были проведены дисперсионный (ANOVA), корреляционный анализы. При статистической обработке результатов применялись программы Past 3, Statistica 8.0 for Windows, Microsoft Excel 2003.

Результаты

В данной работе проведено комплексное исследование экофизиологии надземных органов галофитов Приэльтонья, классифицированных двумя способами [4–6]: 1) экологическая классификация – включала в себя выделение групп видов растений по стратегии солеустойчивости/соленакопления; 2) генетическая классификация – по типу фотосинтеза (С3- и С4-растения) (рис. 1). Внутри каждой группы растения разделяются по жизненной форме.

Так, ЭуГ произрастали на наиболее засоленных почвах в сравнении с КрГ и ГлГ. Вместе с тем, например, *S. perennans* встречался только на сильно увлажненных почвах (до 3% сухой массы почвы, с.м.п.), а *H. strobilaceum* мог произрастать как на увлажненных почвах, так и на засушливых (4% с.м.п.) и при более высоком уровне засоления (80 мг/г с.м.п.) (табл. 1). КрГ, в основном, встречались на почвах с засолением от 1% с.м.п., а диапазон увлажнения был уже, чем у ЭуГ. ГлГ произрастали в условиях засоления почв не более 2% с.м.п. При этом верхняя граница почвенной влаги была ниже, чем у ЭуГ и КрГ.

В то же время виды с С4-типом фотосинтеза, в целом, произрастали на менее засоленных (в 3,8 раза) и увлажненных (в 1,5 раза) почвах, чем с С3-типом ($p = 0,09$) (рис. 2).

Оценка аккумулялирующей способности растений показала, что содержание Na^+ в листьях ЭуГ в среднем было в 3 раза выше, чем у КрГ и ГлГ (120 и 36 мг/г воздушно-сухой массы, соответственно) ($p = 0,001$) (рис. 3).

Различия по типу фотосинтеза выявлены не были. Следовательно, реальная накопительная способность растений по отношению к ионам Na^+ в целом соответствовала стратегиям солеустойчивости/соленакопления.

Установлено, что оводненность листьев галофитов увеличивалась вместе с градиентом засоленности почвы (табл. 2). Однако между С3- и С4- растениями различий выявлено не было. Растения ЭуГ и КрГ обладали большим числом устьиц в сравнении с ГлГ, а С4-тип листа отличался минимальными значениями числа устьиц. При этом максимальные скорости CO_2 газообмена были у групп ГлГ и С4-растений. Последние отличались и большим – в 1,2 раза отношением

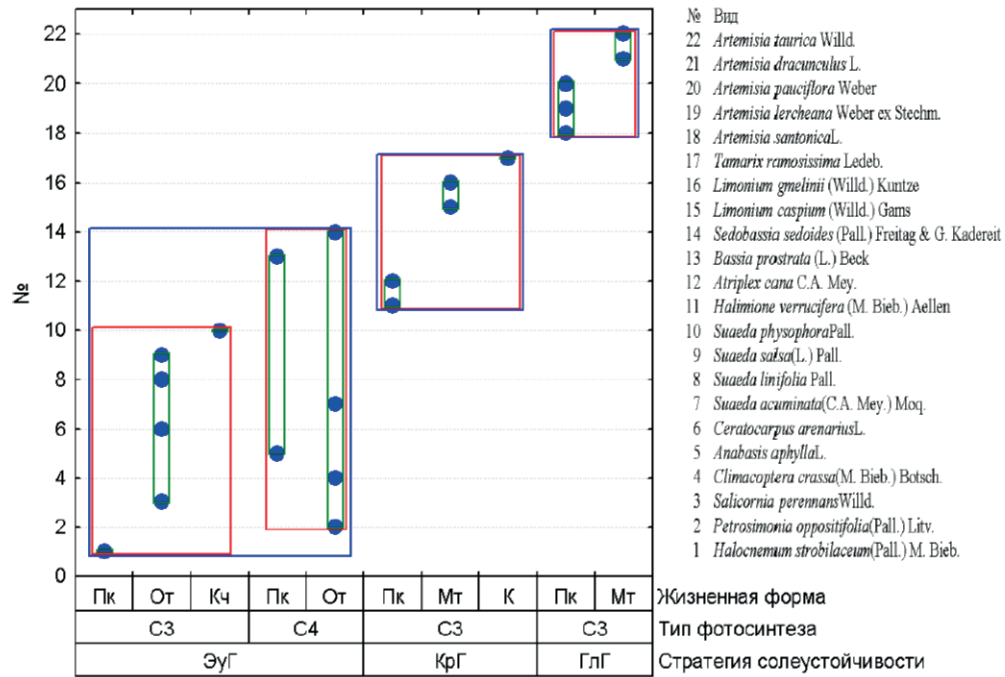


Рис. 1. Классификация исследованных видов галофитов из бассейна оз. Эльтон. ЭУГ – соленакапливающие растения или эугалофиты, КрГ – солевывделяющие растения или криногалофиты, ГлГ – соленапроницаемые растения или гликогалофиты; С3 – С3-тип фотосинтеза, С4 – С4-тип фотосинтеза; От – однолетняя трава, Мт – многолетник травянистый, Пк – полукустарничек, К – кустарник

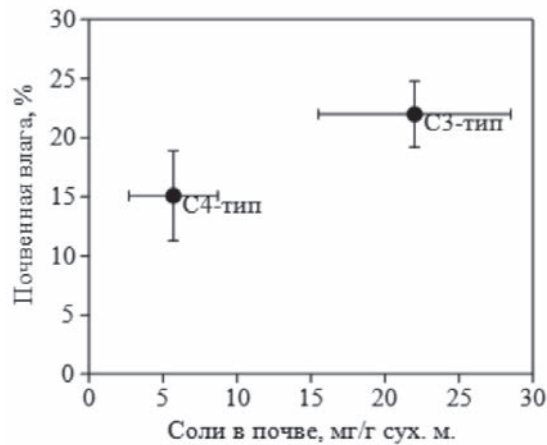


Рис. 2. Уровень засоления и влажности почвы в местах произрастания С3- и С4-видов галофитов

Табл. 1

Некоторые физико-химические характеристики почвы в прикорневой зоне галофитов (только С3-тип фотосинтеза), отличающихся по стратегии соленакопления

Группа галофитов	Содержание солей в почве, мг/г сух. м. почвы	Влага в почве, %	pH
Эугалофиты	7–80*	4–38	7,9–9,7
Криногалофиты	6–33	8–29	7,6–9,9
Гликогалофиты	4–16	13–27	8,2–9,4

* **Примечание:** показаны диапазоны от минимальных до максимальных значений.

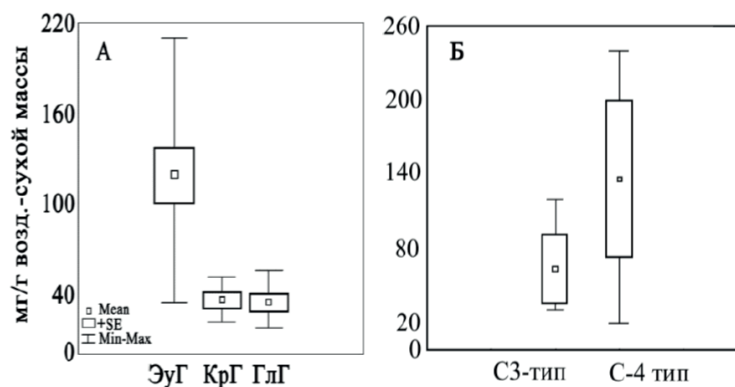


Рис. 3. Содержание Na⁺ в листьях галофитов, отличающихся по стратегии солеустойчивости (А) и типу фотосинтеза (Б)

Табл. 2

Некоторые из основных физиолого-биохимических характеристик листьев галофитов Приэльтонья (усредненные данные)

	Характеристика листовой массы	ЭуГ		КрГ	ГлГ
		С3-тип	С4-тип	С3-тип	С3-тип
	Водорастворимые белки, мг/г сухой массы	4,4 ^c	10,2 ^b	12,5 ^b	18,3 ^a
А	Оводненность, % от сырой массы	80 ^a	81 ^a	67 ^b	56 ^c
	Число устьиц, тыс. / см ² листа	6,9 ^b	3,2 ^d	8,6 ^a	4,9 ^c
Б	Скорость газообмена, мкм СО ₂ / (м ² ·с)	13,5 ^b	20,2 ^a	9,1 ^b	17,7 ^a
	Хлорофиллы <i>a/b</i> , отн. ед.	2,5 ^b	3,0 ^a	2,4 ^b	2,6 ^b
В	МДА, мкМ/г сыр. м.	0,055 ^c	0,042 ^d	0,091 ^b	0,250 ^a
	Активность СОД, ед./г сыр. м.	28 ^c	23 ^d	37 ^b	88 ^a
Г	Проницаемость мембран, % от выхода электролитов	7 ^b	13 ^a	5 ^{bc}	3 ^c
	Мембранные белки, мг/г сухой массы	14,1 ^c	19,1 ^b	12,0 ^c	25,6 ^a
	Суммарные липиды, мг/г сухой массы	42,2 ^c	34,3 ^d	62,9 ^b	93,9 ^a
	Мембранные липиды/стерины, отн. ед.	16 ^b	11 ^c	18 ^b	29 ^a
	Фосфолипиды, мг/г сухой массы	9 ^b	17 ^a	13 ^b	12 ^b
	ЖК С18:1/С18:3, отн. ед.	0,41 ^b	0,62 ^a	0,30 ^c	0,22 ^d

Примечание. А – водный обмен; Б – фотосинтетические функции; В – редокс-метаболизм; Г – состояние мембран. Одинаковыми буквами в каждой строке обозначены средние величины, между которыми нет значимых различий.

Хл *a/b* в сравнении с С3-растениями. Анализ редокс-метаболизма показал, что истинные галофиты с С3-типом фотосинтеза имеют в два и более раз низкие уровни ПОЛ в сравнении с ГлГ, а С4-ЭуГ – меньше подвержены окислительному стрессу, чем С3-ЭуГ. При этом активность СОД, одного из основных антиокислительных ферментов в клетке, коррелировала с уровнем ПОЛ ($R = 0,95$, $p < 0,05$). Анализ состояния мембран показал, что их проницаемость у истинных галофитов (ЭуГ и КрГ) выше, чем у факультативных галофитов (ГлГ), а у С4-растений – выше, чем у С3. Мембраны ГлГ и С4-растений были больше обогащены белками. Однако клеточные мембраны истинных галофитов содержали больше стерина, чем у факультативных ГлГ, а С4-растения в этом отношении пре-

восходили С3. Содержание фосфолипидов возрастало в ряду: С3-растения–С4-растения. Закономерности в распределении основных ненасыщенных жирных кислот (ЖК) – С18:1, С18:2, С18:3 были также найдены между ранжированными группами растений. Например, отношение С18:1/С18:3 возрастало при «продвижении» растений по градиенту засоления, а также в ряду С3–С4 растения.

Выявленные физиолого-биохимические различия между галофитами показывают не только метаболические особенности разных групп галофитов, но и связаны, в том числе, со структурой листа.

Так, число клеток мезофилла в расчете на единицу площади листа была минимальной у С3-ЭуГ (табл. 3). С4-ЭуГ дополнительно обладали клетками обкладки.

Основные мезоструктурные характеристики листьев галофитов Приэльтонья (усредненные данные)

Характеристика мезоструктуры листьев	ЭуГ		КрГ	ГлГ
	С3-тип	С4-тип	С3-тип	С3-тип
Число клеток мезофилла, тыс. шт./см ² листа	250 ^c	645 ^b	1100 ^a	1250 ^a
Число клеток обкладки, тыс. шт./см ² листа	–	252	–	–
Объем клеток мезофилла, тыс. мкм ³	151 ^a	8 ^b	8 ^b	13 ^b
Объем клеток обкладки, тыс. мкм ³	–	18	–	–
Число хлоропластов в клетках палисада, шт./кл.	110 ^a	15 ^c	22 ^b	23 ^b
Объем хлоропластов в клетках палисада, мкм ³	54 ^a	28 ^b	20 ^c	28 ^b
Число хлоропластов в клетках обкладки, шт./кл.	–	28 ± 3	–	–
Объем хлоропластов в клетках обкладки, мкм ³	–	34 ± 3	–	–

Напротив, объем клеток мезофилла был максимальным у С3-ЭуГ. Соответственно, в таких клетках обнаружено большее число хлоропластов и к тому же большего объема в сравнении с другими группами галофитов. Бóльшее число клеток меньшего объема обладают большей суммарной поверхностью, чем крупные клетки, такого же суммарного объема. Поэтому у групп ГлГ и КрГ было выявлено большее количество суммарных липидов, чем у ЭуГ, а у С4 ЭуГ было выявлено большее содержание ФЛ, составляющих основу непластидных мембран клетки, в сравнении с С3 ЭуГ.

Таким образом, сочетанное действие засоления и влажности почвы отражается на состоянии фотосинтетических органов растений в виде изменения их структурно-функциональных характеристик.

Обсуждение результатов

В общем случае галофиты можно разделить на облигатные и факультативные [4]. Первая группа в эволюционном аспекте пошла по пути специализации, которая включает достаточно большое разнообразие механизмов адаптации (компарментализация, изоляция, выделение избытка ионов Na⁺ и/или Cl⁻, ограничение поглощения) и принципов их регуляции [3, 5, 18, 37]. Такие адаптации, как гипертрофированные клетки, вакуоли, наличие эффективно работающей системы антипортеров, специальных тканей, солевых железок и пузырьков, несомненно требуют от растений как энергетических, так и структурных затрат, но вместе с тем позволяют произрастать на сильно засоленных почвах и эффективно использовать их влагу и элементы минерального питания (и, в то же время, обогащать их органическим веществом при отмирании растений) [23, 27]. Вторая группа пошла по пути экологической пластичности, основной стратегией которой в плане солеустойчивости является ограничение поступления ионов через корни, относительно

быстрое прорастание семян. Положительный аспект этого явления состоит в способности произрастать на почвах с более широким диапазоном засоления (но не с экстремальным засолением) и в хорошей приспособленности к засушливым условиям и конкурентоспособности [13, 17]. Соответственно, в зависимости от засоленности субстрата меняется вклад каждой группы галофитов в общую структуру видов в экосистеме [5, 13, 15, 19].

Анализ полученных данных приводит к заключению о модуляции фотосинтетического аппарата на уровне мезоструктуры и ультраструктуры листа у галофитов при их «продвижении» по градиенту засоления почвы. В целом повышенное содержание солей в почве и в листьях приводит к гипертрофии клеток у ЭуГ и к большему количеству и размерам хлоропластов в них. При этом число хлоропластов в клетках палисадной ткани в расчете на единицу площади листа во всех группах галофитных растений (С3-тип) было одинаковым. Это свидетельствует о том, что различия в интенсивности фотосинтеза у отдельных групп галофитных растений связаны с активностью хлоропластов, а не с их количеством, а также с суммарной ассимиляционной поверхностью клеток листа. Установлено, что в условиях сильного засоления (более 2% от воздушно-сухой массы) почвы и обеспеченности ее влагой С3-тип фотосинтеза является более конкурентоспособным для большинства растений-галофитов, чем С4-тип. Поэтому на береговой линии оз. Эльтон по всему градиенту засоления почв, особенно в местах с высокой степенью засоленности и увлажнения почвы, галофитные сообщества представлены в основном видами с С3-типом фотосинтеза (рис. 1).

Липидный компонент фотосинтетических органов является не менее значимым при адаптации растений к засолению среды по сравнению с белковым (табл. 2). Так, биохимические различия видов с разным типом фотосинтеза определяются, в частности, особенностями

ми мезоструктуры листа. Однако это свидетельствует и о различных биохимических механизмах, связанных с генетической архитектурой растений, проявляющихся с одной стороны в более активном накоплении в клетках листьев отдельных компонентов, например, фосфолипидов, стеринов, ЖК С18:1 и пр.

Клеточные мембраны у истинных галофитов оказались более стабильными и в меньшей степени подвер-

женными окислительным процессам, чем у факультативных галофитов. В частности, для ГлГ процессы ПОЛ имеют большее значение. Однако у этой же группы растений выявлена и большая активность антиокислительной защиты. Кроме того, в полевых условиях показано, что структура листа растений с С4-типом фотосинтеза генерирует меньший уровень АФК в сравнении с С3-растениями.

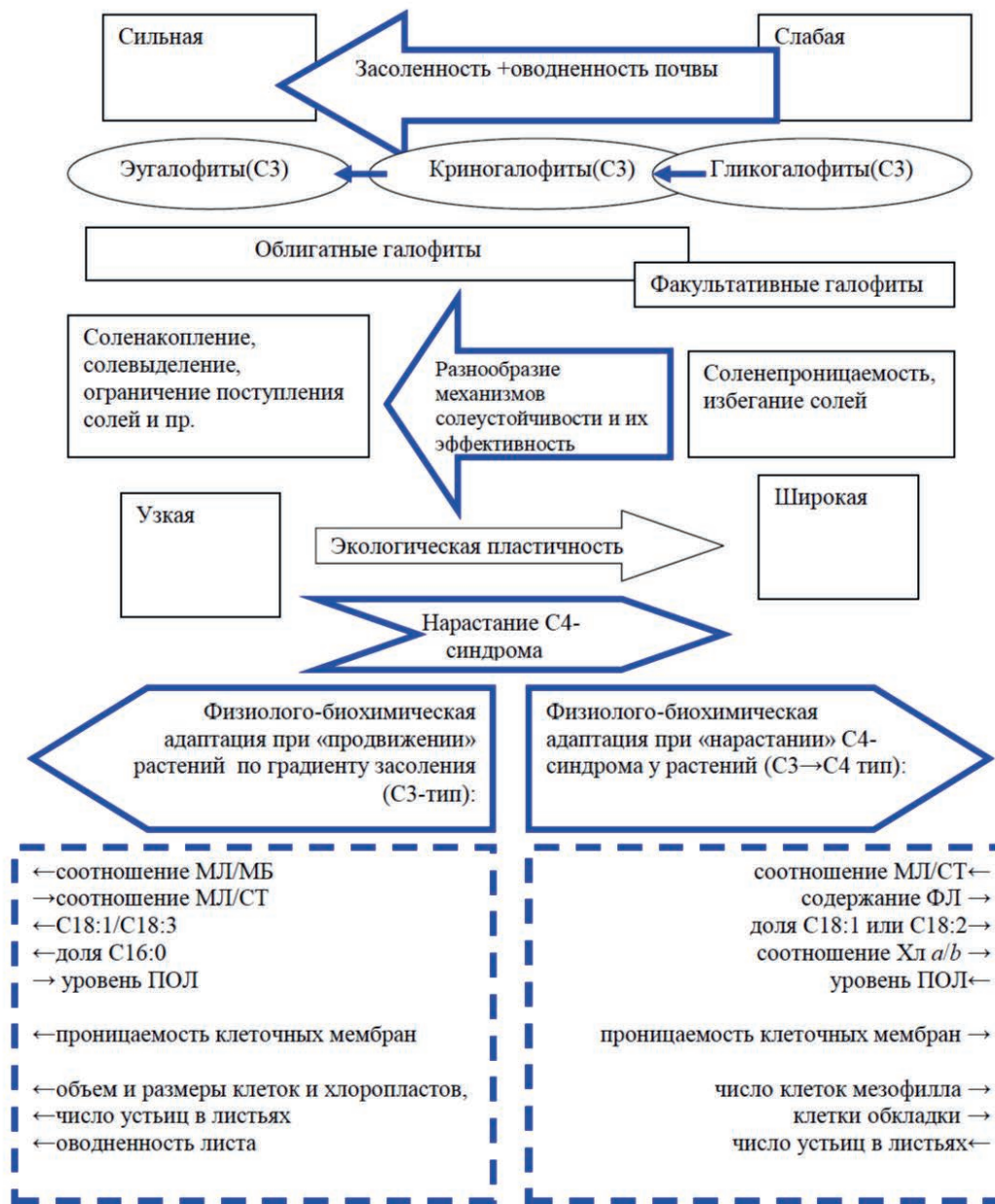


Рис. 4. Схема экологических особенностей галофитов озера Эльтон, в основе которых лежит адаптационная способность видов переносить засоленность субстрата. Для построения схемы использованы как данные, полученные автором (нижняя часть схемы), так и сведения, представленные в литературных источниках (верхняя часть схемы) [5, 13, 19, 23, 28]. Знаками «←» и «→» отмечены направления увеличения содержания, количества, функции, объемов и других характеристик листьев

Заключение

Общие закономерности экологии галофитов оз. Эльтон представлены на схеме (рис. 4).

Можно сделать вывод, что галофиты являются однородной группой растений, но имеют характерные черты метаболизма, тесно связанные с произрастанием на засоленных почвах. Соответственно, в зависимости от засоленности грунтов меняется вклад каждой группы галофитов в общую структуру видов в экосистеме, однако ключом, позволяющим отдельным видам приспособляться к специфическим условиям окружающей среды, являются особенности метаболизма (или стратегии), тесно связанные со строением тканей, органов, клеток и мембран.

Автор выражает благодарность коллегам за совместно проведенные полевые и лабораторные исследования: д.б.н. Розенцвет О.А., к.б.н. Богдановой Е.С., д.б.н. Кособрюхову А.А., к.б.н. Шуйской Е.В., к.б.н. Ивановой Л.А., д.б.н. Макуриной О.Н., д.б.н. Табаленковой Г.Н., к.б.н. Захожесу И.Г., сотрудникам Природного парка Эльтонский и его директору Гердту В.Д.

Работа выполнена в рамках государственного задания ИЭВБ РАН-филиал СамНЦ РАН

«Структура, динамика и устойчивое развитие экосистем Волжского бассейна» № 1021060107217-0-1.6.19.

Литература

Список русскоязычной литературы

- Алехина НД, Балнокин ЮВ, Гавриленко ВФ, Жигалова ТВ, Мейчик НР, Носов АМ, Полеская ОГ, Харитонашвили ЕВ, Чуб ВВ. Физиология растений. М.: Академия; 2005.
- Аринушкина ЕВ. Руководство по химическому анализу почв. М.: МГУ; 1970.
- Балнокин ЮВ. Ионный гомеостаз и солеустойчивость растений. 70-е Тимирязевское чтение. М.: Наука; 2012.
- Березина НА, Афанасьева НБ. Экология растений. М.: Академия; 2009.
- Генкель ПА. Устойчивость растений к засухе и пути ее повышения. Труды, том 5. Изд-во Академии наук СССР; 1946.
- Иванищев ВВ. Эволюционные аспекты С4-фотосинтеза. Известия ТулГУ Естественные науки. 2017;3:64-77.
- Иванова ЛА. Адаптивные признаки структуры листа растений разных экологических групп. Экология. 2014;(2):109-18.
- Иванова ТВ, Мясоедов НА, Пчёлкин ВП, Цыдендамбаев ВД, Верещагин АГ. Повышенное содержание жирных кислот с очень длинной цепью в липидах вегетативных органов галофитов. Физиология растений. 2009;56(6):871-8.
- Кауричев ИС, Громыко ИД. Атлас почв СССР. М.: Колос; 1974.
- Лукаткин АС, Голованова ВС. Интенсивность перекисного окисления липидов в охлажденных листьях теплолюбивых растений. Физиология растений. 1988;35(4):773-80.
- Лысенко ТМ. Растительность засоленных почв лесостепной и степной зон в Поволжье: разнообразие, закономерности распространения, экология и охрана. Дис. ... докт. биол. наук. Саратов; 2014.
- Моников СН, Судаков АВ. Историко-географическая уникальность озера Эльтон. Псковский регионологический журнал. 2011;12:113-27.
- Невский СА, Давиденко ОН, Пискунов ВВ, Давиденко ТН. Растительные комплексы побережий солоноватых озер восточной части Саратовского Заволжья. Известия Самарского научного центра РАН. 2012;14(4):1077-9.
- Нестеров ВН, Розенцвет ОА, Мурзаева СВ. Изменение состава липидов у пресноводного растения *Hydrilla verticillata* (L. fil.) Royle в условиях аккумуляции и элиминации ионов тяжелых металлов. Физиология растений. 2009;56(1):85-93.
- Розенцвет ОА, Нестеров ВН, Богданова ЕС. Структурные и физиолого-биохимические аспекты экологии галофитов. Физиология растений. 2017;64(4):251-65.
- Сафронова ИН. Характеристика растительности Палласовского района Волгоградской области. Биоразнообразие и проблемы природопользования в Приэльтоне. Волгоград; 2006.
- Симагина НО. Особенности проявления фитотоксического эффекта в модельных системах. Ученые записки Таврического национального университета им. В. И. Вернадского, сер. Биология, химия. 2010; 23(62):181-7.
- Строганов БП. Растения и засоленные почвы. М., Л.: АН СССР; 1958.
- Сухоруков АП. Карпология семейства Chenopodiaceae в связи с проблемами филогении, систематики и диагностики его представителей. Тула: Гриф и К; 2014.
- Тихомирова НА. Влияние внешних факторов среды на газообмен и продуктивность растений *Salicornia europaea* L., как возможной со-

- ставной части фототрофного звена системы жизнеобеспечения. Автореф. дисс. канд. биол. наук. Томск; 2006.
21. Хитров НБ, Рухович ДИ, Калинина НВ, Новикова АФ, Панкова ЕИ, Черноусенко ГИ. Оценка площадей засоленных почв на территории Европейской части России (по электронной версии карты засоления почв масштаба 1:2,5 млн). Почвоведение. 2009;(6):627-37.
 22. Холодова ВП, Волков КС, Кузнецов ВлВ. Адаптация к высоким концентрациям солей меди и цинка растений хрустальной травки и возможность их использования в целях фиторемедиации. Физиология растений. 2005;52(6):848-58.
 23. Шамсутдинов ИВ, Савченко НЗ, Шамсутдинов ЗШ. Галофиты России, их экологическая оценка и использование. М.: Эдель-М; 2001.
 24. Шишов ЛЛ, Панкова ЕИ. Засоленные почвы России. М.: Академкнига; 2006.

Общий список литературы/References

1. Alekhina ND. et al. Fiziologiya Rasteniy. Moscow: Akademiya; 2005. (In Russ.)
2. Arinushkina YeV. Rukovodstvo po Khimicheskomy Analizu Pochv. Moscow: MGU; 1970. (In Russ.)
3. Balnokin YuV. Ionnyi Gomeostaz i Soleustoychivost Rateniy. Moscow: Nauka; 2012. (In Russ.)
4. Berezina NA, Afanasyeva NB. Ekologiya Rasteniy. Moscow: Akademiya; 2009. (In Russ.)
5. Gengel PA. Ustoychivost Rasteniy k Zasukhe i Puti Yeyo Povysheniya. Moscow: AN SSSR; 1946. (In Russ.)
6. Ivanischev VV. [The evolutionary aspects of C4-photosynthesis]. Ivestiya TulGU Yestestvennye Nauki. 2017;3:64-77. (In Russ.)
7. Ivanova LA. [Adaptive traits of leaf structure of plants referred to different ecological groups]. Ekologiya. 2014;(2):109-18. (In Russ.)
8. Ivanova LA et al. [Increased contents of very long chain fatty acids in lipids of vegetative organs of halophytes]. Fiziologiya Rasteniy. 2009;56(6):871-8. (In Russ.)
9. Kaurichev IS, Gromyko ID. Atlas Pochv SSSR. Moscow: Kolos; 1974. (In Russ.)
10. Lukatkin AS, Golovanova VS. [The rate of lipid peroxidation in cooled leafs of thermophytes]. Fiziologiya Rasteniy. 2009;56(6):871-8. (In Russ.)
11. Lysenko TM. [Vegetation on Saline Soils of the Forest-Steppe and Steppe Zones of Volga Vicinities: Diversity, Regularities of Prevalence, Ecology, and Protection]. PhD Theses. Saratov; 2014. (In Russ.)
12. Monikov SN, Sudakov AV. [The historical and geographical uniqueness of the lake Elton]. Pskovskiy Regionologichaskiy Zhurnal. 2011;12:113-27. (In Russ.)
13. Nevskiy SA, et al. [The floral complexes of the shores of saline lakes in the east of trans-Volga areas near Saratov]. Izvestiya Samarskogo Nauchnogo Tsentra RAN. 2012;14(4):1077-9. (In Russ.)
14. Nesterov VN et al. [Lipid composition changes in the freshwater plant *Hydrilla verticillata* (L. fil.) Royle in conditions of heavy metal ions accumulation and elimination]. Fiziologiya Rasteniy. 2009;56(1):85-93. (In Russ.)
15. Rozentsvet OA, et al. [Structural and biochemical aspects of halophytes ecology]. Fiziologiya Rasteniy. 2017;64(4):251-65. (In Russ.)
16. Safronova IN. Kharakteristika Rastitelnosti Palasovskogo Rayona Volgogradskoy Oblasti. Volgograd; 2006. (In Russ.)
17. Simagina NO. [Characteristic features of phytotoxic effects in model systems]. Uchenye Zapiski Tavricheskogo Natsionalnogo Universiteta im. V.I. Vernadskogo Ser Biol Khim. 2010; 23(62):181-7. (In Russ.)
18. Stroganov BP. Rasteniya i Zasolennye Pochvy. Moscow: AN SSSR; 1958. (In Russ.)
19. Sukhorukov AP. Karpologiya Semeystva Chenopodiaceae v Sviazi s Problemami Fiologeniei, Sistematiiki i Diagnostiki Yego Predstaviteley. Tula: Grif i K; 2015. (In Russ.)
20. Tikhomirova NA. [The Influence of Environmental Factors of Gas Metabolism and Productivity of *Salicornia europaea* L. Plants as Possible Component of the Phytotrophic Tier of Life Sustenance]. PhD Theses. Tomsk; 2006. (In Russ.)
21. Khitrov NB, et al. [Assessment of saline soil areas in the European part of Russia (according to the digital version of salinity map at a 1:2.5 million scale)]. Pochvovedeniye. Почвоведение. 2009;(6):627-37. (In Russ.)
22. Kholodova VP, et al. [Adaptation of iceplant to high levels of cuprum and zinc salts and the prospects of its use for phytoremediation]. Fiziologiya Rasteniy. 2005;52(6):848-58. (In Russ.)
23. Shamsutdinov IV, et al. Khalofity Rossii Ikh Ekologicheskaya Otsenka i Ispolzovaniye. Moscow: Edel-M; 2001.
24. Shishov LL, Pankova YeI, Zasolennye Pochvy Rossii. Moscow: Akademkniga; 2006. (In Russ.)
25. Ahmad P, Prasad MNV. Environmental adaptations and stress tolerance of plants in the era of climate change. New York: Springer Science + Business Media, LLC; 2012.
26. Beauchamp C, Fridovich I. Superoxide dismutase: improved assays and an assay applicable to acrylamide gels. Anal Biochem. 1971;44 276-87.

27. Flowers TJ, Colmer TD. Plant salt tolerance: adaptations in halophytes. *Ann Bot.* 2015;115:327-31. doi: 10.1093/aob/mcu267.
28. Grigore M-N, Toma C. Integrative ecological notes on halophytes from “Valea Ilenei” (Lași) nature reserve. *Memoirs Sci. Sect. Roman Acad.* 2014;XXX-VII:18-36.
29. Hasanuzzman M, Shabala S, Fujita M. Halophytes and climate change: adaptive mechanisms and potential uses. *CABI*; 2019.
30. Hasegawa H, Abdullah AI, Mamun M, Tsukagoshi Y, Ishii K, Sawai H, Begume ZA, Asami MS, Maki T, Rahman IMM. Chelator-assisted washing for the extraction of lead, copper, and zinc from contaminated soils: a remediation approach. *App Geochem.* 2019;109:104397. doi: 10.1016/j.apgeochem.2019.104397.
31. Hussain SS, Rasheed M, Saleem MH et al. Salt tolerance in maize with melatonin priming to achieve sustainability in yield in salt affected soils. *Pakistan J Bot.* 2021;55(1). doi: 10.30848/PJB2023-1(27).
32. Lichtenthaler HK. Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes. *Meth Enzymol.* 1987;148: 331-82. doi: 10.1016/0076-6879(87)48036-1.
33. Lowry OH, Rosebrough NJ, Farr AL, Randall RJ. Protein measurement with the Folin phenol reagent. *J Biol Chem.* 1951;193:265-75.
34. Manousaki E, Kalogerakis N. Halophytes-an emerging trend in phytoremediation. *Int J Phytoremediat.* 2011;13:959-69. doi: 10.1080/15226514.2010.532241.
35. Nesterov V, Bogdanova E, Makurina O, Rozina S, Rozentsvet O. Effect of NaCl, copper and cadmium ions on halophytes with different types of salt resistance: accumulation, physiological and biochemical reactions. *Funct Plant Biol.* 2021. doi: 10.1071/FP21083.
36. Panta S. Halophyte agriculture: Success stories. *Environ Exper Botany.* 2014;107:71-83.
37. Yuan F, Xu Y, Leng B, Wang B. Beneficial effects of salt on halophyte growth: morphology, cells, and genes. *Open Life Sci.* 2019;4(1):191-200.



КОРОТКО-ВОСТАНОВИТЕЛЬНЫЕ СУКЦЕССИИ В ЕЛОВЫХ ЛЕСАХ ЮЖНОГО УРАЛА

Г.В. Андреев, Н.С. Иванова*

Ботанический сад УрО РАН, г. Екатеринбург, Россия

* Эл. почта: i.n.s@bk.ru

Статья поступила в редакцию 05.04.2024; принята к печати 14.05.2024

Понимание биосферной роли лесов в смягчении последствий глобального потепления климата, а также важности других экосистемных функций лесов ставят их сохранение и восстановление в число одних из самых актуальных проблем современности. Цель наших исследований: изучение динамики растительности в процессе коротко-восстановительных сукцессий в преобладающем на Южном Урале типе леса – ельниках мелко травно-зеленомошных, произрастающих в нижних частях пологих склонов с мощными дренированными бурьями горнолесными почвами. В качестве методологической основы выбрана генетическая лесная типология и схемы типов леса Е.М. Фильрозе. В статье использованы материалы наших многолетних исследований и лесоустройства. В районе исследования выявлен высокий уровень трансформации лесной растительности. Установлено, что после сплошных рубок в древостоях всех классов возраста ель сибирская и пихта сибирская имеют предварительное рубке происхождение. Подтверждено, что коротко-производные березняки характеризуются наиболее динамичным составом по сравнению с другими производными лесами. Восстановление преобладания ели сибирской и пихты сибирской в коротко-производных березняках завершается к 60–80-летнему возрасту древостоя. Темпы восстановления темнохвойных лесов гораздо выше в сравнении с длительно-производными березняками, при формировании которых восстановление темнохвойных лесов длится более 120 лет. Результаты исследований имеют значение для сохранения, восстановления темнохвойных лесов и организации устойчивого лесопользования в горных темнохвойных лесах Южного Урала.

Ключевые слова: трансформация лесов, лесные сукцессии, динамика древостоя, темнохвойные леса, производные древостой.

SHORT-TERM RESTORATIVE SUCCESSIONS IN SPRUCE FORESTS OF SOUTH URALS

G.V. Andreyev, N.S. Ivanova*

Botanical Garden the Urals Branch of the Russian Academy of Sciences, Yekaterinburg, Russia

* Email: i.n.s@bk.ru

Forests roles in the biosphere include moderating the consequences of global warming. That is why forests conservation and remediation is now one of the most important tasks. The objective of the present study is to assess vegetation dynamics in the course of short-term restorative successions in the type of forests that dominates in South Urals, that is in short-grass green-moss spruce forests growing on the lower parts of glacises having thick drained brown mountain-forests type soils. The methodology of the study is based on forest typology suggested by Ye.M. Filrode. The results of our long-term studies are generalized. A high level of transformation of forest vegetation has been found. After dense lumbering, tree stands of all age classes comprise Siberian spruces and firs of the pre-lumbering origins. Short-term secondary birch woods feature the most dynamic composition compared to that of other secondary forests. The restoration of the predominance spruce and fir stands in the place of birch woods becomes complete in tree stands reaching the ages of 60–68 years. The rate of restoration of dark coniferous forests are much higher in comparison with those of long-term secondary birch woods. Upon the development of the latter, the restoration of dark coniferous forests lasts for more than 120 years. These results are important for dark coniferous forests restoration and for organization of sustainable forest management in mountain dark coniferous forests of South Urals.

Keywords: forest transformation, forest successions, tree stand dynamics, dark coniferous forests, secondary tree stands.

Введение

Понимание биосферной роли лесов для смягчения последствий глобального потепления климата, а также важности других экосистемных функций, ставит проблему их сохранения и восстановления в число одних из самых актуальных проблем современности [41, 44]. Во многих странах, в том числе и в Российской Федерации, исследование биоразнообразия, продук-

тивности и динамики лесов относится к приоритетным направлениям для лесной экологии и лесоведения [26, 34, 38, 49]. Установлено, что деградация лесов и уменьшение их площадей вносят основной вклад в выбросы парниковых газов (занимают второе место среди всех их источников) [45]. Последствия от нарушений лесов проявляют себя как на региональном, так и глобальном уровнях и выражаются в снижении

экосистемных услуг, экономической ценности лесных ресурсов и кроме того в увеличении угроз стихийных бедствий [44, 45]. При этом адаптивные способности экосистем не всегда могут компенсировать влияние внешних воздействий, что приводит к потере устойчивости и еще большей деградации [44, 53]. Усилиями мирового научного общества разработана программа REDD+ (Reducing Emissions from Deforestation and forest Degradation). Это глобальная инициатива, направленная на сокращение выбросов парниковых газов путем лесовосстановления и сокращения лесной деградации. Цель REDD+ заключается не только в сокращении выбросов парниковых газов, но и в содействии сохранению биоразнообразия, защите экосистемных услуг, улучшении экономического и социального благополучия населения. Чтобы сделать данную инициативу эффективной, REDD+ предусматривает разработку механизмов финансового вознаграждения стран, которые активно занимаются сохранением лесов и устойчивым лесопользованием [51], и ожидается, что данная REDD+ будет иметь положительный эффект для сохранения и восстановления лесов во всем мире. Однако до сих пор процесс лесной деградации не остановлен [31, 42, 46, 48], а положительные тенденции отмечаются крайне редко. Например, улучшение обстановки в землепользовании и лесовосстановлении отмечается для отдельных регионов Китая [43], некоторые положительные тенденции отмечаются в отдельных странах Евросоюза [49]. При этом информация о качестве лесов, их сукцессионном статусе, видовом разнообразии и устойчивости, как правило, отсутствует. В литературе неоднократно подчеркивается, что для точных оценок лесной деградации и прогнозов успешности лесовосстановления все еще остро ощущается нехватка информации о региональных и лесотипологических особенностях [40, 42, 54, 55]. Для этих целей активно развиваются ГИС технологии [52]. Тем не менее подчеркивается сложность анализа лесной динамики на основе дистанционных методов зондирования территорий и, несмотря на их стремительное развитие, данные технологии все еще не позволяют решить все проблемы [33]. В данном контексте увеличивается важность изучения восстановительно-возрастной динамики лесов наземными методами, так как анализ сукцессий позволяет разграничить лесовосстановление и лесную деградацию. В дальнейшем объединение полевых измерений на выборочных территориях со спутниковыми изображениями позволит получить оценки динамики растительности на больших территориях.

Многолетнее интенсивное лесопользование привело к преобразованию структуры и функций горных экосистем на больших площадях, и данный процесс все еще продолжается [12, 37]. Уже Б.П. Колесников [14] отмечал непрерывное снижение площадей, за-

нимаемых темнохвойными лесами, констатировал увеличение доли лиственных древостоев, представляющих длительные и устойчивые смены растительности, а также эрозию почв и сопряженную с ней потерю продуктивности древостоев. Данный процесс необходимо контролировать. Важны как мониторинг лесной деградации, так и оценка потенциала лесовосстановления. В настоящее время данным проблемам уделяется пристальное внимание: ряд работ посвящен антропогенной трансформации ландшафтов [18], восстановительным сукцессиям [30], изучению влияния климатических факторов на лесные экосистемы [17, 27, 28].

Цель наших исследований: изучение восстановительно-возрастной динамики коротко-производных березняков преобладающего типа лесорастительных условий Южного Урала на принципах генетической лесной типологии на основе материалов лесоустройства и дополнительных собственных исследований.

Материал и методика

В качестве района исследования выбран Катав-Ивановский лесхоз (ныне Катав-Ивановское лесничество) Челябинской области (рис. 1). Абсолютные высоты составляют 400–800 м над уровнем моря. Данный район является типичным для Юрюзанско-Верхнеуральской провинции горных южно-таежных и смешанных лесов [14]. Леса в данной провинции сформировались на стыке двух групп лесной растительности [12]: 1) восточно-европейские липово-дубовые леса; 2) южно-таежные темнохвойные и широколиственно-темнохвойные подтаежные леса.

Исследования выполнены в южно-таежных лесах в нижних частях пологих склонов с мощными дренированными бурыми горно-лесными почвами. В разработанных Е.М. Фильрозе [29] для Южного Урала схемах лесорастительных условий и типов леса основными диагностическими признаками типа леса являются положение в рельефе и условия увлажнения почв. Мощность почв имеет важное значение. В зависимости от мощности почва может содержать различные количества влаги и элементов минерального питания. Чем больше мощность почвы, тем больше ресурсов для роста растений. Мощность почв зависит от положения в рельефе. Эта закономерность является ключевой для лесной типологии горных территорий. Изученные нижние части склонов характеризуются мощными почвами (более 50 см) и устойчивым режимом увлажнения почв в течение всего вегетационного сезона. В данных лесорастительных условиях произрастают ельнички мелкоствольно-зеленомошные. В условно-коренных лесах в древостое доминируют ель сибирская *Picea obovata* Ledeb. и пихта сибирская *Abies sibirica* Ledeb., при этом их пропорции варьируют. Участие березы *Betula pubescens* Ehrh. может со-

ставлять до 20%. Сосна обыкновенная *Pinus sylvestris* L. связана исключительно с пожарами, поэтому в данном типе леса является надежным индикатором этого явления. Возрастная и пространственная структуры условно-коренных ельников характеризуются как сложные. Отличительными особенностями по сравнению с производными лесами являются многоярусный разновозрастный древостой при относительной полноте в пределах 0,7–1,0. Запас древостоя нередко превышает 300 м³/га [2]. В подлеске встречаются липа *Tilia cordata* Mill., рябина *Sorbus aucuparia* L., малина *Rubus idaeus* L., черемуха *Padus avium* Mill. Проективное покрытие мхов превышает 60%. Обычными видами являются *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., *Hylocomium splendens* (Hedw.) B. S. G., *Dicranum* sp. Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса уступает моховому покрову и не превышает 40%. Наиболее обильны кислица *Oxalis acetosella* L., плауны *Lycopodium clavatum* L. и *Lycopodium annotinum* L. Часто встречаются вейник *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth, осоки *Carex pilosa* Scop. и *Carex rhizina* Blytt. ex Lindbl., кочедыжник *Athyrium filix-femina* (L.) Roth, щитовники *Dryopteris expansa* (C. Presl) Fraser-Jenk. & Jermy и *Dryopteris carthusiana* (Vill.) H.P. Fuchs. Из видов неморального комплекса присутствуют живучка *Ajuga reptans* L., копытень *Asarum europaeum* L., подмаренник *Asperula odorata* L., осока *Carex pilosa* Scop., наперстянка *Digitalis grandiflora* Mill., щитовник *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott, медуница *Pulmonaria obscura* Dumort., фиалка *Viola mirabilis* L. [12].

Под пологом ельников мелкотравно-зеленомошных развиваются бурые горно-лесные почвы. Почвы в данном типе леса хорошо дренированы за счет склонового положения и высокой щебнистости [7, 19]. Почвенный профиль следующий: A₀ – A₁ – B – BC – D. Дифференциация профиля на генетические горизонты – слабая. Признаки оподзоливания отсутствуют либо выражены слабо. Скелетность увеличивается вниз по профилю и характеризуется как высокая. Интенсивность бурой окраски напротив снижается вниз по профилю. Подстилка составляет не более 5 см, а гумусовый горизонт – не более 10 см, в котором преобладают фульвокислоты [7]. Механический состав почв изученного типа леса характеризуется как суглинистый и легкосуглинистый.

Первый этап исследований включал анализ материалов лесоустройства, выполненных на основе генетической лесной типологии [15] с использованием лесотипологических схем, разработанных Е.М. Фильрозе [29]. Всего исследовано 104 выдела площадью 617,8 га.

Второй этап – собственные полевые исследования и анализ полученных данных. Исследования проведены между 54°33' – 54°40'N и 57°48' – 57°55'E (рис. 1). Были заложены пробные площади размером 0,5 га. По общепринятым методикам проведена таксация древостоя [6]. Для изучения подроста древесных растений на каждой пробной площади закладывалось по 40 учетных площадок размером 5x5 м. Для каждого экземпляра подроста определены: высота, возраст, жизненное состояние.



Рис. 1. Район исследований

Возрастной ряд коротко-производных березняков подобран по методике Р.Г и З.И. Синельщиковых, Е.П. Смолоногова и А.М. Шихова [22, 23, 24] с дополнением и уточнением [2]. В основу были положены теоретические положения о том, что развитие лесных сообществ в пространстве повторяет их последовательность во времени [32, 39, 47, 50] и лесные фитоценозы разных возрастов, имеющие сходную историю возникновения и формирования и произрастающие в одинаковых лесорастительных условиях, можно объединить в один естественный (генетический) ряд развития [25]. При работе с данными лесоустройства количество деревьев и сумма площадей сечений были рассчитаны по формуле Линь Чен Гана способом С.К. Бараева [8] по каждой составляющей. Кроме того, была выполнена аппроксимация динамики запаса коротко-производных березняков [16, 21] с использованием общеизвестного в лесной таксации уравнения Ф. Корсуня и Г. Бакмана, описывающего s-образный период роста древостоев

$$y = e^{-4,5543+4,1829\ln x-0,4379 \ln x^2} \quad (1)$$

(где: x – возраст, y – общий запас древостоя с коэффициентом детерминации 0,989), а также общего для древостоя среднего и текущего изменения запаса, выравненного на основе этой формулы.

Ход роста по высоте березы вычислялся по уравнению В.Н. Дракина и Д.И. Вуевского [16, 21]:

$$y = a(1-e^{-bx})^c, \quad (2)$$

а для остальных древесных растений – по уравнению Ф. Корсуня:

$$y = x^2/(a+bx+cx^2), \quad (3)$$

где: x – возраст, y – высота, a , b и c – константы.

Достоверность различий динамики запаса рассчитывалась на основе двухфакторного дисперсионного анализа [18].

Результаты и обсуждение Трансформация горных темнохвойных лесов Южного Урала

Проведенные исследования выявили высокий уровень трансформации лесной растительности в преобладающих лесорастительных условиях Южного Урала (рис. 2). Темнохвойные леса сохранились только на 8% лесопокрытых площадей. В структуре лесного фонда преобладают длительно- и устойчиво-производные леса, в которых восстановление эдификаторной роли ели сибирской и пихты сибирской занимает длительный период времени. Доля коротко-производных древостоев составляет лишь 5%, из них 4% – коротко-производные березняки и 1% – коротко-производные осинники.

Антропогенная трансформация не только затрагивает древостой, но и изменяет видовой состав и структуру подчиненных ярусов. Наибольшая уязвимость выявлена у мохового покрова. В темнохвойных лесах моховой ярус имеет покрытие 70–80%. Увеличение доли березы и осины в составе древостоя инициирует быстрое сокращение обилия мхов вплоть до 0,1% (в 700–800 раз) (рис. 3). В травяно-кустарничковом ярусе нами выявлено изменение видового состава и количественных соотношений между видами [12, 36, 37], также установлено, что темпы восстановления подчиненных ярусов значительно ниже, чем темпы восстановления древостоя [10–12]. Это подтверждает важность более бережного отношения к горным темнохвойным лесам.

Наиболее быстрое восстановление темнохвойных лесов возможно при формировании коротко-производных березняков на вырубках. Поэтому, несмотря на то что коротко-производные березняки занимают небольшие площади, их роль в восстановлении тем-

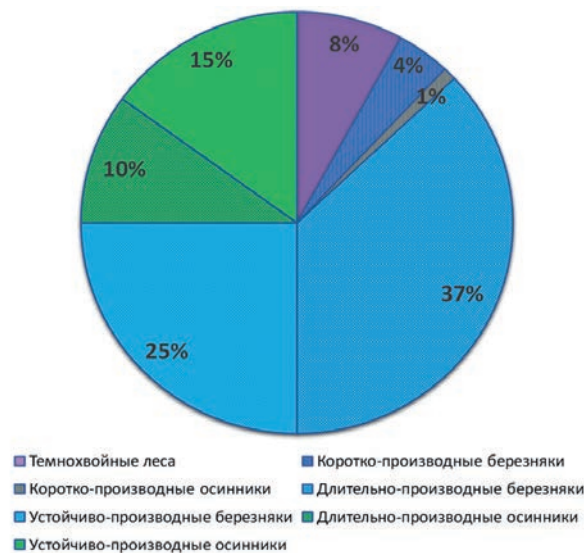


Рис. 2. Распределение лесов по эколого-динамическим рядам восстановления и развития биogeоценозов в преобладающих лесорастительных условиях западных низгорий Южного Урала

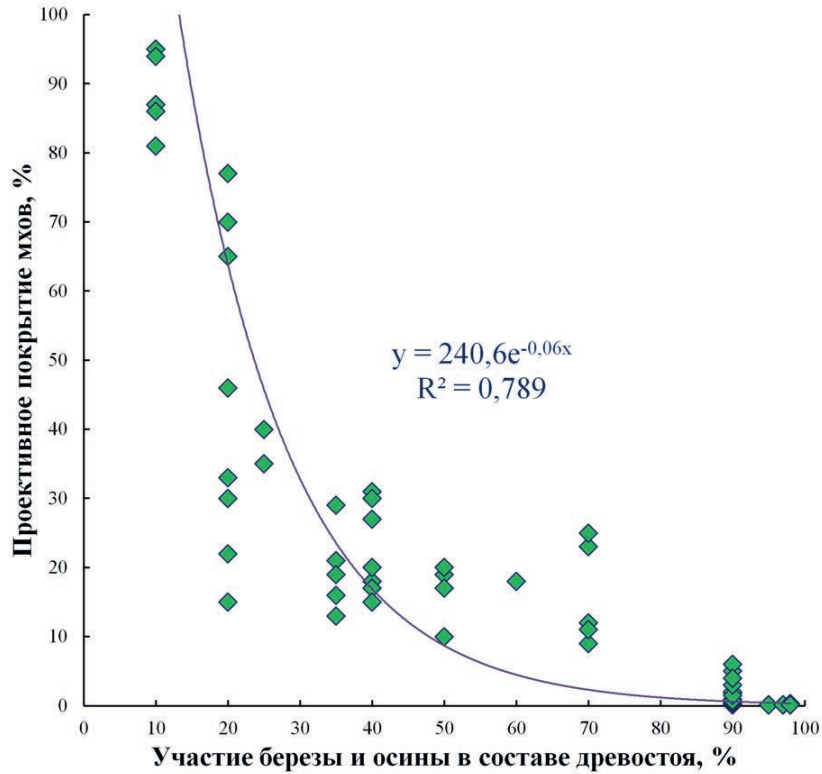


Рис. 3. Динамика проективного покрытия мохового покрова в связи с увеличением участия березы и осины в составе древостоя в преобладающих лесорастительных условиях западных низкогорий Южного Урала

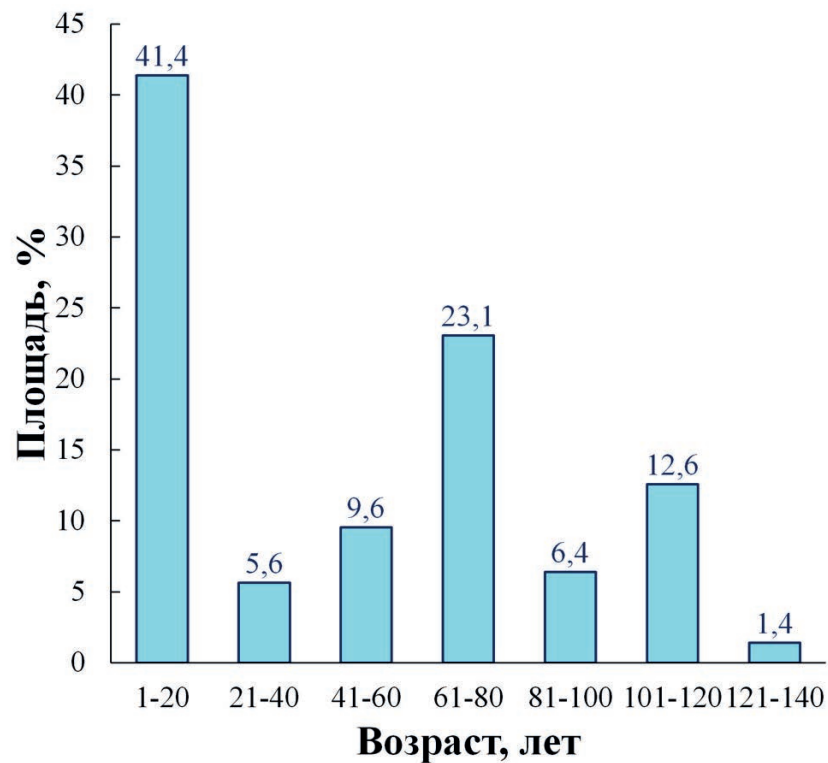


Рис. 4. Распределение коротко-производных березняков по возрасту в преобладающих лесорастительных условиях западных низкогорий Южного Урала

нохвойных лесов заслуживает особого внимания. Анализ распределения коротко-производных по возрасту выявил преобладание молодняков (рис. 4). Это свидетельствует о положительной тенденции к увеличению площадей данных древостоев в структуре лесного фонда. Низкая доля старовозрастных коротко-производных березняков связана, вероятно, с естественными процессами их распада, а также с повторными рубками

Восстановительно-возрастная динамика древесного яруса коротко-производных березняков
Соотношение возраста березы пушистой с возрастом ели сибирской и пихты сибирской

Соотношение возраста основного лесобразующего вида березы (*B. pubescens* Ehrh.) с возрастом ели сибирской (*P. obovata* Ledeb.) и пихты сибирской (*A. sibirica* Ledeb.) показано в табл. 1. Она наглядно показывает, что ель сибирская и пихта сибирская в коротко-производных березняках старше березы пушистой и соответственно имеют предварительное рубке происхождение, формируясь из сохранившегося во время лесозаготовок подроста.

Динамика количественных показателей древостоя

Количественные показатели структуры и динамики коротко-производных березняков приведены в табл. 2. В ней использованы стандартные индексы, принятые в лесном хозяйстве для основных лесобразующих видов: Б – березы повислая и пушистая (*B. pendula* и *B. pubescens* spp.), Е – ель сибирская (*P. obovata* Ledeb.), Ос – осина (*P. tremula* L.), П – пихта сибирская (*A. sibirica* Ledeb.), С – сосна обыкновенная (*P. sylvestris* L.), Лп – липа мелколистная (*T. cordata* Mill.), Олс – ольха серая (*Alnus incana* L.), Л – лиственница (*Larix* spp), Ив – древовидные виды ив (*Salix* spp), Е_{пдр} и П_{пдр} – подрост ели и пихты.

Средний прирост по запасу определяется делением абсолютной величины запаса на возраст древостоя.

Текущее изменение запаса или текущий прирост представляет собой величину, на которую изменяется запас за определенное время жизни древостоя. В данном случае это 20-летний период, в котором текущий прирост определяется как разность запаса, деленная на 20 лет. Соотношение среднего и текущего прироста характеризует возрастные стадии древостоя. В молодняках и средневозрастных древостоях текущий прирост больше среднего, в спелых древостоях – напротив, больше средний прирост. Возраст, в котором средний и текущий приросты равны, определяет возраст количественной спелости древостоя. Нулевое значение текущего прироста характеризует возраст естественной или биологической спелости и наступления у березы стадии сенильности. При уменьшении запаса – текущий прирост становится отрицательным.

В молодняках (до 20 лет) доля березы составляет в среднем 5,0±0,36 единиц по запасу. Максимум 6,0±0,63 (4–7) единиц достигается в возрасте 21–40 лет. В дальнейшем доля березы в составе древостоев уменьшается. В возрасте 101–120 лет – составляет 3,1±0,26 (1–5) единицы. Доля осины нередко превышает 1 единицу состава в возрасте до 40 лет, а начиная с 41 года ее доля может увеличиваться до 5% по запасу. Примерно такую же долю по запасу имеет липа.

Участие ели сибирской и пихты сибирской увеличивается от 2,3 единиц в молодняках до 4,5 единиц в спелых березовых древостоях (61–80 лет) и до 7 единиц к 120 годам. Таким образом, восстановление преобладания ели сибирской и пихты сибирской наблюдается гораздо раньше, чем в длительно-производных березняках, возникших на вырубках или после пожаров [4].

Количество деревьев (экз./га) в молодняках для березы составляет 2893±803 (497–11141), уменьшаясь до 121±21 (37–288) к 100-120-летнему возрасту (табл. 2). В таблице средний и текущий приросты березы получены на основе выравненного значения запаса и выделены курсивом, а в заголовках обозначены звездочкой.

Табл. 1

Разница возрастов березы и темнохвойной компоненты фитоценоза (ели сибирской и пихты сибирской)

Возраст березы	Разница с возрастом ели сибирской			Разница с возрастом пихты сибирской		
	Минимум	Максимум	Среднее	Минимум	Максимум	Среднее
1–20	10	35	16	0	35	21
21–40	0	0	20	10	25	17
41–60	10	75	34	0	70	28
61–80	10	70	31	0	40	13
81–100	10	90	36	0	30	8
101–120	0	40	17	0	10	1
121–140	0	0	50	0	0	10

Динамика таксационных показателей модального древостоя (эскиз хода роста) коротко-производного березняка преобладающего типа лесорастительных условий западных низкогорий Южного Урала

Состав, единицы	Порода	А, лет	Н м	Д см	Н экз./га	S	ρ	М м ³ /га	D	Z _М *
1–20 лет										
5,3	Б	15	6,8	5,9	2893	3,75	0,68	15,3	1,1	1,1
0,8	Е	33	4,5	6,5	397	0,41		1,6		
0,7	Лп	16	4,7	6,3	202	0,49		2,0		
1,2	Ос	18	8,0	6,5	579	1,90		8,0		
1,5	П	36	5,7	6,7	533	1,34		5,2		
0,2	Ив	20	9,0	8,0	27	0,14		0,7		
0,1	Л	20	7,0	8,0	15	0,08		0,3		
0,1	Олс	20	8,0	6,0	40	0,11		0,1		
0,4	С	22	6,8	8,0	105	0,31		1,2		
Всего									1,9	1,9
Выровненный общий запас и его изменение								35,2	2,3	2,3
21–40 лет										
6,0	Б	28	12,0	10,8	1113	9,90	0,86	59,8	1,9	2,8
2,4	П	45	10,4	11,6	435	4,32		24,2		
0,2	Е	50	12,0	14,0	16	0,25		1,6		
0,4	Олс	30	10,0	8,0	138	0,69		3,6		
1,0	Ос	25	12,0	12,0	159	1,80		10,8		
Всего									3,3	5,8
Выровненный общий запас и его изменение								96,9	3,3	4,4
41–60 лет										
5,0	Б	57	18,3	18,6	358	9,67	0,60	83,7	1,6	1,4
1,5	Е	93	20,9	24,3	60	2,70		28,1		
0,5	Ос	52	15,3	15,0	46	0,92		7,1		
2,2	П	84	19,0	21,3	113	3,64		33,3		
0,1	Л	80	22,0	28,0	4	0,22		2,2		
0,3	Лп	65	16,0	16,0	25	0,50		4,0		
0,2	Олс	50	13,0	12,0	30	0,34		2,2		
0,2	С	80	20,0	24,0	11	0,48		4,4		
Всего									2,5	1,8
Выровненный общий запас и его изменение								181,2	3,2	3,1
6,9	П _{пдр}	22	2,1		1150					
3,1	Е _{пдр}	23	2,1		950					
								2100		
61–80 лет										
4,6	Б	74	20,7	24,1	250	10,41	0,57	98,3	1,2	0,0
2,6	Е	105	22,9	28,1	95	5,53		58,6		
1,9	П	87	19,5	21,5	111	3,84		36,7		
0,3	Лп	67	16,3	16,7	40	0,85		6,9		
0,4	Ос	70	19,5	23,0	23	0,82		7,3		
0,1	С	90	21,0	26,0	3	0,17		1,7		
Всего									2,5	3,0
Выровненный общий запас и его изменение								207,9	2,8	1,6

Продолжение. Начало таблицы на стр. 189.

Состав, единицы	Порода	А, лет	Н м	Д см	Н экз./га	S	p	М м ³ /га	D	Z _М *
8,4	П _{пдр}	23	2,7		1286					
1,6	Е _{пдр}	23	2,5		367					
Всего					1653					
81–100 лет										
3,5	Б	93	22,3	28,0	125	7,45	0,42	75,5	0,9	-0,4
2,5	Е	115	24,0	29,5	83	4,96		55,0		
3,0	П	100	21,5	25,0	126	6,23		64,0		
0,3	Лп	100	17,0	22,0	15	0,57		4,8		
0,8	Ос	95	23,0	29,0	23	1,51		15,8		
Всего					372	20,71	0,42	215,0	4,3	0,3
Выровненный общий запас и его изменение								223,3	2,4	0,8
3,9	Е _{пдр}	28	2,5		644					
6,1	П _{пдр}	28	2,5		996					
Всего					1640					
101–120 лет										
3,1	Б	112	22,6	28,5	121	7,01	0,44	71,0	0,7	-0,6
4,3	Е	136	26,0	32,5	111	8,32		99,8		
2,3	П	120	22,8	24,4	102	4,66		50,3		
0,3	Лп	110	17	16	31	0,63		5,25		
0,1	Емл	80	22	28	3	0,19		2,0		
Всего					368	20,81	0,44	228,3	1,8	0,6
Выровненный общий запас и его изменение								228,9	2,0	0,3
6,3	П _{пдр}	30	2,6		2004					
3,7	Е _{пдр}	30	2,6		1038					
Всего					3042					
121–140 лет										
6	П	140	25,0	28,0	191	11,73	0,4	138,0		
1	Е	180	29,0	40,0	14	1,71		23,0		
3	Б	130	24,0	32,0	79	6,39		69,0		
Всего					284	19,83	0,4	230,0	0,5	-0,6
Выровненный общий запас и его изменение								228,4	1,8	-0,03
8	П _{пдр}	30	2		1200					
2	Е _{пдр}				300					
Всего					1500					

Примечание: А – средний возраст элемента леса, Н – средняя высота, Д – средний диаметр, N – количество деревьев, ΣG – сумма площадей сечений или абсолютная полнота, p – относительная полнота, М – запас стволовой древесины, ΔM и Z_M – среднее и текущее изменение запаса. Средний и текущий приросты березы получены на основе выровненного значения запаса и выделены курсивом, а в заголовках обозначены звездочкой.

дочкой. При этом количество деревьев ели и пихты в древостоях до 20 лет составляет около 1 тыс., а к возрасту древостоев 61–80 лет уменьшается из-за сильной конкуренции с лиственными до 173 и остается стабильным на уровне около 200 до 140 лет. Таким образом восстановление господства ели сибирской и пихты сибирской происходит за счет отпада менее долговечных лиственных пород. Соответственно общее количество деревьев с возрастом древостоя уменьшается с 4452 ± 988 (726–15612) в молодняках до 368 ± 42 (205–655) к 101–120-летнему возрасту.

Для коротко-производных березняков характерно увеличение относительной полноты с $0,68 \pm 0,03$ (0,4–0,9) в молодняках до $0,86 \pm 0,05$ (0,7–1,0) в средневозрастных древостоях возрастом 21–40 лет. Затем наблюдается ее уменьшение до $0,44 \pm 0,03$ (0,3–0,6) к 120-летнему возрасту (табл. 2). Это связано с интенсивным распадом березовой части древостоя и переходом ко второму периоду динамики – интенсивному отпаду березы [24]. При этом запас ($\text{м}^3/\text{га}$) березы увеличивается с $15,3 \pm 2,1$ (4–42) в молодняках до $98,3 \pm 10,4$ (42–208) к 61–80-летнему возрасту древостоев, а затем уменьшается до 70 в 120-летних древостоях. Суммарный запас ели и пихты увеличивается с 6,8 в молодняках до 161 в возрасте 121–140 лет. Таким образом, общий запас стволовой древесины коротко-производных березняков возрастает с $34 \pm 3,83$ (10–70) в молодняках до $228,3 \pm 10,1$ (150–290) к 120 годам. Это обусловлено тем, что повышенный отпад березы компенсируется увеличением прироста темнохвойных.

Из-за того, что динамика выявлена методом интерпретации синхронных пространственных данных как временных рядов без детального анализа по каждому выделу признаков предыдущего и прогнозирования последующего состояния древостоя, результаты по сопоставлению количественных данных могут быть неточными. То, что в какой-то возрастной группе той или иной породы больше или меньше, чем в соседних возрастных группах, может не означать увеличения / уменьшения ее участия, а может означать разницу в стартовых условиях по соотношению пород в разные десятилетия в случае, когда нет аргументации относительно единства начальных условий. При таком сравнении разница до одной единицы в формуле древостоя может означать отсутствие различий.

Конкуренентоспособность ели, пихты и сосны с березой, осинкой и липой послерубочного происхождения

В отличие от ситуации с длительно- и устойчиво-производными березняками [1, 4, 9], где ель и пихта находятся редко или отсутствуют, в основном ярусе древостоя удалось исследовать конкурентоспособность темнохвойных, а также сосны предварительного происхождения по отношению к березе, осине

и липе послерубочной генерации. Результаты были получены на основе соотношения хода роста по высоте у ели и пихты, а также сосны предварительного происхождения и хода роста у березы, осины и липы послерубочного происхождения.

Результаты исследований показали, что ель и пихта смогут составить конкуренцию березе и осине, если в момент рубки их возраст превышает 30 лет, а высота – 2,9 м [2, 3, 5, 13]. Для успешной конкуренции с липой необходимо, чтобы в момент рубки возраст ели и пихты превышал возраст липы более чем на 25 лет, а высота превышала более чем на 2,0–2,5 м. Сосна может конкурировать с березой и осинкой, если в момент рубки ее возраст превышает 15 лет, а высота – 4,1 м. Для успешной конкуренции с липой необходимо превышение возраста 10 лет, а высоты – 2,6 м [2, 3, 5, 13]. Данные лесоустроительных материалов подтверждают ранее опубликованные полевые материалы авторов о конкурентоспособности ели и пихты предварительного происхождения с березой и осинкой [2, 3, 5, 13] в преобладающей группе III типов лесорастительных условий (в нижних частях пологих склонов с мощными дренированными почвами).

Сравнительный анализ эколого-динамических рядов лесной динамики

Динамика запаса основного элемента древостоя (березы) в коротко-производных березняках по сравнению с длительно- и устойчиво-производными березняками показала, что во всех рядах восстановительно-возрастной динамики березняков (до 60–70 лет) наблюдается увеличение запаса березы. После чего начинается их уменьшение. Это обусловлено особенностями роста березы в данных лесорастительных условиях и оправдано возрастом рубки березы с 61 года в эксплуатационных лесах [1, 4].

Сравнение роста коротко-производных березняков с длительно- и устойчиво-производными [1, 4] показало лишь незначительное уменьшение общего запаса древостоев в возрасте 121–140 лет. Это связано с тем, что отпад березы компенсируется усилением прироста ели и пихты предварительной генерации. До 40 лет общий запас древостоев коротко-производных березняков близок к запасу устойчиво-производных березняков, но меньше запаса длительно-производных. Лишь в возрасте старше 60 лет коротко-производные березняки характеризуются большими запасами по сравнению с длительно- и устойчиво-производными. Это также подтверждает увеличение в составе древостоев ели и пихты. Двухфакторный дисперсионный анализ показал, что пихто-ельники, которые возникли из сохранившегося подроста, и коротко-производные березняки достоверно не различаются не только по среднему уровню ($F=1,674$ при $p < 0,95$), но и по

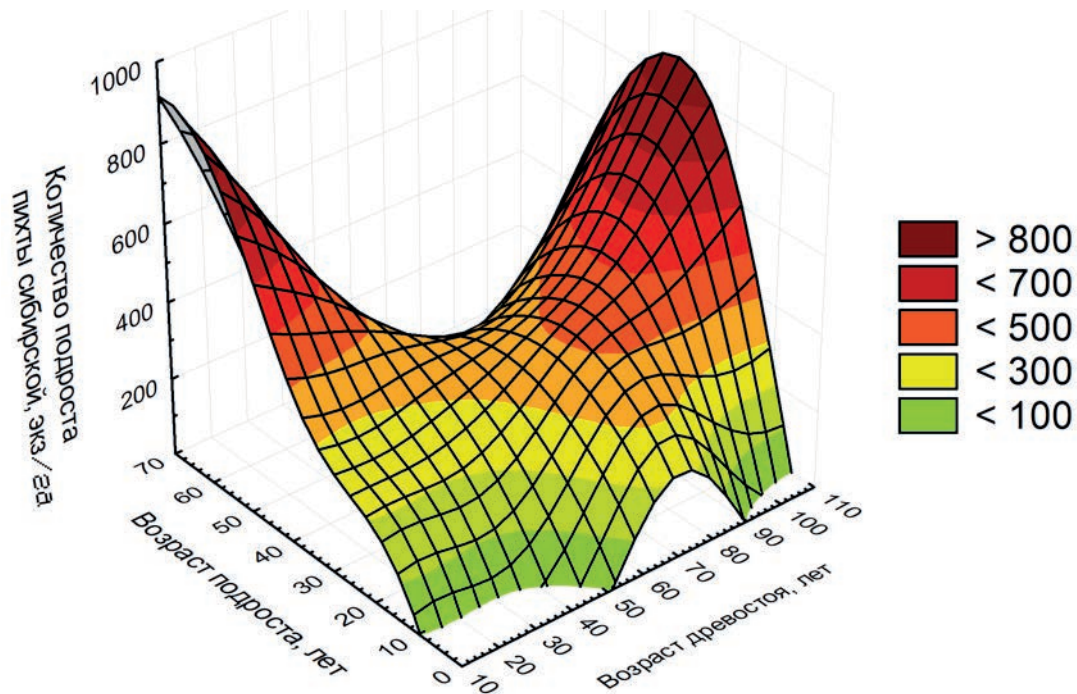


Рис. 5. Зависимость возрастной структуры подроста пихты сибирской от возраста древостоя в коротко-производных березняках

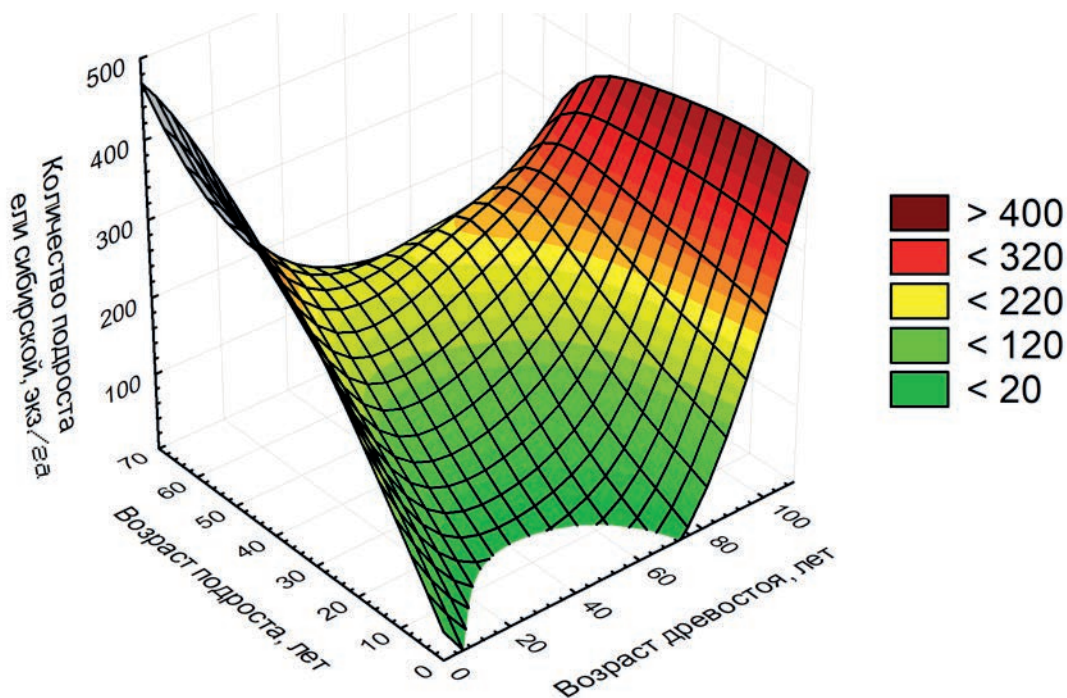


Рис. 6. Зависимость возрастной структуры подроста ели сибирской от возраста древостоя в коротко-производных березняках

не параллельности динамики запаса ($F = 1,248$ при $p < 0,95$). На полученном материале также не удалось выявить достоверные различия между коротко-производными и длительно- и устойчиво-производными березняками как по среднему уровню ($F = 0,417$ и $F = 0,015$ при $p < 0,95$), так и по не параллельности динамики запаса ($F = 3,071$ и $F = 0,635$ при $p < 0,95$).

Среднее выравненное изменение запаса основного лесообразователя, березы, достигает максимума в 21–40 лет ($1,9 \text{ м}^3/\text{га}/\text{год}$), после чего уменьшается до $0,5 \text{ м}^3/\text{га}/\text{год}$ к возрасту древостоев 121–140 лет. Текущее изменение выравненного значения запаса березы возрастает с $0,5$ до $2,7 \text{ м}^3/\text{га}/\text{год}$ к возрасту 21–40 лет, затем уменьшается, достигая отрицательных значений в 90 лет в фазе интенсивного отпада березы.

Среднее изменение выравненного общего запаса древостоя в возрасте от 21 до 60 лет достигает максимума ($3,2 \text{ м}^3/\text{га}/\text{год}$) и постепенно уменьшается до $1,6 \text{ м}^3/\text{га}/\text{год}$ в возрасте древостоев 121–140 лет (что соответствует фазе естественной спелости леса). Текущее изменение выравненного общего запаса коротко-производных березняков увеличивается с $1,6$ до $5,5 \text{ м}^3/\text{га}/\text{год}$, затем уменьшается, достигая отрицательного значения $0,03 \text{ м}^3/\text{га}/\text{год}$ в возрасте 121–140 лет.

Возобновление ели сибирской и пихты сибирской под пологом древостоев

Одним из показателей, характеризующих восстановительные процессы лесной растительности, является протекание процессов естественного возобновления под пологом древостоев. Исследования численности подроста ели сибирской и пихты сибирской под пологом древостоев были проведены ранее [13, 35]. В данном исследовании нами углублен анализ и проанализирована зависимость возрастной структуры подроста от возраста древостоя для коротко-производных березняков. Результаты приведены на рис. 5 и 6.

Графики на рис. 5 и 6 подтверждают выявленную особенность: формирование коротко-производных березняков идет за счет предварительных рубке генераций темнохвойного подроста. Последующее возобновление на начальных стадиях сукцессии либо от-

сутствует совсем, либо незначительное. В связи с тем, что новые поколения пихты сибирской и ели сибирской крайне малочисленны, количество темнохвойного подроста под пологом коротко-производных березняков первые 40–50 лет уменьшается (рис. 5, 6). Далее отмечается появление новых генераций пихты сибирской (рис. 5) и ели сибирской (рис. 6), и возобновительный процесс приобретает непрерывный характер. Количество разновозрастного темнохвойного подроста увеличивается. Эта особенность подтверждает успешность восстановления темнохвойных лесов после рубок с сохранением молодых поколений ели сибирской и пихты сибирской: за период жизни основного лесообразователя (березы пушистой) происходит восстановление преобладания пихты сибирской и ели сибирской как в древостое, так и в подросте.

Заключение

Для ельников мелкотравно-зеленомошных, произрастающих в преобладающих лесорастительных условиях западных низкогорий Южного Урала (нижние части пологих склонов с мощными дренированными бурными горнолесными почвами) выявлен высокий уровень антропогенной трансформации лесной растительности. Установлено, что после сплошных рубок в древостоях всех классов возраста ель сибирская и пихта сибирская имеют предварительное рубке происхождение. Подтверждено, что коротко-производные березняки характеризуются наиболее динамичным составом по сравнению с другими производными лесами. Восстановление преобладания ели сибирской и пихты сибирской в коротко-производных березняках завершается к 60–80-летнему возрасту древостоя. Темпы восстановления темнохвойных лесов гораздо выше по сравнению с длительно-производными березняками, при формировании которых восстановление темнохвойных лесов длится более 120 лет. Результаты исследований имеют значение для сохранения, восстановления темнохвойных лесов и организации устойчивого лесопользования в горных темнохвойных лесах Южного Урала.

Работа выполнена в рамках государственного задания Ботанического сада УрО РАН.

Литература

Список русскоязычной литературы

1. Андреев ГВ. Структура и динамика устойчиво-производных березняков на Южном Урале. Вестник Алтайского ГАУ. 2011;11(85):39-43.
2. Андреев ГВ. Восстановительно-возрастная динамика темнохвойных древостоев на западном макросклоне Южного Урала. Лесное хозяйство. 2007;(3):38-40.

3. Андреев ГВ. Динамика длительно-производных осинников на Южном Урале. Вестник Алтайского ГАУ. 2012;10(96):55-8.
4. Андреев ГВ. Структура и динамика длительно-производных березняков на Южном Урале. Вестник Бурятской ГСХА имени В.Р. Филиппова. 2022;(1):61-7.
5. Андреев ГВ. Ход роста по высоте основных лесобразующих пород на Южном Урале. Лесное хозяйство. 2010;(3):36-7.
6. Анучин НП. Лесная таксация: учебник для вузов. М.: Лесная промышленность; 1982.
7. Арефьева ЗН, Фильрозе ЕМ. К характеристике генезиса бурых горно-лесных почв Челябинской области. В кн.: Вопросы генезиса бонитировки и повышения плодородия почв Южного Урала и Среднего Поволжья. Уфа; 1974. С. 47-51.
8. Бараев СК. Определение запасов без обмена модельных деревьев. Лесное хозяйство. 1963;(8):26-9.
9. Дебков НВ, Грязькин АВ, Ковалев НВ, Новикова НА. Особенности формирования древостоев из подроста предварительной генерации. Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 2015;213:6-17.
10. Иванова НС. Исследование сопряженности восстановительно-возрастной динамики древостоя и подчиненных ярусов в коротко-производных березняках западных низкогорий Южного Урала. Аграрный вестник Урала. 2009;(1):76-9.
11. Иванова НС. Сопряженность восстановительно-возрастной динамики древостоя и подчиненных ярусов в длительно-производных березняках западных низкогорий Южного Урала. Аграрный вестник Урала. 2009;(2):79-82.
12. Иванова НС. Лесотипологические особенности биоразнообразия и восстановительно-возрастной динамики растительности горных лесов Южного и Среднего Урала: дис. ... д-ра биол. наук 06.03.02. Екатеринбург, 2019.
13. Иванова НС, Андреев ГВ. Естественное восстановление структуры ценопопуляций ели сибирской и пихты сибирской под пологом коротко-производных березняков в горах Южного Урала. Аграрный вестник Урала. 2008;(7):75-7.
14. Колесников БП. Леса Челябинской области. В кн.: Леса СССР. Т. 4. Москва: Наука; 1967. С. 125-56.
15. Колесников БП. Генетический этап в лесной типологии и его задачи. Лесоведение. 1974;(2):3-20.
16. Кузьмичев ВВ. Закономерности динамики древостоев: принципы и модели. Новосибирск: Наука; 2013.
17. Кучеров СЕ, Кучерова СВ, Мартыненко ВБ, Вельмовский ПВ. Климатический сигнал в годичных слоях дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) на юго-восточной границе его ареала в бассейне р. Урал. Юг России: экология, развитие. 2023;18(1):34-45. DOI: 10.18470/1992-1098-2023-1-34-45.
18. Латыпова ЗБ, Давлетбердин ДД. Геоэкологическая оценка антропогенных изменений горно-лесных ландшафтов Башкортостана. Проблемы региональной экологии. 2022;(6):102-5. DOI: 10.24412/1728-323X-2022-6-102-105.
19. Новгородова ГГ, Андреев ГВ. Трансформация почв в связи с антропогенной динамикой ельников западных низкогорий Южного Урала. В кн.: Леса Башкортостана: современное состояние и перспективы: материалы научно-практической конференции. Уфа; 1997. С. 125-6.
20. Плохинский НА. Алгоритмы биометрии. М.: Изд-во МГУ; 1980.
21. Свалов НН. Прогнозирование роста древостоев. Итоги науки и техники: Лесоведение и лесоводство. 1978;2:110-96.
22. Синельщиков РГ. Развитие лесов, формирующихся на еловых вырубках Среднего Урала. Лесное хозяйство. 1966;(4):24-7.
23. Синельщикова ЗИ. Динамика ельника кисличного и липнякового в южнотаежных лесах Зауралья. Экология. 1973;(5):39-45.
24. Смолоногов ЕП, Шихов АМ. Восстановительно-возрастная динамика лесов Билимбаевского опытно-показательного лесхоза. В кн.: Восстановительная и возрастная динамика таежных лесов Среднего Урала: Сборник научных трудов ИЭРиЖ. Свердловск: УрО АН СССР; 1987. С. 4-46.
25. Третьяков НВ. Метод исследования динамики древостоев данного типа леса. Труды Лесотехнической академии им С.М. Кирова. 1956;(73):110-6.
26. Усольцев ВА. Биоразнообразие и биопродуктивность лесов в контексте климатогенной биогеографии. Эко-потенциал. 2019;1(25):48-115.
27. Федоров НИ, Жигунова СН, Мартыненко ВБ, Широких ПС, Михайленко ОИ. Влияние климата и рельефа на распространение лесных сообществ в разных ботанико-географических районах южно-уральского региона. Экология. 2022;(6):411-420. DOI: 10.31857/S036705972206004X.
28. Федоров НИ, Мартыненко ВБ, Жигунова СН, Михайленко ОИ, Шендель ГВ, Наумова ЛГ.

- Изменение распространения широколиственных древесных видов в центральной части Южного Урала со второй половины XX века. Экология. 2021;(2): 103-111. DOI: 10.31857/S0367059721020050.
29. Фильрозе ЕМ. Схема генетической классификации типов леса Южного Урала. В кн.: Эколого-географические и генетические принципы изучения лесов. Свердловск: УНЦ АН СССР; 1983. С. 53-60.
 30. Широких ПС, Мартыненко ВБ, Баишева ЭЗ, Бикбаев ИГ. Динамика растительности на вырубках южно-уральского региона: основные итоги исследований уфимской геоботанической школы. Фиторазнообразии Восточной Европы. 2018;12(3):17-30. DOI: 10.24411/2072-8816-2018-10023.
- Общий список литературы/References**
1. Andreyev GV. [Structure and dynamics of sustainably derived birch forests in the Southern Urals]. Vestnik Altayskogo GAU. 2011;11(85):39-43. (In Russ.)
 2. Andreyev GV. [Restoration and age dynamics of dark coniferous stands on the western macroscline of the Southern Urals]. Lesnoye Khozyaystvo. 2007;(3):38-40. (In Russ.)
 3. Andreyev GV. [Dynamics of long-term derivative aspen forests in the Southern Urals]. Vestnik Altayskogo GAU. 2012;10(96):55-8. (In Russ.)
 4. Andreyev GV. [Structure and dynamics of long-term derivative birch forests in the Southern Urals]. Vestnik Buryatskoy GSKHA Imeni V.R. Filippova. 2022;(1):61-7. (In Russ.)
 5. Andreyev GV. [The course of growth in height of the main forest-forming species in the Southern Urals]. Lesnoye Khozyaystvo. 2010;(3):36-7. (In Russ.)
 6. Anuchin NP. Lesnaya Taksatsiya Uchebnik dlya VUZov. Moscow: Lesnaya Promyshlennost'; 1982. (In Russ.)
 7. Arefyeva ZN, Filrose YeM. [On characterizing the genesis of brown mountain forest soils of the Chelyabinsk region]. In: Voprosy Genezisa Bonitirovki i Povysheniya Plodorodiya Pochv Yuzhnogo Urala i Srednego Povolzhya. Ufa; 1974. P. 47-51. (In Russ.)
 8. Barayev SK. [Determining stocks without measuring model trees]. Lesnoye Khozyaystvo. 1963;(8):26-9. (In Russ.)
 9. Debkov NV, Gryazkin AV, Kovalev NV, Novikova NA. [Features of the formation of stands of pre-generation undergrowth]. Izvestiya Sankt-Peterburgskoy Lesotekhnicheskoy Akademii. 2015;213:6-17. (In Russ.)
 10. Ivanova NS. [A study of the conjugacy of the restoration-age dynamics of the stand and subordinate tiers in short-derived birch forests of the western lowlands of the Southern Urals]. Agrarnyi Vestnik Urala. 2009;(1):76-9. (In Russ.)
 11. Ivanova NS. [The conjugacy of the restoration-age dynamics of the stand and subordinate tiers in long-term derived birch forests of the western lowlands of the Southern Urals]. Agrarnyi Vestnik Urala. 2009;(2):79-82. (In Russ.)
 12. Ivanova NS. Lesotipologicheskiye Osobennosti Bioraznoobraziya i Vosstanovitelno-Vozrastnoy Dinamiki Rastitelnosti Gornyx Lesov Yuzhnogo i Srednego Urala. [Forest Typological Features of Biodiversity and Restoration-Age Dynamics of Vegetation of Mountain Forests of the Southern and Middle Urals]. PhD Dissertation. Yekaterinburg; 2019.
 13. Ivanova NS, Andreyev GV. [Natural restoration of the structure of the cenopopulations of Siberian spruce and Siberian fir under the canopy of short-derived birch forests in the mountains of the Southern Urals]. Agrarnyi Vestnik Urala. 2008;(7):75-7. (In Russ.)
 14. Kolesnikov BP. [Forests of the Chelyabinsk region]. In: Lesa SSSR. T. 4. Moscow: Nauka; 1967. P. 125-56. (In Russ.)
 15. Kolesnikov BP. [Genetic stage in forest typology and its tasks]. Lesovedeniye. 1974;(2):3-20. (In Russ.)
 16. Kuzmichev VV. Zakonomernosti Dinamiki Drevostoyev: Printsipy i Modeli. Novosibirsk: Nauka; 2013. (In Russ.)
 17. Kucherov SE, Kucherova SV, Martynenko VB, Velmovskiy PV. [Climatic signal in tree rings of the common oak (*Quercus robur* L.) on the south-eastern border of its range in the Ural River basin, Russia]. Yug Rossii Ekologiya Razvitiye. 2023;18(1):34-45. <https://doi.org/10.18470/1992-1098-2023-1-34-45>. (In Russ.)
 18. Latipova ZB, Davletberdin DD. [Geo-ecological assessment of anthropogenic changes to mountain and forest landscapes in Bashkortostan]. Problemy Regionalnoy Ekologii. 2022;(6):102-5. DOI: 10.24412/1728-323X-2022-6-102-105. (In Russ.)
 19. Novogorodova GG, Andreyev GV. [Soil transformation in connection with the anthropogenic dynamics of spruce forests in the western lowlands of the Southern Urals]. In: Lesa Bashkortostana: Sovremennoye Sostoyaniye i Perspektivy. Ufa; 1997. P. 125-6. (In Russ.)
 20. Plokhinskiy NA. Algoritmy Biometrii. Moscow: Izdatelstvo MGU; 1980. (In Russ.)
 21. Svalov N. [Forecasting the growth of stands]. Itogi Nauki i Tekhniki Lesovedeniye i Lesovodstvo. 1978;2:110-96. (In Russ.)

22. Sinelshchikov RG. [Development of forests formed in the spruce clearings of the Middle Urals]. *Lesnoye Khozyaystvo*. 1966;(4):24-7. (In Russ.)
23. Sinelshchikova ZI. [Dynamics of the sour and linden spruce forests in the southern taiga forests of the Trans-Urals]. *Russ J Ecol*. 1973;(5):39-45. (In Russ.)
24. Smolonogov YeP, Shikhov AM. [Restoration and age dynamics of forests of the Bilimbayevsky Forestry]. In: *Vosstanovitelnaya i Vozrastnaya Dinamika Tayezhnykh Lesov Srednego Urala*. Sverdlovsk: UrO AN; 1987. P. 4-46. (In Russ.)
25. Tretyakov NV. [Method of studying the dynamics of stands of a given type of forest]. *Trudy Lesotekhnicheskoy Akademii im S M Kirova* 1956;73:110-6. (In Russ.)
26. Usoltsev VA. [Biodiversity and forest bioproductivity in the context of climatogenic biogeography]. *Eko-Potentsial*. 2019; 25(1):48-115. (In Russ.)
27. Fedorov NI, Zhigunova SN, Martynenko VB, Shirokikh PS, Mikhaylenko OI. [The influence of climate and relief on the prevalence of forest communities in different geobotanical areas of the Sout Urals Region]. *Russ J Ecol*. 2022;(6):411-20. DOI: 10.31857/S036705972206004X. (In Russ.)
28. Fedorov NI, Martynenko VB, Zhigunova SN, Shendel GV, Mikhaylenko OI, Naumova LG. [Changes in the distribution of broadleaf tree species in the central part of the Southern Urals since the 1970s]. *Russ J Ecol*. 2021;52(2):118-25. DOI: 10.1134/S1067413621020053 (In Russ.)
29. Fil'roze YeM. [Scheme of genetic classification of forest types in the Southern Urals]. In: *Ekologo-Geograficheskiye i Geneticheskiye Printsipy Izucheniya Lesov*. Sverdlovsk: UNTS AN SSSR; 1983. P. 53–60. (In Russ.)
30. Shirokikh PS, Martynenko VB, Baisheva EZ, Bikbayev IG. [Vegetation dynamics on felling in the southern Urals region: main results of studies of Ufa geobotanical school]. *Fitoraznoobrazniye Vostochnoy Yevropy*. 2018;12(3):17-30. DOI: 10.24411/2072-8816-2018-10023. (In Russ.)
31. Casas GG, Baselly-Villanueva JR, Limeira MMC, Torres CMME, Leite HG. Classifying the risk of forest loss in the Peruvian amazon rainforest: An alternative approach for sustainable forest management using artificial intelligence. *Trees Forests People*. 2023;14:100440. DOI: 10.1016/j.tfp.2023.100440.
32. Clements FE. *Plant Succession and Indicators*. N-Y; 1928.
33. Gao Y, Skutsch M, Paneque-Gálvez J, Ghilardi A. Remote sensing of forest degradation: a review. *Environ Res Lett*. 2020;15(10):103001. DOI: 10.1088/1748-9326/abaad7.
34. Ivanova N, Fomin V, Kusbach A. Experience of forest ecological classification in assessment of vegetation dynamics. *Sustainability*. 2022;14(6):3384. DOI: 10.3390/su14063384.
35. Ivanova N, Petrova I. Relationship between stand and regeneration of *Picea obovata* Ledeb. and *Abies sibirica* Ledeb. in the primary and secondary forests of the Southern Ural Mountains. *BIO Web Conf*. 2023;67:03012. DOI: 10.1051/bioconf/20236703012.
36. Ivanova N, Petrova I. Species abundance distributions: investigation of adaptation mechanisms of plant communities. *E3S Web Conf*. 2021;254:02003 DOI: 10.1051/e3sconf/202125402003.
37. Ivanova NS. Differentiation of forest vegetation after clear-cuttings in the Ural Mountains. *Modern Appl Sci*. 2014;8(6):195-203. DOI: 10.5539/mas.v8n6p195.
38. Kacic P, Kuenzer C. Forest biodiversity monitoring based on remotely sensed spectral diversity—A Review. *Remote Sens*. 2022;14: 5363. DOI: 10.3390/rs14215363.
39. Kuuluvainen T, Aacala T. Natural forest dynamics in boreal Fennoscandia: a review and classification. *Silva Fennica*. 2011;45(5):823-841.
40. Lankin YuP, Ivanova NS. Methodological problems in the modeling of ecosystems and ways of solutions. *Int J Bio-Resource Stress Manag (IJBSM)*. 2015;6(5):631-8 DOI:10.5958/0976-4038.2015.00098.6.
41. Lawrence D, Com M, Walker W, Verchot L, Vande-car K. The unseen effects of deforestation: Biophysical effects on climate. *Front Forests Global Change*. 2022;(5). DOI: 10.3389/ffgc.2022.756115.
42. Liu B, Liao C, Chang Y. Changing dynamic of tree species composition and diversity: A case study of secondary forests in Northern China in response to climate change. *Forests*. 2024;15:322. DOI:10.3390/f15020322.
43. Luo X, Luo Y, Le F, Zhang Y, Zhang H, Zhai J. Spatiotemporal variation and prediction analysis of land use/land cover and ecosystem service changes in Gannan, China. *Sustainability*. 2024;16:1551. DOI: /10.3390/su16041551.
44. Maiti R, Rodriguez H, Ivanova N. *Autoecology and Ecophysiology of Woody Shrubs and Trees: Concepts and Applications*. John Wiley & Sons Ltd; 2016.
45. Mitchell AL, Rosenqvist A, Mora B. Current remote sensing approaches to monitoring forest degradation in support of countries measurement, reporting and verification (MRV) systems for REDD+. *Carbon Balance Manage*. 2017;12(9). DOI: 10.1186/s13021-017-0078-9.
46. Petrokas R, Ibanga DA, Manton M. Deep ecology, biodiversity and assisted natural regeneration of European yemiboreal forests. *Diversity*. 2022;14:892. DOI: 10.3390/d14100892.

47. Pretzsch H. Forest Dynamics, Growth and Yield. BerQi Y, Hu Y. Spatiotemporal variation and driving factors analysis of habitat quality: A case study in Harbin, China. *Land*. 2024;13:67. DOI: 10.3390/land13010067.
48. Santoro A, Piras F, Fiore B, Bazzurro A, Agnoletti M. Forest-cover changes in European Natura 2000 sites in the Period 2012–2018. *Forests*. 2024;15:232. DOI: 10.3390/f15020232.
49. Shugart HH. A Theory of Forest Dynamics. The Ecological Implications of Forest Succession Models. N. Y.: Springer Verlag; 1984.
50. Teobaldelli M, Doswald N. From REDD to REDD-plus: Implications for Measuring, Reporting and Verification (MRV). Cambridge: UN-REDD Programme; 2010.
51. Yan X, Li J, Smith AR, Yang D, Ma T, Su Y. Rapid land cover classification using a 36-year time series of multi-source remote sensing data. *Land*. 2023;12:2149. DOI: 10.3390/land12122149.
52. Zavyalov K, Ivanova N, Potapenko A, Ayan S. Influence of soil fertility on the ability of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) to adapt to technogenic pollution. *CERNE*. 2019;25(4):326-331. DOI: 10.1590/01047760201925042670.
53. Zevallos J, Lavado-Casimiro W. Climate change impact on Peruvian biomes. *Forests*. 2022;13(2):238. DOI: 10.3390/f13020238.
54. Zolotova E, Ivanova N, Ivanova S. Global overview of modern research based on Ellenberg indicator values. *Diversity*. 2023;15(1):14. DOI: 10.3390/d15010014.



ВЛИЯНИЕ СУЛЬФАТОВ В ПРОЯВЛЕНИИ ТОКСИЧНЫХ СВОЙСТВ ДВУХВАЛЕНТНЫХ ТЯЖЕЛЫХ МЕТАЛЛОВ И ШЕСТИВАЛЕНТНОГО ХРОМА В КУЛЬТУРЕ МОРСКОЙ ВОДОРОСЛИ *DUNALIELLA TERTIOLECTA*

Ю.С. Григорьев*, Е.С. Стравинскене**, Н.К. Артына

Институт экологии и географии, Сибирский федеральный университет, Красноярск, Россия

Эл. почта: *ysgrigoriev@sfu-kras.ru, **estravinskene@sfu-kras.ru

Статья поступила в редакцию 05.03.2024; принята к печати 07.05.2024

Вопрос зависимости воздействия токсикантов на микроводоросли от состава питательных сред или природных вод имеет большое значение в практике биотестирования и биоремедиации. Высокое содержание солей в морских водах может маскировать присутствие таких опасных загрязнителей, как тяжелые металлы (ТМ). В большинстве работ по этой тематике используют соединения двухвалентных ТМ. Вместе с тем, существуют свидетельства конкурентного взаимодействия сульфатов морской воды и соединений Cr(VI) у клеточной поверхности. В связи с этим нами были исследованы воздействия соединений Cr(VI), Cu(II), Cd(II), Zn(II) и Co(II) на рост культуры морской водоросли *Dunaliella tertiolecta* Butcher (1959) в зависимости от концентрации SO_4^{2-} в питательной среде Гольдберга. Прирост культуры водоросли регистрировали по оптической плотности контрольных и опытных вариантов через 2 суток выращивания в специализированных культиваторах. Тяжелые металлы добавляли в питательную среду в виде растворов бихромата калия, сульфатов меди, цинка, кадмия и хлорида кобальта. Уменьшение концентрации SO_4^{2-} при сохранении исходной солёности 33‰ вызывало повышение токсического эффекта Cr(VI), но не Cu(II), Cd(II), Zn(II) и Co(II). Эффективные концентрации (EC_{50}) хрома составляли 21,32; 6,04; 2,01 и 0,74 мг/л в исходной среде и средах с 5-, 25- и 125-кратным снижением концентрации сульфата соответственно. Значения EC_{50} для Cu^{2+} , Cd^{2+} , Zn^{2+} и Co^{2+} в исходной среде составляли 0,54, 7,40, 3,80 и 22,00 мг/л соответственно и существенно не различались при варьировании уровня SO_4^{2-} . Защитную роль сульфата против воздействия Cr(VI) для различных организмов и питательных сред удобно оценивать как функцию отношения концентраций хрома и сульфата. В настоящем исследовании значение $Cr(VI)/SO_4^{2-}$, при котором прирост культуры *D. tertiolecta* снижался на 50%, составляло 1:100. При снижении указанной пропорции до 1:1700 бихромат калия подавлял прирост *D. tertiolecta* только на 20%. Полученные данные свидетельствуют о неравнозначной роли сульфатов морской воды в контроле токсических воздействий Cr(VI) и двухвалентных ТМ.

Ключевые слова: *Dunaliella tertiolecta*, тяжёлые металлы, бихромат калия, сульфат-ион, биотестирование.

THE INFLUENCE OF SULFATES ON THE TOXIC EFFECTS OF BIVALENT HEAVY METALS AND CHROMIUM(VI) ON CULTURED MARINE ALGA *DUNALIELLA TERTIOLECTA*

Yu.S. Grigoriev*, Ye.S. Stravinskene, N.K. Artyna

Siberian Federal University, Krasnoyarsk, Russia

* E-mail: ysgrigoriev@sfu-kras.ru

The issue of how toxicant effects on microalgae depend on the composition of culture media or natural water is of major importance for bioassays and bioremediation. A high salt content in seawater can mask the presence of dangerous pollutants such as heavy metals (HM). Most studies on this topic traditionally concern divalent heavy metals. At the same time, there is evidence of possible competitive interactions between seawater sulfates and Cr(VI) at cell surface. We investigated the effects of Cr(VI), Cu(II), Cd(II), Zn(II) and Co(II) on the growth of cultured marine microalgae *Dunaliella tertiolecta* Butcher (1959) at varying SO_4^{2-} concentrations in Goldberg medium. The cultured alga growth was estimated by the optical density of control and treated samples after cultivation in specialized incubators during 48 h. Heavy metals were added to the cultures as solutions of potassium dichromate, copper, zinc and cadmium sulfates and cobalt chloride. A decrease in SO_4^{2-} concentration while maintaining the initial salinity of 33‰ caused an increase in the toxic effect of Cr(VI), but not Cu(II), Cd(II), Zn(II) and Co(II). The effective concentrations (EC_{50}) of chromium were 21.32; 6.04; 2.01 and 0.74 mg/L in the initial medium and in media with a 5, 25 and 125-fold decrease in sulfate concentration, respectively. The EC_{50} values of Cu^{2+} , Cd^{2+} , Zn^{2+} and Co^{2+} in the initial medium were 0.54, 7.40, 3.80 and 22.00 mg/L, respectively, and did not differ significantly when SO_4^{2-} concentration varied. The protective role of sulfate against the effects of Cr(VI) on different organisms in varying media may be conveniently assessed as a function of chromium to sulfate concentration ratio. In the present study, the growth of cultured *D. tertiolecta* was reduced by 50% when $Cr(VI)/SO_4^{2-}$ was 1:100. Reducing this proportion to 1:1700 was associated with an inhibition of *D. tertiolecta* growth only by 20%. The data suggest that seawater sulfates differentially influence the toxic effects of Cr(VI) and divalent heavy metals.

Keywords: *Dunaliella tertiolecta*, heavy metals, potassium dichromate, sulfate ion, bioassay.

Введение

Хром (VI) наряду с другими тяжёлыми металлами (ТМ) представляет серьёзную угрозу для окружающей среды и человека, поскольку высоко токсичен даже в малых концентрациях, не подвергается биодеградации и склонен к биоаккумуляции [11, 13, 17]. Антропогенными источниками хрома являются разнообразные промышленные сферы, такие как металлургия, деревообработка, дубление кожи, производство красок [13, 17, 22]. В настоящее время нет убедительных доказательств необходимости хрома для жизнедеятельности растений и микроорганизмов [8, 13, 22]. В практике биотестирования на микроводорослях бихромат калия повсеместно используется в качестве эталонного токсиканта^{1,2}. В отличие от многих других ТМ, образующих катионы, Cr(VI) присутствует в водной среде преимущественно в виде аниона CrO_4^{2-} , что может определять различия в механизмах воздействия хрома и таких тяжелых металлов, как медь, цинк и кадмий, на клетки [8, 13, 18, 19, 23, 24].

Чувствительность разных видов микроводорослей к тяжёлым металлам, в том числе к хрому, варьирует в большом диапазоне [15, 19, 20]. Одним из факторов, определяющих восприимчивость микроводорослей к токсическим воздействиям, может являться строение клеточной поверхности, поскольку она является первым барьером на пути взаимодействия клеток с ТМ [6]. Известно большое разнообразие в строении клеточных оболочек микроводорослей [9]. Виды рода *Dunaliella* (Chlamydomonadales, Chlorophyceae) отличаются от многих других микроводорослей и растений в целом отсутствием клеточной стенки [4, 9]. В связи с этим водоросли данного рода представляют особый интерес в плане исследования влияния токсикантов на их рост и метаболизм. Простота содержания и высокая скорость роста позволяет рассматривать их как потенциальный тест-объект для биотестирования. Однако существующие свидетельства сравнительно низкой чувствительности представителей рода *Dunaliella* к бихромату калия [15] требуют более подробных исследований причин этого явления.

Как и в случаях с другими тяжёлыми металлами, в отношении хрома исследователи отмечают зависимость его воздействия на микроводоросли от условий проведения экспериментов [15, 24]. В предыдущих работах [5] нами было показано, что чувствительность водоросли *Dunaliella tertiolecta* Butcher (1959) к бихромату калия зависела от состава питательной среды.

¹ Р 52.24.690-2006. Оценка токсического загрязнения вод водотоков и водоемов различной солёности и зон смешения речных и морских вод методами биотестирования.

² ГОСТ Р 53910-2010. Вода. Методы определения токсичности по замедлению роста морских одноклеточных водорослей *Phaeodactylum tricorutum* Bohlin и *Sceletonea costatum* (Greville) Cleve.

В среде Гольдберга, приготовленной на основе готовых комплексов морских солей в соответствии с методикой², внесение 5 мг/л $\text{K}_2\text{Cr}_2\text{O}_7$ оказывало слабое воздействие или не влияло вовсе на прирост культуры водоросли. В то же время данная концентрация бихромата калия полностью подавляла рост *D. tertiolecta* при замене комплекса морских солей раствором NaCl. Более детальные исследования показали, что токсичность бихромата калия увеличивалась при снижении концентрации сульфата магния в среде, но оставалась неизменной при понижении уровня хлорида магния [1]. Было высказано предположение о зависимости воздействия хрома на рост культуры *D. tertiolecta* от содержания в среде сульфат-ионов [1]. Вместе с тем, вопрос о роли сульфата в контроле токсичности других тяжелых металлов оставался открытым.

Взаимосвязь между поглощением сульфата и хромата из среды микроводорослями и высшими растениями исследуется с 1980-х годов [18, 19]. Описано несколько механизмов, предположительно, ответственных за снижение токсического воздействия Cr(VI) при повышенном содержании SO_4^{2-} [12–14, 17, 19, 21, 24]. Отмечается также, что в целом металлы в форме анионов могут конкурентно проникать в клетки микроводорослей через каналы, предназначенные для транспортировки сульфатов и фосфатов ввиду схожести их химической природы [24]. Согласно данному механизму, токсичность металлов в форме катионов, вероятно, не будет зависеть от концентрации сульфата в среде. В этой связи возможность избирательного влияния сульфата среды на токсичность различных тяжелых металлов может иметь большое практическое значение. *Dunaliella* является удобным объектом для изучения данного вопроса ввиду отсутствия клеточной стенки и, следовательно, возможности прямого взаимодействия токсикантов с мембранными транспортными каналами. В настоящей работе нами был исследован прирост культуры *D. tertiolecta* при воздействии шестивалентного хрома и двухвалентных меди, цинка, кадмия и кобальта в средах, приготовленных на основе искусственной морской воды с различным уровнем Na_2SO_4 .

Материалы и методы

Культура водоросли *D. tertiolecta* выращивалась в питательной среде Гольдберга (200 мг/л KNO_3 ; 9,5 мг/л $\text{NaH}_2\text{PO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$; 0,2 мг/л $\text{MnCl}_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$; 0,2 мг/л $\text{CoCl}_2 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$; 0,3 мг/л $\text{FeCl}_3 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$), приготовленной на основе искусственной морской воды (22 г/л NaCl; 9,7 г/л $\text{MgCl}_2 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$; 3,7 г/л Na_2SO_4 ; 1 г/л CaCl_2 ; 0,65 г/л KCl; 0,2 г/л NaHCO_3).

Маточную культуру выращивали в культиваторе КВ–05.3³ при температуре 25 ± 1 °C и непрерывном

³ ТУ 26.51.70–007–64091810–2022.

облучении белым светом от светодиодного источника. Пересев культуры производили каждые двое суток, что обеспечивало поддержание ее в альгологически чистом состоянии и сохраняло экспоненциальный рост. Находящую в экспоненциальной стадии роста маточную культуру использовали для инокуляции экспериментальных вариантов (биотестирование).

Для выявления зависимости токсических воздействий ТМ от содержания сульфата среду Гольдберга модифицировали путем снижения количества сульфата натрия в 5, 25 и 125 раз. Таким образом, токсикианты добавлялись в 4 варианта питательной среды, содержащие 3,7 г/л (исходная среда), 0,74 г/л, 0,148 г/л и 0,030 г/л Na_2SO_4 . Общая соленость (33‰) была восстановлена добавлением NaCl . Значения pH среды поддерживались на уровне 7,5–8,0.

Токсикианты добавлялись в виде растворов бихромата калия, сульфатов меди, цинка, кадмия и хлорида кобальта. Каждый вариант питательной среды содержал контроль (без токсикианта) и ряд кратных разбавлений токсикианта в диапазонах 0,35–28,63; 0,05–0,8; 0,2–16,2; 0,74–60 и 0,5–40,5 мг/л в пересчете на хром, медь, цинк, кадмий и кобальт соответственно. Диапазоны концентраций ТМ подбирали, исходя из возможности определения значений EC_{50} . Количество SO_4^{2-} , вносимого вместе с солями ТМ, составляло не более 22% от общего содержания сульфатов в питательной среде.

В подготовленные описанным выше образом экспериментальные варианты вносили культуру водоросли в объеме, обеспечивающем оптическую плотность образца 0,005 единиц.

Биотестирование выполняли в течение двух суток в многокуветном культиваторе УБ–01⁴, установленном в климатостат ВЗ⁵. Подготовленные образцы вносили в объеме 5,5 см³ во флаконы объемом 10 см³, которые закрывали полиэтиленовыми пробками с отверстием для газообмена. Флаконы устанавливали в кассету культиватора. Вращение кассеты создавало равные световые (3000 ± 500 люкс, непрерывное освещение) и температурные (25 ± 1 °C) условия, а также газообмен с внешней воздушной средой для всех проб. При достижении 30-кратного увеличения биомассы клеток (через 45–48 часов после засева) измеряли оптическую плотность выросшей культуры водоросли на приборе ИПС–03⁶ в кювете 2 см при длине волны 560 нм.

Все значения оптической плотности были выражены в процентах от соответствующих контролей. Для сравнительной оценки подавления роста водоросли двухвалентными металлами и Cr(VI) были рассчи-

таны их концентрации, вызывавшие 50%-е снижение прироста культуры водоросли (EC_{50}) в соответствии с методикой⁷.

Каждый вариант, представляющий собой сочетание одной из четырех вариаций питательной среды и конкретной концентрации ТМ, содержал 4 повторности. Средние и медианные значения были рассчитаны по результатам двух и более независимых экспериментов. Нормальность распределения данных оценивали по критерию Шапиро-Уилка. Статистическую значимость различий оценивали тестом Краскела-Уоллиса ($p = 0,05$), в качестве апостериорного теста использовался критерий Манна-Уитни ($p = 0,008$). Статистическую обработку данных проводили с использованием программного обеспечения Statistica 12 (StatSoft).

Результаты

Прирост культуры водоросли *D. tertiolecta* в контрольных вариантах с разным уровнем сульфата различался незначительно. Оптическая плотность суспензии водоросли после культивирования в течение 45–48 часов составляла $0,151 \pm 0,006$; $0,158 \pm 0,008$; $0,151 \pm 0,010$ и $0,154 \pm 0,011$ для вариантов, содержащих 3,7, 0,74, 0,148 и 0,030 г/л сульфата натрия, соответственно. Для сравнительной оценки действия тяжелых металлов все значения оптической плотности далее были выражены в процентах по отношению к соответствующим контролям.

На рис. 1 представлены результаты экспериментов по воздействию хрома(VI) и меди(II) на прирост водоросли *D. tertiolecta* в вариантах полной питательной среды и средах с 5-, 25- и 125-кратным уменьшением количества Na_2SO_4 (3,7; 0,74; 0,148 и 0,03 г/л сульфата натрия соответственно). Согласно полученным данным, подавление роста культуры водоросли при внесении хрома значительно усиливалось при понижении содержания сульфата натрия в среде. Так, концентрация Cr(VI) 9,54 мг/л в полной питательной среде вызывала снижение роста водоросли на 20%, тогда как в среде со 125-кратным уменьшением количества Na_2SO_4 прирост подавлялся в 20 раз (рис. 1а). В то же время воздействие каждой из исследованных концентраций ионов меди не зависело от содержания сульфата натрия в среде (рис. 1б).

Токсические воздействия в модифицированных средах были исследованы также для Zn(II), Cd(II) и Co(II). Данные табл. 1 показывают, что при снижении содержания сульфата в среде в 5, 25 и 125 раз значе-

⁴ ТУ 26.51.66–008–64091810–2022.

⁵ ТУ 26.51.70–004–64091810–2019.

⁶ ТУ 26.70.23–001–64091810–2019.

⁷ ПНД Ф Т 14.1:2:4.16-09, Т 16.1:2:3:3.14-09. Токсикологические методы контроля. Методика измерений относительного показателя замедленной флуоресценции культуры водоросли хлорелла (*Chlorella vulgaris* Beijer) для определения токсичности питьевых, пресных природных и сточных вод, водных вытяжек из грунтов, почв, осадков сточных вод, отходов производства и потребления.

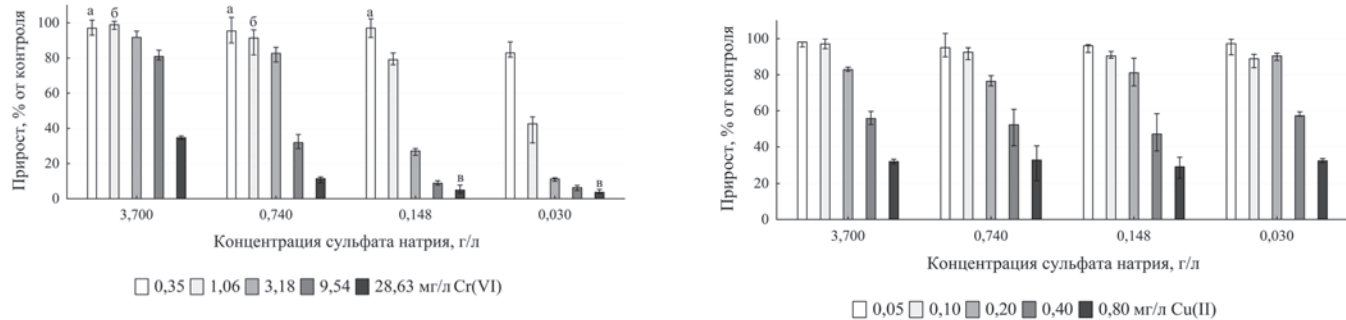


Рис. 1. Прирост культуры водоросли *Dunaliella tertiolecta* Butcher (1959) в средах с различным уровнем Na_2SO_4 при внесении Cr(VI) и Cu(II) . Все данные выражены в процентах от соответствующих контролей и представлены медианными значениями с 25 и 75% перцентилями. Статистически значимыми являются различия между приростами культуры при равных концентрациях Cr(VI) и разных уровнях сульфат-иона, не обозначенные одинаковой буквой. Статистически значимые различия между вариантами, содержащими равное количество Cu(II) , в 4 вариациях питательной среды не обнаружены. Для значимых различий $p < 0,008$ по критерию Манна-Уитни.

Табл. 1

Значения EC_{50} (мг/л) в среде Гольдберга с различным уровнем Na_2SO_4

Токсикант	Концентрация сульфата натрия в среде, г/л			
	3,7	0,74	0,148	0,030
Cr(VI)	21,32	6,04	2,01	0,74
Cu(II)	0,54	0,57	0,51	0,50
Zn(II)	3,80	4,10	3,80	–
Cd(II)	7,40	3,90	6,30	–
Co(II)	22,00	17,00	18,00	–

Примечание. – нет данных.

ния EC_{50} уменьшались в 3,5, 10,6 и 28,8 раза соответственно для Cr(VI) и практически не изменялись в случае воздействия меди, цинка, кадмия и кобальта. Таким образом, уменьшение концентрации сульфата натрия в среде приводило к значительному увеличению чувствительности *D. tertiolecta* к хрому и практически не влияло на чувствительность водоросли к двухвалентным ТМ. В целом полученные данные могут свидетельствовать о различных путях воздействия на клетки и детоксикации двух групп токсикантов (катионов Cu^{2+} , Zn^{2+} , Cd^{2+} , Co^{2+} и анионов CrO_4^{2-}) при биотестировании.

Универсальным подходом для сравнительного анализа данных по воздействию хрома на разные виды водорослей, культивируемых в средах различного состава, может являться предложенное G.F. Riedel [18] определение отношения концентраций Cr(VI) и сульфата, необходимого для устранения токсического эффекта соединений шестивалентного хрома. На рис. 2 представлены объединенные данные нашего исследования по зависимости прироста культуры *D. tertio-*

lecta от отношения концентраций хрома(VI) и сульфат-иона.

Распределение величин прироста свидетельствует о подавлении роста культуры на 50% и более при достижении соотношения $\text{Cr(VI)} / \text{SO}_4^{2-}$ 1:100, а началом токсического воздействия (подавление на 20%) можно считать пропорцию 1:1700.

Обсуждение

В токсикологических экспериментах на водорослях повышенное содержание питательных элементов в среде может значительно влиять на результаты биотестирования и, как следствие, приводить к недооценке опасности тестируемых веществ [24]. Вместе с тем, количество макро- и микроэлементов должно обеспечивать экспоненциальный рост культур водорослей в заданном промежутке времени. Состав питательных сред, таким образом, должен отвечать двум во многом противоположным требованиям: поддержание не лимитированного роста культур и сохранение ими высокой чувствительности к токсикантам.

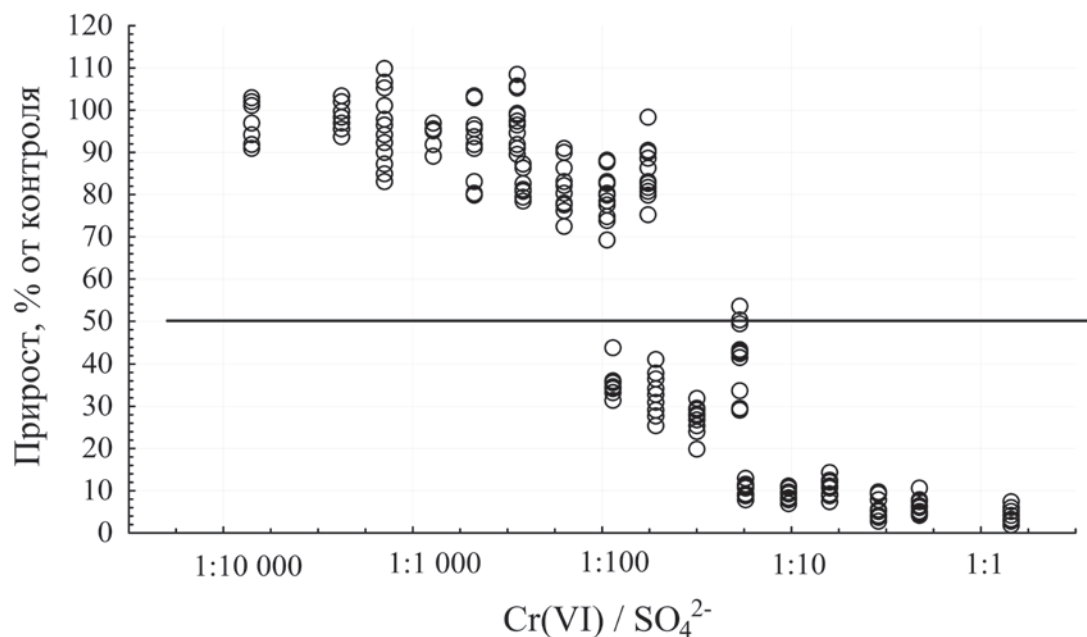


Рис. 2. Зависимость прироста культуры *D. tertiolecta* от отношения концентраций Cr(VI) и SO_4^{2-} . Горизонтальной линией обозначен уровень 50% подавления прироста водоросли

Исследование взаимодействия элементов среды и токсикантов должно учитывать третий компонент системы, представленный клеточной поверхностью [6]. Особенности строения клеточных стенок, являющихся защитным барьером, могут отчасти объяснять большие диапазоны чувствительности разных видов водорослей к одним и тем же токсикантам [15, 19, 20]. В то же время отдельные данные свидетельствуют о сравнительно низкой чувствительности к $\text{K}_2\text{Cr}_2\text{O}_7$ водорослей рода *Dunaliella*, не обладающих клеточной стенкой. Так, среди пяти исследованных видов *D. bioculata* была наименее чувствительной к бихромату калия [15]. При оценке воздействия на рост культуры рассчитанное авторами значение EC_{50} составляло 77 мг/л $\text{K}_2\text{Cr}_2\text{O}_7$ [15], что соответствует нашему значению 60,3 мг/л (21,3 мг/л в пересчете на хром) для *D. tertiolecta* (табл. 1). Следует отметить, что данные для *D. bioculata* были получены при выращивании и проведении экспериментов в среде, приготовленной с использованием природной морской воды соленостью 28‰, тогда как три из четырех других исследованных видов водорослей содержались в среде соленостью 20‰ [15]. В связи с этим прояснения требует вопрос о том, что в большей степени определяло чувствительность водорослей к токсикантам – особенности вида или состав питательной среды. Так, известен факт снижения токсичности хрома при увеличении солености воды [20]. Сходство значений EC_{50} , полученных в нашем исследовании и авторами К.О. Kusk и N. Nyholm [15], таким образом, может свидетельствовать о применении близких по составу сред (искус-

ственная морская вода 33‰ и природная морская вода 28‰ соответственно).

Большинство работ, посвященных токсическим воздействиям металлов на микроводоросли и высшие растения, в основном касаются катионов ТМ [3, 23, 24]. Как показали результаты проведенных нами экспериментов (рис. 1, табл. 1), одинаковые модификации питательной среды по-разному определяли токсические воздействия двух групп токсикантов. В первой группе находятся соединения двухвалентных ТМ (Cu^{2+} , Zn^{2+} , Cd^{2+} и Co^{2+}). Ко второй группе, по-видимому, относятся соединения элементов с высокой степенью окисления, например Mo(VI), Cr(VI) и V(V), присутствующие в водной среде преимущественно в виде оксианионов (MoO_4^{2-} , CrO_4^{2-} , VO_3^-) [2]. Увеличение концентрации SO_4^{2-} при сохранении общей солености среды вызывало снижение подавляющего воздействия Cr(VI) на рост культуры *D. tertiolecta*, однако не влияло на проявление токсичных свойств соединений Cu^{2+} , Zn^{2+} , Cd^{2+} и Co^{2+} (табл. 1). Полученные данные могут свидетельствовать о неоднозначности защитной роли сульфатов среды при воздействии токсикантов в катионных и анионных формах. Вместе с тем, для подтверждения данного предположения необходимы дальнейшие исследования с привлечением соединений других металлов в высоких степенях окисления.

Начало исследований механизмов взаимодействия хромата и сульфата с клетками микроводорослей было связано с обнаружением снижения токсичности Cr(VI) при увеличении солености среды в отношении

многих организмов [20]. Позже исследования в области биоремедиации показали, что поглощение Cr(VI) микроводорослями значительно снижалось при увеличении солености среды [10]. В 1984 году G.F. Riedel отмечал, что в морской среде шестивалентный хром относительно нетоксичен по сравнению с пресноводными системами [18]. Тогда же было предложено несколько механизмов, объясняющих данный эффект: 1) повышенная солёность могла снижать активность токсических веществ вследствие увеличения ионной силы; 2) возможное снижение активности токсичных форм через реакции комплексообразования; 3) какиелибо ионы, связанные с увеличением солености, щелочности или жесткости, могли влиять на токсический эффект Cr(VI) через биохимические пути [20].

Последний из трех описанных механизмов согласуется с предложенным в 1974 году объяснением токсичности оксианиона хрома (CrO_4^{2-}), согласно которому хромат, «маскируясь под сульфат», мешает процессу поглощения серы клеткой [16, 18, 20]. Возможные взаимодействия и взаимозамещения SO_4^{2-} и CrO_4^{2-} , таким образом, рассматриваются как результат схожести размера, формы и заряда этих анионов [13, 17, 20].

Поглощение сульфата клетками водорослей является активным процессом, вовлекающим специфические транспортные каналы, а внутриклеточное содержание SO_4^{2-} регулируется при варьировании внешней концентрации этого иона [18]. В связи со схожестью строения SO_4^{2-} и CrO_4^{2-} эти соединения могут конкурировать за одни и те же транспортные каналы [13]. Известны случаи как ингибирования поглощения сульфата хроматом, так и наоборот, снижения поглощения хромата при увеличенном содержании сульфата [12, 18]. Очевидно, что преимущественное поглощение клетками тех или иных ионов будет зависеть от соотношения их количеств в среде. В этой связи в качестве удобного показателя может использоваться отношение концентраций Cr(VI)/ SO_4^{2-} [18]. При нахождении указанной пропорции в диапазоне 1:10–10:1 хромат ингибировал поглощение сульфата водорослями и высшими растениями [18]. При обнаруженном отношении хрома/сульфата 1:500 для диатомовой водоросли *Thalassiosira pseudonana* ингибирование роста культуры авторы связали не с дефицитом серы, а с обратимой конкуренцией за поглощение серы и токсичного хрома [18]. Выявленные нами значения Cr(VI)/ SO_4^{2-} составляли 1:100 и 1:1700 на уровне 50 и 20% ингибирования роста культуры *D. tertiolecta* соответственно (рис. 2). Согласно G.F. Riedel [18], такие низкие значения отношения могут свидетельствовать в пользу токсичного воздействия хрома на внутриклеточном уровне, а не дефицита сульфата, необходимого для метаболических процессов клеток. Недостаток серы мог иметь место при соотношении Cr(VI)/ SO_4^{2-} 1:10 и 1:1 (рис. 2), где подавление роста водоросли со-

ставляло 90% и более. Однако нам представляется более вероятной гибель клеток от прямого токсического воздействия хрома при таких относительно высоких концентрациях бихромата калия.

Известно, что в присутствии тяжелых металлов водоросли реализуют несколько стратегий выживания, включающих процессы биосорбции, биоаккумуляции и биотрансформации [13]. Изучением указанных механизмов активно занимаются в целях разработки методов биоремедиации [9, 10, 12, 13, 17]. Вместе с тем, знания из этой области имеют большое значение и для экотоксикологии, поскольку могут прояснить зависимости токсических воздействий исследуемых веществ как от особенностей самих организмов, так и свойств среды. Показано, что увеличение содержания анионов (сульфата, хлора, фосфата) в среде приводило к снижению биосорбции Cr(VI) массой мертвых клеток микроводорослей [12]. Авторами данного исследования высказано предположение о конкуренции анионов у центров адсорбции на клеточной стенке [12]. Вместе с тем, другие исследования указывают на наличие конкуренции хромата и сульфата за одни и те же транспортные каналы [13, 14, 17, 21, 24]. Так, в частности, повышенный уровень SO_4^{2-} снижал ингибирование хроматом роста двух видов ряски [7] и препятствовал проникновению Cr(VI) внутрь клеток ряски *Spirodela polyrhiza* [14]. Чувствительность к хромату 10 видов фитопланктона также коррелировала с содержанием сульфата в среде [19]. Ввиду того факта, что клетки *Dunaliella* лишены клеточной стенки, конкурентный транспорт хромата через сульфат-специфичные каналы может являться основным механизмом изменения его токсичности в модифицированных средах. Тем не менее, существуют другие процессы, предположительно ответственные за снижение токсического воздействия Cr(VI) на микроводоросли. Среди них можно выделить восстановление шестивалентного хрома до менее токсичной формы Cr(III) как в околочелочном пространстве, так и внутри клетки [8, 9]. Вопрос о том, в какой мере эти механизмы реализуются в культуре *D. tertiolecta*, требует дальнейших исследований.

Выводы

Степень ингибирования прироста культуры водоросли *D. tertiolecta* бихроматом калия зависела от содержания сульфата в питательной среде.

Значения EC_{50} Cr(VI) составляли 21,32, 6,04, 2,01 и 0,74 мг/л в исходной среде Гольдберга и средах с уменьшенной в 5-, 25- и 125 раз концентрацией SO_4^{2-} соответственно.

Пониженное содержание сульфата в питательной среде не вызывало усиления ингибирующего воздействия соединений Cu(II), Cd(II), Zn(II) и Co(II) на рост *D. tertiolecta*.

Литература

Список русскоязычной литературы

1. Артына НК, Григорьев ЮС, Стравинскене ЕС. Влияние сульфат-иона на чувствительность водоросли *Dunaliella tertiolecta* к бихромату калия. В кн.: Безкоровайная ИН, Мучкина ЕЯ, Гетте ИГ (ред.). Интеграция науки и образования: современные проблемы, достижения и инновации в области экологии и устойчивого развития. Красноярск: СФУ; 2022. С. 13-5.
2. Линник ПН, Набиванец БИ. Формы миграции металлов в пресных поверхностных водах. Ленинград: Гидрометеиздат; 1986.
3. Маркина ЖВ, Огнистая АВ, Зинов АА. Влияние тяжелых металлов на динамику численности и флуоресцентные характеристики *Prorocentrum foraminosum* (Dinophyta). Российский журнал прикладной экологии. 2023;(33):61-8.
4. Масюк НП. Морфология, систематика, экология, географическое распространение рода *Dunaliella* Teod. и перспективы его практического использования. Киев: Наукова думка; 1973.
5. Стравинскене ЕС, Григорьев ЮС, Шашкова ТЛ, Субботин МА, Полосухина МА. Влияние состава питательной среды на чувствительность водоросли *Dunaliella tertiolecta* к бихромату калия. Теоретическая и прикладная экология. 2021;(3):186-92.
6. Фокина АИ, Ашихмина ТЯ, Домрачева ЛИ, Горностаева ЕА, Огородникова СЮ. Тяжелые металлы как фактор изменения метаболизма у микроорганизмов (обзор). Теоретическая и прикладная экология 2015;(2):5-18.
4. Masyuk NP. Morfologiya, Sistematika, Ekologiya, Geograficheskoye Rasprostraneniye Roda *Dunaliella* Teod. i Perpektivy Yego Prakticheskogo Ispolzovaniya. [Morphology, Systematics, Ecology, and Geographical Distribution of the Genus *Dunaliella* Teod. and Prospects for Its Practical Use]. Kiev: Naukova dumka; 1973. (In Russ.)
5. Stravinskene YeS, Grigoriev YuS, Shashkova TL, Subbotin MA, Polosuhina MA. [Effect of culture medium composition on *Dunaliella tertiolecta* sensitivity to potassium dichromate]. Teoreticheskaya i Prikladnaya Ekologiya 2021;(3):186-92. (In Russ.)
6. Fokina AI, Ashihmina TYa, Domracheva LI, Gornostayeva EA, Ogorodnikova SYu. [Heavy metals as a factor of microorganisms metabolism changes (review)]. Teoreticheskaya i Prikladnaya Ekologiya 2015;(2):5-18. (In Russ.)
7. Appenroth KJ, Luther A, Jetschke G, Gabrys H. Modification of chromate toxicity by sulphate in duckweeds (Lemnaceae). Aquat Toxicol. 2008;89(3):167-71.
8. Cervantes C, Campos-García J, Devars S, Gutiérrez-Corona F, Loza-Tavera H, Torres-Guzmán JC, Moreno-Sánchez R. Interactions of chromium with microorganisms and plants. FEMS Microbiol Rev. 2001;25:335-47.
9. Danouche M, El Ghachtouli N, El Arroussi H. Phycoremediation mechanisms of heavy metals using living green microalgae: physicochemical and molecular approaches for enhancing selectivity and removal capacity. Heliyon 2021;7:e07609.
10. Dönmez G, Aksu Z. Removal of chromium(VI) from saline wastewaters by *Dunaliella* species. Process Biochem. 2002;38:751-62.
11. Gomes MA, Hauser-Davis RA, Suzuki MS, Vitória AP. Plant chromium uptake and transport, physiological effects and recent advances in molecular investigations. Ecotoxicol Environ Safety 2017;140:55-64.
12. Han X, Wong YS, Wong MH, Tam NFY. Effects of anion species and concentration on the removal of Cr(VI) by a microalgal isolate, *Chlorella miniata*. J Hazard Mater. 2008;158:615-20.
13. Jobby R, Jha P, Yadav AK, Desai N. Biosorption and biotransformation of hexavalent chromium [Cr(VI)]: A comprehensive review. Chemosphere 2018;207:255-66.
14. Kaszycki P, Gabrys H, Appenroth KJ, Jaglarz A, Sedziwy S, Walczak T, Kołoczek H. Exogenously applied sulphate as a tool to investigate transport and reduction of chromate in the duckweed

Общий список литературы/Reference List

1. Artyna NK, Grigoriev YuS, Stravinskene YeS. [Effect of sulfate ion on the sensitivity of the alga *Dunaliella tertiolecta* to potassium dichromate]. In: Bezkorovajnaya IN, Muchkina EYa, Gette IG, eds. Integratsiya Nauki i Obrazovaniya: Sovremennye Problemy, Dostizheniya i Innovatsii v Oblasti Ekologii i Ustoychivogo Razvitiya. Krasnoyarsk: SFU; 2022. P. 13-5. (In Russ.)
2. Linnik PN, Nabivanets BI. [Forms of metal migration in fresh surface waters]. Leningrad: Gidrometeoizdat; 1986.
3. Markina ZhV, Ognistaya AV, Zinov AA. [Influence of heavy metals on the abundance, dynamics and fluorescent characteristics of *Prorocentrum foraminosum* (Dinophyta)]. Rossiyskiy Zhurnal Prikladnoy Ekologii 2023;(33):61-8. (In Russ.)

- Spirodela polyrhiza*. Plant Cell Environ. 2005;28:260-8.
15. Kusk KO, Nyholm N. Toxic effects of chlorinated organic compounds and potassium dichromate on growth rate and photosynthesis of marine phytoplankton. Chemosphere 1992;25(6):875-86.
 16. Pankow JF, Janauer GE. Analysis for chromium traces in natural waters. Part I. Preconcentration of chromate from p.p.b. levels in aqueous solutions by ion exchange. Analyt Chim Acta 1974;69:97-104.
 17. Pradhan D, Sukla LB, Sawyer M, Rahman PKSM. Recent bioreduction of hexavalent chromium in wastewater treatment: A review. J Indust Engineer Chem 2017;55:1-20.
 18. Riedel GF. The relationship between chromium(VI) uptake, sulfate uptake, and chromium(VI) toxicity in the estuarine diatom *Thalassiosira pseudonana*. J Phycol. 1984;20:496-500.
 19. Riedel GF. Interspecific and geographical variation of the Chromium sensitivity of algae. In: Suter C, Lewis M, eds. Aquatic Toxicology and Hazard Assessment. Eleventh Symposium; 1988 Sep 1007. Philadelphia: American Society for Testing and Materials; 1988. P. 537-48.
 20. Riedel GF. The relationship between chromium(VI) uptake, sulfate uptake, and chromium(VI) toxicity in the estuarine diatom *Thalassiosira pseudonana*. Aquat Toxicol. 1985;7:191-204.
 21. Sardella A, Marieschi M, Mercatali I, Zanni C, Gorbi G, Torelli A. The relationship between sulfur metabolism and tolerance of hexavalent chromium in *Scenedesmus acutus* (Spheropleales): Role of ATP sulfurylase. Aquat Toxicol. 2019;216:105320.
 22. Singh S, Kumar Naik TSS, Chauhan V, Shehata N, Kaur H, Dhanjal DS, Aguilar Marcelino L, Bhati S, Subramanian S, Singh J, Ramamurthy PC. Ecological effects, remediation, distribution, and sensing techniques of chromium. Chemosphere 2022;307:135804.
 23. Wallen DG. Adaptation of the growth of the diatom *Fragilaria crotonensis* (Kitton) and the phytoplankton assemblage of Lake Erie to chromium toxicity. J Great Lakes Res. 1996;22(1):55-62.
 24. Wang WX, Dei RCH. Influences of phosphate and silicate on Cr(VI) and Se(IV) accumulation in marine phytoplankton. Aquat Toxicol. 2001;52: 39-47.



ЛАНДШАФТНО-БИОНОМИЧЕСКОЕ РАЙОНИРОВАНИЕ И ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННАЯ МНОГОЛЕТНЯЯ ДИНАМИКА КОНЦЕНТРАЦИИ ХЛОРОФИЛЛА-А ФИТОПЛАНКТОНА В БЕРЕГОВОЙ ЗОНЕ СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ ЯПОНСКОГО МОРЯ

Т.Д. Ракитин

Санкт-Петербургский государственный университет, Россия

Эл. почта: tikhrakitin13@gmail.com

Статья поступила в редакцию 03.01.2024; принята к печати 30.04.2024

Нерито-пелагиаль (береговая зона) представляет собой прибрежное ступение жизни. Здесь наблюдается активное развитие фитопланктона, которое поддерживает продуктивность всех последующих трофических звеньев морской экосистемы. «Цветение» фитопланктона происходит в выделах береговой зоны и шельфа благодаря активному поступлению терригенного материала и биогенных веществ с выносами стоков рек. Для исследования пространственно-временной динамики концентрации хлорофилла-а фитопланктона в береговой зоне северо-западной части Японского моря предлагаются два метода: ландшафтно-бионимическое районирование и космический мониторинг. Первый основан на теории ландшафтно-бионимического районирования береговой зоны моря, предложенной К.М. Петровым. В нем учитываются региональные особенности «цветения» фитопланктона, в которых отводится значительная роль трем направлениям изменения природных условий – вертикальной, широтной и азональной. Во втором методе заложены архивные данные дистанционного зондирования – космического мониторинга с полярно-орбитального спутника «Aqua» (NASA). На основе космических снимков, полученных сканером MODIS, сравниваются показатели температуры поверхности воды и концентрации хлорофилла-а за 20 лет (2003–2022 годы). Ключевой момент статьи – это совместное использование результатов ландшафтно-бионимического районирования и космического мониторинга для выявления закономерностей в изменениях ландшафтно-бионимических условий среды и спутниковых данных по температуре и концентрации хлорофилла-а фитопланктона в береговой зоне северо-западной части Японского моря. Комплексный подход послужит необходимым инструментом для рационального использования водных биоресурсов, кроме того, спутниковые данные могут быть применимы для построения долгосрочного прогноза изменчивости климата в регионе.

Ключевые слова: Японское море, ландшафтно-бионимическое районирование, тектоника, морфоструктуры, береговая зона, космический мониторинг, Aqua-MODIS, температура, фитопланктон, хлорофилл-а.

LANDSCAPE-BIIONOMIC ZONING AND SPATIAL-TEMPORAL MULTIYEAR DYNAMICS OF PHYTOPLANKTON CHLOROPHYLL-A CONCENTRATION IN THE COASTAL ZONE OF THE NORTHWESTERN PART OF THE SEA OF JAPAN

T.D. Rakitin

Saint-Petersburg State University, Saint Petersburg, Russia

Email: tikhrakitin13@gmail.com

Nerhyto-pelagicals (the coastal zone) is where life is especially abundant. Phytoplankton development supports the productivity of all subsequent trophic links of a marine ecosystem. Phytoplankton «blooming», takes place in the coastal zones due to terrigenous and biogenic materials supplied by rivers. To study the spatial-temporal dynamics of phytoplankton chlorophyll-a in the coastal zone of the northwest of the Sea of Japan, we are employed two approaches: landscape-bionomic zoning and space monitoring. The first one is based on the theory suggested by K.M. Petrov. According to it, the regional features of phytoplankton «blooming», in the coastal are regarded with account for three vectors of changes in natural conditions – vertical, latitudinal and azonal. The second approach is based on remote sensing data available due to the operation of the polar-orbital satellite «Aqua», NASA. The satellite data, i.e. space images, allows comparing sea surface temperature with chlorophyll concentration based on numerical data obtained with the MODIS-Aqua spectroradiometer in 2013 through 2022. The key feature of present study is the joint use of the two approaches for delineating of regularities of changes in landscape-bionomic environmental conditions and in remote data on temperature and chlorophyll levels in the coastal zone of the northwest of the Sea of Japan.

Keywords: the Sea of Japan, landscape-bionomic zoning, tectonics, morphological structures, remote monitoring, Aqua-MODIS, temperature, phytoplankton, chlorophyll-a.

Введение

Глобальная система единиц биономического (экологического) районирования морских бассейнов предназначена для описания экологических условий Мирового океана [32]. Для регионального уровня создана теоретическая система единиц районирования морских бассейнов, разработанная К.М. Петровым. В его теории о ландшафтно-биономическом районировании учитываются морфоструктурные формы рельефа и экологические условия акватории в пределах береговой зоны (БЗ). В принципах теории раскрываются три направления изменения природных условий – вертикальной, зональной и азональной [21, 22, 30].

В системе единиц вертикального распределения особое внимание уделено верхнему поясу шельфа, структурные единицы которого обозначены как литораль и sublитораль. Верхний пояс хорошо освещен летом, отделен от градиента температур в верхних и нижних слоях водных масс и обогащается терригенным материалом и биогенными веществами в весенне-осенние периоды. В зональном отношении изучаемые акватории относятся к холоднореальной (северное Приморье, Татарский пролив, северный Сахалин) и теплореальной (южное Приморье и Сахалин) зонам, границы которых выделяются по изотерме 5 °C [13]. В основу азонального (морфоструктурного) районирования заложен тектогенный морфоструктурный принцип, раскрывающий региональные особенности морфоструктур и подводного морского ландшафта БЗ.

В районах северо-западной части Японского моря насчитывается примерно 700 видов фитопланктона [15]. По богатству на первом месте стоят динофлагелляты (*Dinophyta*) – примерно 340 видов, на втором – диатомовые водоросли (*Bacillariophyta*) – около 270 видов, на третьем – зеленые водоросли (*Chlorophyta*) – 23, на четвертом – золотистые водоросли (*Chrysophyta*) – 10 видов и др. Согласно К.М. Петрову и др. [21, 22] здесь господствуют различные виды фитобентоса: фукусовые (*Fucus evanescens*, *Pelvetia wrightii*), бурые (*Saccharina japonica*, *S. cichorioides*; *Sargassum pallidum*, *S. miyabei*, *Costaria costata*, *Agarum clathratum*) и красные водоросли (*Ptilota filicina*, *Tichocarpus crinitus*, членистые кустики известковой водоросли *Bossiella cretacea*) и цветковые травянистые растения (*Zostera marina*, *Z. asiatica*). По характеру грунта твердого или рыхлого можно судить о его обитателях: подвижные или бродячие формы животных (крабы, раки, трепанги, морские ежи и звезды и др.) и неподвижная или sessильная фауна (губки, мидии, асцидии, серпулиды и др.) предпочитают твердый или каменистый грунт; на рыхлой или мягкой поверхности живут ползающие или закапывающиеся в грунт беспозвоночные животные (голотурия, морские ежи и звезды, полихеты и др.) и ведущие не-

подвижный образ жизни в рыхлых песках (инфауна), например крупный двустворчатый моллюск – фильтратор-гребешок (пектинида).

Масштабные исследования океанов и морских экосистем береговой зоны построены на современных технических возможностях дистанционного зондирования Земли с использованием беспилотных летательных аппаратов (дронов) и метеорологических спутников [28, 34]. Технические возможности метеорологических спутников, например «Aqua», широко применяются для масштабного и комплексного изучения: океанов, морей, заливов, региональных и локальных морских экосистем и пространственного распределения фитопланктона [29, 30]. Однако, как отмечено Р.Р. Станичной и др. [24], наличие различных цветных пигментов хлорофилла (b, c, d и др.), определяемых в спектральном диапазоне 429–710 нм [33], погрешности спутниковых сканеров, а в водной среде минеральной взвеси, гуминовых соединений, детрита и желтого вещества [2, 25] могут повышать значения хлорофилла-а ($\text{Chl-a}_{\text{спут}}$) по сравнению с результатами судовых данных [27]. Подобное отмечено в работах П.В. Лобановой [16] и В.И. Звалинского [11]. Исследователи проводили схожие наблюдения, в основе которых были судовые и спутниковые данные по Chl. При сравнении данных было выяснено, что значения температуры и хлорофилла, полученные со спутника, могут превышать полученные с судна [12]. Для улучшения качества дешифрирования снимков оно проводится в 2 этапа: сначала описательный анализ космических изображений, в которые включены спутниковые параметры температуры поверхности воды ($\text{ТПВ}_{\text{спут}}$) и концентрации хлорофилла-а ($\text{Chl-a}_{\text{спут}}$) [23]; затем эти величины подвергаются интеграции в матрицы данных для дальнейших математических расчетов.

Значение исследования состоит в том, что в нем одновременно задействованы ландшафтно-биономическое районирование и космический мониторинг для изучения сезонной изменчивости $\text{ТПВ}_{\text{спут}}$ и $\text{Chl-a}_{\text{спут}}$ фитопланктона за 20 лет (2003–2022 годы) для каждого района и проведен поиск закономерностей между типом рельефа побережья и пространственным распределением фитопланктона северо-западной части Японского моря

Объект, методы и материалы исследования

Северо-западная часть Японского моря располагается в отметках географических координат 40–55° с.ш. 130–144° в.д. Области ландшафтно-биономического районирования вытягиваются с юга на север. Границы областей (районов) пролегают от береговой линии до бортики шельфа:

1. Сихотэ-Алиньская область: 1.1. Южно-приморский (41–43° с.ш. и 131–133° в.д., м. Гамова и м. Лихаче-

ва) и 1.2. Централно-приморский районы (42–46° с.ш. и 133–139° в.д., м. Лихачева и м. Бакланий);

II. Сахалинская область: 2.1. Северный район (49–52° с.ш. и 142–143° в.д., м. Тык и м. Ламанон), 2.2. Перешеек поясок (47–49° с.ш. и 142–143° в.д., м. Ламанон и м. Яблоновый) и 2.3. Южный район (46–47° с.ш. и 142–143° в.д., м. Яблоновый и м. Криньон);

III. Область северной части Татарского пролива мелководная и соединяет континентальную и островную сушу (52–53° с.ш. и 141–142° в.д. и 49–52° с.ш. и 142–143° в.д., м. Южный и м. Тык – нижняя граница; 54° с.ш. и 141–142° в.д., зал. Счастья и о. Байдукова – верхняя граница).

Для изучения морфоструктур и распределения фитопланктона вдоль япономорских берегов проведено ландшафтно-биономическое районирование вышеуказанных областей, посредством использования космического изображения Японского моря SASPlanet-GoogleEarth Pro и дальнейшей его обработки в ArcGISPro. Вымерен батиметрический профиль шельфа районов. Результаты отображены в программе Surfer (v.20.1.195).

Для районов северо-западной части Японского моря были отобраны и систематизированы архивные космические изображения с официального сайта NASA, OceanColorWeb. Всего получено ТПВспут (240 снимков) и Chl-аспут (240 снимков) изображений в форматах (jpg, NetCDF) за 20 лет (2003–2022 годы) с заданными стандартными параметрами (уровень обработки L3, временное осреднение по месяцам, пространственное разрешение 4 км)¹ [29]. Полученные файлы обрабатывались в SeaDAS (версия 8.4.1) и ArcGISPro (версия 10.8.1). Извлеченные значения ТПВспут (°C) и концентрации Chl-аспут (мг/м³) экспортировались в Excel для дальнейшего наглядного представления в форме графиков и расчета средних значений и среднеквадратичных отклонений ($M \pm \sigma$).

Результаты исследования и обсуждение

1. Ландшафтно-биономическое районирование

1.1. Положение районов исследований в системе единиц вертикального и зонального подразделений

Вертикальное подразделение. БЗ и шельф относятся к неритическому ярусу, который подразделяется на три пояса: верхний пояс шельфа находится в пределах волнового воздействия, ему присуща сезонная ритмика (прежде всего прогрев в теплый период года) и высокая освещенность, обеспечивающая обилие фитопланктона и формирование сообществ макрофитов [3]. Средний пояс шельфа располагается ниже термо-

клина, влияние волнения ослаблено, сезонная ритмика слабо выражена, освещенность низкая. Нижний пояс шельфа соответствует перегибу профиля дна в сторону материкового склона [22].

БЗ предоставляет оптимальные условия для развития фитопланктона, причем его активность часто подвержена значительным региональным и сезонным изменениям (рис. 1).

На рис. 1 видно, что в то время как в центральной части моря интенсивность «цветения» низкая, за исключением апрельского «бума», в прибрежных акваториях северо-западной части Японского моря отмечается повышенная активность микроводорослей.

Зональное подразделение. Акватория северо-западной части Японского моря относится к двум зонам – холодно- и теплобореальной, границей между ними служит февральский диапазон температур 0–5 °C. Прибрежные воды у Горной страны Сихотэ-Алинь на севере и в центре Приморья, Татарского пролива и на севере о. Сахалин относятся к холоднобореальной зоне. Зимой море замерзает. Воды берегов южного Приморья и юга о. Сахалин и северной части о. Хоккайдо находятся под воздействием теплого Цусимского течения, они относятся к теплобореальной зоне [13].

Фитопланктон холоднобореальной зоны представлен видами диатомовых (*Skeletonema costatum*, *Thalassiosira nordenskioeldii*, *Cylindrotheca closterium*, *Chaetoceros debili*, *Ch. Affinis*, *Thalassionema nitzschioides*, *Cylindrotheca Closterium* и др.) водорослей, а в теплобореальной преобладают теплолюбивые динофлагелляты (*Thalassomonas caeca*, *Th. pussilla*, *Pterosperma sp.*, *Pyramimonas sp.*, *Scenedesmus quadricauda* и др.) [15].

В холоднобореальной зоне литорали господствуют заросли фукусовых водорослей (*Fucus evanescens*, *Pelvetia wrightii*). Растительность верхней и средней сублиторали пояса скал представлена зарослями, в которых господствуют бурые (*Saccharina japonica*, *S. cichorioides*; *Sargassum pallidum*, *S. miyabei*, *Costaria costata*, *Agarum clathratum*) и красные водоросли (*Ptilota filicina*, *Tichocarpus crinitus*, членистые кустики известковой водоросли *Bosiella cretacea*). Местами встречаются крупные куртины морской травы *Phyllospadix iwatensis*. В нижней сублиторали каменистые поверхности обрастают корковыми водорослями [22]. В Татарском проливе на рыхлых грунтах обширные заросли, представляющие иногда промысловый интерес, образует морская трава *Zostera asiatica* и *Z. marina* [9, 10].

Литораль Южного Сахалина (к югу от Невельска) относится к теплобореальной зоне – заросли фукусовых отсутствуют. Здесь характерны *Sargassum pallidum*, *S. miyabei* и плотные сообщества *Corallina pilulifera* («кораллиновые тротуары») [21].

¹ NASA. OceanColorWEB Data. URL: <https://oceancolor.gsfc.nasa.gov/data/aqua/> (Accessed: 20.09.2022).

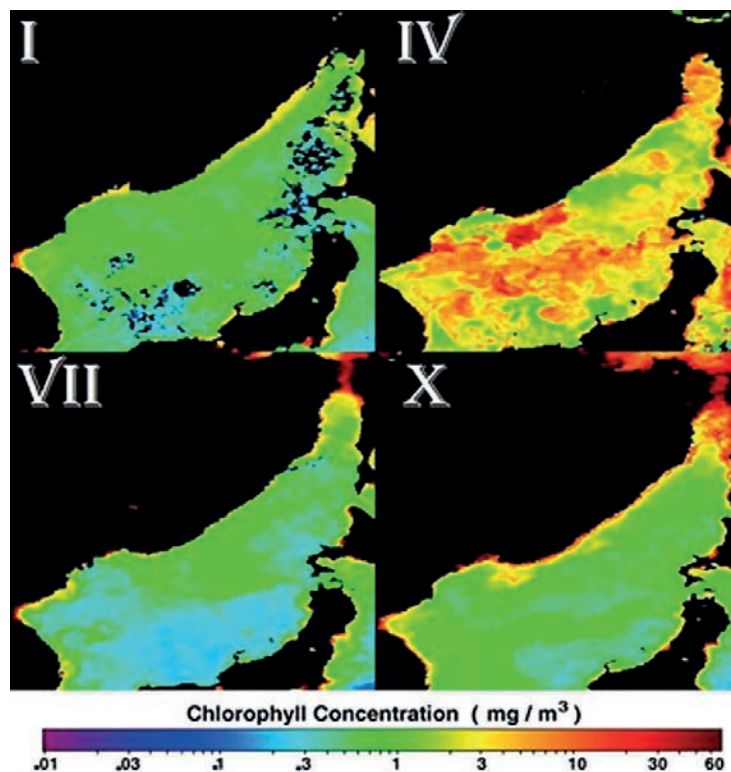


Рис. 1. Полученные космической съемкой концентрации хлорофилла (мг/м³) в один из месяцев каждого сезона в Японском море (по данным полярного орбитального спутника MODIS-«Aqua», NASA, 2022 год).

Сезоны: I – зима (январь), IV – весна (апрель), VII – лето (июль), X – осень (октябрь)

1.2. Азональное (морфоструктурное) районирование северо-западной части Японского моря

Морфоструктурное районирование раскрывает региональные особенности природы БЗ. В основе такого районирования лежит тектогенный морфоструктурный принцип. В северо-западной части Японского моря выделяются следующие области и районы (рис. 2).

В **Сихотэ-Алинской области** выделяются 2 района: 1.1. Южно-приморский и 1.2. Центрально-приморский.

Сихотэ-Алинская и Островная Сахалинская области (за исключением районов Южно-приморского и Перешейка Поясок) имеют много общего: берега Горной страны Сихотэ-Алинь и Западно-Сахалинских гор продольного типа с береговым каменистым скатом, берег окаймлен поясом скал, шельф узкий.

В **Южно-приморском районе** хребты простираются по нормали к берегу (берега поперечного типа), которые испытывают замедленную депрессию и преобладают прибрежные рiasовые низменности с четвертичными отложениями [18, 19]. Здесь формируются разделенные мысами глубоко врезанные в сушу мелководные заливы: Амурский, Усурийский, Петра Великого и многочисленные острова, берега высокие, встречается чередование абразионно-ингрессионных

и абразионно-бухтовых берегов с аккумулятивным пляжем и холмиками на материковой отмели [14], шельф широкий до 100 км (рис. 3).

Бентосные формы организмов распределяются по угодьям. На угодье каменистых или твердых грунтов, представленных поясом скал и камней, закреплена крупная бурая водоросль – ламинария или сахарина (*Saccharina japonica*), на верхней-средней литорали (0–5 м) простираются фукусовые водоросли (*Fucus evanescens*, *Pelvetia wrightii*, *Cystoseira crassipes*, *Cocophora langsdorffii*), ниже прилегает угодье песчаных грунтов с характерными зарослями травянистой растительности (*Zostera marina*) [17, 22].

Угодье песчаных грунтов населено беспозвоночными животными: мидиями, губками, серпулидами и др. По дну ползают морские звезды, ежи и др. Пояс скал опоясывается угодьем песчаных или мягких грунтов, на месте которых произрастают заросли – зостеры, являющиеся укрытием для песчаной креветки «черный глаз» (*Crangon dalli*), но мягкий песок выступает «домиком», куда закапываются креветка и полихета сколопос (*Scoloplos armiger*). По мягкому грунту ползают трепанги и морские ежи, кроме них лежат двустворчатые моллюски – морские гребешки Pectinidae [1, 6].

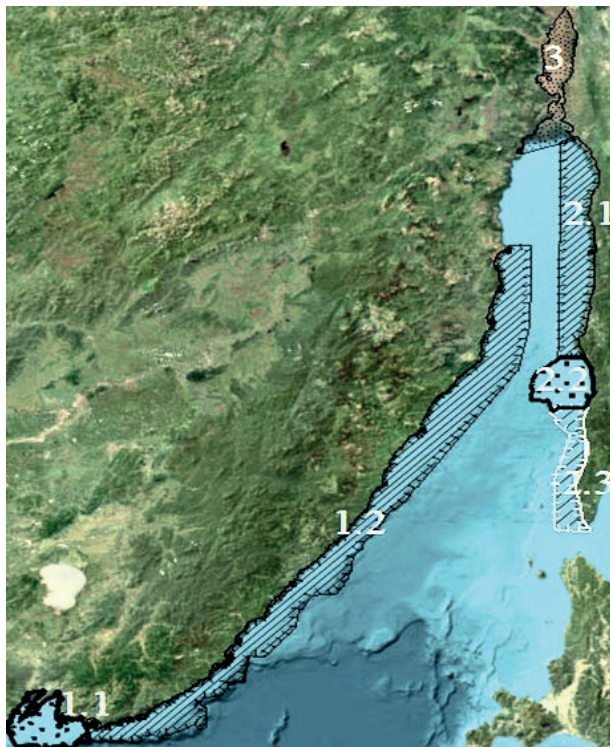


Рис. 2. Ландшафтно-биоэкономическое районирование полигонов с границами районов береговой зоны и шельфа северо-западной части Японского моря. Цифровая модель карты Японского моря. Масштаб 1:12500000. Обработано в ArcGISPro
 Условные обозначения: I. Сихотэ-Алиньская область, районы – 1.1. Южно-приморский и 1.2. Центральнo-приморский; II. Островная Сахалинская область, районы – 2.1. Северный район, 2.2. Перешеек Поясок и 2.3. Южный район; III. Область северной части Татарского пролива.

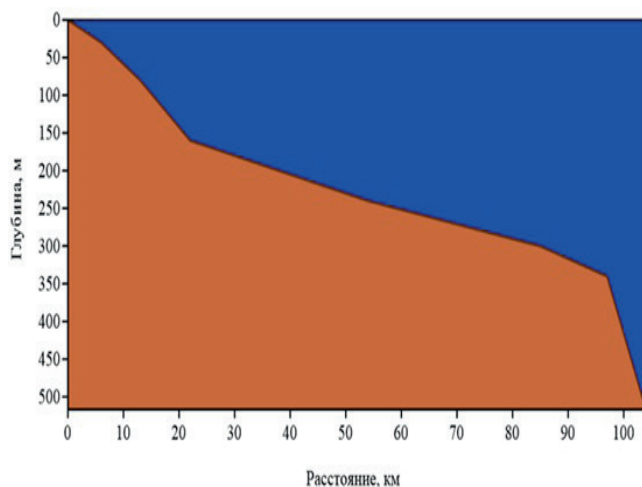


Рис. 3. Батиметрический профиль залива Петра Великого в Южно-приморском районе (по данным морской навигационной карты)

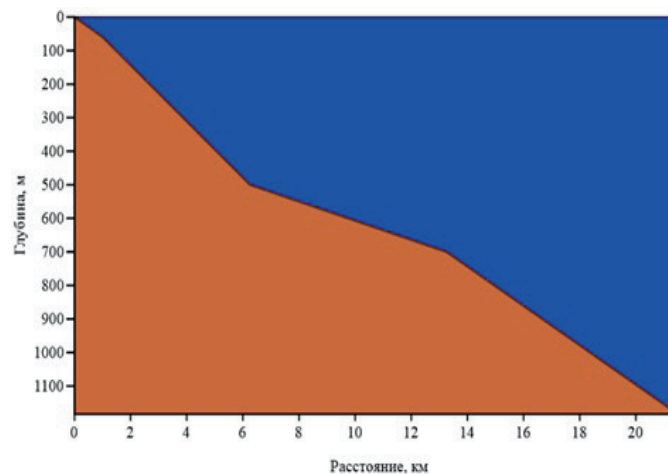


Рис. 4. Батиметрический профиль шельфа в Центральнo-приморском районе Сихотэ-Алиньской области (по данным морской навигационной карты)

Центрально-приморский район характеризуется продольными берегами, где оси складок направлены параллельно к берегу, испытывающему интенсивное поднятие. Берега денудационно-абразионные, слабо-изрезанные, высокие, с активным клифом, шельф узкий около 27 км (рис. 4).

В литорали господствуют заросли фукусовых водорослей (*Fucus evanescens*, *Pelvetia wrightii*), а также – брюхоногий моллюск (*Littorina*) и известковые «колпачки» усонюгих раков (*Balanus*) и (*Chthamalus*). Верхнюю сублитораль занимает пояс ламинарий (*Saccharina japonica*). Для средней сублиторали характерны бурые водоросли (*Saccharina japonica*, *S. cichorioides*; *Sargassum pallidum*, *S. miyabei*, *Costaria costata*, *Agarum clathratum*). В нижней сублиторали господствуют беспозвоночные бродячие формы и обрастатели [5, 22].

Островная Сахалинская область (БЗ и шельф о. Сахалин, обращенные к Японскому морю). Область подразделяется на 3 района: 2.1. Северный район Западно-Сахалинских гор, 2.2. Перешеек Поясок и 2.3. Южный район Западно-Сахалинских гор.

Основную территорию этой области занимают Западно-Сахалинские горы, которые делятся на 3 района: Северный и Южный, испытывающие активное новейшее поднятие [18], и район замедленных поднятий – Перешеек Поясок. Районы Западно-Сахалинских гор соответствуют одноименному антиклинорию. Берега высокие продольные с преимущественно активным клифом, кроме Южного района, где клиф мертвый, подводно-береговой склон приглубый до 40 м, берег окаймлен поясом скал, шельф узкий (рис. 5 и 6).

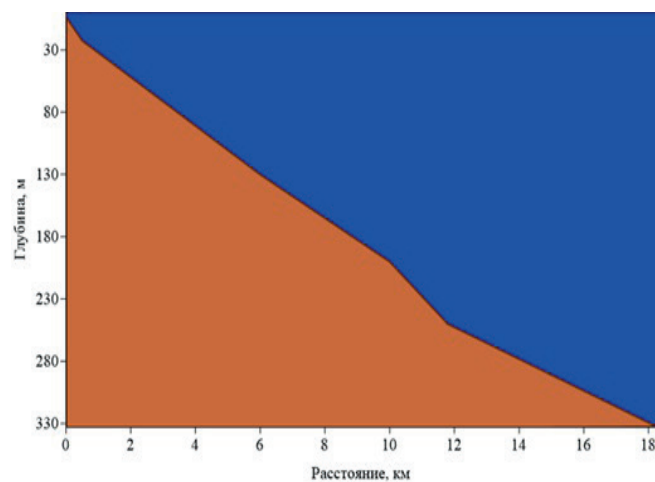


Рис. 5. Батиметрический профиль шельфа в Северном районе Западно-Сахалинских гор (по данным морской навигационной карты)

На литорали присутствуют сообщества фукусовых *Fucus* + бурых *Sargassum miyabei* и красных известковых водорослей [5, 22]. Дно нижнего этажа сублиторали изобилует зообентосом, который аналогичен зооценозу Центрально-приморского района.

Западно-Сахалинские горы в средней части острова прерываются небольшим районом, именуемым Перешеек Поясок. Здесь интенсивность поднятия резко снижается. Берега в основном аккумулятивные [20], благодаря складкам, продолжающимся в море (берег поперечного типа), ширина шельфа увеличивается до 60 км (рис. 7).

В верхней части берегового склона простираются песчаные равнины, населенные многочисленными видами беспозвоночных: морскими ежами и звездами, гребешками – *Pectinidae*, червями-пескожилами (*Arenicola marina*). Глубже на 30–40 м простираются реликтовые поля гальки, занятые биотопом голотурии (*Cucumaria japonica*).

Область северной части Татарского пролива. Татарский пролив имеет воронкообразную форму с узкой стороной, обращенной к проливу Невельского, последний имеет выход в Сахалинский залив Охотского моря. В северной части дно пролива мелководное желобообразное (рис. 8).

Нижнее течение р. Амур занимает широкую аккумулятивную равнину на месте новейшего прогиба. Устье реки заканчивается обширным лиманом, ограниченным пересыпью. Побережье Сахалина, окаймляющее север Татарского пролива, представлено денудационно-аккумулятивной равниной, испыты-

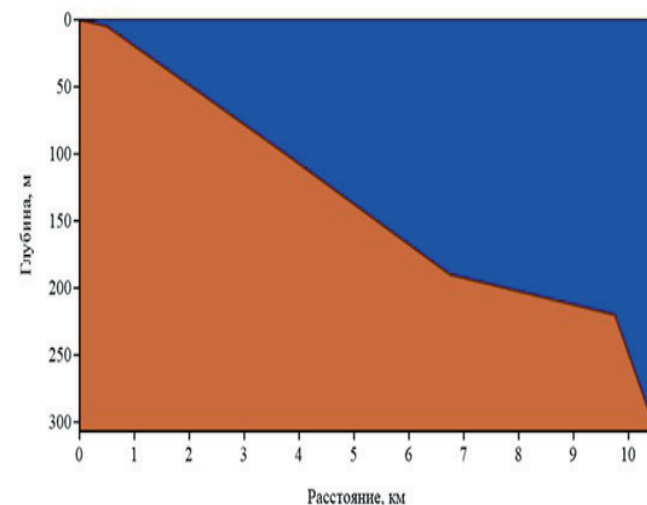


Рис. 6. Батиметрический профиль шельфа в Южном районе Западно-Сахалинских гор (по данным морской навигационной карты)

вающей замедленное поднятие. Вдоль берега располагаются новейшие тектонические прогибы, берега аккумулятивные.

В области преобладает угодье песчано-илистого грунта со свойственным набором биоценозов: в верхней и средней литорали на песчаном грунте произра-

стают заросли морских трав *Zostera asiatica*, в средней и нижней литорали – сообщество *Z. Marina* [9, 10]; с понижением рельефа на песчано-илистом грунте и на валунах обжились приморский морской гребешок (*Mizuhopecten yessoensis*) [8] и корбикула японская (*Corbicula japonica*) [7].

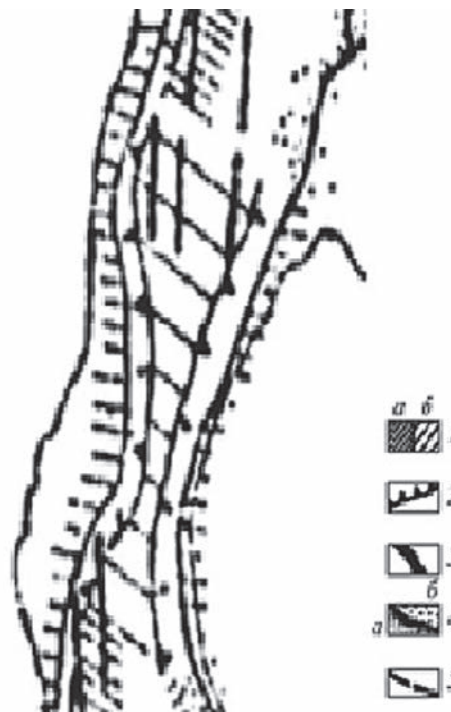


Рис. 7. Район Островной Сахалинской области Перешеек Поясок, его тектоника и геоморфология [22]

Условные обозначения: 1. Участки поднятия земной коры (а – интенсивного, б – замедленного); 2. Абразионные берега; 3. Подводные ландшафты абразионного типа; 4. Участки опускания земной коры (а – аккумулятивные берега с широкими песчаными пляжами, б – подводные ландшафты аккумулятивного типа); 5. Оси тектонических структур, испытывающих поднятие

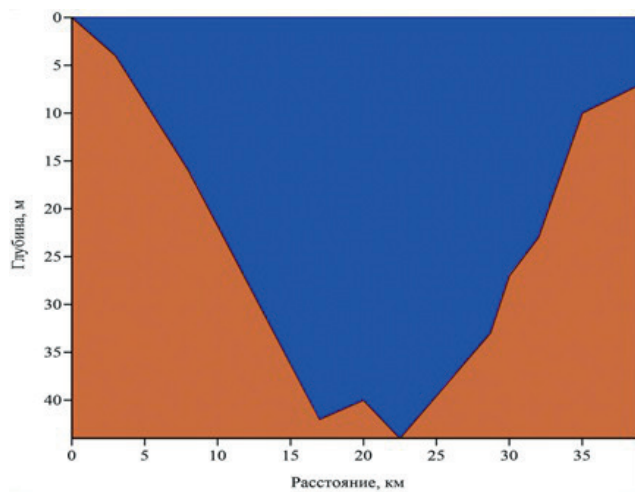


Рис. 8. Батиметрический профиль дна северной части Татарского пролива (по данным морской навигационной карты)

2. Региональные, гидрологические и сезонные условия температуры поверхности воды и концентрации хлорофилла-а фитопланктона в 2003–2022 годах

Пространственно-временная динамика концентрации хлорофилла-а фитопланктона тесно связана с рассмотренными выше региональными особенностями морфоструктурных районов северо-западной части Японского моря. Сезонная изменчивость гидрологических условий по [4, 26].

Сихотэ-Алиньская область находится под воздействием холодного Приморского течения, текущего с севера на юг к южному Приморью и возвращающегося обратно в мелководья Пролива и теплой западной ветки Цусимского течения, направляющегося с Желтого моря. Соленость вод области зимой менее 34,0‰ благодаря горным рекам и глубоководной япономорской водной массе. Весной-летом тепловая конвекция водных масс и тихоокеанские воздушные массы, приносящие обильные осадки, а также усиливающийся сток горных рек Сихотэ-Алиня, снижают соленость вод до 32,5‰ за исключением Южно-приморского района – около 33‰. Осенью происходит увеличение солености вод и ее значения приближаются к зимним.

Островная Сахалинская область и ее северная часть находятся в холоднореальной зоне; омывается она холодным Приморским течением. Южная часть области располагается в неморальной зоне, где особое влияние оказывает теплое Цусимское течение. Центральную часть о. Сахалин пересекает северная граница температур 0–5 °С холоднореальной зоны и южная – 10–15 °С теплореальной. Зимой северные прибрежные воды покрываются припайными и дрейфующими льдами, уносимыми в сторону центральной части моря. В Татарском проливе максимальная ледовитость наступает в феврале. В марте начинается таяние льда в районах, наиболее удаленных от берега. Окончательное очищение моря ото льда наступает в первой половине мая. В области соленость вод зимой составляет 34,0‰ в результате осенне-зимнего перемешивания водных масс. Весной-летом в области соленость вод достигает 32,5–33,5‰ благодаря пресноводным материковым стокам рек. Осенью цикл повторяется.

Область северной части Татарского пролива находится в холоднореальной зоне, характеризующейся низкими температурами и холодным Приморским течением. В суровые зимы Татарский пролив практически полностью покрывается льдом. К середине апреля лед встречается лишь в самых северных участках пролива. Окончательное очищение моря ото льда наступает в первой половине мая. Соленость воды, несмотря на влияние стока р. Амур, зимой высокая – 34‰, чему способствует конвективное пере-

мешивание. Весной и в начале лета при таянии льдов и благодаря увеличению стока р. Амур наблюдаются распреснение до 32,5‰ и обогащение вод биогенными веществами.

Сезонная динамика биогенных веществ (мкг/л) в Сихотэ-Алиньской области представлена в табл. 1.

Табл. 1

Сезонная динамика биогенных веществ в водах Сихотэ-Алиньской области [26]

Сезон	Фосфаты (мкг/л)	Силикаты (мкг/л)	Нитраты (мкг/л)
Зима	20	400	2,0
Весна	25	500	1,5
Лето	10	200	0,5
Осень	15	200	1,5

Максимальная концентрация биогенных веществ достигается в зимне-весенний период, вероятно, благодаря конвекции и поступлению терригенного материала реками, богатыми осадочным материалом. Весной происходит массовое развитие фитопланктона. В результате активного потребления биогенных веществ фитопланктоном их содержание снижается летом. Осенью воды снова минерализируются в ходе осенне-зимней конвекции водных масс.

Многолетний средний сезонный ход ТПВ_{спут} (°С) и концентрации Chl-a_{спут} (мг/м³) в Южно-приморском и Центрально-приморском районах Сихотэ-Алиньской области представлены на рис. 9.

В Южно-приморском районе Сихотэ-Алиньской области с 2003 по 2022 год зимой средние сезонные значения ТПВ_{спут} держатся в диапазоне 0,83–2,17 °С, среднее многолетнее значение сезона – 1,30 ± 0,32 °С. Сниженные температуры обусловлены образованием морского льда на поверхности заливов. Концентрации Chl-a_{спут} сохраняются в промежутке 0,87–11,00 мг/м³ (4,12 ± 3,16 мг/м³) благодаря осенне-зимней конвекции водных масс, поднимающей биогенные соли со дна до верхнего фотического слоя. Весной наблюдаются плавный рост температур вод до 3,00–4,33 °С (3,69 ± 0,36 °С), так же, как и концентрации Chl-a_{спут} до 4,23–7,33 мг/м³ (4,69 ± 1,32 мг/м³). Рост обоих показателей вызван высокой солнечной активностью и зимне-весенней конвекцией глубинных и поверхностных вод. Летом температуры вод достигают 16,50–17,60 °С (6,78 ± 0,30 °С) за счет адвекции водных масс юго-восточной веткой теплого Цусимского течения, но при этом заметно снижаются концентрации Chl-a_{спут} до 0,13–1,13 мг/м³ (0,98 ± 0,45 мг/м³) в результате активного потребления биогенных веществ фитопланктоном весной. Осенние температуры вод снижаются до 12,00–13,00 °С (12,54 ± 0,28 °С), в то время как концентрации Chl-a_{спут} медленно увеличиваются до 1,00–8,33 мг/м³ (5,50 ± 2,25 мг/м³). Южный циклон ох-

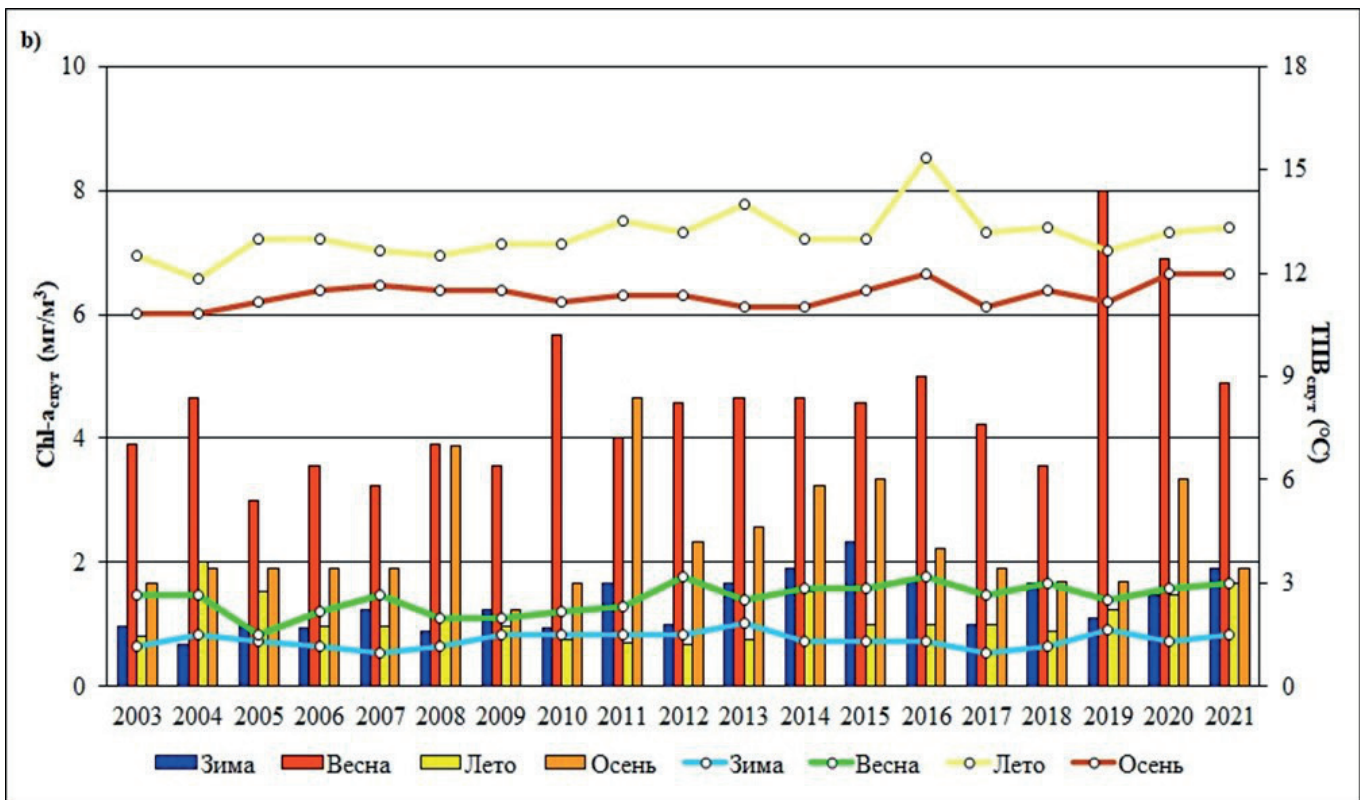
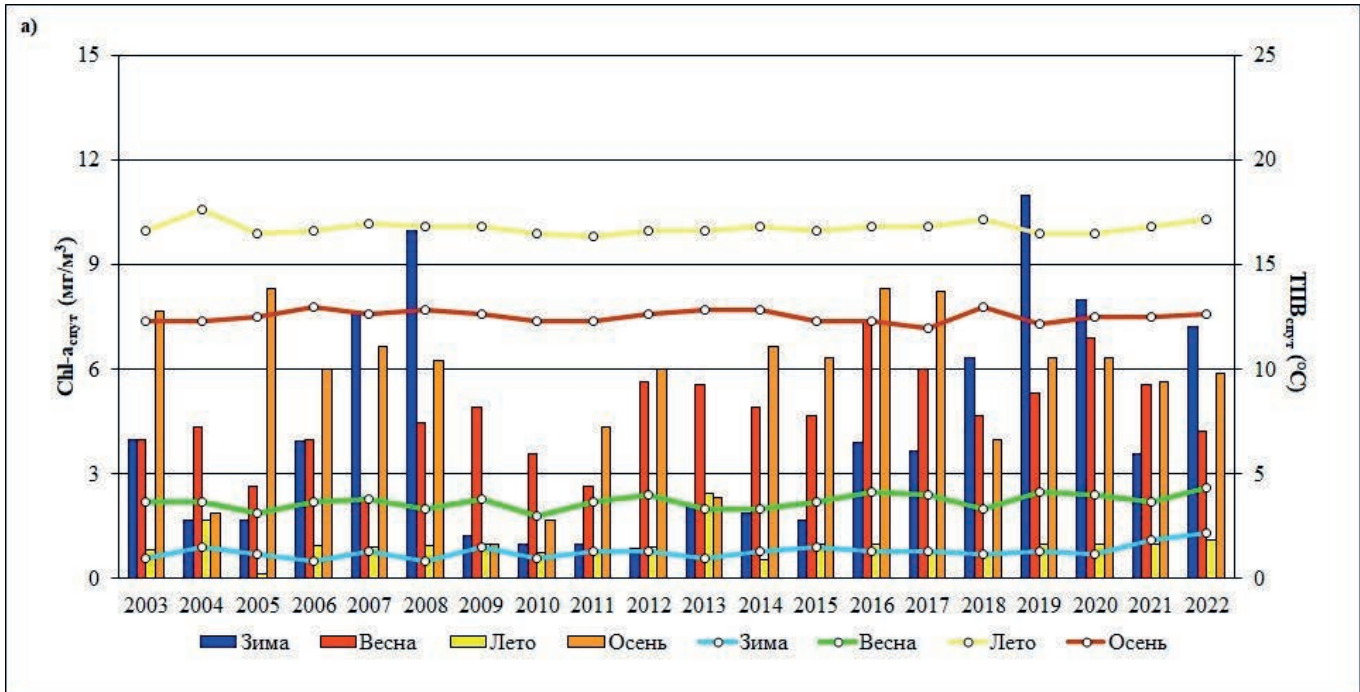


Рис. 9. Сезонный ход ТПВ_{спут} и концентрации Chl-a_{спут} в районах (а – Южно-приморский и б – Центрально-приморский) Сихотэ-Алиньской области. Линиями указаны значения ТПВ_{спут} (°C), столбиками – Chl-a_{спут} (мг/м³) (по данным метеорологического спутника MODIS Aqua, NASA, 2003–2022 годы)

лаждает воды обильными осадками и вызывает осенне-зимнюю конвекцию водных масс, насыщающих поверхностные слои воды биогенными веществами.

В Центрально-приморском районе Сихотэ-Алинской области с 2003 по 2022 год зимой средние сезонные значения $ТПВ_{спут}$ сохраняются в диапазоне 1,00–1,83 °C (среднее многолетнее $1,37 \pm 0,21$ °C) благодаря зимнему морскому льду и холодному Приморскому течению, а концентрации $Chl-a_{спут}$ составляют 0,67–2,33 мг/м³ ($1,35 \pm 0,44$ мг/м³). Весной температуры вод медленно повышаются до 1,50–3,17 °C ($2,58 \pm 0,43$ °C), а концентрации $Chl-a_{спут}$ увеличиваются до 3,00–8,00 мг/м³ ($4,49 \pm 1,24$ мг/м³) по причине слабой зимне-весенней конвекции водных масс, выносящих с глубин богатые минералами воды. Летом температуры вод максимальны – 13,00–14,00 °C ($13,11 \pm 0,69$ °C), причина чего возникает с летним муссоном, освобождающим завихрения с востока Тихого океана, но концентрации $Chl-a_{спут}$ понижаются до 0,67–2,00 мг/м³ ($1,10 \pm 0,36$ мг/м³), причем изменчивость низких показателей связана с активным «цветением» фитопланктона весной. Осенью температуры вод понижаются до 11,83–12,00 °C ($12,00 \pm 0,37$ °C), в то же время концентрации $Chl-a_{спут}$ слабо увеличиваются до 1,23–3,33 мг/м³ ($2,43 \pm 0,92$ мг/м³). Такие показатели обусловлены слабостью осенне-зимней конвекции и узким подводным шельфом, покрытым твердым грунтом.

Таким образом, Южно-приморский район Сихотэ-Алинской области характеризуется высокой концентрацией хлорофилла-а. Поперечный тип берега с обилием аккумулятивного материала на дне мелководных заливов и реки южного Приморья обогащают воды береговой зоны огромным количеством биогенных веществ, что проявляется в ежесезонной высокой активности фитопланктона по сравнению с таковой в Центрально-приморском районе.

Сезонная динамика биогенных веществ (мкг/л) Островной Сахалинской области представлена в табл. 2.

Табл. 2

Сезонная динамика биогенных веществ в водах Островной Сахалинской области [26]

Сезон	Фосфаты (мкг/л)	Силикаты (мкг/л)	Нитраты (мкг/л)
Зима	25	400	1,5
Весна	15	500	1,5
Лето	15	200	0,5
Осень	10	200	1,0

Максимальная концентрация биогенных веществ достигается в зимне-весенний период, за счет поступления биогенных веществ с выносом стока рек на севере моря и предположительно апвеллингами. Весной происходит массовое развитие фитопланктона. В результате активного потребления биогенных веществ

фитопланктоном их содержание снижается летом. Осенью воды снова минерализуются в ходе осенне-зимней конвекции водных масс. Весной происходит массовое развитие фитопланктона. На протяжении лета к осени, в результате активного потребления биогенных веществ фитопланктоном, их содержание снижается к зиме.

Многолетний средних сезонных ход $ТПВ_{спут}$ (°C) и концентрации $Chl-a_{спут}$ (мг/м³) в Северном, Перешейке Поясок и Южном районах Островной Сахалинской области показаны на рис. 10.

В Северном районе Островной Сахалинской области в 2003–2022 годах зимой данные отсутствуют кроме $ТПВ_{спут}$ в декабре (0,75 °C) и концентрации $Chl-a_{спут}$ в феврале (1,19 мг/м³). Весной температуры вод слабо возрастают до 1,00–2,17 °C ($1,28 \pm 0,39$ °C), и вместе с прогревом вод медленно увеличиваются концентрации хлорофилла до 4,00–11,67 мг/м³ ($7,56 \pm 2,35$ мг/м³). Летом в результате активной инсоляции моря и поступления тепла со стоком р. Амур происходит значительное повышение температуры поверхности воды до 14,67–16,17 °C ($15,04 \pm 0,45$ °C). Содержание биогенных веществ резко падает до 0,90–6,00 мг/м³ ($3,45 \pm 1,63$ мг/м³). Осенью в результате начала сезонного выхолаживания вод происходит постепенное снижение температуры до 9,33–10,50 °C ($9,76 \pm 0,39$ °C), а осеннее «цветение» фитопланктона происходит благодаря поступлению биогенных веществ в фотический слой из глубинных вод за счет развивающегося в этот сезон апвеллинга, что вызывает повышение содержания хлорофилла до 3,30–7,67 мг/м³ ($5,20 \pm 1,21$ мг/м³).

В районе Перешеек Поясок Островной Сахалинской области с 2003 по 2022 год зимой средние сезонные значения $ТПВ_{спут}$ минимальные (0,00–1,33 °C) при среднем многолетнем значении 0,88 °C, недостаточность спутниковых данных из-за покрытия акватории льдом не позволяет получить достоверные значения концентрации $Chl-a$. Весной отмечается небольшое повышение температуры вод до 2,33–3,33 °C ($2,67 \pm 0,28$ °C), происходящее благодаря активной инсоляции вод и влиянию теплого Цусимского течения. Концентрации $Chl-a_{спут}$ возрастают до 4,00–11,67 мг/м³ ($7,24 \pm 2,02$ мг/м³), главным образом, в результате сезонных прибрежных апвеллингов. Летом происходит максимальный прогрев вод до 13,17–14,50 °C ($13,79 \pm 0,46$ °C) вследствие мощной инсоляции вод и тепловодного потока Цусимского течения. При этом концентрация хлорофилла-а вод на минимуме 0,90–3,13 мг/м³ ($1,98 \pm 1,63$ мг/м³), что вызвано нехваткой биогенных веществ для фитопланктона. Осенью температуры понижаются до 8,69–9,17 °C ($8,32 \pm 0,31$ °C), а концентрации $Chl-a_{спут}$ увеличиваются до 2,90–9,00 мг/м³ ($5,65 \pm 1,35$ мг/м³) в результате ежесезонного перемешивания водных масс.

В Южном районе Островной Сахалинской области с 2003 по 2022 год зимой средние сезонные значения

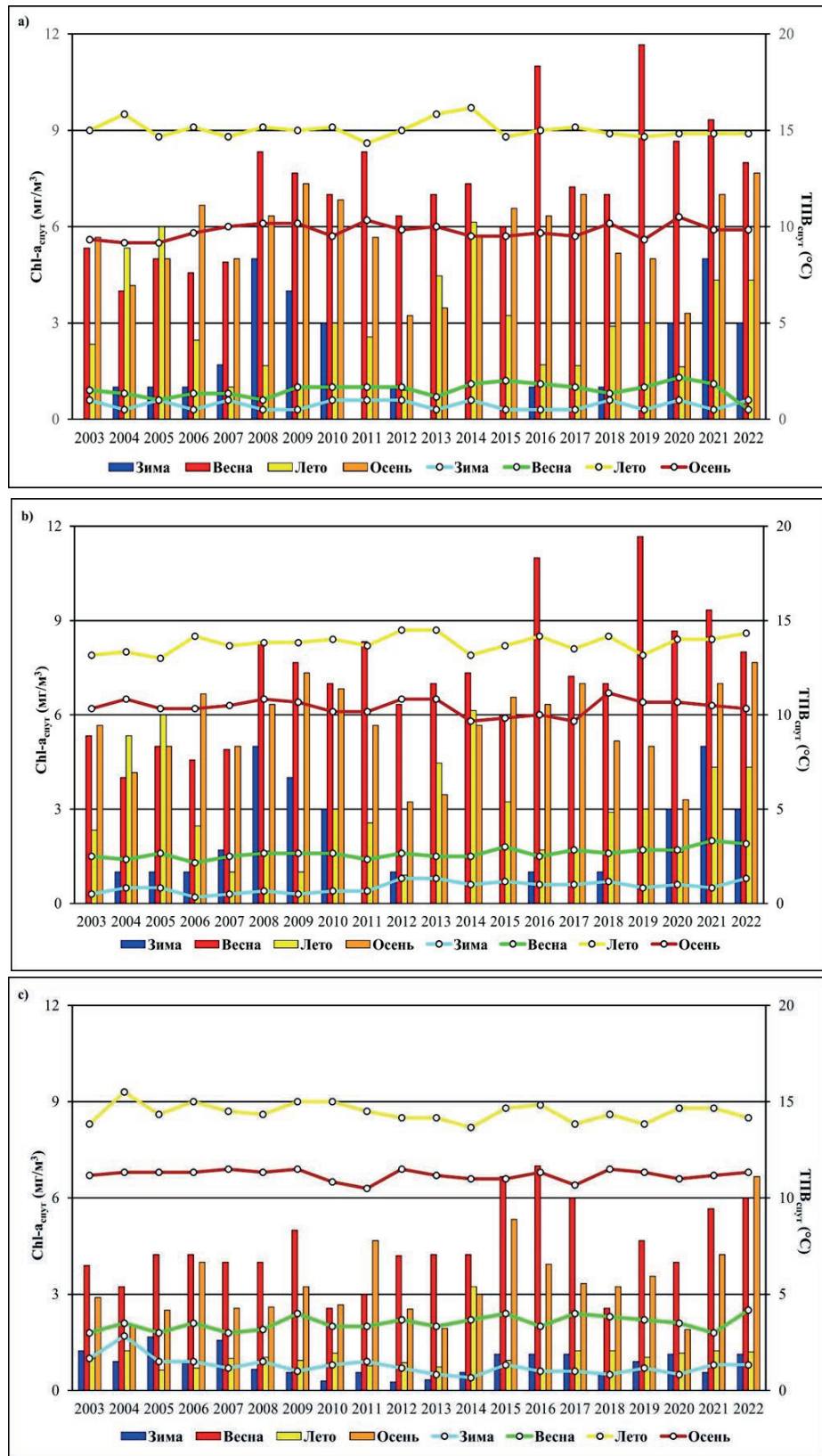


Рис. 10. Многолетний ход ТПВ_{сут} и концентрации Chl-a_{сут} в районах (а – Северный, б – Перешеек Поясок, с – Южный) Островной Сахалинской области. Линиями указаны значения ТПВ_{сут} (°С), столбиками – Chl-a_{сут} (мг/м³) (по данным метеорологического спутника MODIS Aqua, NASA, 2003–2022 годы)

ТПВ_{спут} низкие (1,00–2,83 °С) при среднем многолетнем значении $1,28 \pm 0,46$ °С, что обусловлено зимними температурами покрытием участка акватории льдом. Концентрации Chl-a_{спут} составляют 0,57–1,57 мг/м³ ($0,86 \pm 0,46$ мг/м³), но, как и в Северном районе, отсутствуют данные за январь–февраль. Весной происходит небольшой рост температуры вод до 3,00–4,17 °С ($3,50 \pm 0,37$ °С), а концентрации Chl-a_{спут} возрастают до 2,57–7,00 мг/м³ ($4,47 \pm 1,25$ мг/м³), поскольку воды нагреваются и Цусимское течение переносит тихоокеанскую минерализованную водную массу. Летом наступает максимальный прогрев вод до 13,83–15,00 °С ($14,45 \pm 0,48$ °С), а концентрации Chl-a_{спут} минимальны (0,63–3,23 мг/м³), а в среднем $1,10 \pm 0,54$ мг/м³. Летом воды вбирают максимум тепла от солнечной радиации от приходящих вод теплого Цусимского течения, в то время как продуктивность фитопланктона угасает. Осенью температуры снижаются до 10,50–11,50 °С ($11,19 \pm 0,28$ °С), а концентрации Chl-a_{спут} повышаются до 1,90–6,67 мг/м³ ($3,34 \pm 1,20$ мг/м³). Численность фитопланктона возрастает благодаря теплолюбивым динофитовым водорослям. С лета по осень популяции микроводорослей поддерживаются за счет изменчивости температурного режима вод.

Таким образом, район Перешеек Поясок обладает повышенной продуктивностью благодаря насыщению биогенными веществами, поступающими с широкого аккумулятивного шельфа во время сезонного расхождения водных масс, и движению дрейфующих льдов с севера Татарского пролива в южную сторону к заливу Лаперуза с апреля по начало мая.

Сезонная динамика биогенных веществ (мкг/л) в области северной части Татарского пролива представлена в табл. 3.

Табл. 3

Сезонная динамика биогенных веществ в области северной части Татарского пролива [26]

Сезон	Фосфаты (мкг/л)	Силикаты (мкг/л)	Нитраты (мкг/л)
Зима	25	400	2,0
Весна	15	500	1,5
Лето	15	200	0,5
Осень	10	200	1,5

Максимальная концентрация биогенных веществ наблюдается весной. Летом содержание биогенных веществ уменьшается и осенью понижается до минимума. В зимнее время количество биогенных солей снова возвращается к первоначальному значению.

Многолетний средний сезонный ход ТПВ_{спут} (°С) и концентрации Chl-a_{спут} (мг/м³) в области северной части Татарского пролива показаны на рис. 11.

В северной части Татарского пролива с 2003 по 2022 год за зиму данные ТПВ_{спут} и концентрации Chl-a_{спут} отсутствуют, потому что сканер спутника не фиксирует ландшафт, включая поверхность льда. Весной воды постепенногреваются до 1,00–3,25 °С ($2,58 \pm 0,66$ °С) и концентрации Chl-a_{спут} возрастают до 10,00–30,00 мг/м³ ($16,00 \pm 6,41$ мг/м³). Сезонный рост этих показателей объясняется внушительным количеством терригенного материала, выносимого полноводной рекой Амур.

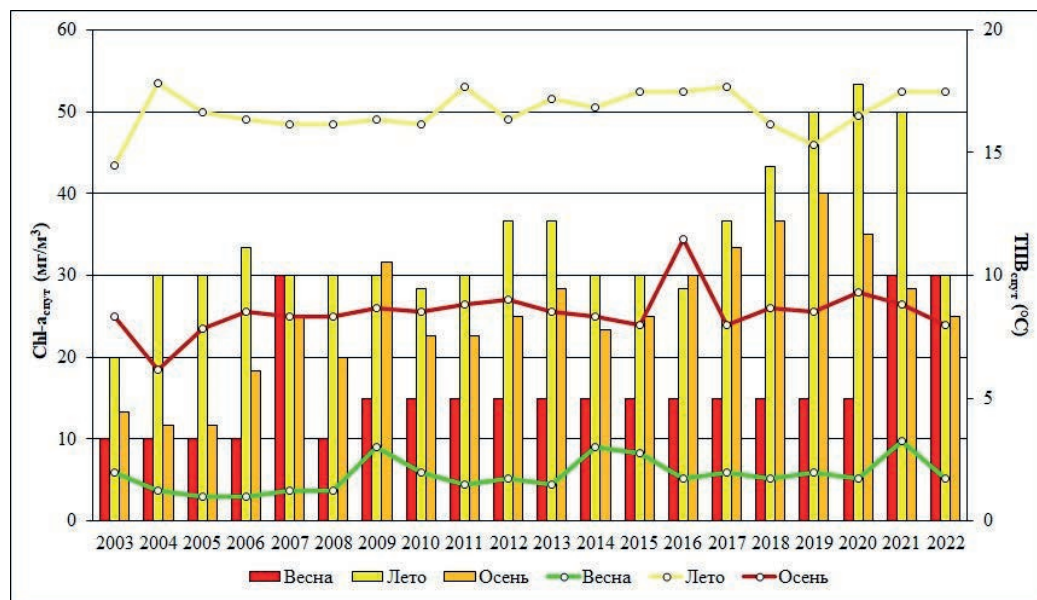


Рис. 11. Сезонный ход ТПВ_{спут} и концентрации Chl-a_{спут} в области северной части Татарского пролива. Линиями указаны значения ТПВ_{спут} (°С), столбиками – Chl-a_{спут} (мг/м³) (по данным метеорологического спутника MODIS Aqua, NASA, 2003–2022 годы)

Летом температуры вод растут до 14,50–17,50 °С (16,69 ± 0,87 °С), поскольку мелководья вбирают максимум тепла от тепловодной р. Амур и солнечной радиации, также и концентрации Chl-a_{спут} увеличиваются на порядок до 20,00–50,00 мг/м³ (34,33 ± 8,57 мг/м³) благодаря мощному поступлению биогенных веществ с паводком и половодьем. Осенью температура снижается до 6,17–11,50 °С (8,51 ± 0,95 °С), но концентрации Chl-a_{спут} сохраняются на уровне 11,67–40,00 мг/м³ (25,35 ± 7,93 мг/м³). С весны по осень спутниковые данные для обоих показателей могут быть неточными в связи с обилием минеральной взвеси, которая может искажать конечные численные значения.

Таким образом, сезонная изменчивость ТПВ_{спут} (°С) и концентрации Chl-a_{спут} (мг/м³) с 2003 по 2022 год находятся во взаимосвязи, но в разные сезоны и в районах северо-западной части Японского моря зависят от «скрытой» многофакторности. Сезонные изменения в количестве поступающей солнечной радиации оказывают влияние на жизнедеятельность водорослей в береговой зоне. Южно-приморский район Сихотэ-Алинской области, где берег в основном аккумулятивно-денудационно-абразионный поперечного типа, характеризуется повышенным содержанием хлорофилла-а на протяжении зимнего, весеннего и осеннего сезонов; в Центрально-приморском районе этой же области, где берега абразионные с активным клифом, продольного типа, концентрация хлорофилла-а не высока, кроме весенней и осенней вспышек «цветения» фитопланктона. В выделах Островной Сахалинской области с продольным типом берега в Северном и Южном районах происходит активное развитие фитопланктона, но не в зимнем и летнем сезонах; в районе Перешеек Поясок с аккумулятивным берегом поперечного типа продуктивность микроводорослей с весны по осень больше, чем в остальных районах. Аккумулятивные опускающиеся берега с мелководным проливом в области северной части Татарского пролива, полноводный сток р. Амур и осолонение вод в процессе ледообразования повышают продукцию микроводорослей весной, летом и осенью, но зимой весь пролив покрыт сплошным льдом.

Заключение

Методы ландшафтно-биономическое районирование и космический мониторинг повышают надежность исследований динамики продуктивности фитопланктона и морских экосистем в северо-западной части Японского моря. Первый метод описывает биономические условия биоценозов на каркасе знаний о тектогенно-морфоструктурном районировании БЗ, второй метод показывает на космических снимках взаимосвязь между ходом температуры поверхности воды и концентрации хлорофилла-а фитопланктона в заданных периодах (годах, сезонах, месяцах).

В северо-западной части Японского моря выделяются 3 области и 6 районов.

Сихотэ-Алинская область принадлежит к холоднореальной зоне, биоиндикаторами которой являются диатомовые (*Bacillariophyta*) и литоральные фукусовые (*Fucus evanescens*, *Pelvetia wrightii*) водоросли. В Южно-приморском районе берега поперечного типа характеризуются сложной ландшафтной структурой, представленной мелководными заливами, разделенными мысами и островами, шельф широкий около 100 км. В Центрально-приморском районе берега продольные высокие с активным клифом, подводный склон приглубый (биотоп каменистых грунтов), шельф узкий до 27 км, фитопланктон представлен холоднолюбивыми видами диатомовых водорослей (*Skeletonema costatum*, *Thalassiosira nordenskioldii*, *Cylindrotheca closterium* и др.), грунты заняты сообществами бурых и красных водорослей, группировками беспозвоночных бродячих форм и обростателями.

Островная Сахалинская область находится под влиянием двух географических зон: холоднореальной и теплобореальной (неморальной). В Северном районе берег продольного типа, высокий с активным клифом, приглубый, шельф узкий до 18 км, район принадлежит холоднореальной зоне, биоиндикаторами служат холоднолюбивые диатомовые и господствующие в литорали фукусовые (*Fucus evanescens*, *Pelvetia wrightii*) водоросли, пелагиаль населена в основном диатомовыми водорослями и другими отделами фитопланктона, в литорали господствующее положение занимают сообщества фукусовых *Fucus* + бурых *Sargassum miyabei*, в средней и нижней сублиторали обитают различные беспозвоночные животные, зооценоз которых аналогичен Центрально-приморскому району. В районе Перешеек Поясок морфоструктура замедленных поднятий, складки поперечного типа, не выраженные в рельефе, но определяющие расширение шельфа до 60 км, акватория расположена на стыке двух зон: холоднореальной на юге и теплобореальной на севере, в которых присутствуют многообразные виды фитопланктона, среди которых есть биоиндикаторы, тем временем грунты в литорали занимают сообщества макробентоса *Corallina pilulifera*, именуемые «кораллиновые тротуары», зообентос представлен: морскими ежами и звездами, голотурией, гребешками-фильтраторами (пектинидами) и червями-пескожилами. В Южном районе: берег продольного типа, берега высокие с отмершим клифом, подводно-береговой склон приглубый оmyвается теплым Цусимским течением, обозначающим вхождение района в теплобореальную зону, индикаторами которой являются теплолюбивые динофлагелляты, сообщество *Sargassum miyabei* и «кораллиновые тротуары», в литорали, а также в верхней и средней сублиторали произрастают крас-

ные водоросли, в нижней сублиторали обитают многие формы беспозвоночных животных: морские ежи, голотурии, прячущиеся креветки, балянусы, актинии, асцидии, губки и др.

В области северной части Татарского пролива берега усеяны наносами и аккумулятивными террасами на дне р. Амур и амурского лимана, песчано-илистая равнина на месте новейшего четвертичного прогиба, испытывающего опускание, зимой море замерзает, область относится к холоднореальной зоне, где биоиндикаторы представлены фукусовыми водорослями, а биоценоз в основном состоит из морских трав и двустворчатых моллюсков.

В 2003–2022 годах сезонная динамика концентрации $Chl-a_{\text{спут}}$ фитопланктона проявляет такие закономерности: спутниковые данные указывают на активное «цветение» фитопланктона в окраинных районах БЗ; в пределах абразионно-аккумулятивных берегов с продольным или поперечным типом строения меняется содержание хлорофилла-а.

Зимой максимальная ТПВ_{спут} наблюдается в Центрально-приморском районе Сихотэ-Алинской области (1,37 °С), а минимальная в районе Перешеек Поясок Островной Сахалинской области (0,88 °С); весной наибольшая температура отмечается в Центрально-приморском районе Сихотэ-Алинской области (3,69 °С), а наименьшая в Северном районе Островной Сахалинской области (1,28 °С); летом наиболее прогрет Южно-приморский район Сихотэ-Алинской области (16,78 °С) и менее всего Центрально-приморский район той же области (13,11 °С); осенью максимальная температура (12,54 °С) наблюдается в Центрально-приморском районе Сихотэ-Алинской области, а минимальная

в области северной части Татарского пролива (8,51 °С).

Зимой максимальная концентрация $Chl-a_{\text{спут}}$ отмечается в Южно-приморском районе Сихотэ-Алинской области (4,15 мг/м³), а минимальная – в Южном районе Островной Сахалинской области (0,86 мг/м³); весной наибольшая концентрация хлорофилла-а наблюдается в области северной части Татарского пролива (16,00 мг/м³), а наименьшая – в Южном районе Островной Сахалинской области (4,47 мг/м³); летом высокая концентрация хлорофилла-а – в области северной части Татарского пролива (34,33 мг/м³), но низкая – в Южно-приморском районе Островной Сахалинской области (0,98 мг/м³); осенью наибольшим образом концентрируется хлорофилл-а в области северной части Татарского пролива (25,35 мг/м³), но меньше всего – в Центрально-приморском районе Сихотэ-Алинской области (2,43 мг/м³).

Морской фитопланктон может рассматриваться как сезонный биоиндикатор, который реагирует на изменения природно-климатических условий морской среды Японского моря. Микроводоросли в большинстве реагируют на такие изменения условий в морской среде: интенсивность солнечной радиации, образование и таяние льда, океанологические факторы (ветровой апвеллинг, сезонное вертикальное перемешивание водных масс, адвекция тепла течениями) и стихийные опасные явления (тайфуны, паводки).

Благодарности: автор признателен доктору географических наук почетному профессору кафедры биогеографии и охраны природы Института наук о Земле СПбГУ К.М. Петрову, который оказал неоценимую поддержку в написании этой статьи.

Литература

Список русскоязычной литературы

1. Арзамасцев ИС, Преображенский БВ. Атлас подводных ландшафтов Японского моря. М.: Наука; 1990.
2. Баклагин ВН, Новикова ЮС. Динамика концентрации хлорофилла-а в поверхностных водах Онежского озера по спутниковым наблюдениям за 1998–2022 гг. Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса. 2023;20(6):289-302. DOI: 10.21046/2070-7401-2023-20-6-289-302.
3. Богоров ВГ. Планктон Мирового океана. М.: Наука; 1974.
4. Васильева АС, Терзиева ФС, Косарева АН. Японское море: гидрометеорологические условия. В кн.: Гидрометеорология и гидрохимия морей. Т. 8. СПб.: Гидрометеоздат; 2003.
5. Гурулева ОН, Аминина НМ. Исследование содержания фукоидана в бурых водорослях Дальневосточного региона. Владивосток: Известия ТИНРО; 2013;172:265-73.
6. Дулепова ЕП, Волков АФ, Чучукало ВИ, Надточий ВА, Иванов ОА, Мерзляков АЮ. Современный статус биоты дальневосточных морей. Известия ТИНРО; 2004;137:16-28.
7. Дуленина ПА. Промысловые двустворчатые моллюски прибрежных акваторий Хабаровского края. Изучение зообентоса шельфа. Автореферат дисс. канд. биол. наук; 2004.
8. Дуленина АП, Колпаков НВ. Состав и распределение макроэпибентоса в прибрежной зоне северо-западной части татарского пролива. Биологические ресурсы. Известия ТИНРО. 2019;199:3-18. DOI: 10.26428/1606-9919-2019-199-3-18.

9. Дуленин АА. Оптимальные условия выделения доминантов подводной растительности на примере северо-западной части Татарского пролива. Известия ТИНРО. 2020;200(3):767-88. DOI: 10.26428/1606-9919-2020-200-767-788.
10. Дуленин ПА, Дуленин АА. Динамика ресурсов приморского гребешка *Mizuhopecten yessoensis* (Jay, 1856) северо-западной части Татарского пролива с начала его промысла по настоящее время. Известия ТИНРО. 2021;201(3):533-46. DOI: 10.26428/1606-9919-2021-201-533-546.
11. Звалинский ВИ, Лобанова ПВ, Тищенко ПЯ, Лобанов ВБ. Оценка первичной продукции северо-западной части Японского моря на основе судовых и спутниковых наблюдений. Океанология. 2019;59(1):45-55. DOI: 10.31857/S0030-157459145-55.
12. Звалинский ВИ, Лобанова ПВ, Тищенко ПЯ, Лобанов ВБ, Маховиков АД. Оценки первичной продукции в северной части Японского моря в различные сезоны по судовым и спутниковым данным. Океанология. 2022;62(5):726-42. DOI: 10.31857/S0030157422050215.
13. Зенкевич ЛА. Биология морей СССР. М.: АН СССР; 1962.
14. Кемкин ИА. Аккреционная тектоника – новое направление регионально-геологических исследований переходной зоны континент-океан (на примере Сихотэ-Алиня). Вестник ДВО РАН. 2010;(6):80-6.
15. Коновалова ГВ, Орлова ТЮ, Паутова ЛА. Атлас фитопланктона Японского моря. Владивосток: АН СССР ДВО РАН; 1989.
16. Лобанова ПВ, Звалинский ВИ, Тищенко ПЯ. Первичная продукция фитопланктона и концентрация хлорофилла-а в западной части Японского моря по спутниковым и натурным данным. Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса. 2017;14(2):135-47. DOI: 10.21046/2070-7401-2017-14-2-135-147.
17. Мануйлов ВА. Подводные ландшафты залива Петра Великого. Владивосток: Изд-во Дальневосточного ун-та; 1990.
18. Медведев ВС. Берега Японского моря. М.: АН СССР; 1961.
19. Медведев ВС. Исследования по динамике и морфологии берегов залива Петра Великого в Японском море. М.: АН СССР; 1961.
20. Медведев ВС. Некоторые черты строения и динамики западного побережья острова Сахалина. М.: АН СССР; 1961.
21. Петров КМ, Поздеев ВБ. Подводные ландшафты и фитобентос у берегов Южного Сахалина. Владивосток: Изд-во Дальневосточного ун-та; 1992.
22. Петров КМ. Принципы биоэкономического районирования БЗ и шельфа Мирового океана. Океанология. 2020;60(3):381-92. DOI: 10.31857/S0030157420030089.
23. Ракидин ТД. Ландшафтно-биоэкономическое районирование и космический мониторинг сезонной и многолетней динамики Chl-a фитопланктона северо-западной части Японского моря. В кн.: Сборник тезисов докладов международной научно-практической конференции «Морские исследования и образование – MARESE-DU-2023». Тверь: ПолиПРЕСС; 2024. С. 334-42.
24. Станичная РР, Станичный СВ, Арашкевич ЕГ. Регионально адаптированный алгоритм восстановления концентрации хлорофилла-а для Черного моря, анализ причин отличия спутниковых и контактных данных. Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса. 2020;17(4):29-37. DOI: 10.21046/2070-7401-2020-17-4-29-37.
25. Суегин ВС, Суслин В, Королева СН, Кучерявый АА. Оценка изменчивости оптических свойств воды в Черном море летом 1998 года по данным спутникового прибора SeaWiFS. Морской гидрофизический журнал. 2002;6:44-54.
26. Терзиева ФС, Тищенко ПЯ. Японское море: гидрохимические условия и океанографические основы формирования биологической продуктивности. В кн.: Гидрометеорология и гидрохимия морей. Т. 8. СПб.: Гидрометеиздат; 2004.
27. Штрайхерт СП, Захарков ТН, Гордейчук ЮВ, Шамбарова ЕА. Концентрация хлорофилла-а и биооптические характеристики в заливе Петра Великого (Японское море) во время зимне-весеннего цветения фитопланктона. Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса. 2014;11(1):148-62.

Общий список литературы/References

1. Arzamastsev IS, Preobrazhensky BV. Atlas Podvodnykh Landshafrov Yaponskogo Moria. [Atlas of Underwater Landscapes of the Sea of Japan]. Moscow: Nauka; 1990. (In Russ.)
2. Baklagin VN, Novikova YS. [Dynamics of chlorophyll a concentration in surface waters of Lake Onega according to satellite observations in 1998–2022]. Sovremennye Problemy Distantionnogo Zondirovaniya Zemki iz Kosmosa. [Current Problems of Remote Sensing of the Earth from the Space]. 2023. 20(6):289-302. DOI: 10.21046/2070-7401-2023-20-6-289-302. (In Russ.)

3. Bogorov VG. Plankton Mirovogo Okeana. [World Ocean Plankton]. Moscow: Nauka; 1974. (In Russ.)
4. Vasilyeva AS, Terzieva FS, Kosareva AN. [The Sea of Japan: hydrometeorology regimes]. In: Gydrometeorologiya i Gydrokhimiya Morey Tom 8. [Hydro-meteorology and Sea-Chemistry. Vol. 8]. Saint Petersburg: Gidrometeoizdat; 2003. (In Russ.)
5. Guruleva ON, Aminina NM. [Study of fucoidan content in brown algae of the Far Eastern region]. Izvestiya TINRO. 2013;172:265-73. (In Russ.)
6. Dulepova EP, Volkov AF, Chuchukalo VI, Nadtochiy VA, Ivanov OA, Merzlyakov AY. [Current status of the Far East seas biota]. Izvestiya TINRO. 2004;137:16-28. (In Russ.)
7. Dulenina PA. [Commercial Bivalves of Coastal Waters of Khabarovsk Region. Study of Shelf Zoobenthos]. Candidate Sci. Theses; 2004. (In Russ.)
8. Dulenina AP, Kolpakov NV. [Composition and spreading of macrobenthos in the coastal zone of the northwest of Tartar Strait. Biological resources]. Izvestiya TINRO; 2019;199:3-18. DOI: 10.26428/1606-9919-2019-199-3-18. (In Russ.)
9. Dulenin AA. [Optimal conditions for distinguishing the dominant species of underwater vegetation in the northwest of Tartar Strait]. Izvestiya TINRO. 2020;200(3):767-88. DOI: 0.26428/1606-9919-2020-200-767-788. (In Russ.)
10. Dulenina PA, Dulenin AA. [Changes in the resources of the seaside scallop *Mizuhopecten yessoensis* (Jay, 1856) of the northwest of Tatar Strait from the onset of trapping thereof up to the present time]. Vladivostok: Izvestiya TINRO; 2021;201(3):533-46. DOI: 10.26428/1606-9919-2021-201-533-546. (In Russ.)
11. Zvalinskiy VI, Lobanova PV, Tischenko PJ, Lobanov VB. [Assessment of the primary productivity of the northern part of Sea of Japan based on ship and satellite data]. Okeanologiya, 2019;59(1):45-55. DOI: 10.31857/S0030-157459145-55. (In Russ.)
12. Zvalinskiy VI, Lobanova PV, Tischenko PJ, Lobanov VB. [Assessment of the primary productivity of the northern part of Sea of Japan in different seasons based on ship and satellite data]. Okeanologiya. 2022. 59(1):45-55. DOI: 10.31857/S0030157422050215. (In Russ.)
13. Zenkevich LA. Biologiya Morey SSSR [Biology USSR Seas]. Moscow: AN SSSR; 1962. (In Russ.)
14. Kemkin IA. [Accretion tectonics – a new trend of regional geological studies of the transitional continent-ocean zone as exemplified with Sikhote Alin]. Vestnik DVO RAN. 2010;(6):80-6. (In Russ.)
15. Konovalova GV, Orlova TY, Pautova LA. Atlas Fitolanktona Yaponskogo Moria. [Atlas of Phytoplankton of the Sea of Japan]. Vladivostok: AN SSSR DVO RAN; 1989. (In Russ.)
16. Lobanova PV, Zvalinskiy VI, Tischenko PJ. [Assessment of the primary phytoplankton production and chlorophyll-a concentration using satellite and empirical data in western part of Sea of Japan]. In: Sovremennye Problemy Distantionnogo Zondirovaniya Zemli iz Kosmosa. [Current Problems of Remote Sensing the Earth from the Space]. 2017;14(2):135-47. DOI: 10.21046/2070-7401-2017-14-2-135-147. (In Russ.)
17. Manuylov VA. Podvodnye Landshafty Zaliva Petra Velikogo. [The Undersea Landscapes of Peter the Great Gulf]. Vladivostok: Izdatelstvo Dalnovostochnogo Universiteta; 1990. (In Russ.)
18. Medvedev VS. Berega Yaponskogo Moria. [The Shores of the Sea of Japan]. Moscow: AN SSSR; 1961. (In Russ.)
19. Medvedev VS. Issledovaniya po Dinamike i Morfologii Beregov Zaliva Petra Velikogo v Yaponskom More. [Studies on the Dynamics and Morphology of the Shores of Peter the Great Bay in the Sea of Japan]. Moscow: AN SSSR; 1961. (In Russ.)
20. Medvedev VS. Nekotorye Cherty Stroyeniya i Dinamiki Zapadnogo Poberezhya Ostrova Sakhakin. [Features of the Structure and Dynamics of the Western Coast of Sakhalin Island]. Moscow: AN SSSR; 1961. (In Russ.)
21. Petrov KM and Pozdeyev VB. Podvodnye Landshafty i Fitobentos u Beregov Yuzhnogo Sakhalina. [The Undersea Landscapes and Phytobentos at the Sea Shores of South Sakhalin]. Vladivostok: Izdatelstvo Daknevostochnogo Universiteta; 1992. (In Russ.)
22. Petrov KM. [The principles of the bionomic zoning of the coastal zone and shelf of the World Ocean]. Okeanografiya. 2020;60(3):381-92. DOI: 10.31857/S0030157420030089. (In Russ.)
23. Rakitin TD. [Landscape-bionomic zoning and space monitoring of the seasonal and multiyear pattern of Chl-a phytoplankton of the northwest of the Sea of Japan]. In: Sborhik Tezisev Dokladov Mezhdunarodnoy Nauchno-Prakticheskoy Konferentsii “Morskiye Issledovaniya I Obrazovaniye. [Theses of the International scientific and Practical Conference “Marine Research and Education – MARESEDU-2023”]. Tver: PolyPRESS; 2024. P. 334-42. (In Russ.)
24. Stanichnaya RR, Stanichniy SV, Arashkevich EG. [Regionally adjusted algorithm for restoration of chlorophyll-a concentration in the Black Sea: reasons for differences between data obtained from ships and satellites]. Sovremennye Problemy Distantionnogo Zondirovaniya Zemli iz Kosmosa. [Current Problems of Remote Sensing of the Earth from the Space]. 2020;17(4):29-37. DOI: 10.21046/2070-7401-2020-17-4-29-37. (In Russ.)
25. Suetin VS, Suslin VV, Koroleva SN, Kucheriaviy AA. [Assessment of variability of optical parameters

- of water in Black Sea in summer 1998 according to satellite SeaWIFS data]. *Morskoy Gidrofizicheskiy Zhurnal* 2002;6:44-54. (In Russ.)
26. Terziyeva FS, Tischenko PY. [Sea of Japan: hydrochemical conditions of oceanographic foundations of the development of its biological productivity]. In: *Gidrometeorologiya i Gidtokhimiya Morey. Tom 8. Saint Petersburg: Gigrometeoizdatt; 2004. (In Russ.)*
 27. Streichert EA, Zakharkov SP, Gordeichuk TN, Shambarova YV. Chlorophyll-a concentration and bio-optical characteristics in Peter the Great Bay (Sea of Japan) during winter-spring phytoplankton blooms. *Modern Problems of Remote Sensing of the Earth.* 2014;11(1):148-62. (In Russ.)
 28. Antoine D, Bentamy A, Bentamy H et al. Use of satellite observations for operational oceanography: recent achievements and future prospects. *J Operat Oceanography.* 2015;8(1):12-27. DOI: 10.1080/1755876X.2015.1022050.
 29. Behrenfeld MJ, Westberry TK, Boss ES et al. Satellite-detected fluorescence reveals global physiology of ocean phytoplankton. *Biogeosciences.* 2009;6: 779-94.
 30. Petrov KM. Detailed zoning of the coastal and shelf areas of marine coregions: a case study of the Black Sea. *SCIREA Jf Environ.* 2022;6(3):20-33. DOI: 10.54647/environmental61295.
 31. Saúl A-B, José EV-H. Seasonal and spatial characterization of the gulf of california phytoplankton photosynthetic parameters. *Siencias Marinas.* 1999;25(4):445-67. DOI: 10.7773/cm.v25i4.732.
 32. Spalding MD, Allen G, Fox H, Davidson NC. Marine ecoregions of the World: a bioregionalization of coast and shelf areas. *J. BioSci.* 2007;57(2):573-83.
 33. Tebatso MM, Sandy JT, Marie ES, Bettina M, Deon CL, Rolf K. Remote sensing of phytoplankton community composition in the northern Benguela upwelling system. *Front Marine Sci.* 2023;(10):23. DOI:10.3389/fmars.2023.1118226.
 34. Victor K. Remote sensing techniques for studying coastal ecosystems: An overview. *J Coastal Res.* 2011;27(1):2-17. DOI: 10.2307/25790484.



ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ИЗМЕНЕНИЙ ФАУНЫ МНОГОКЛЕТОЧНЫХ ПАРАЗИТОВ ОКУНЯ (*PERCA FLUVIATILIS* LINNAEUS, 1758) В ПРИТОКЕ КУЙБЫШЕВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

М.В. Рубанова^{1*}, О.В. Мухортова²

¹ Самарский федеральный исследовательский центр РАН, Институт экологии Волжского бассейна РАН, Тольятти, Россия; ² Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, Борок, Россия

* Эл. почта: rubanova-ievb@mail.ru

Статья поступила в редакцию 08.05.2024; принята к печати 16.06.2024

Представлены результаты исследований фауны многоклеточных паразитов речного окуня *Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758, проведенных в 2019–2021 годах в р. Большой Черемшан – притоке Куйбышевского водохранилища. Идентифицированы до вида 8 паразитических организмов и до рода по 1 представителю Monogenea и Bivalvia. Отмечено упрощение структуры фауны паразитов окуня за счет выпадения отдельных видов, инвазия которыми связана с питанием рыб организмами макрозообентоса. Исследованием видового и количественного состава зоопланктона установлено наличие в водоеме возможных промежуточных хозяев паразитов, инвазия которыми осуществляется трофическим путем. Паразитологические данные косвенно свидетельствуют о значимой роли отдельных видов планктонных ракообразных в питании окуня в районе исследований. В частности, разнообразие Crustacea (Cladocera, Copepoda) и тесные трофические связи рыб с сообществом зоопланктона определяют степень инвазии окуня некоторыми видами кишечных гельминтов. Нестабильная динамика зараженности рыб нематодой *Camallanus lacustris* (Zoega, 1776) в последние два года при высокой численности планктонных ракообразных *Mesocyclops leuckarti* (Claus, 1857) может указывать на неблагоприятные условия для распространения нематоды в водоеме. Приводятся сведения о чужеродном виде в сообществе зоопланктона – *Acanthocyclops americanus* Marsh, 1893, отмечено воздействие рачка на аборигенную фауну зоопланктона. Значимые изменения зараженности рыб за сравнительно небольшой период времени отражают высокую скорость трансформации фауны макропаразитов окуня. В 2019 году в составе паразитов окуня исследованного водоема впервые зарегистрирован чужеродный вид – *Aporhallingus muehlingi* (Jagerskiold, 1899). Трематода *A. muehlingi* за три года заняла доминирующее положение в фауне макропаразитов окуня. Межгодовые различия показателей заражения хозяина показывают, что новая для водоема паразитарная подсистема «*A. muehlingi* – *P. fluviatilis*» находится на этапе становления, определены сроки начала ее формирования. Установлен вектор распространения чужеродного паразита – расселение с первым промежуточным хозяином. Быстрый рост показателей инвазии рыб *A. muehlingi* свидетельствует о высокой скорости распространения облигатного первого промежуточного хозяина паразита – чужеродного моллюска *Lithoglyphus naticoides* (Pfeiffer, 1828) на данном участке водоема, о тесных биотопических связях окуня с сообществом макрозообентоса. Актуальность полученных данных о распространении трематоды в р. Б. Черемшан определяется санитарно-эпизоотологическим значением *A. muehlingi* вследствие патогенности паразита для вторых промежуточных (рыбы) и окончательных (рыбоядные птицы, млекопитающие/человек) хозяев. Проанализировано косвенное влияние климатических (температура воды) и гидробиологических (уровенный режим) факторов на успешность реализации жизненного цикла *A. muehlingi*. Результаты исследования показали, что в настоящее время сложились благоприятные условия для проникновения чужеродных видов гидробионтов (макрозообентос, зоопланктон, паразиты) из Куйбышевского водохранилища в экосистему р. Б. Черемшан.

Ключевые слова: фауна многоклеточных паразитов, чужеродные виды, *Aporhallingus muehlingi*, планктонные ракообразные, приток Куйбышевского водохранилища.

ECOLOGICAL ASPECTS OF CHANGES IN THE FAUNA OF MULTICELLULAR PARASITES OF PERCH (*PERCA FLUVIATILIS* LINNAEUS, 1758) IN A TRIBUTARY OF THE KUIBYSHEV RESERVOIR

M.V. Rubanova^{1*}, O.V. Mukhortova²

¹ Samara Federal Research Center RAS, Institute of Ecology of Volga Basin RAS, Togliatti, Russia;

² Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, Borok, Russia

* Email: rubanova-ievb@mail.ru

The results of studies of the fauna of multicellular parasites of the river bass *Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758, conducted in 2019–2021 in the Bolshoy Cheremshan river, a tributary of the Kuibyshev reservoir, are presented. Eight species of parasitic organisms and two representative of genera

related to Monogenea and Bivalvia were identified. The simplification of fauna structure of *P. fluviatilis* parasites that was noted could occur due to the loss of certain species, the invasion of which is associated with fish feeding on macrozoobenthos organisms. The study of species and quantitative composition of zooplankton community made it possible to establish the presence of possible intermediate hosts of parasites in the reservoir, the invasion by which is realized via trophic means. Parasitological data indirectly indicate a significant role of certain species of planktonic crustaceans in the nutrition spectrum of *P. fluviatilis*. In particular, the diversity of Crustacea (Cladocera, Copepoda) and close trophic connections of the fish with zooplankton community determine the degree of invasion of *P. fluviatilis* by some intestinal worms. The unstable dynamics of fish infection with the nematode *Camallanus lacustris* (Zoega, 1776) in the last two years, which is associated with a high number of planktonic crustaceans *Mesocyclops leuckarti* (Claus, 1857), may indicate unfavorable conditions for the spread of the nematode in the reservoir. Information is provided on an alien species in the zooplankton community – *Acanthocyclops americanus* Marsh, 1893, and an impact of the crustacean on the native fauna of zooplankton is noted. Significant changes in the qualitative and quantitative characteristics of fish infestation that occurred over a relatively short time reflect the high rate of transformation of *P. fluviatilis* macroparasites fauna. In 2019, a foreign species, *Aphophallus muehlingi* (Jagerskiold, 1899), was first recorded among perch parasites of the reservoir studied. This trematoda has gained a dominant position in the macroparasite perch fauna in three years. The interannual differences in the indicators of host infection show that the parasitic subsystem «*A. muehlingi* – *P. fluviatilis*» is at the stage of formation, the timing of the onset of its formation has been determined. The vector of the spread of the alien parasite has been established, which is dissemination by the first intermediate host. The rapid increase in the indicators of fish invasion by *A. muehlingi* suggests a high rate of propagation of the obligate first intermediate host of the parasite, i.e. the alien mollusk *Lithoglyphus naticoides* (Preiffer, 1828), in the reservoir, and close biotopic relationships of *P. fluviatilis* with the macrozoobenthos community. The relevance of the obtained data on the spread of trematodes in the B. Cheremshan river is determined by the sanitary and epizootological significance of *A. muehlingi* due to the pathogenicity of the parasite for the second intermediate (fish) and final (fish-eating birds, mammals/humans) hosts. The indirect influence of climatic (water temperature) and hydrobiological (water level regiment) factors on the success of the life cycle of *A. muehlingi* is analyzed. The results of the study suggest that favorable conditions have been developing for the penetration of alien hydrobiont species (macrozoobenthos, zooplankton, parasites) from the Kuibyshev reservoir into the ecosystem of the B. Cheremshan river. **Keywords:** multicellular parasites fauna, alien species, *Aphophallus muehlingi*, planktonic crustaceans, tributary of the Kuibyshev reservoir.

Введение

Волжские водохранилища и их притоки находятся под влиянием природных факторов и интенсивной хозяйственной деятельности, изменяющих условия обитания организмов [17]. Антропогенная трансформация среды, осложненная глобальными климатическими изменениями, обусловила распространение чужеродных видов в природных и нарушенных экосистемах [32]. Биологические инвазии являются мировой экологической проблемой вследствие масштабы и увеличения скорости этого процесса в последние два десятилетия, усиления влияния вселенцев на среду обитания и структурно-функциональную организацию экосистем в целом [44]. Инвазионные виды считаются одной из основных угроз для биоразнообразия экосистем. В результате создания Единой глубоководной системы Европейской части России река Волга в настоящее время стала крупнейшей транзитной водной магистралью, связывающей бассейны Белого, Балтийского, Каспийского, Азовского, Черного морей. Соответственно, с середины прошлого столетия число видов гидробионтов крупных речных систем – Волги, Дона и Днепра возросло в среднем в 1,5 раза [12, 41]. Паразитологический аспект процесса биоинвазий также приобретает все большее значение. Паразитарные комплексы являются естественными элементами биоценозов, оказывающими регулятивное воздействие на разные уровни и компоненты экосистем. Паразитологическая ситуация в

водоеме является составной частью его экологического состояния, поэтому при оценке биоразнообразия необходимо учитывать паразитов и их сообщества. Данные о зараженности рыб паразитами со сложным циклом развития позволяют выявить ухудшение гидрохимического режима водоема, наличие изменений в его биоценозе, оценить уровень антропогенного воздействия, прогнозировать ход функционирования сообществ [35].

Паразиты могут быть использованы в качестве тест-объектов для определения характера и степени трансформации водных экосистем [34]. Вселение новых видов в водоем способно привести к катастрофическим последствиям вследствие заноса связанных с ними патогенных чужеродных паразитов [46]. В бассейне Волги зарегистрировано 47 чужеродных видов паразитов. Вероятность негативного влияния паразитарного фактора возрастает, поскольку с начала 2000-х годов регистрируется трехкратное увеличение числа новых видов паразитов, распространившихся с хозяевами [46]. Ярким примером экспансии чужеродного вида паразитов в бассейне Волги является расселение трематоды *Aphophallus muehlingi* (Jagerskiold, 1899). Трематода распространилась с моллюском-вселенцем *Lithoglyphus naticoides* (Preiffer, 1828) [3], проникновение которого связывают с созданием в 1952 году Волго-Донского судоходного канала [41]. В настоящее время *L. naticoides* является значимым компонентом сообществ макрозообентоса водохранилищ Нижней и Средней Волги

[3, 11, 36], натурализовался на Верхней Волге [31, 38]. Расселению моллюска сопутствует занос ассоциированных с ним паразитов. В дельте Волги *A. muehlingi* входит в список 14 видов партенит и церкарий трематод, сопряженных с *L. naticoides* [3], и является широко распространенным паразитом рыб семейства карповых [2]. В Саратовском водохранилище *A. muehlingi* обнаружен в 2012–2013 годах у окуня *Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758 и ерша *Gymnocephalus cernuus* Linnaeus, 1758, в настоящее время отмечен у 7 видов рыб, в том числе у вида-вселенца – черноморско-каспийской тюльки *Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840) [13, 20, 21]. В Куйбышевском водохранилище паразит регистрируется ориентировочно с 1993 года у *P. fluviatilis* и у карповых [39, 44]. В водохранилищах Верхней Волги фауна трематод *L. naticoides* представлена 5 видами (в том числе *A. muehlingi*) и идентифицированной до рода *Xiphidiocercaria* sp. [31]. Инвазия *A. muehlingi* отмечена для рыб многих видов, включая рыб-вселенцев [42].

Фауна паразитов рыб относительно небольших водных экосистем, к которым относятся притоки рек, изучена в меньшей степени, чем в водохранилищах. Река Большой Черемшан является левым притоком Волги первого порядка, после ее зарегулирования впадает в Куйбышевское водохранилище. Начиная с конца 1980-х годов Куйбышевское водохранилище находится в фазе «дестабилизации» [6], осложненной инвазионными процессами [46] в сообществе макрозообентоса, ихтиоценозе, паразитоценозе [21, 36, 39]. Экологическое состояние притоков рек служит индикатором негативных тенденций, связанных с формированием экологических рисков более крупных речных систем [8]. Тем больший интерес представляют ихтиопаразитологические исследования таких водоемов, где регистрируются новые виды. Нельзя не учитывать и обратную зависимость состояния притоков от характеристик водохранилища. Состав ихтиоценоза р. Б. Черемшан представлен 21 видом рыб [14]. Речной окунь *P. fluviatilis* является одним из многочисленных, но малоизученных видов рыб данного водоема. Определяющими характеристиками биологии *P. fluviatilis* являются различия типов питания на разных этапах онтогенеза, эврибионтность, высокая экологическая пластичность [16]. Крайняя недостаточность данных о зараженности рыб в р. Б. Черемшан [22, 23] определяет актуальность паразитологических исследований в этом притоке Куйбышевского водохранилища.

Цель настоящей работы – определение характеристик и динамики фауны многоклеточных паразитов *P. fluviatilis* на участке р. Б. Черемшан в 2019–2021 годах.

В задачи исследования входило:

1) определить видовой состав и параметры заражения рыб абorigенными и чужеродными паразитами;

2) изучить состав сообщества зоопланктона для выявления потенциальных трофических связей *P. fluviatilis* с промежуточными хозяевами паразитов;

3) проанализировать воздействие климатических (температура воды) и гидробиологических (уровневый режим) факторов на зараженность *P. fluviatilis* паразитом со сложным жизненным циклом.

Материалы и методы

Исследования проводили в нижнем течении р. Б. Черемшан, на участке в районе г. Дмитровграда (54.225435 N, 49.698368 E) (рис. 1).

Отловлено крючковой снастью 16 экз. *P. fluviatilis* в мае-июне 2019 года, 15 экз. в начале июня 2020 года, 16 экз. в мае-июне 2021 года. Всего исследовано 47 экз. преимущественно одноразмерных (длина тела 101–150 мм) рыб. Паразитологическое вскрытие рыб (исследованы кожа, жабры, плавники, мускулатура, ЖКТ, в том числе печень, плавательный пузырь, мочевой пузырь, полость тела, брыжейка, жировая ткань, гонады, глаза), фиксацию и обработку материала производили общепринятыми методами [5]. Прижизненную окраску паразитов осуществляли слабым раствором $C_{15}H_{17}ClN_4$. Для видовой идентификации паразитов при помощи бинокулярного микроскопа «Biolar» с микрофотонасадкой Levenhuk C-Series 5M pixels и описания жизненных циклов использовали соответствующие справочники [26–28]. Систематика паразитов приведена в соответствии с сайтом *Fauna Europaea* (www.fauna-eu.org). Для выявления потенциальных трофических связей *P. fluviatilis* производили сбор проб зоопланктона в сентябре 2020 года, в мае-начале июня 2021 года в поверхностном (0,5 м) слое мерным цилиндром. Через планктонный сачок из сита с ячейей 64 мкм процеживали 50 л воды, осадок фиксировали 96° этиловым спиртом. Видовая идентификация беспозвоночных проведена с помощью соответствующего определителя [9]. В прибрежной части водоема, в месте отлова рыб измеряли температуру воды водным термометром (в оправе Шпиндлера) и уровень воды – с помощью футштока. Для количественной характеристики зараженности рыб использовали общепринятые показатели: экстенсивность инвазии (ЭИ, доля заражения хозяина паразитами одного вида от общего числа рыб в выборке, %), индекс обилия (ИО, средняя численность паразитов одного вида у всех исследованных особей, включая незараженных, экз.). Для показателя ЭИ рассчитывали стандартную ошибку, данные по ИО представлены в виде $x \pm m$ (среднее \pm ошибка среднего). В программе Past3 был рассчитан индекс сходства видового состава фауны паразитов на основании индекса Серенсена (при уровне значимости 50%). Использовали непараметрический корреляционный анализ (ранговый коэффициент Спирмена при уровне значимости (p) $\leq 0,05$ в программе Statistica).

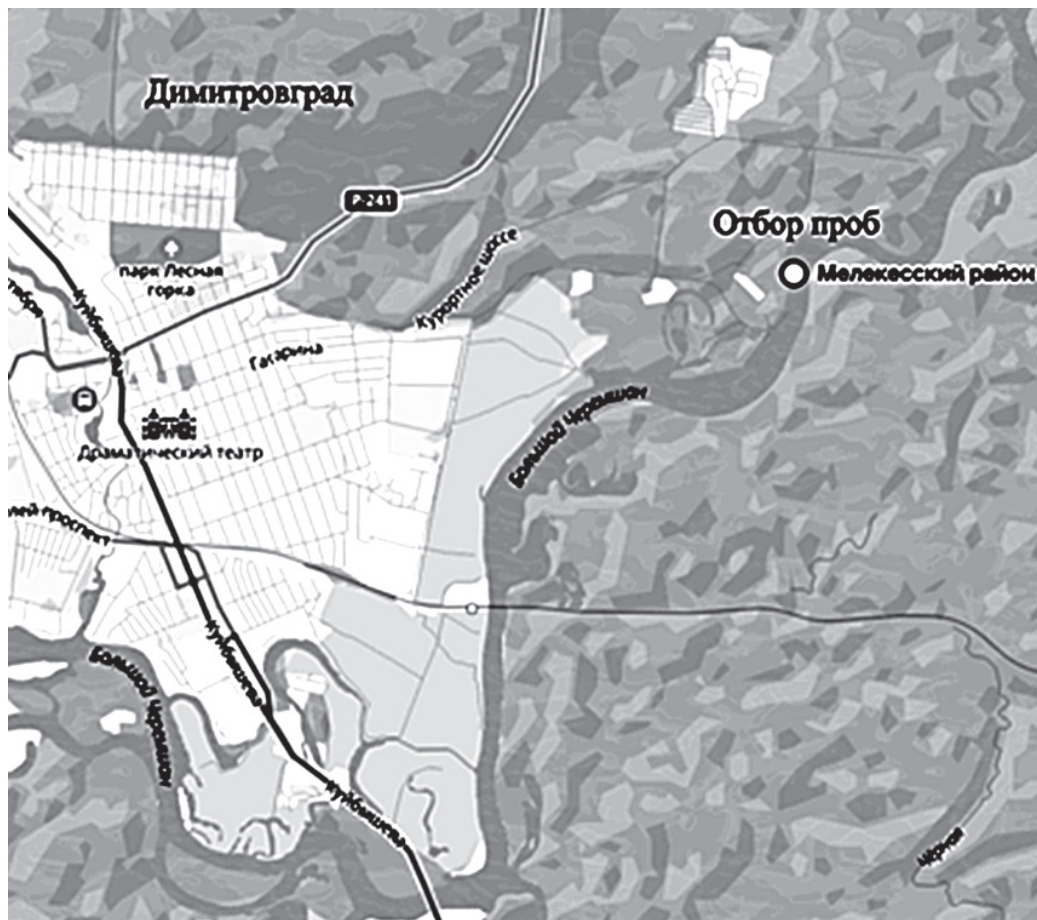


Рис. 1. Карта-схема района исследований с указанием места отбора проб в нижнем течении р. Б. Черемшан (Куйбышевское водохранилище)

Результаты и обсуждение

Видовой состав паразитов и количественные характеристики зараженности *P. fluviatilis* в р. Б. Черемшан другими исследователями ранее не изучены, литературные сведения отсутствуют. Первые данные о фауне многоклеточных паразитов *P. fluviatilis* получены нами в 2015 году [22] (табл. 1).

В 2015 году обнаружено 8 видов паразитических организмов и гложидии моллюсков, идентифицированные до р. *Anodonta* sp., чужеродные паразиты не зарегистрированы (табл. 1).

В 2019–2021 годах состав многоклеточных паразитов *P. fluviatilis* представлен 5 видами и 2 личиночными формами, идентифицированными до рода, относящимися к 4 классам. К классу Trematoda относятся четыре вида (*Rhipidocotyle campanula* (Dujardin, 1845), *Bunodera luciopercae* (Muller, 1776), *Ichthyocotylurus variegatus* (Creplin, 1825), *A. muehlingi*), Nematoda – 1 (*Camallanus lacustris* (Zoega, 1776)); Monogenea – 1 (р. *Dactylogyrus* sp.) и Bivalvia – 1 (р. *Anodonta* sp.) (табл.

1). Впервые отмеченная в фауне многоклеточных паразитов окуня в р. Б. Черемшан с 2019 года трематода *A. muehlingi* (рис. 2) является чужеродной для бассейна Волги.

Высокая экстенсивность инвазии рыб личиночными формами моллюсков р. *Anodonta* sp. и метацеркариями трематод (табл. 1) указывает на приуроченность *P. fluviatilis* к придонным местообитаниям. Анализ динамики показателя экстенсивности инвазии паразитов (табл. 1) показал, что в течение четырех лет отмечена неоднократная смена видов-доминантов и субдоминантов (табл. 2).

Доминирующее положение в фауне макропаразитов окуня в 2015 году занимали одновременно 2 вида: гложидии рода *Anodonta* sp. и типичная трематода окуневых рыб – *B. luciopercae*. В 2019 году трематода *B. luciopercae* являлась содоминантом гложидий р. *Anodonta* sp. В 2020 году максимальная зараженность рыб отмечена для вида-доминанта *Anodonta* sp. и чужеродной трематоды *A. muehlingi*, выступившей в роли суб-

Параметры выборок рыб, видовой состав и параметры заражения *P. fluviatilis* многоклеточными паразитами в р. Б. Черемшан в разные годы

Параметры выборок		Год			
		2015 ¹	2019	2020	2021
Количество рыб в выборке		16	16	15	16
Длина рыб, см		12,30–15,0	11,32–14,9	10,10–15,0	10,11–14,2
Виды паразитов	<i>p. Dactylogyrus</i> sp.	0	0	$6,67 \pm 6,44$ $0,07 \pm 0,56$	0
	<i>Rhipidocotyle campanula</i>	$\frac{16,67}{0,5}$	$37,5 \pm 12,1$ $0,5 \pm 0,73$	$33,33 \pm 12,17$ $6,53 \pm 9,76$	$37,5 \pm 12,1$ $3,0 \pm 4,61$
	<i>Bunodera luciopercae</i>	$\frac{100,0}{19,17}$	$43,75 \pm 12,4$ $4,75 \pm 15,32$	$6,67 \pm 6,44$ $0,07 \pm 0,26$	$50,0 \pm 12,5$ $7,13 \pm 8,94$
	<i>Ichthyocotylurus variegatus</i> mtc	$\frac{16,67}{10,5}$	$12,5 \pm 8,27$ $0,18 \pm 0,54$	$40,0 \pm 12,65$ $1,93 \pm 3,78$	$31,25 \pm 11,58$ $1,53 \pm 2,77$
	<i>Apophallus muehlingi</i> mtc	0	$12,5 \pm 8,27$ $0,13 \pm 0,34$	$46,67 \pm 12,88$ $1,53 \pm 1,84$	$56,25 \pm 12,4$ $6,73 \pm 9,01$
	<i>Camallanus lacustris</i>	$\frac{16,67}{0,17}$	$18,75 \pm 9,76$ $0,31 \pm 0,79$	0	$6,25 \pm 6,05$ $0,07 \pm 0,26$
	<i>Raphidascaris acus</i> larvae	$\frac{66,67}{0,33}$	0	0	0
	<i>Contracaecum microcephalum</i> larvae	$\frac{66,67}{0,33}$	0	0	0
	<i>Acanthocephalus lucii</i>	$\frac{50,0}{1,33}$	0	0	0
	<i>p. Anodonta</i> sp. larvae	$\frac{100,0}{56,0}$	$50,0 \pm 12,5$ $1,81 \pm 5,15$	$53,33 \pm 12,88$ $18,13 \pm 26,66$	$50,0 \pm 12,5$ $13,54 \pm 16,59$
	Число видов паразитов		8	6	6

Примечание: ¹ – по опубликованным данным [22]; в числителе – экстенсивность инвазии, %; в знаменателе – индекс обилия, экз.



а



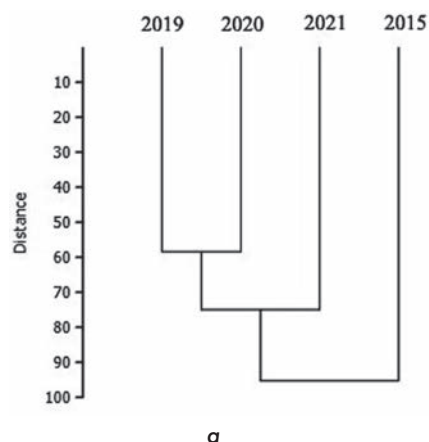
б

Рис. 2. Чужеродная трематода *A. muehlingi*, $L = 0,5$ мм (а) и метацеркарии паразита на жаберных крышках и челюстях *P. fluviatilis* (б) в р. Б. Черемшан: 1 – семенники *A. muehlingi* расположены наискосок от изогнутого экскреторного пузыря Y-образной формы

Доминирующие виды в фауне многоклеточных паразитов *P. fluviatilis* в разные годы

Статус вида	Год			
	2015 ¹	2019	2020	2021
Доминант	<i>Anodonta</i> sp. = <i>B. luciopercae</i>	<i>Anodonta</i> sp.	<i>Anodonta</i> sp.	<i>A. muehlingi</i>
Субдоминант	–	<i>B. luciopercae</i>	<i>A. muehlingi</i>	<i>Anodonta</i> sp.

Примечание: ¹ – по опубликованным данным [22].



б

Рис. 3. Коэффициент сходства Серенсена видового состава (а) паразитов *P. fluviatilis* (б) в р. Б. Черемшан в разные годы

доминанта (табл. 1, 2). Низкая экстенсивность инвазии рыб трематодой *B. luciopercae* в 2020 году (табл. 1) обусловлена сезонными особенностями жизненного цикла паразита – обычным для этой трематоды перерывом в поступлении новой генерации в популяцию хозяина в июне [19]. В 2021 году отмечена максимально высокая за период исследований зараженность рыб чужеродной трематодой *A. muehlingi*, вид занял доминирующее положение в фауне макропаразитов окуня.

Сравнительный анализ сходства фауны макропаразитов по коэффициенту Серенсена в разные годы показал значительное совпадение для 2019, 2020 и 2021 годов (рис. 3). Выявлено значимое отличие группы этих годов от 2015 года.

Низкое сходство видового состава паразитов в 2019–2021 годах по сравнению с 2015 годом обусловлено значимыми изменениями в зараженности *P. fluviatilis*. Начиная с 2019 года в фауне макропаразитов *P. fluviatilis* больше не регистрировались широкоспецифичная нематода *Contracaecum microcephalum* (Rudolphi, 1809) и типичные для окуня нематода *Raphidascaris acus* (Bloch, 1779) и скребень *Acanthocephalus lucii* (Muller, 1776). Инвазия *P. fluviatilis* этими видами связана с питанием организмами бентоса – промежуточными хозяевами паразитов. Отсутствие этих видов косвенно указывает на изменения в структуре сообщества макрозообентоса р. Б. Черемшан. Это подтверждается литературными сведениями (2009 год), в частности, о широком распространении в Черемшан-

ском заливе Куйбышевского водохранилища, в который впадает р. Б. Черемшан, ракообразных *Asellus aquaticus* Linnaeus, 1758 [10] – промежуточных хозяев скребня *A. lucii*. Исчезновение *A. lucii* из состава фауны паразитов окуня исследованного водоема указывает на возможность проникновения в него чужеродных видов макрозообентоса, распространенных, по данным Е.М. Куриной [10], в Черемшанском заливе, и их негативного воздействия на аборигенное бентическое сообщество. Также в 2020 году в выборке окуня не обнаружена типичная для окуневых рыб нематода *C. lacustris*. При этом ранее (2015 год) экстенсивность инвазии окуня видами *C. microcephalum*, *R. acus*, *A. lucii*, *C. lacustris* была высока (табл. 1). В то же время фауна макропаразитов окуня пополнилась чужеродной трематодой *A. muehlingi* и единично – моногенеей р. *Dactylogyrus* sp.

Пути инвазии *P. fluviatilis* паразитами различаются в зависимости от особенностей жизненного цикла паразита и способа заражения хозяина. Два вида родов *Dactylogyrus* sp. и *Anodonta* sp. являются эктопаразитами и имеют прямой цикл развития. Из паразитов со сложным циклом развития два вида (*I. variegatus*, *A. muehlingi*) инвазируют рыб, проникая через покровы тела. Прочие передаются через трофические связи хозяина. Инвазия *P. fluviatilis* трематодой *Rh. campanula* происходит при питании карповыми рыбами – вторыми промежуточными хозяевами паразита, а первыми промежуточными хозяевами служат

моллюски родов *Anodonta* и *Unio* [7, 28]. Трематода *B. luciopercae* и нематода *C. lacustris* заражают окуней при питании преимущественно планктонными ракообразными [27]. Среди массовых видов зоопланктона регистрировались ветвистоусые ракообразные *Bosmina (Bosmina) longirostris* (O.F. Müller, 1776) и *B. (Eubosmina) longispina* Leydig, 1860, их численность достигала 65 тыс. экз./м³. Численность веслоногих ракообразных достаточно высока: *Mesocyclops leuckarti* (Claus, 1857) – 90 тыс. экз./м³ и чужеродного *Acanthocyclops americanus* (Marsh, 1893) – 75 тыс. экз./м³. Отмечены коловратки (*Asplanchna priodonta* Gosse, 1850, *Brachionus quadridentatus* Herman, 1783, *B. bennini* Leissling, 1924 и т. д.) и основные виды водорослей, вызывающих цветение воды (*Ceratium* sp., *Anabaena* sp.). Активное питание *P. fluviatilis* планктонными ракообразными (Crustacea, Copepoda) определяет высокую зараженность рыб трематодой *B. luciopercae* в течение всего периода исследований (табл. 1). Мы получили статистическую зависимость ($r = 0,49, p \leq 0,05$) за 2019 год между двумя характеристиками: индекс обилия *B. luciopercae* и численность промежуточного хозяина – *M. leuckarti*. Процесс инвазии окуней трематодой *B. luciopercae* включает перерыв между элиминацией паразитов старой генерации из популяции хозяина и поступлением новой [19, 30]. Нематода *C. lacustris* поступает в популяцию окуней круглогодично [19], в том числе благодаря тому, что инвазия ею может передаваться дополнительно через организмы бентоса [18]. Смена компонентов питания рыб в зависимости от возраста/размера (планктонное и хищное) не приводит к резким изменениям зараженности *C. lacustris* по той же причине [4, 18]. В отношении *C. lacustris* с 2020 года отмечена крайне нестабильная динамика показателей экстенсивности инвазии и индекса обилия (табл. 1). Отсутствие *C. lacustris* в выборке *P. fluviatilis* в 2020 году и снижение зараженности рыб нематодой в 2,7–3,0 раза в 2021 году в сравнении с 2015 и 2019 годами при высокой численности *M. leuckarti* (промежуточный хозяин паразита) может указывать на неблагоприятные условия для распространения нематоды в водоеме. Возможно, это связано с вытеснением отдельных аборигенных компонентов сообщества зоопланктона чужеродным *A. americanus*, для которого отмечена явная тенденция к доминированию, в том числе наблюдаются конкурентные отношения с *M. leuckarti* [45]. Отметим, что параметры заражения *P. fluviatilis* паразитами в разные годы (2015, 2019–2021) в наших исследованиях не зависят от размерно-возрастного состава рыб, поскольку выборки всех лет представлены особями, относящимися к одной размерной группе с длиной тела 101–150 мм (табл. 1). Также можно не учитывать (исключая *B. luciopercae*) влияние сезона года на зараженность окуней в выборках рыб, поскольку они отобраны в одни и те же месяцы.

Отдельный блок исследований был посвящен чужеродной трематодой *A. muehlingi*. Жизненный цикл *A. muehlingi* триксенный [37]. Источником распространения паразита в бассейне Волги является чужеродный моллюск *L. naticoides* [3]. Вторые промежуточные хозяева – рыбы, облигатными окончательными хозяевами служат чайковые птицы, факультативными – другие птицы и млекопитающие, в том числе человек [26, 29]. Метацеркарии трематоды являются возбудителем инвазионного заболевания – апофаллеза, способны вызвать массовое заражение и гибель молоди рыб [3]. Заражение представляет опасность и для дефинитивных хозяев – плотоядных млекопитающих и человека [15, 28]. Апофаллез рыб в настоящее время выявлен на всем протяжении Волги от дельты до верхневолжских водохранилищ [46]. По литературным источникам в 2009–2018 годах в р. Б. Черемшан из чужеродных видов бентоса найдены моллюски *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) и *D. bugensis* (Andrusov, 1897), *L. naticoides* не отмечен [10, 36]. В то же время в Черемшанском заливе, образованном устьевой частью реки, в 2009–2015 годах численность *L. naticoides* достигала 50 экз./м², биомасса – 0,05 г/м² [36]. В самом Куйбышевском водохранилище моллюск регистрируется с середины 1990-х годов [44], вид является доминантом прибрежного ценоза вселенцев (73% биомассы) [35]. Отметим, что в начале 2000-х годов почти все особи окуней, а также ельцов *Leuciscus leuciscus* (Linnaeus, 1758) и других карповых (возраста 2+), выловленные в Свяжском заливе Куйбышевского водохранилища, были заражены *A. muehlingi* [44]. По устному сообщению И.Ф. Галанина, инвазия рыб регистрируется примерно с 1993 года, что совпадает со временем проникновения моллюска *L. naticoides* в водохранилище [44]. В 2019–2020 годах в Усинском заливе Куйбышевского водохранилища экстенсивность инвазии *P. fluviatilis* чужеродной трематодой достигала 94% [39]. Обнаружение у окуня в р. Б. Черемшан чужеродной трематоды, ассоциированной с *L. naticoides*, свидетельствует о вселении моллюска и его распространении, по крайней мере, до участка в районе г. Димитровграда. Увеличение экстенсивности инвазии окуня *A. muehlingi* с 2019 по 2021 год в 4,5 раза, индекса обилия – в 52 раза (табл. 1) свидетельствует о быстрых темпах натурализации *L. naticoides* в новом для него водоеме.

Межгодовые колебания показателей инвазии *A. muehlingi* (табл. 1) позволяют предположить, что процесс заражения окуня зависел от ряда факторов. Так, весной 2019 года в Куйбышевском водохранилище зарегистрирован аномально низкий уровень воды (<http://ulmeria.ru/sites/default/files/subgov/files/2023/12/09>). Такая ситуация повлияла на уровненный режим р. Б. Черемшан в мае-июне 2019 года: по нашим наблюдениям, уровень воды был понижен на 0,9–1,2 м (рис. 4).



а



б

Рис. 4. Уровень воды в месте отлова рыб в 2015 году (а) и 2019 году (б)

Температурный режим водохранилища в мае-июне 2019 года характеризовался повышенной на 2,0–2,3 °С температурой воды, мелководья притока прогрелись до 25 °С.

Мы выявили значимые связи между экстенсивностью инвазии окуня *A. muehlingi* и температурой воды ($r = 0,64, p \leq 0,05$), а также между экстенсивностью инвазии окуня *A. muehlingi* и уровнем воды ($r = 0,49, p \leq 0,05$). Поэтому мы считаем, что падение уровня воды и ее быстрый прогрев стали причиной более тесного контакта хозяев разного ранга (первый и второй промежуточный), что способствовало заражению рыб *A. muehlingi*. Это соответствует литературным данным о большей зараженности молоди воблы в дельте Волги в маловодные годы вследствие более тесного контакта рыб с церкариями *A. muehlingi* [29]. Быстрый рост показателей инвазии *P. fluviatilis* метацеркариями трематоды в р. Б. Черемшан в следующие (2020, 2021) годы (табл. 1) косвенно свидетельствует о росте численности *L. naticoides*. Очевидно, что чужеродный моллюск *L. naticoides* проник в р. Б. Черемшан раньше, чем мы обнаружили занесенную им трематоду у *P. fluviatilis*. Это соответствует литературным данным о более позднем обнаружении *A. muehlingi* по сравнению с *L. naticoides*. В низовьях Волги трематоды *A. muehlingi* потребовалось более 30 лет с момента обнаружения *L. naticoides* в конце 1960-х годов [1], чтобы стать видо-доминантом в гельминтофауне рыб [3]. С учетом того, что исследования паразитофауны окуня в 2016–2018 годах не проводились, а *L. naticoides* в р. Б. Черемшан в 2009–2018 годах не зарегистрирован [10, 36]; трематода *A. muehlingi* заняла доминирующее положение в фауне макропаразитов *P. fluviatilis* в течение

трех лет (2019–2021). Высокая степень инвазии рыб *A. muehlingi* и тенденция к росту показателей зараженности в 2020–2021 годах (табл. 1) свидетельствует о наличии благоприятных условий для реализации жизненного цикла паразита в водоеме. Распространению трематоды в р. Б. Черемшан способствует разнообразие вторых промежуточных и окончательных хозяев. Так, в 2020 году паразит обнаружен нами в районе исследований у обыкновенного судака *Sander lucioperca* (Linnaeus, 1758) [23]. По литературным данным, в водоеме отмечен 21 вид рыб, в основном карповые и окуневые [14], способные выступать в роли второго промежуточного хозяина *A. muehlingi*. Широко представлена группа окончательных хозяев паразита – рыбоядные птицы, плотоядные млекопитающие/человек. В районе исследований находятся гнездовья представителей утиных, являющихся потребителями рыбы. Орнитофауна поймы реки включает 10 видов, связанных с водоемом, наиболее многочисленны чайковые птицы [14] – облигатные окончательные хозяева. Отмечены синантропные млекопитающие, существует потенциальная опасность заражения человека, поскольку данный участок реки активно используется для рекреации и рыболовства.

Заключение

Межгодовые различия видового состава и количественных характеристик фауны макропаразитов окуня в р. Б. Черемшан, неоднократная смена доминантных/субдоминантных видов свидетельствуют о значительных ее изменениях, произошедших за небольшой период времени (2015, 2019–2021 годы). Результаты исследования являются показателем изменений

в экологии *P. fluviatilis* (трофические, биотопические связи), в составе сообществ зоопланктона и макрозообентоса, в экосистеме водоема.

Определено, что сочетанное воздействие хозяйственной деятельности человека, климатических и гидробиологических условий способствовало проникновению в экосистему реки чужеродных видов гидробионтов – моллюски, зоопланктон, паразиты. Обнаружение у окуня чужеродной трематоды, ассоциированной с моллюском-вселенцем, является подтверждением принадлежности водоема к волжскому «инвазионному коридору».

Вектором распространения паразита является расселение с облигатным первым промежуточным хозяином – моллюском-вселенцем *L. naticoides* (из Куйбышевского водохранилища в приток). Установлены сроки возникновения новой паразитарной системы «*L. naticoides* – *A. muehlingi* – Osteichthyes: Percidae – fish-eating birds, Mammalia/*Homo sapiens* Linnaeus, 1758». Инвазия окуня *A. muehlingi* достоверно свидетельствует о расселении на участке р. Б. Черемшан от ее устья до района г. Димитровграда чужеродного моллюска *L. naticoides*. Доминирующее/содоминирующее положение *A. muehlingi* в фауне многоклеточных паразитов окуня, рост показателей зараженно-

сти трематодой в межгодовом аспекте указывают на высокую скорость натурализации *L. naticoides* в новом водоеме-реципиенте. Актуальность полученных данных о зараженности рыб *A. muehlingi* определяется эпизоотологическим значением трематоды.

Чужеродные паразиты рыб могут быть использованы в качестве биологических меток при оценке миграционной активности, определения вектора и направления распространения, прогнозирования динамики численности популяций хозяев-вселенцев. Ожидается дальнейшее распространение видов-вселенцев (макрозообентос, зоопланктон, паразиты и др.) из Куйбышевского водохранилища в притоки.

Финансирование. Исследования выполнены в рамках темы государственного задания «Изменение, устойчивость и сохранение биологического разнообразия под воздействием глобальных изменений климата и интенсивной антропогенной нагрузки на экосистемы Волжского бассейна» 122032500063-0 (регистрационный номер 1021060107212-5-1.6.20; 1.6.19) ИЭВБ РАН – филиала СамНЦ РАН и частично государственного задания № 124032500016-4 «Разнообразие, биология и экология водных и околоводных беспозвоночных континентальных вод» ИБВВ РАН.

Литература

Список русскоязычной литературы

1. Белявская ЛИ, Вьюшкова ВП. Донная фауна Волгоградского водохранилища. Труды Саратовского отд. ГОСНИОРХ. 1971;(10):93-106.
2. Бисерова ЛИ. Трематоды *Aporhynchus muehlingi* и *Rossicotrema donicum* – паразиты рыб дельты Волги: Особенности экологии и ихтиопаразитозы, ими вызываемые. Диссертация. М.; 2005.
3. Бисерова ЛИ. Паразитологические аспекты инвазий чужеродных видов. Искусственное воспроизводство ценных гидробионтов, акклиматизация и аквакультура. Труды ВНИРО. 2010;(148):137-141.
4. Быховская-Павловская ИЕ. Влияние возраста на изменение паразитофауны у окуня. Паразитол. сб. Зоологического института АН СССР. 1940;8:99-130.
5. Быховская-Павловская ИЕ. Паразиты рыб. Руководство по изучению. Л.: Наука; 1985.
6. Зусмановский ГС. Биология судака *Stizostedion lucioperca* (Linnaeus, 1758) Центральной части Куйбышевского водохранилища. Диссертация. Казань: КГУ; 1994.
7. Иванцев ВВ, Черногоренко МИ. Жизненный цикл *Rhipidocotyle illense* (Trematoda: Vucephalidae). Вестник зоологии. 1984;(2):66-70.
8. Кирпичникова НВ, Полянин ВО, Курбатова ИЕ, Черненко ЮД. Критерии оценки экологического состояния водосборов малых рек и выноса биогенных веществ в Ивановское водохранилище. Водное хозяйство России: проблемы, технологии, управление. 2021;(6):81-105.
9. Коровчинский НМ, Котов АЮ, Неретина АН, Гарибян ПГ. Ветвистоусые ракообразные (Crustacea: Cladocera) Северной Евразии. Т. 2. М.: Товарищество научных изданий КМК; 2021.
10. Курина ЕМ. Особенности распространения чужеродных видов макрозообентоса в притоках волжских водохранилищ. В кн.: Экологический сборник 5: Труды молодых ученых Поволжья. Международная научная конференция. Тольятти: Кассандра; 2015. С. 209-215.
11. Курина ЕМ. Моллюски понто-каспийского и понто-азовского комплексов в водохранилищах Средней и Нижней Волги и их притоках. Вода: химия и экология. 2017;8(110):56-63.
12. Лазарева ВИ, Жданова СМ, Сабитова РЗ. Расселение восточно-азиатской копепо-

- ды *Thermocyclops taihokuensis* (Crustacea, Cyclopoidea) в бассейне р. Волги. Биология внутренних вод. 2022;(2):147-157.
13. Минеева ОВ. Материалы к фауне многоклеточных паразитов обыкновенного ерша *Gymnocephalus cernuus* Linnaeus, 1758 в Саратовском водохранилище. Российский паразитологический журнал. 2016;1:16-23.
 14. Михеев ВА. Видовой состав и распределение позвоночных в пойме среднего течения реки Большой Черемшан. Вестник Мордовского университета. 2007;(4):52-54.
 15. Онищенко ГГ, Черкасский БЛ, ред. Противоэпидемические мероприятия. Т. 1. Санитарные правила и методические документы. М.: ИНТЕРСЭН; 2006.
 16. Решетников ЮС, ред. Атлас пресноводных рыб России. Т. 2. М.: Наука; 2002.
 17. Розенберг ГС. Волжский бассейн: на пути к устойчивому развитию. Тольятти: ИЭВБ РАН, Кассандра; 2009.
 18. Ройтман ВА, Цейтлин ДГ. Очерк биологии некоторых гельминтов, ассоциированных с окунем в озерных биоценозах. В кн.: Гельминты в пресноводных биоценозах. М.: Наука; 1982.
 19. Рубанова МВ. Экологическая характеристика многовидовой ассоциации гельминтов окуня (*Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758) Саратовского водохранилища (диссертация). Тольятти: ИЭВБ РАН; 2011.
 20. Рубанова МВ. Мониторинг паразитов окуня в Саратовском водохранилище. Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. 2014;23(2):120-123.
 21. Рубанова МВ. Распространение апофаллеза у рыб Саратовского водохранилища. В кн.: Татищевские чтения: актуальные проблемы науки и практики. Материалы XIII Международной научно-практической конференции: в 5 томах. Т. 2. Тольятти: ВУиТ; 2016. С. 113-116.
 22. Рубанова МВ. Фауна гельминтов окуня *Perca fluviatilis* L., 1758 (Osteichthyes, Perciformes) р. Большой Черемшан (Куйбышевское водохранилище). Известия СНЦ РАН. 2016;8(5-3):489-492.
 23. Рубанова МВ. Гельминтофауна *Sander lucioperca* (Linnaeus, 1758) в р. Большой Черемшан (Куйбышевское водохранилище). В кн.: Экологический сборник 8: Труды Всероссийской (с международным участием) научной конференции. Тольятти: «Анна»; 2021. С. 121-124.
 24. Семенов ДЮ. Трансформация фаунистических комплексов и экологических групп рыбного населения Средней Волги в условиях Куйбышевского водохранилища. В кн.: Природа Сибирского Поволжья. Сборник научных трудов XIII межрегиональной научно-практической конференции. Ульяновск; 2011. С. 207-212.
 25. Семенова НН, Иванов ВМ. Чайковые птицы как распространители апофаллеза рыб в дельте Волги и Северном Каспии. В кн.: Гельминтология сегодня: Проблемы и перспективы. Тезисы докладов научной конференции. Т. 2. М.; 1989. С. 95-96.
 26. Скарлато ОА, ред. Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Т. 2. Паразитические многоклеточные. (Первая часть). Т. 2. Вып. 143. Л.: Наука; 1985.
 27. Скарлато ОА, ред. Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Паразитические многоклеточные (Вторая часть). Т. 3. Вып. 149. Л.: Наука; 1987.
 28. Судариков ВЕ, Шигин АА, Курочки ЮВ, Ломакин ВВ, Стенько РП, Юрлова НИ. Метатеркарии трематод – паразиты пресноводных гидробионтов Центральной России. Т. 1. М.: Наука; 2002.
 29. Терпугова НЮ. Влияние объема волжского стока на зараженность ранней молоди воблы некоторыми паразитическими организмами. В кн.: Современные проблемы и перспективы развития рыбохозяйственного комплекса. Материалы VIII научно-практической конференции молодых ученых с международным участием. Москва; 2020. С. 134-137.
 30. Тютин АВ. Сезонная динамика зараженности окуневых рыб трематодой *Bunodera luciopercae* в условиях Рыбинского водохранилища. Биология внутренних вод. 1996;1:73-78.
 31. Тютин АВ, Пряничникова ЕГ, Морозова ДА. Особенности сообществ трематод у понтоазовского моллюска *Lithoglyphus naticoides* (C. Pfeiffer, 1828) (Gastropoda, Hydrobiidae) в Угличском и Рыбинском водохранилищах (бассейн Верхней Волги). Российский журнал биологических инвазий. 2023;16(4):104-117.

Общий список литературы/References

1. Beliauskaya LI, Vyushkova VP. [Bottom fauna of the Volgograd reservoir]. In: Trudy Saratovskogo Otdeleniya GOSNIORH. Saratov; 1971. Т. 10. p. 93-106. (In Russ.)
2. Biserova LI. [Trematodes *Apophallus muehlingi* and *Rossicotrema donicum* – Parasites of Fish in Volga Delta: Ecological Features and Ichthyoparasitoses Caused by Them. PhD Dissertation]. Moscow; 2005. (In Russ.)
3. Biserova LI. [Parasitological aspects of invasions of alien species. Artificial reproduction of valuable hydrobionts, acclimatization and aquaculture]. Trudy VNIRO. 2010;(148):137-141. (In Russ.)

4. Bykhovskaya-Pavlovskaya IYe. [The influence of age on changes in the parasite fauna of perch]. *Parazitologicheskii Sbornik Zoologicheskogo Instituta AN SSSR*. 1940;8:99-130. (In Russ.)
5. Bykhovskaya-Pavlovskaya IE. *Parazity Ryb. Rukovodstvo po Izucheniyu*. [Fish Parasites. Study guide]. Leningrad: Nauka; 1985. (In Russ.)
6. Zusmanovsky GS. [Biology of pike perch *Stizostedion lucioperca* (Linnaeus, 1758) in the central part of the Kuibyshev Reservoir]. PhD Theses. Kazan: KSU; 1994. (In Russ.)
7. Ivantsiv VV, Chernogorenko MI. [Life cycle of *Rhipidocotyle illense* (Trematoda: Bucephalidae)]. *Vestnik Zoologii*. 1984;(2):66-70. (In Russ.)
8. Kirpichnikova NV, Polianin VO, Kurbatova IE, Chernenko YD. [Criteria for assessing the ecological state of small river catchment areas and the removal of nutrients into the Ivankovskoye Reservoir]. *Vodnoye Khozyaystvo Rossii Problemy Tekhnologii Upravleniye*. 2021;(6):81-105. (In Russ.)
9. Korovchinsky NM, Kotov AYu, Neretina AN, Garibyan PG. *Vetvistousye Rakoobraznye (Crustacea: Cladocera) Severnoy Yevrazii Tom 2 [Cladocera of Northern Eurasia Vol 2]* Moscow: KMK; 2021. (In Russ.)
10. Kurina EM. [Features of the distribution of alien species of macrozoobenthos in the tributaries of Volga reservoirs]. In: *Ekologicheskii Sbornik 5: Trudy Molodykh Uchenykh Povolzhya*. Togliatti: Kassandra; 2015. P. 209-215. (In Russ.)
11. Kurina YeM. [Mollusks of the Ponto-Caspian and Ponto-Azov complexes in the reservoirs of the Middle and Lower Volga and their tributaries]. *Voda Khimiya i Ekologiya*. 2017;8(110):56-63. (In Russ.)
12. Lazareva VI, Zhdanova SM, Sabitova RZ. [Distribution of the East Asian copepod *Thermocyclops taihokuensis* (Crustacea, Cyclopoida) in the basin of the river Volga]. *Biologiya Vnutrennikh Vod*. 2022;(2):147-157. (In Russ.)
13. Mineyeva OV. [Materials related to fauna of multicellular parasites of the common pike *Gymnocephalus cernuus* Linnaeus, 1758 in Saratov Reservoir]. *Rossiyskiy Parazitologicheskii Zhurnal*. 2016;1:16-23. (In Russ.)
14. Mikheyev VA. [Species composition and distribution of vertebrates in the floodplain of the middle course of Bolshoy Cheremshan River]. *Vestnik Mordovskogo Universiteta*. 2007;(4):52-54. (In Russ.)
15. Onishchenko GG, Cherkassky BL, eds. *Protivoepidemicheskiye Meropriyatiya. T. 1. Sanitarnye Pravila i Metodicheskiye Dokumenty. [Anti-Epidemic Measures. Vol. 1. Sanitary Rules and Methodological Documents]*. Moscow: INTERSEN; 2006. (In Russ.)
16. Reshetnikov YS. ed. *Atlas Presnovodnykh Ryb Rossii. T. 2. [Atlas of Freshwater Fishes of Russia. Vol. 2]*. Moscow: Nauka; 2002. (In Russ.)
17. Rosenberg GS. *Volzhskiy Basseyn Na Puti k Ustoychivomu Rzvitiyu*. [Volga Basin: on the Way to Sustainable Development]. Togliatti: IEVB RAN, Kassandra; 2009. (In Russ.)
18. Roytman WA, Tseitlin DG. [Essay on the biology of some helminths associated with perch in lake biocenoses]. In: *Gelminty v Presnovodnykh Biotsenozakh*. Moscow: Nauka; 1982. (In Russ.)
19. Rubanova MV. [Ecological Characteristics of Multispecies Association of Perch (*Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758) Helminths of Saratov Reservoir]. PhD Theses. Togliatti: IEVB RAN; 2011. (In Russ.)
20. Rubanova MV. [Monitoring of perch parasites in Saratov Reservoir]. *Samarskaya Luka Problemy Regionalnoy i Globalnoy Ekologii*. 2014;23(2):120-123. (In Russ.)
21. Rubanova MV. [Distribution of apophallosis in fish of Saratov reservoir]. In: *Tatishchevskiy Chteniya: Aktualnye Problemy Nauki i Praktiki. Materialy XIII Mezhdunarodnoy Nauchno-Prakticheskoy Konferentsii: v 5 Tomakh*. 2016. p. 113-116. (In Russ.)
22. Rubanova MV. [Helminthic fauna of perch *Perca fluviatilis* L., 1758 (Osteichthyes, Perciformes) in the river Bolshoy Cheremshan (Kuibyshev Reservoir)]. *Izvestiya SNTs RAN*. 2016;8(5-3):489-492. (In Russ.)
23. Rubanova MV. [Helminthic fauna of *Sander lucioperca* (Linnaeus, 1758) in the river Bolshoy Cheremshan (Kuibyshev Reservoir)]. In: *Ekologicheskii Sbornik 8: Trudy Vserossiyskoy (s Mezhdunarodnym Uchastiyem) Nauchnoy Konferentsii*. Togliatti: Anna; 2021. P. 121-124. (In Russ.)
24. Semenov DYU. [Transformation of faunal complexes and ecological groups of the fish population of Middle Volga in the conditions of the Kuibyshev Reservoir]. In: *Priroda Simbirskogo Povolzhya Sbornik Nauchnykh Trudov XIII Mezhdunarodnoy Nauchno-Prakticheskoy Konferentsii*. Ulyanovsk; 2011. P. 207-212. (In Russ.)
25. Semenova NN, Ivanov VM. [Gull birds as distributors of fish apophallosis in the delta of Volga and in the Northern Caspian Sea]. In: *Gelmintologiya Segodnya: Problemy i Perspektivy Tezisy Dokladov Nauchnoy Konferentsii. Pt 2*. Moscow; 1989. P. 95-96. (In Russ.)
26. Scarlato OA, ed. *Opredelitel Parazitov Presnovodnykh Ryb Fauny SSSR. Tom 2. Paraziticheskiye Mnogokletochnye. [Key to Parasites of Freshwater Fish Fauna of the USSR. (Pt 1):2. Vol. 143. Parasitic Multicellulates]*. Leningrad: Nauka; 1985. (In Russ.)

27. Scarlato OA, ed. *Opredelitel Parazitov Presnovodnyh Ryb Fauny SSSR. Paraziticheskie mnogokletochnye. [Key to parasites of freshwater fish fauna of the USSR. Parasitic multicellular]. (Pt 2):3. Vol. 149. Leningrad: Nauka; 1987. (In Russ.)*
28. Sudarikov VE, Shigin AA, Kurochkiye YuV, Lomakin VV, Stenko RP, Yurlova NI. *Metatserkarii trematod – Parazity Presnovodnykh Gidrobiontov Tsentralnoy Rossii. T. 2. [Metacercariae of Trematodes as Parasites of Freshwater Aquatic Organisms in Central Russia. Vol. 2]. Moscow: Nauka; 2002. (In Russ.)*
29. Terpugova NYu. [The influence of Volga runoff volume on the infection of early juvenile roach with some parasitic organisms]. In: *Sovremennye Problemy i Perspektivy Razvitiya Rybohoziaystvennogo Kompleksa. Materialy VIII Nauchno-Prakticheskoy Konferentsii Molodykh Uchenykh s Mezhdunarodnym Uchastiyem. Moscow; 2020. P. 134-137. (In Russ.)*
30. Tiutin AV. [Seasonal dynamics of infection of perch fish with the trematode *Bunodera luciopercae* in the conditions of Rybinsk Reservoir]. *Biologiya Vnutrennikh Vod. 1996;1:73-78. (In Russ.)*
31. Tiutin AV, Prianichnikova YeG, Morozova DA. [Features of trematode communities in the Ponto-Azov mollusk *Lithoglyphus naticoides* (C. Pfeiffer, 1828) (Gastropoda, Hydrobiidae) in Uglich and Rybinsk Reservoirs (Upper Volga basin)]. *Rossiyskiy Zhurnal Biologicheskikh Invaziy. 2023;16(4):104-117. (In Russ.)*
32. Dgebuadze YuYu. Invasions of alien species in Holarctic: some results and perspective of investigations. *Rus J Biol Invasions. 2014;5(2):61-64.*
33. Halmetoja A, Valtonen ET, Koskenniemi E. Perch (*Perca fluviatilis* L.) parasites reflect ecosystem conditions: a comparison of a natural lake and two acidic reservoirs in Finland. *Int J Parasitol. 2000;30(14):1437-1444.*
34. Ieshko EP, Novokhatskaya OV. Trends in succession of parasitofauna of fish of eutrophied water bodies. *J Ichthyol. 2008;48(8):665-670.*
35. Kurina EM, Seleznev DG. Analysis of the patterns of organization of species complexes of Ponto-Caspian and Ponto-Azovian macrozoobenthos in the Middle and Lower Volga reservoirs. *Rus J Biol Invasions. 2019;50(1):65-74.*
36. Kurina EM. Specific features of distribution of alien species of macrozoobenthos in the bays of reservoirs (by example of water bodies of the Middle and Lower Volga basins). *Rus J Biol Invasions. 2020;11(2):118-125.*
37. Odening K. Der Entwicklungszyklus von *Apophallus muehlingi* (Trematoda: Opisthorchiida: Heterophyidae) in Berlin *Z Parasitenkd. 1970;(33):194-210.*
38. Perova SN, Pryanichnikova EG, Tyutin AV. Expansion of the range of the black sea snail *Lithoglyphus naticoides* (c. Pfeiffer, 1828) (Mollusca: Gastropoda: Lithoglyphidae) and associated trematode species in the upper Volga basin. *Inland Water Biol. 2018;11(2):234-235.*
39. Rubanova MV, Mukhortova OV. Ecological aspects of the formation of the helminth fauna of *Perca fluviatilis* (Actinopterygii: Perciformes) of the Usinsky BAY (Kuibyshev Reservoir, Russia). *IOP Conf Ser Earth Environ Sci 818. Bristol, 2021;12042.*
40. Slynko YV, Dgebuadze YY, Novitskiy RA, Kchristov OA. Invasions of alien fishes in the basins of the largest rivers of the Ponto-Caspian basin: composition, vectors, invasion routes, and rates. *Rus J Biol Invasions. 2011;2(1):49-59.*
41. Tyutin AV, Slynko YuV. The first finding of the Black Sea snail *Lithoglyphus naticoides* (Gastropoda) and its associated species specific trematoda in the Upper Volga basin. *Rus J Biol Invasions. 2010;1(1):45-49.*
42. Tyutin AV, Verbitsky VB, Verbitskaya TI, Medyantseva EN. Parasites of alien aquatic animals in the Upper Volga basin. *Rus J Biol Invasions. 2013;4(1):54-59.*
43. Vilà M, Hulme PE. *Impact of Biological Invasions on Ecosystem Services. Heidelberg: Springer; 2017.*
44. Yakovlev VA, Akhmetzyanova NS, Yakovleva AV. Distributional patterns and size-weight parameters of *Lithoglyphus naticoides* (Gastropoda: Hydrobiidae) in the upper reach of the Kuibyshev reservoir. *Rus J Biol Invasions. 2010;1(4):313-322.*
45. Zhikharev V, Vodeneeva E, Kudrin I, Gavrilkov D, Startseva N, Kulizin P, Erina O, Tereshina M, Okhapkin A, Shurganova G. The species structure of plankton communities as a response to changes in the trophic gradient of the mouth areas of large tributaries to a lowland reservoir. *Water. 2023;15:74.*
46. Zhokhov AE, Pugacheva MN, Molodozhnikova NM, Berechikidze IA. Alien parasite species of the fish in the Volga River basin: A review of data on the species number and distribution. *Rus J Biol Invasions. 2019;10(2):136-152.*

СОСТОЯНИЕ ДВУХ ГЕМАТОЛОГИЧЕСКИХ ПАРАМЕТРОВ У МАССОВЫХ ВИДОВ РЫБ В ЭКОЛОГИЧЕСКИХ УСЛОВИЯХ САРАТОВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

А.К. Минеев

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

Эл. почта: mineev7676@mail.ru

Статья поступила в редакцию 22.02.2024; принята к печати 16.05.2024

Суммированы результаты многолетних гематологических исследований (1998–2013 гг.) десяти массовых видов рыб Саратовского водохранилища и трех его притоков: плотва (*Rutilus rutilus* Linnaeus, 1758), лещ (*Abramis brama* Linnaeus, 1758), густера (*Blicca bjoerkna* Linnaeus, 1758), уклея (*Alburnus alburnus* Linnaeus, 1758), окунь (*Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758), щука (*Esox lucius* Linnaeus, 1758), бычок-кругляк (*Neogobius melanostomus* Pallas, 1814), бычок-головач (*Neogobius iljini* Vasiljeva et Vasiljev, 1966), бычок-цүцүк (*Proterorhinus marmoratus* Pallas, 1814), головешка-ротан (*Perccottus glenii* Dybowski, 1877). В последние десятилетия среди рыб разных видов высока доля особей с различными нарушениями гематологических параметров, что мы связываем, прежде всего, с загрязнением воды водохранилища. У рыб указанных видов исследовано соотношение клеток эритроидного и лимфоидного рядов крови и доля основных форм лейкоцитов среди клеток белой крови. Обнаружена зависимость возникновения выявленных нарушений в гематологических параметрах рыб от содержания в воде некоторых загрязнителей, таких как медь и фенол. Связь нарушений с уровнями марганца и органических загрязнителей (индекс сапробности по зоопланктону) не была статистически значимой. Вследствие неспецифического характера обнаруженных гематологических нарушений встречаемость однотипных отклонений в клеточном составе крови не зависит от видовой принадлежности обследованных особей. Показана возможность использовать исследованные гематологические параметры рыб для оценки влияния некоторых токсикантов (медь, фенол).

Ключевые слова: Саратовское водохранилище, гематологические параметры рыб.

THE CONDITIONS OF TWO HEMATOLOGICAL PARAMETERS IN MASS SPECIES OF FISH OF SARATOV RESERVOIR

A.K. Mineyev

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

Email: mineev7676@mail.ru

The results of long-term (1998–2013) hematological studies of ten mass fish species of the Saratov Reservoir and three of its tributaries are summed up. The species are: roach (*Rutilus rutilus* Linnaeus, 1758), bream (*Abramis brama* Linnaeus, 1758), white bream (*Blicca bjoerkna* Linnaeus, 1758), bleak (*Alburnus alburnus* Linnaeus, 1758), perch (*Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758), pike (*Esox lucius* Linnaeus, 1758), round goby (*Neogobius melanostomus* Pallas, 1814), round-headed goby (*Neogobius iljini* Vasiljeva et Vasiljev, 1966), candied goby (*Proterorhinus marmoratus* Pallas, 1814), Amur sleeper (*Perccottus glenii* Dybowski, 1877). Over the past decades, the proportion of individuals with various disorders of hematological parameters among fish of different species was high. We attribute this primarily to water pollution. The ratio of erythroid and lymphoid blood cells and the proportion of the main forms of leukocytes among white blood cells were studied. Regression analysis confirmed the statistical significance of the association of the prevalence of hematological disorders with water levels of copper and phenols. The dependencies of the prevalence of the hematological disorders on the levels of manganese and organic pollutants (zooplankton saprobity index) were not statistically significant. Because of the nonspecific nature of the detected hematological disorders, the prevalence levels of specific types of hematological disorders do not depend on species. The possibility of using the studied hematological parameters to assess the effect of certain toxicants (Cu, phenol) on fish is shown.

Keywords: Saratov reservoir; hematological parameters of fish.

Введение

Любое внешнее воздействие (изменение природных условий, загрязнение среды обитания или применение кормовых добавок в рыбоводстве) активирует механизмы иммунитета, обеспечивающие немедленное и кратковременное реагирование на него. В связи с этим в естественных условиях рыбы оказываются более чувствительными к загрязнению среды обитания, чем к различным инфекциям, так как в ответ на инфицирование адаптивные механизмы иммунореактивности у рыб играют меньшую роль, чем у наземных позвоночных [18]. Различные форменные элементы и плазма крови являются неотъемлемой составляющей всей иммунной системы позвоночных животных. Организация иммунной системы у рыб позволяет ей развивать все формы иммунного ответа, встречающиеся у наземных позвоночных животных, однако водная среда обитания определяет характерные особенности иммунной системы у рыб – она более лабильна. Таким образом, иммунологические параметры рыб можно использовать в качестве одного из критериев экологического состояния водной среды в системе комплексного биологического мониторинга экосистем различных водоемов и водотоков [16, 36].

Как правило, первичной реакцией на стрессовое воздействие является увеличение содержания кортизола в крови, оказывающего подавляющее действие на иммунную систему [43]. При сильном увеличении уровня кортизола неизбежно повышается уровень глюкозы и осмолярность крови, а фагоцитарная и цитотоксическая активность гранулоцитов снижается. Таким образом, уровни глюкозы и кортизола и осмолярность отрицательно коррелируют с клеточным иммунитетом [43]. Длительное сохранение повышенного уровня кортизола в плазме крови в результате стрессовых воздействий может ингибировать иммунную функцию организма, увеличивая восприимчивость рыб к различным патогенам. Под действием кортизола число лимфоцитов снижается, а гуморальные иммунные факторы, такие как лизоцим или комплемент, под влиянием стресса переходят в подавленное состояние [44].

Использование гематологических показателей рыб для мониторинга экологического состояния водоемов и в качестве показателей адаптаций отдельных особей ранее предлагалось неоднократно в составе различных методик. Комплексно, с позиций экологической ихтиогематологии исследовались гематологические показатели рыб с учетом гидрохимических параметров, при этом установлены закономерности функционирования системы крови рыб при адаптации к различным факторам среды [35].

Большинство гематологических показателей состояния иммунной системы рыб являются достаточно чуткими индикаторами загрязнения водных эко-

систем. На примере популяций леща (*Abramis brama* Linnaeus, 1758) из разных участков Верхнеульяновского плеса Куйбышевского водохранилища, характеризующихся экстремальными экологическими условиями, показана зависимость гематологических показателей (прежде всего – клеточного состава крови) от состояния среды обитания [3].

Данные факты подтверждены экспериментальными исследованиями динамики интегральных гематологических индексов рыб на фоне хронической экспериментальной интоксикации [12]. Установлено, что применение гематологических индексов у рыб может дать дополнительную информацию о течении токсического процесса и патологических процессов другой этиологии [12, 22].

Известно, что рыбы очень чувствительны к содержанию химических агентов в воде и отвечают на их присутствие изменениями как в белой, так и в красной крови, даже если их концентрация не превышает рыбохозяйственных ПДК [13, 14, 17], тем более что действие различных токсикантов может суммироваться и усиливаться (аддитивный и синергический эффекты).

Показано также, что в первую очередь в ответ на продолжающееся воздействие неблагоприятных факторов, вслед за изменениями биохимических показателей, возникают нарушения в гематологических параметрах, прежде всего – в лейкоцитарной формуле. В условиях эксперимента у всех подопытных рыб на фоне действия токсикантов наблюдается смещение лейкоцитарной формулы в сторону увеличения гранулоцитов, что свидетельствует о начале воспалительных процессов [12, 30]. У особей, подвергшихся, например, фенольной интоксикации, наблюдается снижение числа лимфоцитов на фоне повышения числа базофилов, что указывает на повышение фагоцитарной активности и включение компенсаторных механизмов. Такое же воздействие на кровеносную систему рыб оказывает интоксикация медью [30]. Можно заключить, что токсическая среда вызывает иммунный дефицит, и, как следствие этого, возникают воспалительные процессы [23]. Уменьшение относительного количества лимфоцитов и увеличение содержания нейтрофилов характеризуется как неспецифическая реакция на воздействие широкого ряда токсикантов (фенол, нафталин и т. д.) [1]. Сублетальные концентрации тяжелых металлов, в частности – меди и кадмия, вызывают в организме карповых рыб общую неспецифическую стрессовую реакцию иммунной системы [12, 21]. При этом в первую очередь разрушению подвергались клетки гемопоэтической и лимфомиелоидной тканей, система кровоснабжения органов.

Ранее было установлено [26, 28], что гематологические параметры рыб разных видов в условиях Саратовского водохранилища подвержены негативным

изменениям под воздействием различных неблагоприятных факторов (в том числе при влиянии антропогенных загрязнений).

В Саратовском водохранилище сложилась неблагоприятная ситуация для естественного воспроизводства рыб. Постоянное присутствие в воде различных загрязнителей привело к тому, что тяжелые металлы и другие поллютанты стали накапливаться в рыбах [2], и отмечаются многочисленные морфофизиологические нарушения, в частности – разнообразные гематопатологии и сдвиги в гематологических параметрах, у половозрелых особей данного региона [26, 27].

В воде изучаемых водоемов периодически отмечалось превышение рыбохозяйственных ПДК для загрязняющих веществ. Например, содержание общего железа в воде Саратовского водохранилища превышало ПДК в 1,2–3,6 раза, в 1999–2000 годах в воде р. Чапаевка около г. Чапаевска обнаружены хлорорганические пестициды, содержание которых в воде недопустимо, их концентрация в весенний период достигала 37 ПДК, однако подобные загрязнения имели, как правило, очаговый и непостоянный характер.

Негативное влияние на состояние воды волжских водохранилищ постоянно оказывают предприятия жилищно-коммунального хозяйства, энергетической и нефтехимической промышленности, поверхностный сток с сельхозугодий, а также ливневые стоки городских территорий [11]. При этом антропогенная нагрузка на основные притоки Саратовского водохранилища значительно ниже и складывается, в основном, из диффузных стоков с сельхозугодий, бытовых и промышленных стоков прибрежных населенных пунктов. В связи с этим качество воды водохранилища и его притоков, согласно критерию удельного комбинаторного индекса загрязненности воды – УКИЗВ, заметно различается. Соответственно, имеются заметные различия и в состоянии гематологических параметров у популяций рыб из самого водохранилища и из его притоков.

Одним из важных гематологических показателей благополучного состояния как отдельных особей, так и популяций рыб является соотношение клеток эритроидного и лимфоидного ряда крови. Для взрослых рыб большинства видов нормальным считается содержание в крови белых клеток, соответствующее 25,00–35,00% [13]. Установлено, что у рыб под воздействием различных загрязнений снижается функция иммунитета, по сравнению с таковой у рыб из незагрязненных участков обитания [32]. Эксперименты на плотве показали, что аккумуляция ртути приводит к уменьшению количества лимфоцитов и возрастанию количества моноцитов и нейтрофилов [38]. Аккумуляция кадмия также вызывает уменьшение количества лимфоцитов, повышение в кровяном русле клеток, обладающих фагоцитарной активностью, и разрушение миелоцитов

[37]. В то же время повышенное содержание в крови клеток лимфоидного ряда является признаком воспалительного процесса, что часто является следствием несоответствия условий обитания норме.

Целью настоящего исследования является анализ возможности использования изученных гематологических показателей рыб в качестве одного из критериев экологического состояния водной среды в системе комплексного биологического мониторинга водных экосистем.

Материал и методика исследований

Для мониторинговых гематологических исследований на Саратовском водохранилище и их притоках нами были выбраны наиболее массовые виды рыб – плотва (*Rutilus rutilus* Linnaeus, 1758), лещ (*Abramis brama* Linnaeus, 1758), густера (*Blicca bjoerkna* Linnaeus, 1758), уклейка (*Alburnus alburnus* Linnaeus, 1758), окунь (*Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758), щука (*Esox lucius* Linnaeus, 1758), бычок-кругляк (*Neogobius melanostomus* Pallas, 1814), бычок-головач (*Neogobius iljini* Vasiljeva et Vasiljev, 1966), бычок-цуцик (*Proterorhinus marmoratus* Pallas, 1814), головешка-ротан (*Percottus glenii* Dybowski, 1877). Изученные виды различаются по экологическим характеристикам: биотопам, пищевым предпочтениям, продолжительности жизни (длинноцикловые и короткоцикловые), особенностям нереста и т. д.

Сбор материала производили в весенне-осенний период 1998–2013 годов на одиннадцати контрольных створах Саратовского водохранилища и трех его притоков: реки Самара, Съезжая и Большой Кинель. Лов осуществляли при температурах воды от 15 до 22 °С с учетом оптимальных среднесезонных значений, чтобы исключить возможное стрессовое влияние температурного фактора на изучаемые параметры. Перед выловом рыб методами сетного лова и при помощи крючковых снастей производили отборы проб воды для выявления концентраций меди, марганца и фенолов, являющихся в Саратовском водохранилище наиболее распространенными и стабильными загрязнителями. Также учитывали официальные данные по загрязненности воды данными поллютантами [7–11] на контрольных станциях водных объектов, совпадающих с нашими в период проведенных исследований.

Индексы сапробности по зоопланктону определялись по методу Пантле и Букка [40] в лабораторных условиях. Согласно шкале оценки качества вод на исследованных станциях значение индексов сапробности по зоопланктону варьировало в пределах 1,50–2,50 (умеренно, слабо загрязненная вода, класс качества III – мезосапробные воды).

Основу выборки в Саратовском водохранилище (табл. 1) и его притоках (табл. 2) составляли половоз-

релье особи карповых рыб: плотвы, леща, густеры и уклейки в возрасте 3+–5+. Три вида бычков, которые вылавливались как в самом водохранилище, так и в р. Самара, также являлись массовыми видами и составляли обширную достоверную выборку половозрелых особей в возрасте 2+–3+. Данные виды рыб выбраны для проводимого исследования не только из-за их массовости, но и из-за однотипности реакций крови на неблагоприятные внешние воздействия, что было подтверждено соответствующими исследованиями [26, 29].

Кровь получали прижизненно из хвостовой вены посредством абляции хвоста. Препараты периферической крови изготавливали на месте вылова рыб, фиксировали этанолом и окрашивали по методу Романовского-Гимза. Затем у рыб изымали отоциты и пробы чешуи для последующего определения возраста [34]. Всего изготовлено и проанализировано 2629 препаратов периферической крови. Применяли стандартный непрямой метод подсчета форменных элементов крови [15, 39] с последующим анализом двух гематоло-

гических показателей. Подсчет клеток крови вели с помощью светооптического микроскопа «Биолам» и клавишного счетчика лейкоцитарной формулы СЛ-1 по стандартной методике [39].

Для оценки воздействий концентраций меди, марганца, фенола и комплекса органических загрязнителей на рыб вычислялись соотношение эритроцитов и лейкоцитов, индекс сдвига лейкоцитов (ИСЛ), который является в наших исследованиях одним из основных показателей состояния белой крови [13].

Статистическую обработку полученных данных проводили общепринятыми методами [20] с применением программ Excel 2010, Statistica 12. Значимыми считали различия при $p \leq 0,05$. Рассчитывали средние с ошибками среднего ($M \pm m$). Для установления тенденций встречаемости особей с отклонениями в исследуемых гематологических параметрах при повышении ПДК загрязнителей применялся стандартный корреляционный анализ по Пирсону с уровнем значимости для одиннадцати степеней свободы (станция исследования) 0,55.

Табл. 1

Видовой состав и количество половозрелых рыб из Саратовского водохранилища, обследованных на отклонения в гематологических параметрах

Год	Число обследованных особей									
	Плотва	Лещ	Густера	Уклеика	Окунь	Щука	Бычок-кругляк	Бычок-головач	Бычок-цуцик	Головешка-ротан
1998	59	21	15	34	15	14	42	34	20	15
2000	61	19	13	47	20	–	48	29	17	15
2002	58	25	22	38	19	17	51	35	23	–
2004	59	23	14	52	15	–	44	15	15	17
2006	65	15	15	38	15	10	38	37	15	12
2008	46	15	19	36	23	–	47	28	15	10
2010	47	21	15	27	24	16	46	37	18	15
2012	67	17	24	28	22	–	39	19	22	11
2013	65	18	21	27	20	–	21	22	21	–
Общее число	527	174	158	327	173	57	376	256	166	95
	2309									

Табл. 2

Видовой состав и количество половозрелых рыб из притоков Саратовского водохранилища, обследованных на отклонения в гематологических параметрах

Река	Период исследования, годы	Число обследованных особей
Самара	2012, 2013	Плотва – 54, бычок-кругляк – 58
Съезжая	2013	Плотва – 61, уклейка – 36
Большой Кинель	2012	Плотва – 111
Общее число обследованных особей	2012–2013	320

Результаты и обсуждение

В период наших исследований, как и на протяжении последних десятилетий, Саратовское водохранилище испытывает значительную антропогенную нагрузку, а качество воды в нем в среднем характеризуется как «умеренно загрязненная» 3-го класса качества. В этот водоем производится основной сброс сточных вод от водопользователей Самарской области [4, 7–11]. Сложившаяся экологическая ситуация имеет хронический характер, вследствие чего на популяции гидробионтов оказывается постоянный пресс негативных абиотических факторов, что не может не отразиться отрицательно на качественном и количественном состоянии этих популяций.

Проведенные исследования показали, что количество рыб с нормальным уровнем лейкоцитов в кровяном русле различается в водоемах с различным гидрологическим режимом и уровнем антропогенной нагрузки.

В Саратовском водохранилище лишь среди плотвы доля особей с нормальным соотношением лейкоцитов и эритроцитов ($46,1 \pm 2,43\%$) превышает число рыб с пониженным содержанием лейкоцитов в крови ($39,2 \pm 2,38\%$) [29]. У остальных девяти массовых видов рыб основу популяции составляли особи с признаками лейкопении – пониженного содержания лейкоцитов в крови, доля таких особей варьировала от $49,1 \pm 4,70\%$ у бычка-головача до $68,4 \pm 2,77\%$ среди бычка-кругляка (рис. 1) [26, 29]. Значительна доля рыб с первичными признаками воспалительного процесса, то есть с повышенным ($35,00\text{--}50,00\%$) содержанием лейкоцитов. У густеры и щуки процент таких особей достигал $23,7 \pm 2,85\%$ и $25,7 \pm 5,11\%$ соответственно.

Среди плотвы, леща, густеры, уклеи, окуня, бычка-кругляка и ротана-головешки Саратовского водохранилища зафиксированы также особи с патологически высоким содержанием лейкоцитов в кровяном русле, что является признаком сильного воспалительного процесса в организме, сопровождаемого количественным перераспределением различных форм лейкоцитов. В популяциях леща и уклеи процент таких рыб достигал $8,50 \pm 1,63$ и $13,36 \pm 1,94\%$ соответственно (рис. 1).

В обследованных притоках Саратовского водохранилища основу популяций изученных видов рыб составили особи с нормальным соотношением лейкоцитов и эритроцитов ($25,0\text{--}35,0\%$ лейкоцитов [13]). Максимальное количество здоровых рыб отмечено среди уклеи из р. Съезжая – $58,1 \pm 7,61\%$, которая является притоком второго порядка, а минимальное – $42,6 \pm 6,79\%$ у плотвы из того же водоема (рис. 2).

Несмотря на то что рыбы с патологически высоким содержанием лейкоцитов, то есть с признаками активного воспалительного процесса, не встречались во всех трех обследованных притоках Саратовского

водохранилища, доля особей с пониженным содержанием лейкоцитов, то есть с подавленными функциями иммунитета, была велика среди всех обследованных видов при минимальном количестве таких особей среди уклеи из р. Съезжая ($20,9 \pm 6,28\%$); у плотвы из устьевого участка реки Самара их процент достигал $42,4 \pm 6,49\%$. Значительна также доля особей с повышенным содержанием лейкоцитов в крови в популяции бычка-кругляка из реки Самара – $26,42 \pm 6,11\%$ (рис. 2).

На основе результатов, полученных в 2012–2013 годах, установлено, что встречаемость особей из контрольных станций Саратовского водохранилища и его притоков с нарушенным соотношением лейкоцитов и эритроцитов в кровяном русле статистически связана с загрязнением воды медью (Cu) и фенолами. В данных случаях порог значимости по Пирсону равен 0,55 (для 11 степеней свободы), а значимость зависимости изучаемого параметра от ПДК Cu ($R^2 = 0,6511$) и фенола ($R^2 = 0,7001$) выше данного порога, следовательно, выявленная зависимость достоверна (рис. 3). В то же время достоверная зависимость данного показателя от содержания в воде органических загрязнителей и марганца (Mn) не наблюдалась: и в том, и в другом случае R^2 существенно ниже порога значимости (0,1482 и 0,277) (рис. 3).

Таким образом, в наиболее загрязненном водоеме, каким является Саратовское водохранилище, большинство особей среди разных видов рыб имеют недостаточное количество лейкоцитов в кровяном русле для нормального функционирования иммунной системы, что является следствием воздействия различных загрязнителей. Многочисленные исследования доказали, что загрязнение окружающей среды влияет на иммунную систему рыб именно таким образом [25, 38, 42].

Дальнейшие исследования показали, что у большинства обследованных особей среди изученных видов рыб из разных водоемов зафиксировано нарушение соотношения основных форм лейкоцитов в составе белой крови. Данный показатель – индекс сдвига лейкоцитов (ИСЛ) адекватно отражает отклонения в лейкоцитарной формуле и является надежным критерием состояния отдельной особи [1]. Нарушениями являются как повышение относительного содержания незрелых нейтрофильных клеток в периферической крови, что приводит к увеличению значения ИСЛ, так и снижение доли палочкоядерных нейтрофилов и присутствие гиперсегментированных ядер на фоне повышения доли лимфоцитов и моноцитов, что приводит к понижению значения ИСЛ [13]. Иными словами, ИСЛ является отношением гранулоцитов и агранулоцитов. У разных видов рыб допустимое значение ИСЛ может отличаться; в частности, у большинства рыб семейства *Cyprinidae* нормальное значение ИСЛ соот-

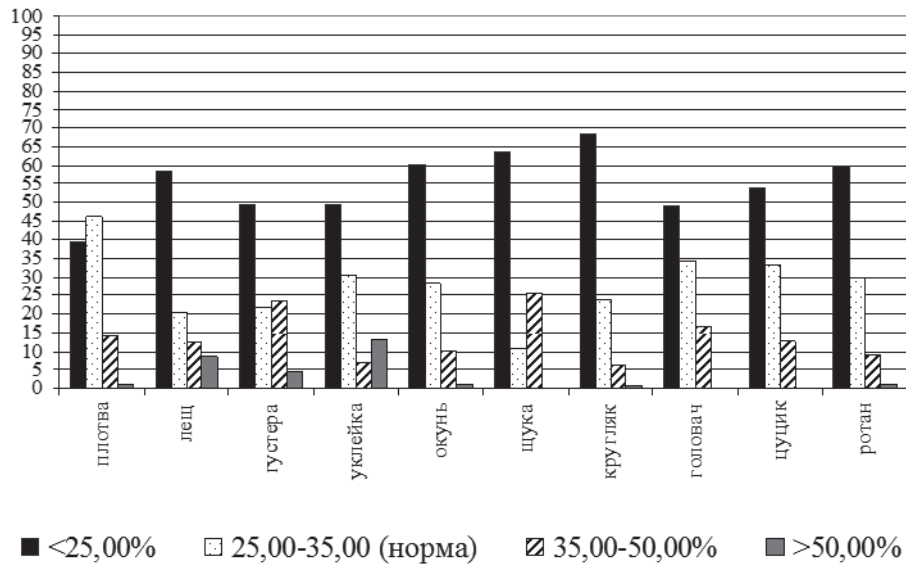


Рис. 1. Встречаемость особей (%) с различным содержанием лейкоцитов в крови среди рыб Саратовского водохранилища (на основе обобщенных данных за весь период исследования, $p \leq 0,01$) (по [26] с изменениями)

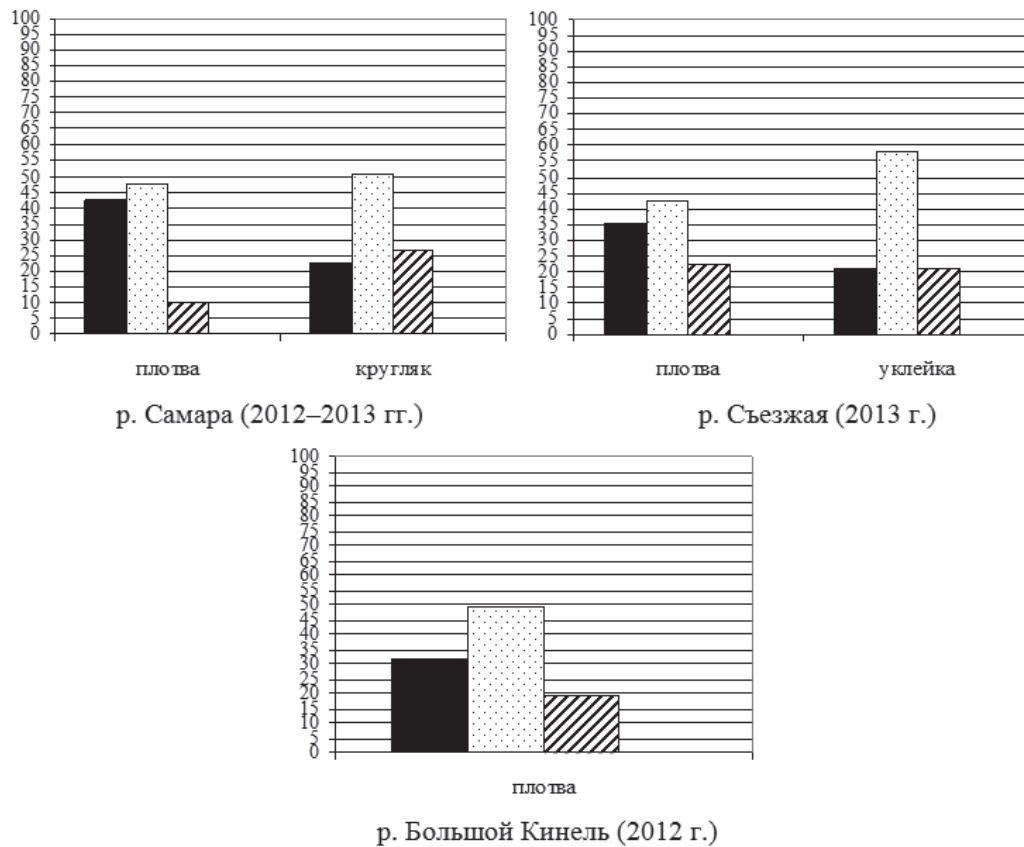


Рис. 2. Встречаемость особей (%) с различным содержанием лейкоцитов в крови среди рыб из притоков Саратовского водохранилища (на основе обобщенных данных за весь период исследования, $p \leq 0,05$) (обозначения – как на рис. 1)

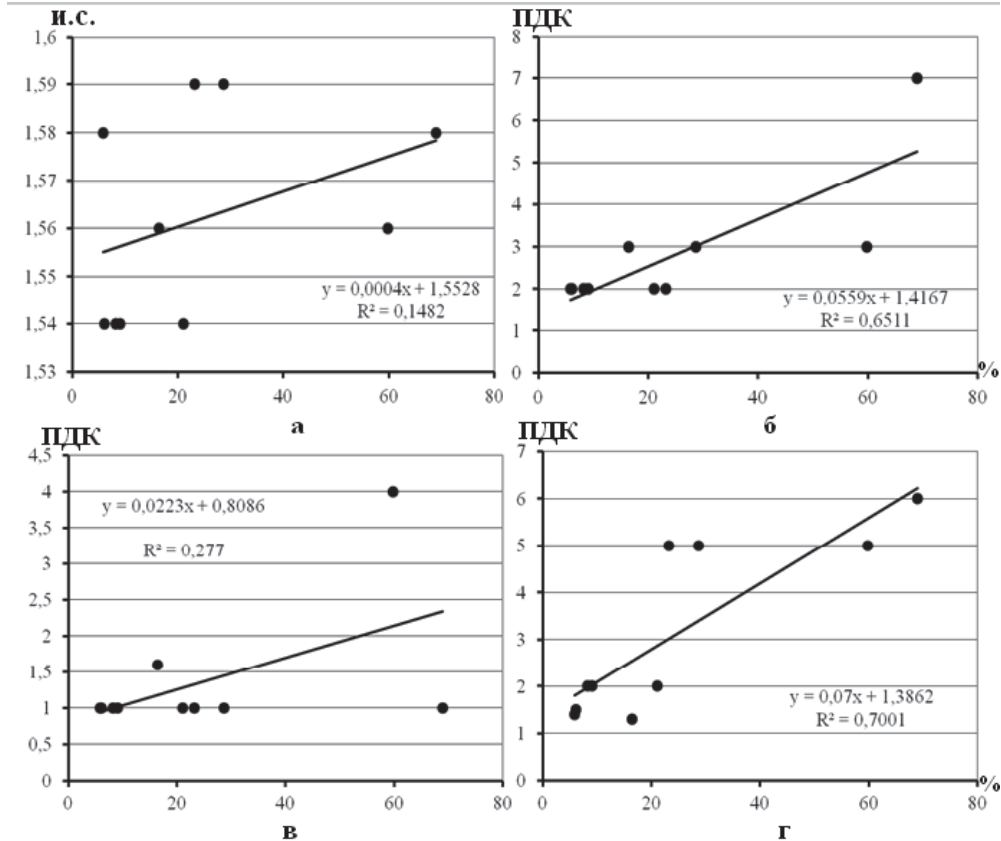


Рис. 3. Корреляции между встречаемостью особей (%) с нарушенным соотношением лейкоцитов и эритроцитов и **а** – индексом сапробности (и. с.) по зоопланктону, а также содержанием в воде (кратность превышения ПДК): **б** – Сu; **в** – Мп; **г** – фенолов (на основе данных 2012–2013 годов)

ветствует 0,30 [13]. Сдвиг показателя ИСЛ в ту или иную сторону от условной нормы является признаком заболевания или усиленного негативного пресса со стороны окружающей среды, а высокая частота встречаемости таких особей является признаком неблагополучия популяции в целом, особенно если велика также доля рыб с ненормальным уровнем нормобластов и лейкоцитов в кровяном русле.

Повышение показателя ИСЛ является симптомом таких заболеваний, как нейтрофилез и эозинофилия. Нейтрофилез вызывается повышением доли нейтрофильных гранулоцитов (окрашивающихся нейтрально, в оттенки серого и светло-голубого цветов) среди лейкоцитов.

Эозинофилия является повышением количества эозинофильных гранулоцитов, данные клетки окрашиваются стандартными методами в оттенки красного, ярко-розового и малинового цветов. В норме данные виды гранулоцитов должны содержаться в белой крови, но их количество должно быть в два-три раза ниже, чем количество лимфоцитов и моноцитов, которые являются агранулоцитами [13].

По мнению некоторых авторов [6, 19, 24, 41] у рыб в большинстве случаев отмечается лейкоцитоз в при-

сутствии каких-либо загрязнителей. При этом наблюдается нейтрофилез, а остальные показатели весьма разнородны: могут быть как лимфоцитоз, так и лимфоцитопения – пониженное содержание лимфоцитов, как моноцитоз, так и моноцитопения, эозинофилия или число эозинофилов остается неизменным.

Нейтрофильный лейкоцитоз со сдвигом в сторону увеличения доли палочкоядерных нейтрофилов наблюдается, как правило, при оформленных воспалительных процессах и различных интоксикациях [31, 41], и его можно рассматривать как адаптационный механизм, повышающий защитную функцию крови в условиях воздействия комплекса неблагоприятных факторов [33].

Наши исследования показали, что за весь период исследования в Саратовском водохранилище доля рыб с нормальным соотношением разных форм гранулоцитов и агранулоцитов (индекс соотношения лейкоцитов, ИСЛ), не превышала $28,1 \pm 2,19\%$ среди плотвы, тогда как минимальное число здоровых по данному показателю особей зафиксировано среди бычка-пучка – $6,4 \pm 3,09\%$ (рис. 4).

Среди всех обследованных видов рыб Саратовского водохранилища доля особей с нормальным значением

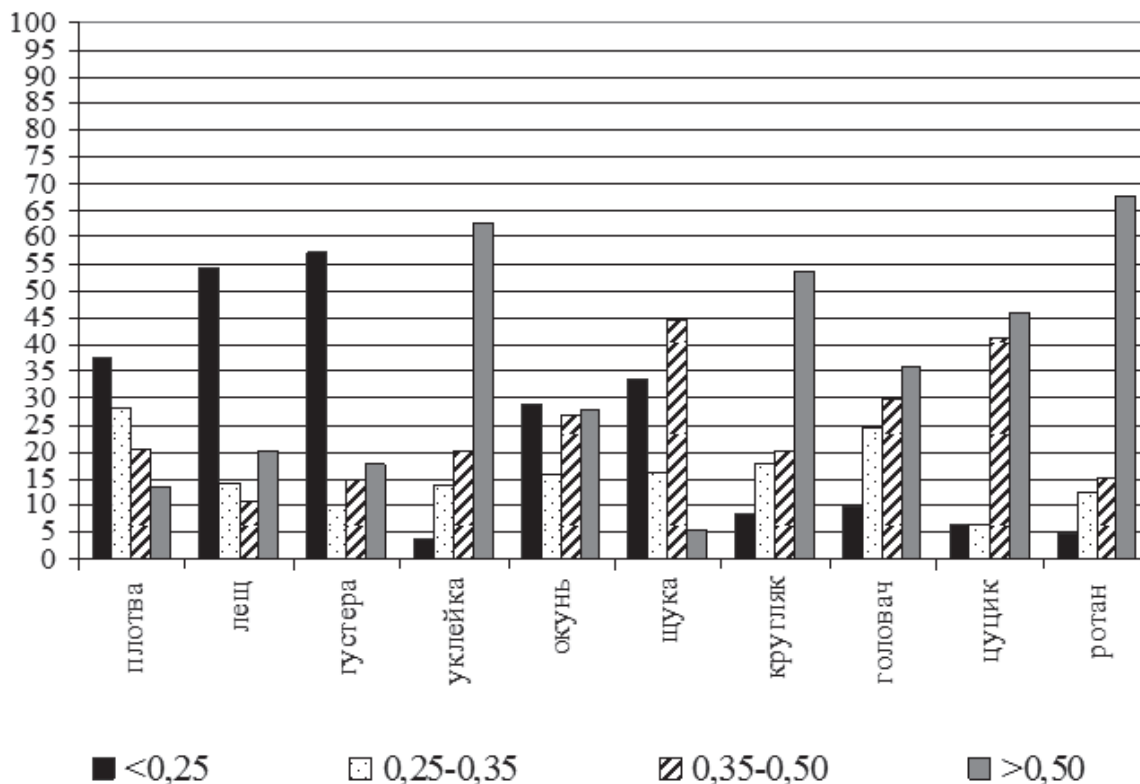


Рис. 4. Встречаемость особей (%) с различным показателем ИСЛ среди разных видов рыб Саратовского водохранилища (на основе обобщенных данных за весь период исследования, $p \leq 0,01$) (по [26] с изменениями)

ИСЛ была значительно ниже, чем доля особей с различными отклонениями в данном гематологическом показателе. В то же время встречаемость рыб с различными отклонениями в соотношении гранулоцитов и агранулоцитов среди разных видов отличается определенной неоднородностью.

Так, основу популяций особи с пониженным значением ИСЛ, то есть с преобладанием лимфоцитов и моноцитов над эозинофилами и различными формами нейтрофилов, составили среди плотвы ($37,8 \pm 2,36\%$), леща ($54,4 \pm 2,91\%$), густеры ($57,1 \pm 3,31\%$) и окуня ($29,1 \pm 2,73\%$) (рис. 4). Лимфоцитоз среди данных видов является признаком высокого загрязнения окружающей среды. В то же время среди уклейки ($62,5 \pm 2,77\%$), бычка-кругляка ($53,6 \pm 2,98\%$), бычка-головача ($35,9 \pm 4,52\%$), бычка-цуцика ($46,0 \pm 6,33\%$) и ротана-головешки ($67,6 \pm 2,97\%$) Саратовского водохранилища основу популяций составляли особи с патологически высоким содержанием гранулоцитов в белой крови (рис. 4), то есть количество нейтрофилов, эозинофилов и базофилов значительно преобладало над числом лимфоцитов и моноцитов. Такая картина белой крови свидетельствует, как правило, о том, что адаптационные процессы, выражающиеся в незначительном

повышении значений ИСЛ за счет повышения нейтрофильных гранулоцитов, перешли у большинства особей в хроническую форму, что впоследствии провоцирует различные некрозы и дистрофии внутренних органов и тканей.

Лишь у щуки Саратовского водохранилища основную массу обследованных особей ($44,6 \pm 5,82\%$) составили рыбы со слабовыраженным повышением ИСЛ, что можно считать первичной адаптационной реакцией на неблагоприятные воздействия среды, однако и процент особей с пониженным показателем ИСЛ среди щуки также высок – $33,8 \pm 5,44\%$ (рис. 4).

В притоках Саратовского водохранилища, как и в случае с другими, проанализированными выше, гематологическими показателями, соотношение особей с нормальным и измененным показателем ИСЛ отличается от такового в самом водохранилище. В трех обследованных притоках среди изученных видов рыб преобладают особи с нормальным показателем ИСЛ, их доля в популяциях варьирует от $38,6 \pm 6,51\%$ среди плотвы из р. Б. Кинель до $75,9 \pm 5,87\%$ у плотвы из р. Сызжая (рис. 5).

Как и в случае встречаемости рыб с нарушениями общего содержания лейкоцитов в кровяном русле,

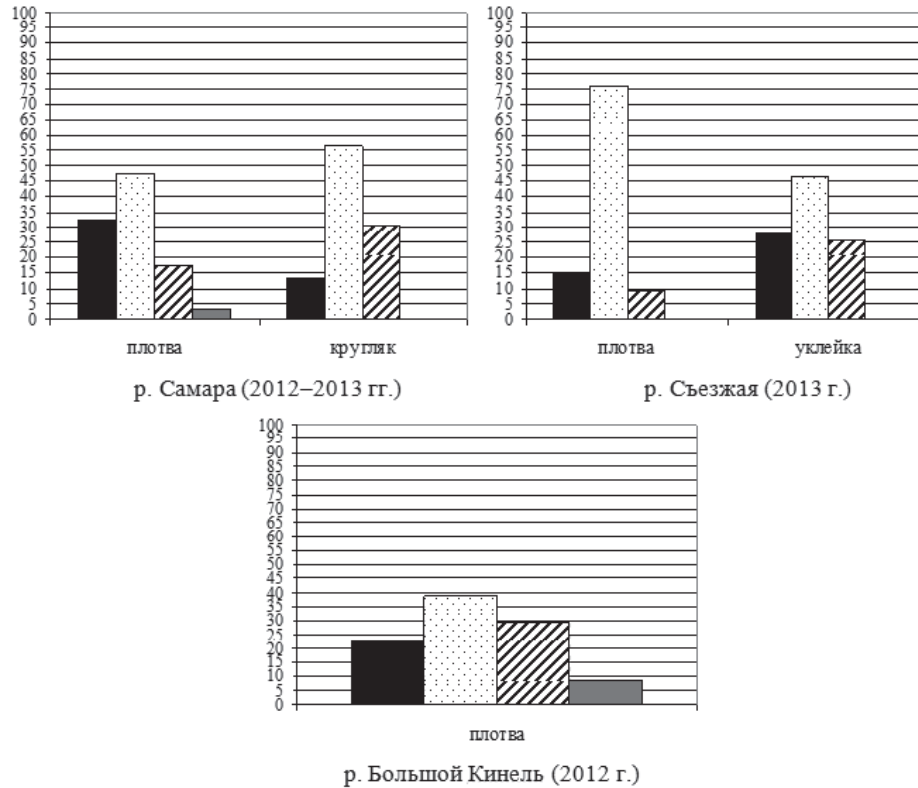


Рис. 5. Встречаемость особей (%) с различным показателем ИСЛ среди разных видов рыб из притоков Саратовского водохранилища (на основе обобщенных данных за весь период исследования, $p \leq 0,05$) (обозначения, как на рис. 4)

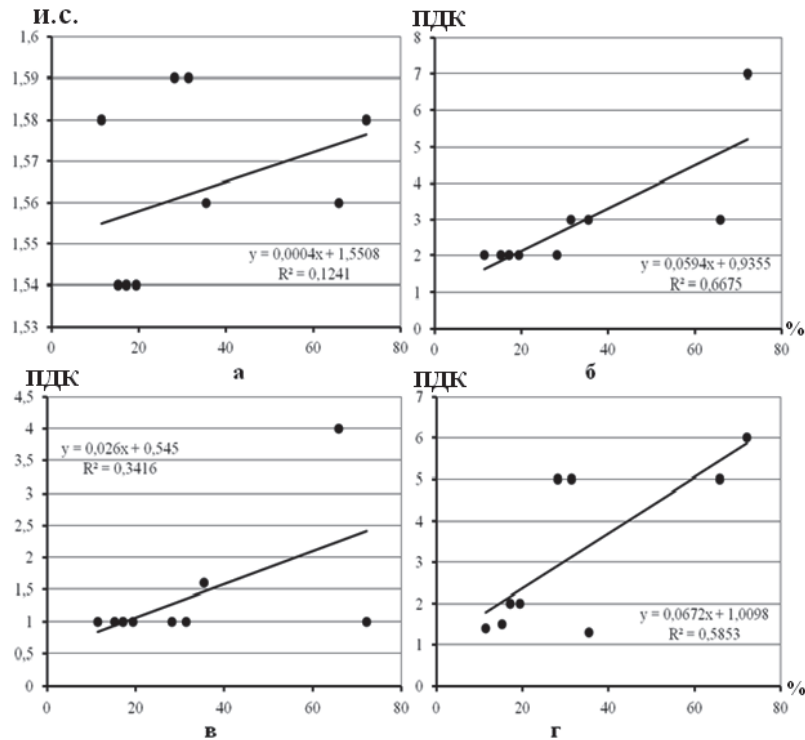


Рис. 6. Корреляции между встречаемостью особей (%) с нарушенным соотношением лейкоцитов и эритроцитов и *а* – индексом сапробности (и. с.) по зоопланктону, а также содержанием в воде (кратность превышения ПДК): *б* – Cu; *в* – Mn; *г* – фенолов (на основе данных 2012–2013 годов)

процент особей с нарушенным соотношением гранулоцитов и агранулоцитов в белой крови на контрольных станциях Саратовского водохранилища и его притоков статистически связан с загрязнением воды медью (Cu) и фенолами (рис. 6). Значимость данной зависимости для Cu равна 0,6675, а для фенола – 0,5853, выше порога значимости в 0,55. В то же время зависимость встречаемости рыб с нарушениями ИСЛ от содержания органических загрязнителей, выражающихся величиной индекса сапробности по зоопланктону, и содержанием марганца (Mn) недостоверна, так как величина значимости (0,1241 для и. с. и 0,3416 для ПДК Mn) ниже порога значимости (0,55).

Заключение

Таким образом, установлено, что встречаемость особей с различными отклонениями в изученных гематологических параметрах в популяциях рыб Саратовского водохранилища и его притоков не зависит от видовой принадлежности, таксономического происхождения и экологических предпочтений особей, но находится в значимой зависимости от присутствия в водоеме меди и фенолов, ПДК которых стабильно превышены на станциях исследования на протяжении всего периода исследований.

Обнаружение однотипных отклонений в гематологических параметрах у представителей разных видов рыб (как у карповых и окуневых, так и у бычков) в сходных экологических условиях указывает на неспецифический характер данных физиологических нарушений.

Полученные при гематологическом анализе особей разных видов результаты позволяют констатировать,

что наиболее загрязненным, а следовательно, менее пригодным для успешной жизнедеятельности рыб является Саратовское водохранилище, подвергающееся хроническому воздействию бытовых и промышленных загрязнений в районах прибрежных крупных населенных пунктов – гг. Тольятти, Самара, Сызрань, Хвалынский, Балаково. В то же время особи разных видов рыб из обследованных притоков водохранилища находятся в более благоприятных условиях вследствие менее выраженной загрязненности данных водотоков. В популяциях рыб из притоков Саратовского водохранилища встречаемость особей с исследованными нарушениями гематологических параметров значительно ниже, чем в самом водохранилище, а основу популяций составляют особи без тех или иных гематологических отклонений.

Несмотря на то что при возможной нормализации условий обитания (снижении уровня загрязнений) некоторые гематологические параметры могут возвращаться к состоянию нормы в силу повышенной реактивности крови, то есть могут считаться обратимыми, в большинстве случаев этого не происходит, так как загрязнение Саратовского водохранилища имеет хронический характер. При этом возникающие у рыб гематопатологии приобретают хроническую форму и вызывают последующие тканевые патологии, которые, в свою очередь, являются необратимыми.

Работа выполнена в рамках бюджетной темы № 1021060107212-5-1.6.20; 1.6.19. «Изменение, устойчивость и сохранение биологического разнообразия под воздействием глобальных изменений климата и интенсивной антропогенной нагрузки на экосистемы Волжского бассейна».

Литература

Список русскоязычной литературы

1. Балабанова ЛВ, Микряков ВР. Сравнительная характеристика действия нафталина и фенола на показатели белой крови карася *Carassius carassius* (L.). Биология внутренних вод. 2002;(2):100-2.
2. Батоян ВВ, Сорокин ВН. Микроэлементы в рыбах Куйбышевского водохранилища. Экология. 1989;(6):81-4.
3. Богатов ВВ, Назаренко ВА. Об использовании гематологических показателей для мониторинга экосистемы на примере популяции леща (*Abramis brama* L.) Вержнеульяновского плеса Куйбышевского водохранилища. Самарская Лука. 2004;(15):300-2.
4. Выхристюк ЛА, Варламова ОЕ, Марченко НА. Химический состав воды и донных отложений. Экологическое состояние бассейна реки Чапаевка в условиях антропогенного воздействия (Биологическая индикация). Тольятти: ИЭВБ РАН; 1996.
5. Головина НА, Тромбицкий ИД. Гематология прудовых рыб. Кишинев: Штиинца; 1989.
6. Гольдин ВМ. Некоторые гематологические показатели рыб Камского водохранилища в связи с загрязнением промышленными стока-

- ми. Ученые записки Пермского университета. 1975;338:123-31.
7. Комитет по охране окружающей среды Самарской области. Государственный доклад о состоянии окружающей природной среды Самарской области в 1996 году. Выпуск 4. Экологическая безопасность и устойчивое развитие Самарской области. Самара; 1997.
 8. Комитет по охране окружающей среды Самарской области. Государственный доклад о состоянии окружающей природной среды Самарской области в 1999 году. Выпуск 9. Экологическая безопасность и устойчивое развитие Самарской области. Самара; 2000.
 9. Комитет по охране окружающей среды Самарской области. Государственный доклад о состоянии окружающей природной среды Самарской области в 2000 году. Выпуск 11. Экологическая безопасность и устойчивое развитие Самарской области. Самара; 2001.
 10. Министерство природопользования, лесного хозяйства и окружающей среды Самарской области. Государственный доклад о состоянии окружающей среды и природных ресурсов Самарской области в 2008 г. Выпуск 19. Самара; 2009.
 11. Министерство лесного хозяйства, охраны окружающей среды и природопользования Самарской области. Государственный доклад о состоянии окружающей среды и природных ресурсов Самарской области за 2011 год. Выпуск 22. Самара; 2012.
 12. Егорова ВИ, Волкова ИВ. Динамика интегральных гематологических индексов рыб при хронической интоксикации. Рыбное хозяйство. 2024;1:81-8.
 13. Житенева ЛД, Рудницкая ОА, Калюжная ТИ. Эколого-гематологические характеристики некоторых видов рыб. Справочник. Ростов н/Д.: АЗНИИРХ; 1997.
 14. Заботкина ЕА, Камшилова ТБ, Комов ВТ. Некоторые гематологические характеристики окуня (*Perca fluviatilis*) из водоемов северо-запада России. Материалы Международной конференции «Озера холодных регионов». Ч. 5. «Вопросы ресурсосведения, ресурсопользования, экологии и охраны»; 22–26 июня 2000; Якутск: Изд-во ЯГУ; 2000. С. 31-8.
 15. Иванова НТ. Атлас клеток крови рыб (сравнительная морфология и классификация форменных элементов крови рыб). М.: Легкая и пищевая промышленность; 1983.
 16. Калинина МВ. Картина крови молоди кеты (*Oncorhynchus keta*) как индикатор загрязнения водоемов тяжелыми металлами. Материалы Международной научной конференции «Новые технологии в защите биоразнообразия в водных экосистемах»; 27–29 мая 2002; М.: МГУ; 2002. С. 123.
 17. Каниева НА. Изменение гематологических показателей у рыб в зависимости от уровня сублетальных концентраций нефти. Материалы Международной конференции «Современные проблемы Каспия»; 24–25 декабря 2002; Астрахань: КаспНИРХ; 2002. С. 130-2.
 18. Кондратьева ИА, Киташова АА. Функционирование и регуляция иммунной системы рыб. Иммунология. 2002;23(2):97-101.
 19. Котов АМ. Сезонная динамика гематологических показателей у некоторых черноморских рыб и их изменение при экспериментальном отравлении нефтепродуктами. Гидробиологический журнал. 1976;12(4):63-8.
 20. Лакин ГФ. Биометрия. М.: Высшая школа; 1990.
 21. Лапинова ТБ, Заботкина ЕА, Балабанова ЛВ, Микряков ВР, Назарова ЕА, Бубенкова ЕВ. Реакция иммунной системы карпа на действие сублетальной концентрации кадмия. Материалы Всероссийской научно-практической конференции «Экологические проблемы уникальных природных и антропогенных ландшафтов»; 16–17 декабря 2004; Ярославль: Ярославский гос. ун-т; 2004. С. 229-34.
 22. Леонов ВВ, Павлова ОН, Гуленко ОН и соавт. Интегральные гематологические индексы как способ оценки реактивных изменений крови на нагрузку антиоксидантами. Вестник новых медицинских технологий. Электронное издание. 2022;4:133-40.
 23. Ложичевская ТВ, Ружинская ЛП, Дорошева НГ, Рудницкая ОА. Физиологическое состояние пиленгаса в Азовском море. Тезисы докладов международного семинара «Современные проблемы физиологии и экологии морских животных (рыбы, птицы, млекопитающие)»; 11–13 сентября 2002; Ростов н/Д.: Эверест; 2002. С. 110-1.
 24. Метелев ВВ. Токсичность и некоторые вопросы механизма действия пропанида на организм рыб. Труды ВНИИ ветеринарной санитарии. 1974;50:72-5.
 25. Микряков ВР, Балабанова ЛВ, Заботкина ЛА. Реакция иммунной системы на загрязнение воды токсикантами и закисление среды. М.: Наука; 2001.
 26. Минеев АК. Морфологический анализ и патологические изменения структуры клеток крови у рыб Саратовского водохранилища. Вопросы ихтиологии. 2007;47(1):93-100.

27. Минеев АК. Некоторые гематологические параметры бычка-кругляка (*Neogobius melanostomus* Pallas, 1814) Саратовского водохранилища. Известия СНЦ РАН. 2013;15(3):222-8.
 28. Минеев АК. Морфофункциональные изменения у плотвы (*Rutilus rutilus* Linnaeus, 1758) Саратовского водохранилища. Вопросы рыболовства. 2014;15(2):282-98.
 29. Минеев АК. Современное морфофизиологическое состояние массовых видов рыб в экологических условиях водоемов и водотоков бассейна Средней и Нижней Волги (диссертация). Тольятти: ИЭВБ РАН; 2017.
 30. Михайлова ЛП. Основные результаты исследования состояния клеток крови *Salmo trutta* L.P. на фоне токсических воздействий. Южно-Российский вестник геол геогр глобал энергии. 2004;(1):90-2.
 31. Моисеенко ТИ. Морфологические перестройки организма рыб под влиянием загрязнения (в свете теории С.С. Шварца). Экология. 2000;(6):463-72.
 32. Моисеенко ТИ. Водная экотоксикология. М.: Наука; 2009.
 33. Пескова ТЮ. Адаптационные изменения земноводных в антропогенно загрязненной среде (диссертация). Тольятти: ИЭВБ РАН; 2004.
 34. Правдин ИФ. Руководство по изучению рыб (преимущественно пресноводных). М.: Пищевая промышленность; 1966.
 35. Серпунин ГГ. Гематологические показатели адаптации рыб (диссертация). Калининград: Калинингр. гос. техн. ун-т; 2002.
 36. Серпунин ГГ. Ихтиогематологические исследования как элемент биологического мониторинга водоемов. Наземные и водные экосистемы Северной Европы: управление и охрана. Материалы Международной конференции, посвященной 50-летию ин-та Карел. Науч. центра РАН; 8–11 сентября 2003; Петрозаводск: Ин-т биол. КарНЦ РАН; 2003. С. 130-1.
 37. Степанова ВМ, Чуйко ГМ, Павлова ВФ. Хроническое действие кадмия на клетки ретикулярной ткани селезенки и периферической крови мозамбикской телпии (*Oreochromis mossambicus* Peters). Биология внутренних вод. 1998;(3):136-40.
 38. Таликина МГ, Комов ВТ, Чеботарева ЮВ, Гремячих ВА. Комплексная оценка длительного воздействия ртути на молодь плотвы *Rutilus rutilus* в экспериментальных условиях. Вопросы ихтиологии. 2004;44(6):847-52.
 39. Тимакова ТК, Флерова ЕА, Заботкина ЕА. Методы световой и электронной микроскопии в биологии и ветеринарии: учебно-методическое пособие. Ярославль: Изд-во ЯГСХА; 2014.
 40. Совет Экономической Взаимопомощи. Унифицированные методы исследования качества воды. Методы биологического анализа вод. Второе издание. М.; 1975.
- Общий список литературы/Reference List**
1. Balabanova LV, Mikryakov VR. [Comparative characteristics of the effects of naphthalene and phenol on the indices of white blood of crucian *Carassius carassius* (L.)]. *Biologiya Vnutrennikh Vod*. 2002;(2):100-2. (In Russ.)
 2. Batoyan VV, Sorokin VN. [Trace elements in the fish of the Kuibyshev reservoir]. *Ekologiya*. 1989;(6):81-4. (In Russ.)
 3. Bogatov VV, Nazarenko VA. [On the use of hematological indicators for ecosystem monitoring exemplified with a population of bream (*Abramis brama* L.) of the Verkhneulianovsky ples of the Kuibyshev reservoir]. *Samarskaya Luka*. 2004;(15):300-2. (In Russ.)
 4. Vykhristyuk LA, Varlamova OE, Marchenko NA. [The Chemical Composition of Water and Sediments. The Ecological State of Chapayevka River Basin under Conditions of Anthropogenic Impact (Biological Indication)]. *Tolyatti: IEVB RAN*; 1996. (In Russ.)
 5. Golovina NA, Trombitskiy ID. [Hematology of Pond Fish]. *Kishinev: Shtiintsa*; 1989.
 6. Goldin VM. [Some hematological indicators of fish of the Kama reservoir in connection with pollution by industrial effluents]. *Uchenye Zapiski Permskogo Universiteta*. 1975;338:123-31. (In Russ.)
 7. Komitet po Okhrane Okruzhayushchey Sredy Samarskoy Oblasti. [State Report on the Environmental Conditions in Samara Region in 1996. Issue 4. Environmental Safety and Sustainable Development of Samara Region]. *Samara*; 1997. (In Russ.)
 8. Komitet po Okhrane Okruzhayushchey Sredy Samarskoy Oblasti. [State Report on the Environmental Conditions in Samara Region in 1996. Issue 9. Environmental Safety and Sustainable Development of Samara Region]. *Samara*; 2000. (In Russ.)
 9. Komitet po Okhrane Okruzhayushchey Sredy Samarskoy Oblasti. [State Report on the Environmental Conditions in Samara Region in 2000. Issue 11. Environmental Safety and Sustainable Development of Samara Region]. *Samara*; 2001. (In Russ.)
 10. Ministerstvo Prirodopolzovaniya, Lesnogo Khozyaystva i Okruzhayushchey Sredy Samarskoy Oblasti. [State Report on Environmental Conditions and Natural Resources in Samara Region in 2008. Issue 19]. *Samara*; 2009. (In Russ.)

11. Ministerstvo Prirodopolzovaniya, Lesnogo Khozyaystva i Okruzhayushchey Sredy Samarskoy Oblasti. [State Report on Environmental Conditions and Natural Resources in Samara Region in 2011. Issue 22]. Samara; 2012. (In Russ.)
12. Yegorova VI, Volkova IV. [Changes in integral hematological indices in fish upon chronic intoxication]. *Rybnoye Khoziaystvo*. 2024;1:81-8. (In Russ.)
13. Zhiteneva LD, Rudnitskaya OA, Kaliuzhnaya TI. [Ecological and Hematological Characteristics of Some Fish Species. A Guide]. Rostov-na-Donu: AzNIIRKh; 1997. (In Russ.)
14. Zabotkina EA, Kamshilov TB, Komov VT. [Some hematological characteristics of perch (*Perca fluviatilis*) from reservoirs in northwestern Russia]. In: Oziora Kholodnykh Regionov; Yakutsk: Izdatelstvo UaGU; 2000. P. 31-8. (In Russ.)
15. Ivanova NT. [Atlas of Fish Blood Cells (Comparative Morphology and Classification of shaped elements of Fish Blood Cells)]. Moscow: Liogkaya i Pishchevaya Promyshlennost; 1983. (In Russ.)
16. Kalinina MV. [The blood pattern of juvenile chum salmon (*Oncorhynchus keta*) as an indicator of pollution of reservoirs with heavy metals]. In: *Novye Tekhnologii v Zashchite Bioraznoobraziya v Vodnykh Ekosistemakh*. Moscow: MGU; 2002. P. 123. (In Russ.)
17. Kaniyeva NA. [Changes in hematological parameters in fish depending on the level of sublethal oil concentrations]. In: *Sovremennye Problemy Kaspiya*. Astrakhan: KaspNIRKh; 2002. P. 130-2. (In Russ.)
18. Kondratyeva IA, Kitashova AA. [Functioning and regulation of the immune system of fish]. *Immunologiya*. 2002;23(2):97-101. (In Russ.)
19. Kotov AM. [Seasonal dynamics of hematological parameters in some Black Sea fish and their changes in experimental poisoning with petroleum products]. *Gidrobiologicheskii Zhurnal*. 1976;12(4):63-8. (In Russ.)
20. Lakin GF. [Biometrics]. Moscow: Vyschaya Shkola; 1990. (In Russ.)
21. Lapirova TB, Zabotkina EA, Balabanova LV, Mikryakov VR, Nazarova EA, Bubenkova EV. [The reaction of the carp's immune system to the effect of sublethal cadmium concentration]. In: *Ekologicheskkiye Problemy Unikalnykh Prirodnikh i Antropogennykh Landshavtov*. Yaroslavl: Yaroslavskiy Gosudarstvennyi Universitet; 2004. P. 229-34. (In Russ.)
22. Leonov VV, Pavlova ON, Gulenko ON et al. [Integral hematological indices as a way to assess reactive blood changes to the load of antioxidants]. *Vestnik Novykh Meditsinskikh Tekhnologiy*. 2022;4:133-40. (In Russ.)
23. Lozhichevskaya TV, Ruzhinskaya LP, Dorosheva NG, Rudnitskaya OA. [Physiological state of pilengas in the Sea of Azov]. In: *Sovremennye Problemy Fiziologii i Ekologii Morskikh Zhivotnykh (Ryby, Ptitsy, Mlekopitayushchie)*. Rostov-on-Don: Everest; 2002. P. 110-1. (In Russ.)
24. Metelev VV. [Toxicity and some issues of the mechanism of action of propanide on fish body]. *Trudy VNII Veterinarnoy Sanitarii*. 1974;50:72-5. (In Russ.)
25. Mikriakov VR, Balabanova LV, Zabotkina EA. [The immune system response to water pollution with toxicants and to acidification of the environment]. Moscow: Nauka; 2001. (In Russ.)
26. Mineyev AK. [Morphological analysis and pathological changes in the structure of blood cells in fishes from Saratov reservoir]. *Voprosy Ikhtologii*. 2007;47(1):93-100. (In Russ.)
27. Mineyev AK. [Some hematological parameters of *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1814) of Saratov Reservoir]. *Izvestiya SNTs RAN*. 2013;15(3):222-8. (In Russ.)
28. Mineyev AK. [Morphological changes in roach (*Rutilus rutilus* Linnaeus, 1758) of Saratov Reservoir]. *Voprosy Rybolovstva*. 2014;15(2):282-98. (In Russ.)
29. Mineyev AK. [Current Morphophysiological Conditions of Common Fish Species in the Environmental Conditions of Reservoirs and Watercourses of the Middle and Lower Volga Basin]. PhD Theses. Tolyatti: IEVB RAN; 2017. (In Russ.)
30. Mikhaylova LP. [The main results of the study of the state of blood cells *Salmo trutta* L.P. against the background of toxic effects]. *Yuzhno-Rossiyskiy Vestnik Geologii Geografii i Globalnoy Energii*. 2004;(1):90-2. (In Russ.)
31. Moiseyenko TI. [Morphological rearrangements of fish organism under the influence of pollution (in the light of S.S. Schwartz's theory)]. *Ekologiya*. 2000;(6):463-72. (In Russ.)
32. Moiseyenko TI. [Aquatic Ecotoxicology]. Moscow: Nauka; 2009. (In Russ.)
33. Peskova TYu. [Adaptive Changes of Amphibians in an Anthropogenically Polluted Environment]. PhD Theses. Tolyatti: IEVB RAN; 2004. (In Russ.)
34. Pravdin IF. [A guide to the Study of Fishes (Mostly Freshwater Species)]. Moscow: Pishchevaya Promyshlennost; 1966. (In Russ.)
35. Serpunin GG. [Hematological Indicators of Fish Adaptations]. PhD Theses. Kaliningrad: Kaliningradskiy Gosudarstvennyi Tekhnicheskii Universitet; 2002. (In Russ.)

36. Serpunin GG. [Ichthyohematological studies as an element of biological monitoring of reservoirs]. In: [Terrestrial and Aquatic Ecosystems of Northern Europe: Management and Protection]. Materialy Mezhdunarodnoy Konferentsyi Posviashchionnoy 50-Letiyu Instituta Karelskogo Nauchnogo Tsentra RAN. Petrozavodsk: Institut Biologii KarNTs RAN; 2003. P. 130-1. (In Russ.)
37. Stepanova VM, Chuyko GM, Pavlova VF. [The chronic effect of cadmium on the cells of the reticular tissue of the spleen and peripheral blood of the Mozambique tilapia (*Oreochromis mossambicus* Peters)]. Biologiya Vnutrennikh Vod. 1998;(3):136-40. (In Russ.)
38. Talikina MG, Komov VT, Chebotaryeva YuV, Gremiachikh VA. [Comprehensive assessment of long-term mercury exposure to juvenile roach *Rutilus rutilus* under experimental conditions]. Voprosy Ikhtiologii. 2004;44(6):847-52. (In Russ.)
39. Timakova TK, Fliorova EA, Zabotkina EA. [Methods of Light and Electron Microscopy in Biology and Veterinary Medicine: Educational and Methodological Manual]. Yaroslavl: Izdatelstvo YaGSHA; 2014. (In Russ.)
40. Sovet Ekonomicheskoy Vzaimopomoschi (Council for Mutual Economic Assistance). [Unified Methods for Studying of Water Quality. Methods of Biological Analysis of Water]. Moscow; 1975. (In Russ.)
41. Brozio F, Litzbarski H. Untersuchungen über physiologische und histologische Veränderungen am Karpfen nach Toxapheneinwirkung. Teil I. Z. Binnenfisch. DDR. 1977;24(4):215-26.
42. Heath AG. Water Pollution and Fish Physiology. L.: Lewis Publ.; 2002.
43. Vazzana M, Gammarata M, Cooper EL, Parrinello N. Confinement stress in sea bass (*Dicentrarchus labrax*) depresses peritoneal leukocyte cytotoxicity. Aquaculture. 2002;210(1-4):231-43.
44. Wang W, Li A. The effect of natural stress on the immune system of fish. J Fish China. 2002;(4): 368-74.



ЗДОРОВЬЕ НАСЕЛЕНИЯ КАК ОСНОВА ОБЕСПЕЧЕНИЯ УСТОЙЧИВОГО РАЗВИТИЯ РЕГИОНА

Р.С. Кузнецова

Институт экологии Волжского бассейна РАН Самарского Федерального исследовательского центра РАН,
Тольятти, Россия

Эл. почта: razina-2202@rambler.ru

Статья поступила в редакцию 29.03.2024; принята к печати 22.05.2024

Здоровая жизнь в гармонии с окружающей средой является одним из принципов устойчивого развития. Заболеваемость населения считается индикатором здоровья среды обитания. В настоящей публикации на примере Самарской области рассмотрены инфекции, связанные с природными условиями территории, и заболевания, связанные с социальным взаимодействием внутри человеческой популяции. Исследование проводилось на основе данных по инфекционной заболеваемости в 8 городах и 27 административных районах, предоставленных Управлением Роспотребнадзора по Самарской области за период 2000–2017 годов. По данным о природно-очаговой заболеваемости (геморрагическая лихорадка с почечным синдромом, клещевой боррелиоз, клещевой энцефалит, лептоспироз, туляремия, бешенство, лихорадка Западного Нила) проведено зонирование территории: 1) по уровню природно-очаговой заболеваемости; 2) по встречаемости природно-очаговых заболеваний. По данным о заболеваемости хроническими вирусными гепатитами В и С дана оценка возрастной структуры заболеваемости населения. Проведен сравнительный анализ связи заболеваемости хроническими гепатитами В и С с показателями социально-экономического развития в каждом из муниципальных субъектов. Выполнен примерный расчет социально-экономического ущерба от заболеваемости хроническим гепатитом С. Проведен статистический анализ влияния социально-экономических показателей в регионе на заболеваемость туберкулезом, который подтвердил связь этого заболевания с уровнем благосостояния населения. Представлены формулы расчета социально-экономического ущерба и даны рекомендации по оптимизации мер борьбы с социально значимыми заболеваниями.

Ключевые слова: природно-очаговые заболевания, хронический вирусный гепатит В, хронический вирусный гепатит С, туберкулез.

PUBLIC HEALTH AS A BASIS FOR THE SUSTAINABLE DEVELOPMENT OF AN ADMINISTRATIVE REGION

R.S. Kuznetsova

Institute of Volga Basin Ecology, the Russian Academy of Sciences, Togliatti, Russia

Email: razina-2202@rambler.ru

Healthy life in harmony with the environment is one of the hallmarks of sustainable development. Human morbidity is an indicator of the environmental health. In the present study carried out in Samara Region, the objective was to analyze the prevalence levels of infections that depend on the natural conditions and of diseases that depend on the social factors. Data on infections in 8 municipalities and 27 administrative districts in 2000–2017 were provided by Consumer Rights Administration (Rosпотребнадзор) of Samara Oblast. Data on feral herd infections (hemorrhagic fever with renal syndrome, mite-borne borelliosis and encephalitis, leptospirosis, tularemia, rabies, and West Nile fever) were used to zone the territory according to the prevalence and incidence levels of the infections. Data on hepatitis B and C prevalence levels were analyzed with regard to population age structure and socioeconomic indices in every administrative unit. A rough estimate of socioeconomic losses associated with hepatitis C was obtained. A statistical analysis of association of tuberculosis prevalence with socioeconomic indices confirmed the association of these diseases with poor wealth. Formula for calculating of socioeconomic losses are presented, and recommendation for optimizing control of socially significant diseases are suggested.

Keywords: feral herd infections, chronic viral hepatitis B, chronic viral hepatitis C, tuberculosis.

1. Введение

Одним из приоритетных направлений социальной и гуманитарной политики государства является забота о здоровье населения и обеспечение здорового

образа жизни. В одном из основных положений стратегии устойчивого развития России сказано: «Каждый человек имеет право на здоровую и деятельную жизнь в гармонии с природой в экологически чистой

и благоприятной для него окружающей среде» [12]. Президент РФ в своем Указе «О Стратегии развития здравоохранения в Российской Федерации на период до 2025 года» отмечает, что одной из угроз национальной безопасности в сфере охраны здоровья граждан является высокий уровень распространенности вирусных гепатитов В и С, туберкулеза, природно-очаговых заболеваний и о рисках возникновения новых инфекций¹. В документе провозглашаются цели, основные задачи, приоритетные направления здравоохранения и необходимость обеспечения мер по борьбе с этими заболеваниями.

Все перечисленные угрозы актуальны для Самарского региона: на территории области ежегодно регистрируется несколько природно-очаговых заболеваний, основную долю которых составляет геморрагическая лихорадка с почечным синдромом (ГЛПС); наблюдается стабильное превышение среднероссийского уровня заболеваемости по туберкулезу и хроническому вирусному гепатиту С.

Значительная территория Самарской области попадает в Волжско-Уральскую зону распространения ГЛПС. Это достаточно опасное вирусное заболевание, поражает чаще всего мужчин трудоспособного возраста, может протекать в тяжелой форме, иногда с летальным исходом. Резервуаром и основным переносчиком являются инфицированные возбудителем ГЛПС мышевидные грызуны [4]. На территории Самарского региона таким переносчиком является рыжая полевка. Между грызунами инфекция передается через дыхательные пути и с испражнениями. Человек может заразиться также дыхательным путем, через контакты с инфицированными предметами во время сельскохозяйственных и дачных работ, и употребляя загрязненные животными продукты, не подвергшиеся термической обработке.

На территории области выделяют три природных очага ГЛПС: лесные массивы Национального парка Самарская Лука и Жигулевского заповедника; островки лиственных лесов северо-восточных территорий области и лесные массивы вокруг г. Самары [8]. Помимо ГЛПС, на которую приходится основная доля регистрируемых природно-очаговых заболеваний (80–90%), в области распространены клещевой энцефалит, клещевой боррелиоз, бешенство, лептоспироз, туляремия, лихорадка Западного Нила. Случаи заболеваний по некоторым из них регистрируются не ежегодно и носят спорадический характер.

Одной из актуальных проблем здравоохранения Самарской области является высокая распространенность заболеваний вирусными гепатитами В и С [1, 3]. Источником распространения вирусов являются больные как острой, так и хронической формой за-

болевания. Основной путь передачи инфекции – парентеральный, через зараженную кровь. Коварство этих вирусов состоит в том, что острая форма заболевания проходит в основном в легкой форме, поэтому часто заболевание переходит в хроническую форму, которая трудно, тяжело и с большими затратами лечится, может приводить к развитию рака и в итоге к летальному исходу. Вирусные гепатиты в основном распространены среди взрослого трудоспособного населения. Продолжительное лечение и неблагоприятные исходы приводят к значительным экономическим затратам и социальным потерям для регионов и государства в целом [9]. Самарская область находится в числе регионов, где заболеваемость гепатитом С стабильно превышает среднероссийский уровень. В отдельные годы превышение по заболеваемости хроническим гепатитом С составляет до 72% [7].

Более опасным и повсеместно распространенным заболеванием является туберкулез, который входит в 10 заболеваний, приводящих к смерти². В основном это заболевание распространено среди неблагополучных слоев населения в странах с низким уровнем развития [13]. В Самарской области число случаев впервые зарегистрированного активного туберкулеза до 80% общего числа составляет постоянно проживающее население³, из них более половины активные формы с бактериовыделением. Ежегодно уровень заболеваемости превышает средние показатели по РФ. Так, в 2013 году, когда в области отмечался наиболее высокий показатель заболеваемости, превышение составило 31% от среднероссийского уровня [5]. В последующие годы уровень заболеваемости снижается, но по-прежнему остается выше среднего по РФ.

Цель данного исследования – провести анализ природных и социально-экономических предпосылок, способствующих высокому уровню заболеваемости населения, привести обоснование социально-экономического ущерба, наносимого государству и обществу инфекционными заболеваниями на примере Самарской области.

2. Материалы и методы

Работа проводилась на основе данных по инфекционной заболеваемости в 35 субъектах (8 городов и 27 муниципальных районов) Самарской области, предоставленных Управлением Роспотребнадзора за период 2000–2017 годов. Для зонирования территории по природно-очаговым инфекциям были использованы

¹ Указ президента от 06.06.2019 № 254. URL: <https://base.garant.ru/72264534/> (дата обращения: 05.02.2024).

² Всемирная организация здравоохранения. URL: <https://www.who.int/ru/news-room/fact-sheets/detail/tuberculosis> (дата обращения: 12.02.2024).

³ Государственный доклад о состоянии санитарно-эпидемиологического благополучия в Самарской области в 2018 году / Управление Федеральной службы по надзору в сфере защиты прав потребителей и благополучия человека по Самарской области. Самара, 2019. 220 с.

данные по заболеваемости геморрагической лихорадкой с почечным синдромом, клещевым боррелиозом, клещевым энцефалитом, лептоспирозом, туляремией, бешенством, лихорадкой Западного Нила, которые были зарегистрированы на территории региона в период 2000–2017 годов. Зонирование по уровню заболеваемости проводилось путем ранжирования суммы всех средних многолетних показателей заболеваемости, встречающихся в субъекте. Данные по городским округам суммировались с данными муниципальных районов в пределах территорий, в которых они располагаются. Зонирование по встречаемости природно-очаговых заболеваний проводилось по количеству зафиксированных на территории субъекта природно-очаговых нозологий в рассматриваемый период. Для наглядности и визуализации полученных результатов была использована программа ArcGIS 10.

Для оценки возрастной структуры заболеваемости хроническими вирусными гепатитами В и С построены диаграммы по шкале: дети до 14 лет; 15–19 лет; 20–29 лет; 30–39 лет; 40–49 лет; 50–59 лет; старше 60 лет. Выбран временной период 2012–2016 годов, когда заболеваемость гепатитом В в области снижалась, а заболеваемость гепатитом С возрастала. Для построения диаграмм была использована стандартная программа Excel 2003.

Для выявления связи уровня заболеваемости гепатитами В и С с социально-экономическими показателями региона были выбраны следующие показатели: объем продовольственных товаров, реализованных в пределах субъекта, оборот розничной торговли, среднемесячная заработная плата, поскольку именно они могут косвенно отражать уровень благосостояния населения, проживающего в муниципальном субъекте. В качестве социального показателя была выбрана общая жилая площадь на человека. Сравнение проводилось по среднему многолетнему показателю за 2000–2017 годы. Влияние уровня социально-экономического благополучия на заболеваемость гепатитами В и С рассматривалось путем сравнительного анализа. Для этого из 35 субъектов области по условленным критериям были отобраны субъекты с высокими и низкими социально-экономическими показателями. Далее проводилось сравнение среднему многолетним за рассматриваемый период показателей заболеваемости хроническими гепатитами В и С в отобранных группах.

Проведен расчет ущерба, который несет государство и общество от заболеваемости населения хроническим гепатитом С (ХГС). При наличии данных только о количестве случаев заболевания пришлось прибегнуть к ряду условностей и допущений. Расчеты производились по данным 2014 года. Предложены формулы и способы расчета затрат на лечение, реабилитацию и социальные выплаты на одного заболевшего, а также потери, которые несет общество за год от выбытия

одного человека из производства регионального валового продукта.

Связь социально-экономического благополучия в регионе с уровнем заболеваемости туберкулезом исследовалась путем статистического анализа. Нами были использованы те же среднему многолетние социально-экономические показатели развития в регионе, как и в случае гепатитов, и среднему многолетний показатель заболеваемости активными формами туберкулеза за период 2000–2017 годов. В программе STATISTICA 6.0 был проведен многомерный кластерный и корреляционный анализ.

3. Результаты и обсуждение

3.1. Зонирование территории по природно-очаговой заболеваемости

Основным природно-очаговым заболеванием, распространенным на территории Самарской области, является геморрагическая лихорадка с почечным синдромом. На ее долю приходится более 80% всех зарегистрированных случаев природно-очаговых заболеваний. Резервуаром и переносчиком инфекции является рыжая полевка. На территории области выделяются три природных очага ГЛПС: 1) лесные массивы Самарской Луки; 2) лесопарковая зона вокруг г. Самара; 3) лесостепная зона северо-восточной территории области [4]. Средний многолетний уровень заболеваемости ГЛПС в Самарской области (15,3 на 100 тыс. населения) превышает среднероссийский уровень (5,4 на 100 тыс. населения) практически в 3 раза.

На северо-востоке области в лесостепной зоне, где встречаются островки смешанного леса, имеет распространение клещевой боррелиоз и клещевой энцефалит. Переносчиками этих инфекций являются клещи, которые заражаются от своих хозяев теплокровных диких и домашних животных. На территории области клещевой боррелиоз регистрируется чаще, чем клещевой энцефалит, средний уровень заболеваемости по области, как правило, ниже средних показателей по Российской Федерации (РФ), но в отдельные годы, в районах, где обычно регистрируется заболевание, может в несколько раз превосходить среднероссийские показатели.

В Самарской области почти ежегодно регистрируется лептоспироз. В природных очагах источниками инфекции могут быть зараженные хищные животные, парнокопытные и грызуны. В хозяйственных очагах – крупный и мелкий рогатый скот. Средний многолетний показатель по области (0,5 на 100 тыс. населения) превышает средний показатель по РФ (0,17 на 100 тыс. населения).

Впервые на территории области в 2012 году зарегистрирована Лихорадка Западного Нила. Занесена инфекция зараженными перелетными птицами. Долина Волги является одним из Средиземноморско-

африканского и Каспийско-Иранского направлений миграции перелетных птиц [11]. В Волжских регионах, расположенных южнее Самарской области, это заболевание стало регистрироваться гораздо раньше [10]. Переносчиками заболевания являются кровососущие насекомые.

Заражение населения бешенством и туляремией в области фиксируется редко, но достаточно часто напряженная ситуация возникает по распространению бешенства среди животных. Источником распространения инфекции на территории области являются лисы.

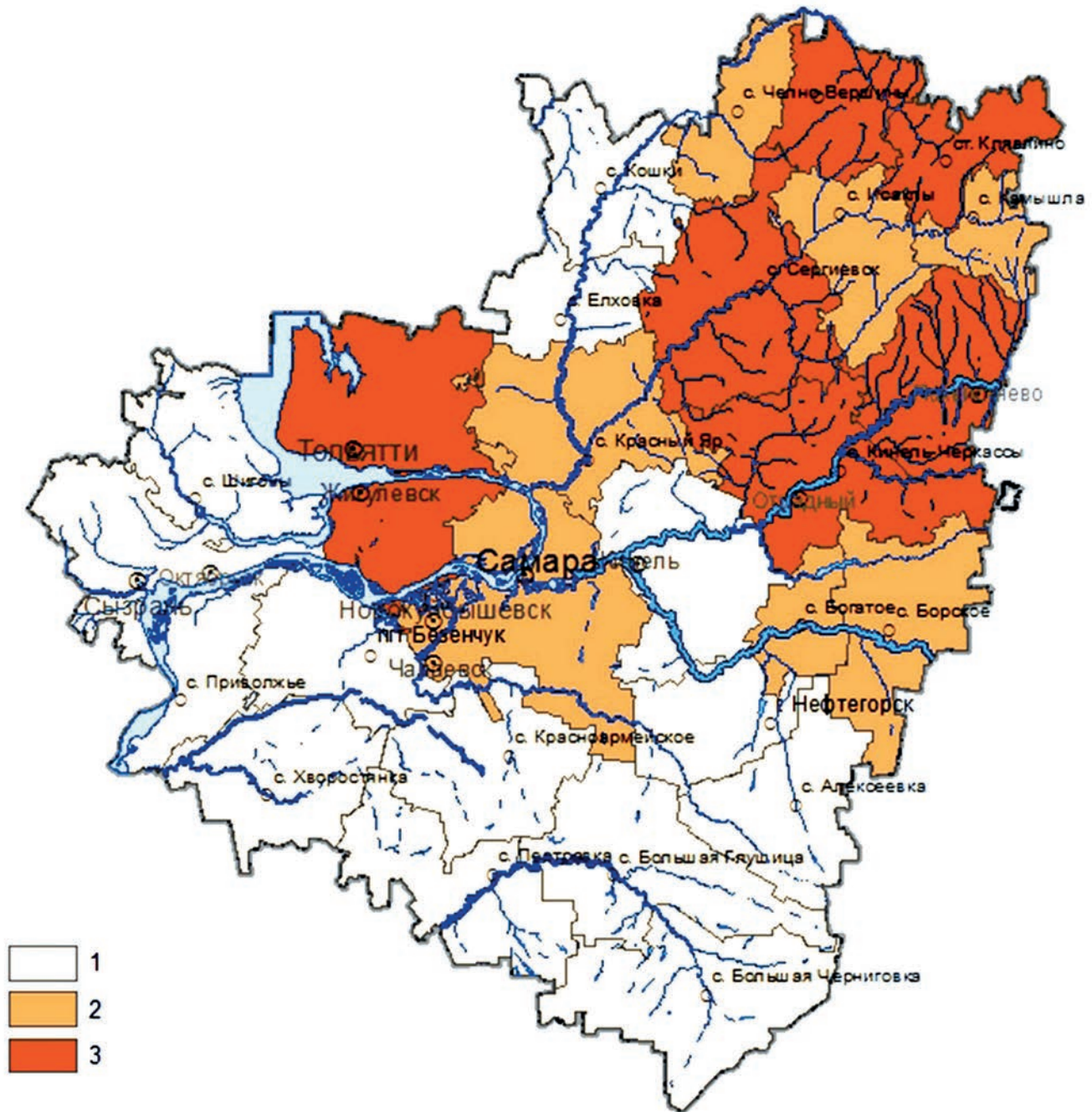


Рис. 1. Зонирование территории Самарской области по уровню заболеваемости населения природно-очаговыми инфекциями [6]. Суммы показателей на 100 тыс. населения: 1 – не более 10; 2 – от 10 до 50; 3 – от 50 и выше

Для принятия мер предосторожности от случаев заболевания населения природно-очаговыми инфекциями большое значение имеет зонирование территории. Для этого проведено ранжирование 35 муниципальных субъектов области по сумме среднееголетних показателей заболеваемости всех регистрируемых в

субъекте заболеваний. В результате выделены зоны по общему уровню заболеваемости, которые представлены на рис. 1.

В первую зону вошли районы с низким уровнем заболеваемости, где случаи природно-очаговых инфекций регистрируются эпизодически или же не ре-

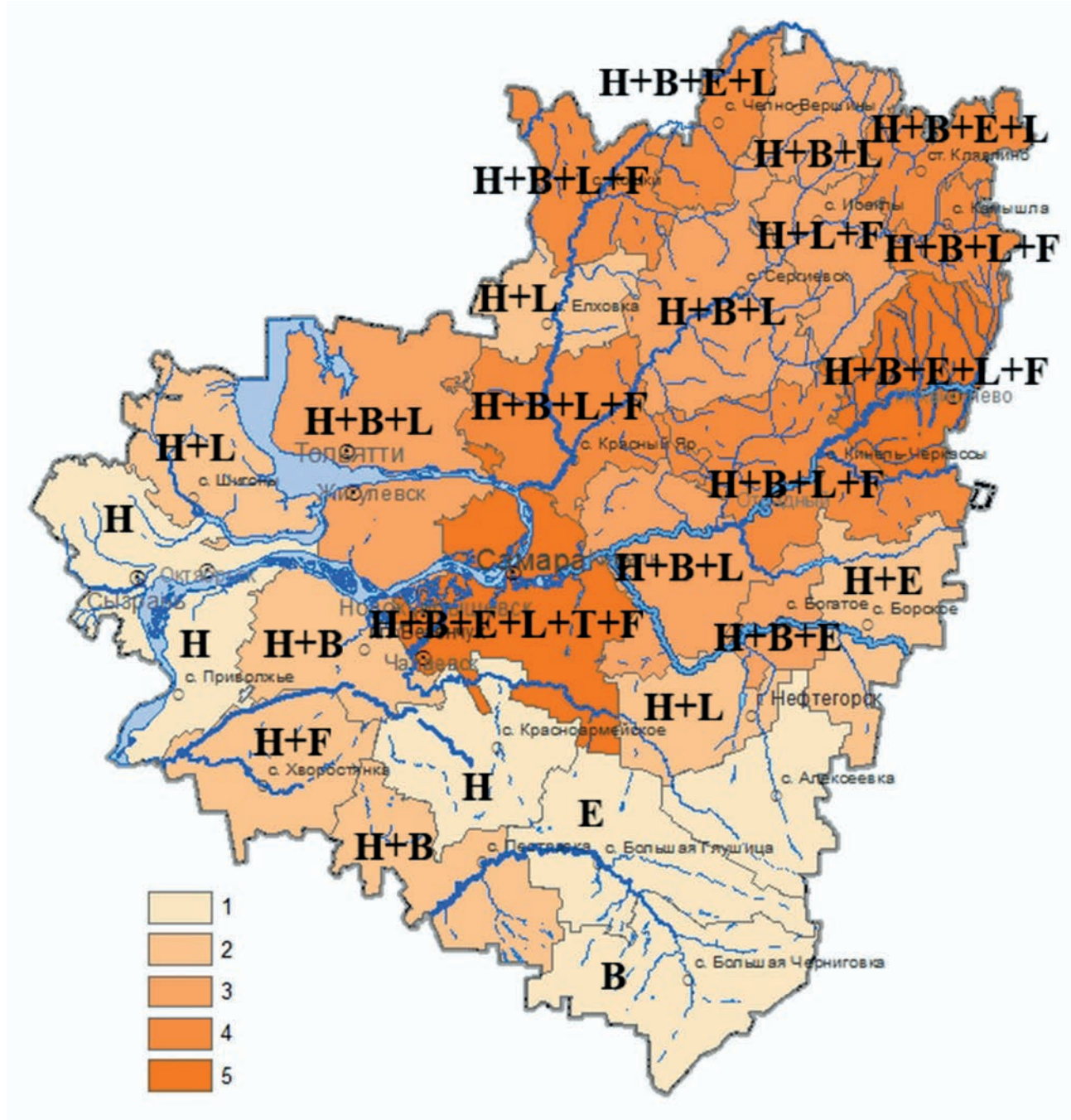


Рис. 2. Зонирование территории Самарской области по встречаемости природно-очаговых заболеваний [6].
 На территории района и городов, расположенных в границах района, зарегистрировано: 1 – либо ни одного, либо одно заболевание; 2 – два заболевания; 3 – три; 4 – четыре; 5 – пять и более заболеваний.
 Заболевания: **Н** – геморрагическая лихорадка с почечным синдромом; **В** – клещевой вирусный боррелиоз; **Е** – клещевой вирусный энцефалит; **Л** – лептоспироз; **Т** – туляремия; **Ф** – лихорадка Западного Нила

гистрируются вовсе. В основном это районы, расположенные на юге области в степной природной зоне. Вторую зону составили районы, где ежегодно регистрируются случаи заболевания, а основная для региона природно-очаговая заболеваемость ГЛПС превышает средние показатели по области. В третью зону вошли районы с высокими показателями заболеваемости. В основном это районы, расположенные на северо-востоке области, где заболеваемость ГЛПС многократно превышает средний уровень по области.

Для оценки территории по степени опасности заражения природно-очаговыми инфекциями проведено зонирование по встречаемости природно-очаговых инфекций. По встречаемости природно-очаговых инфекций выделено 5 типов районов из 15 сочетаний разных, встречающихся в пределах каждого из субъектов заболеваний. Результаты зонирования представлены на рис. 2.

Обобщая данные зонирования территории по уровню заболеваемости и встречаемости инфекций, можно выделить зоны: 1) условно свободную от природно-очаговых инфекций – юг области; 2) с умеренным уровнем заболеваемости и умеренным разнообразием инфекций – западная, центральная территория области; 3) зону с высоким уровнем заболеваемости и разнообразием природно-очаговых инфекций – северо-восток области.

3.2. Возрастная структура заболеваемости ХГВ и ХГС

Значительной проблемой для здравоохранения области является заболеваемость населения гепатитами В и С. В 2000 году в Самарской области заболеваемость гепатитом В составляла 22,7 на 100 тыс. населения, что на 60% выше общероссийского показате-

ля – 14,2 на 100 тыс. населения. В последующем, в связи с введением с 1996 года обязательной вакцинации, заболеваемость в области начала снижаться, как и в стране в целом. Ситуация с гепатитом С обратная, если в 2000 году показатель заболеваемости в области был ниже общероссийского уровня и составлял 20,2 на 100 тыс. населения, то к 2016 году повысился почти в 3 раза и составил 58 на 100 тыс. населения. В связи с особенностями вируса существуют сложности с созданием вакцины, поэтому заболеваемость гепатитом С остается на высоком уровне.

В конце 90-х – начале 2000-х годов вирусные гепатиты в основном были распространены среди младшего поколения в возрасте 15–19 лет. Показатель заболеваемости острым гепатитом в этой возрастной группе составлял 453,1 на 100 тыс. населения. Считается, что через 15–20 лет после заражения вирусом в 10% случаев заболевание переходит в хроническую форму [3]. Возрастная структура заболеваемости хроническим гепатитом В (ХГВ) представлена на рис. 3. Основная доля заболеваемости приходится на молодое трудоспособное поколение в возрасте 30–39 лет. Самый высокий показатель заболеваемости для этой возрастной группы пришелся на 2015 год и составил 26,6 на 100 тыс. населения. Именно в этой возрастной группе 15–20 лет назад наблюдался пик заболеваемости острым гепатитом В.

Возрастная структура заболеваемости хроническим гепатитом С (ХГС) представлена на рис. 4. Здесь также основная доля приходится на молодое трудоспособное население в возрасте 30–39 лет. Самую большую долю оно составляло в 2014 году – 38,9%. Показатель заболеваемости в этой возрастной группе остается высоким: в 2012 году – 106,6 на 100 тыс. населения, в 2016 году – 167,1.

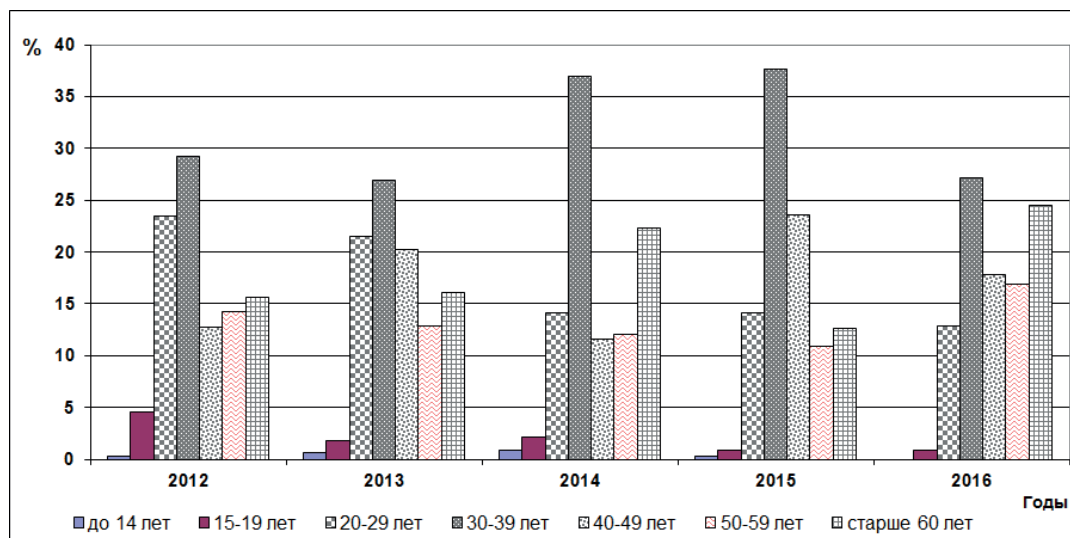


Рис. 3. Возрастная структура заболеваемости ХГВ в Самарской области [7]. Возраст (годы): 1 – до 14; 2 – от 15 до 19; 3 – от 20 до 29; 4 – от 30 до 39; 5 – от 40 до 49; 6 – от 50 до 59; 7 – старше 60

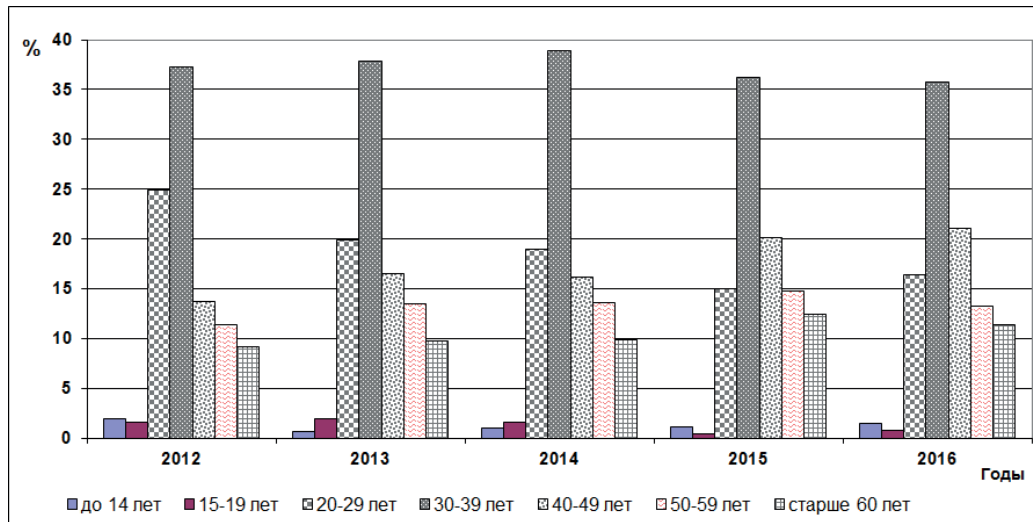


Рис. 4. Возрастная структура заболеваемости ХГС в Самарской области [7]. Возраст (годы): 1 – до 14; 2 – от 15 до 19; 3 – от 20 до 29; 4 – от 30 до 39; 5 – от 40 до 49; 6 – от 50 до 59; 7 – старше 60

3.3. Связь заболеваемости ХГВ и ХГС с социально-экономическими показателями в регионе

Уровень заболеваемости хроническими гепатитами В и С может зависеть от различных факторов, в том числе и социально-экономических. Для анализа связи уровня заболеваемости ХГВ и ХГС с уровнем социально-экономического благополучия муниципальных субъектов области были отобраны две группы: с высоким и низким уровнем развития. К субъектам с высоким уровнем социально-экономического развития отнесены те, в которых показатели выше условленного критерия, как минимум по трем из четырех, выбранных для рассмотрения показателей. К субъектам с низким уровнем социально-экономического развития отнесены те, в которых показатели ниже условленного критерия. Пороги условленных критериев приведены в примечании к табл. 1.

Средняя многолетняя заболеваемость на 100 тыс. населения в селах составляет для ХГВ 9,9, для ХГС – 17,5; в городах – 17,8 и 43,4. Сравнение заболеваемости в субъектах с разными уровнями социально-экономического развития не позволяет сделать однозначный вывод. Однако с уверенностью можно подчеркнуть, что в большинстве субъектов с высоким уровнем развития показатель заболеваемости ХГВ ниже среднееголетних показателей, а в большинстве субъектов с низким уровнем развития показатель ХГС выше.

3.4. Социально-экономический ущерб от заболеваемости ХГС

Высокий уровень заболеваемости населения влечет за собой значительный ущерб – гораздо больший, чем

затраты на профилактические меры. Под социально-экономическим ущербом подразумеваются затраты на лечение и реабилитацию больного, а также потери государства от выбытия человека из производства внутреннего валового продукта по причине нетрудоспособности или смерти. Общество несет социальные потери по причине временной или постоянной нетрудоспособности. Для проведения расчетов социально-экономического ущерба мы были вынуждены прибегнуть к ряду условностей и допущений, поскольку не располагаем всей полнотой информации по количеству смертей из-за ХГС, по количеству выписанных больничных листов и другой необходимой информации для полных и достоверных расчетов. Все расчеты основаны на количестве впервые зарегистрированных случаев заболеваний.

Расчеты экономических затрат и социальных потерь в Самарской области в 2014 году от заболеваемости ХГС производились ранее [9], здесь приведем лишь результаты этих расчетов и некоторые формулы, по которым производились расчеты. Итак, доля ущерба в связи с постоянным (смертью) или временным выбытием человека по причине болезни (временная нетрудоспособность) из процесса производства внутреннего валового продукта в регионе составила более 50 млн рублей, была рассчитана по формуле:

$$Q_{sr} = (Q_{rf} / K_{rf}) \times K_{sr},$$

где: Q_{sr} – сумма ущерба от заболеваемости ХГС по Самарской области; Q_{rf} – сумма ущерба от заболеваемости ХГС по Российской Федерации; K_{rf} – число зарегистрированных случаев заболевания ХГС по Рос-

Показатели заболеваемости ХГВ и ХГС в субъектах Самарской области с разными уровнями социально-экономического благополучия [7]

Субъект	Экономические показатели*			Социальные показатели*	Показатели заболеваемости	
	Объем продовольственных товаров, реализованных в субъекте, млн рублей в год	Оборот розничной торговли, млн рублей в год	Среднемесячная заработная плата, рублей	Общая жилая площадь на человека, м ²	ХГВ, показатель на 100 тыс. населения	ХГС, показатель на 100 тыс. населения
<i>Субъекты с высокими социально-экономическими показателями**</i>						
г. Самара	116701,4	144206,2	34636	25,8	15,7	54,8
г. Тольятти	75733,3	62663,2	29593	21,1	12,7	28
г. Сызрань	10558,5	9572,3	25146	23,8	25,6	43,5
г. Новокуйбышевск	4822,2	5619,7	33834	23,2	8,4	35,6
г. Отрадный	2332,5	2246,5	31778	23,9	4,6	21,5
г. Жигулевск	1643,9	1702,6	26155	27,1	11,1	71,8
Кинель-Черкасский р-н	1352,7	1098,5	23199	25,5	8,7	25,4
Нефтегорский р-н	1173,5	1190,8	26974	21,2	32,0	35,9
Сергиевский р-н	1951,9	1899,1	27040	23,7	5,8	5,16
Ставропольский р-н	3629,3	4828,3	27033	35,3	3,5	3,72
<i>Субъекты с низкими социально-экономическими показателями***</i>						
г. Октябрьск	626,7	458,8	25808	19,4	56,2	69,2
Алексеевский р-н	291,3	264,0	19780	28,7	8,1	20,7
Иса克林ский р-н	396,7	350,7	18707	26,7	7,2	5,3
Приволжский р-н	827,4	395,6	19162	19,4	3,5	22,4
Хворостянский р-н	272,8	152,9	21049	21,9	20,2	23,3

Примечания.

* – экономические и социальные показатели получены с официального сайта Государственной статистики.

** – условленные критерии: объем продовольственных товаров, реализованных в границах субъекта в течение года на сумму свыше 1 млрд рублей; оборот розничной торговли свыше 1 млрд рублей в год; среднемесячная зарплата свыше 25 тыс. рублей; общая жилая площадь более 22 м² на 1 человека.

*** – условленные критерии: объем продовольственных товаров, реализованных в границах субъекта в течение года на сумму ниже 900 млн рублей; оборот розничной торговли ниже 500 млн рублей в год; среднемесячная зарплата ниже 22 тыс. рублей; общей жилой площади менее 22 м² на 1 человека.

сийской Федерации; K_{sr} – число зарегистрированных случаев заболевания ХГС по Самарской области.

Расчеты затрат на лечение одного больного ХГС основаны на общих рекомендациях медиков. В нашей стране предпочтение отдается противовирусной терапии. При назначении лечения должны учитываться степень и стадия заболевания, пол и возраст пациента, предрасположенность к циррозу печени. Длительность лечения может составлять от полугода до двух лет. В нашем расчете условно было принято полгода. Лечение ХГС комплексное, поэтому назначается

несколько препаратов. Лекарственные средства выбраны произвольно из обычно рекомендуемых при терапии ХГС, их стоимость учитывалась из расчета средней цены в аптеках крупных городов региона. По нашему расчету стоимость одного курса лечения, как минимум, составила 214700 рублей. Расчет производился по формуле:

$$P = \left[\left(\frac{L_{ti} \times d_i}{k_i} \right) \times S_i \right] + \left[\left(\frac{L_{tj} \times d_j}{k_j} \right) \times S_j \right] + \dots$$

где: P – стоимость одного курса лечения; Lt – число необходимых таблеток одного препарата в день; d – число дней приема препарата; k – число таблеток в упаковке; S – стоимость одной упаковки препарата; i, j, \dots – наименование препарата.

Перемножив полученную сумму на число впервые зарегистрированных случаев ХГС (1672 чел.) в области в 2014 году, получим довольно внушительную сумму – 358978400 рублей. И это только на минимальный курс лечения без учета затрат на реабилитацию.

Ощутимое бремя несет бюджет региона от социальных выплат по временной и постоянной (инвалидности) нетрудоспособности. Если исходить из средней заработной платы в 2014 году, путем стандартного расчета по оплате больничного листа стоимость одного рабочего дня можно оценить в 909 рублей. Выплаты пособий по инвалидности (для примера, расчет производился для 2-й группы инвалидности) в 2014 году на одного человека в год составили 72411 рублей. Размер выплат по каждой группе инвалидности устанавливаются государством ежегодно.

Расчет экономических потерь области от выбытия одного человека из производства внутреннего регионального продукта произведен путем деления объема валового регионального продукта, произведенного в Самарской области в 2014 году, на численность трудоспособного населения. Получилось 586,8 тыс. рублей. Если знать число случаев утраты трудоспособности, число летальных исходов по причине заболевания ХГС, пол и возраст каждого случая, можно рассчитать полный экономический ущерб. По нашим приблизительным расчетам один случай заболевания ХГС с тяжелыми последствиями влечет за собой значительные затраты со стороны и государства, и самого заболевшего, и общества в целом. Чтобы рассчитать полный объем социально-экономического ущерба, необходимо иметь подробную информацию о каждом случае заболевания. Для этого необходимо вести реестр, отражающий полную информацию о больном, стадии заболевания, ходе лечения и статусе после перенесенного заболевания.

3.5. Связь заболеваемости туберкулезом с социально-экономическим благополучием

Не менее актуальной проблемой для Самарского региона является заболеваемость туберкулезом. За последние 10 лет, в 2013 году наблюдался пик заболеваемости (76,64 на 100 тыс. населения). В последующие годы показатель снижается так же, как и в стране в целом, но все еще остается на 8% выше среднего показателя по России.

Для выявления связи уровня заболеваемости туберкулезом с уровнем социально-экономического развития региона проведен многомерный кластерный ана-

лиз, который выделил 4 класса субъектов: с высоким уровнем заболеваемости и низкими социально-экономическими условиями; с относительно низкой заболеваемостью и высокими показателями развития; и два отдельных класса с различными уровнями показателей. Результат представлен в табл. 2.

Все показатели рассматривались относительно среднемноголетних по области. Для сравнения они приведены в конце таблицы. В первом классе 14 субъектов с высокими показателями заболеваемости. Единственный район с показателем ниже среднемноголетнего по области – Клявлинский. В отдельный класс выделены два крупных города области с высоким социально-экономическим развитием и относительно низкой заболеваемостью. В третьем классе 15 субъектов с разным уровнем заболеваемости и развития. Из них в 6 субъектах высокие показатели заболеваемости. Среди них в Шигонском районе 3 экономических показателя ниже средних по области. В четвертом классе 4 субъекта, среди них Алексеевский район с низкими экономическими показателями и уровнем заболеваемости ниже среднемноголетнего по области. Здесь же Елховский район, где все социально-экономические показатели низкие и самый высокий показатель заболеваемости.

В двух наиболее многочисленных группах рассчитан коэффициент корреляции, который показал, что статистически значимая связь ($p < 0,05$) существует между уровнем заболеваемости и размером заработной платы, это подтверждает тот факт, что заболеваемость туберкулезом тесно связана с уровнем благосостояния населения.

Заключение

При принятии органами здравоохранения мер по предупреждению и предотвращению распространения природно-очаговых заболеваний большое значение имеет зонирование территории. По уровню заболеваемости и встречаемости природно-очаговых инфекций на территории Самарской области можно выделить три зоны: 1) условно свободная от природно-очаговых инфекций – юг области; 2) зона с умеренным уровнем заболеваемости и умеренным разнообразием инфекций – западная и центральная территории области; 3) зона с высоким уровнем заболеваемости и разнообразием природно-очаговых инфекций – северо-восток области.

Перед здравоохранением области стоит острая проблема заболеваемости населения хроническими гепатитами В и С. В возрастной структуре заболеваемости основную долю составляет молодое трудоспособное население в возрасте 30–39 лет. О влиянии уровня социально-экономического развития муниципальных субъектов на заболеваемость ХГВ и ХГС нельзя сделать однозначный вывод, но сами эти заболева-

Категории муниципальных субъектов Самарской области по уровню социально-экономического развития и уровню заболеваемости населения туберкулезом [2]

Субъект	Социально-экономические показатели				Показатель заболеваемости
	Средняя месячная зарплата	Объем реализованных продовольственных товаров в пределах субъекта за год на душу населения	Оборот розничной торговли в год на душу населения	Общая жилая площадь на одного человека	Активные формы туберкулеза
	тыс. рублей	тыс. рублей	тыс. рублей	м ²	
<i>Низкие социально-экономическими показатели и высокий показатель заболеваемости</i>					
Большеглушицкий	22,7	28,0	29,3	25,1	89,5
Большечерниговский	21,3	32,8	33,4	26,6	94,7
Исаклинский	18,7	30,9	28,2	27,4	69,2
Кинельский	29,1	28,3	34,2	25,2	71,9
Кинель-Черкасский	23,2	29,9	25,7	25,8	80,1
Клявлинский	20,5	29,0	19,9	24,6	57,1
г. Жигулевск	26,2	27,6	30,9	27,3	75,3
Пестравский	21,1	23,4	21,7	24,5	72,0
Похвистневский	22,3	27,6	22,5	22,2	71,2
Приволжский	19,2	35,1	18,8	19,5	87,9
г. Октябрьск	25,8	23,5	18,0	19,8	84,7
Хворостянский	21,0	17,1	9,6	22,0	68,5
Челно-Вершинский	20,1	24,4	15,4	29,4	68,6
Шенталинский	20,5	29,9	23,1	26,0	69,3
<i>Высокие социально-экономические показатели и низкие и средние показатели заболеваемости</i>					
г. Самара	34,6	99,6	124,3	26,2	67,5
г. Тольятти	29,6	105,8	89,8	21,3	50,2
<i>Высокие и средние социально-экономические показатели и разные уровни заболеваемости</i>					
Нефтегорский	27,0	34,8	37,5	21,3	48,1
г. Новокуйбышевск	33,8	45,1	55,4	23,4	50,0
г. Отрадный	31,8	49,1	49,6	24,0	51,6
г. Сызрань	25,1	60,0	57,6	24,1	52,4
Сызранский	22,3	22,2	30,7	22,0	61,5
Борский	19,8	74,2	23,5	26,1	62,8
Волжский	28,5	37,9	44,9	23,2	60,6
Камышлинский	20,3	25,9	38,8	24,2	62,8
Сергиевский	27,0	42,5	43,9	23,9	63,3
Безенчукский	24,2	46,0	56,7	23,5	76,3
Богатовский	24,4	44,1	36,7	27,8	69,5
Ставропольский	27,0	54,8	70,0	36,2	75,6
Шигонский	19,3	25,0	31,5	28,5	77,3
Кошкинский	22,4	46,5	54,5	24,6	99,2
г. Чапаевск	22,7	39,8	43,2	22,1	92,3
<i>Низкие и средние социально-экономические показатели и разные уровни заболеваемости</i>					
Алексеевский	19,8	25,0	23,6	28,8	55,6
Елховский	22,8	28,1	16,2	23,5	111,3
Красноармейский	21,4	25,7	25,1	26,3	85,4
Красноярский	23,3	42,5	65,4	27,9	69,1
Средние по области	24,1	38,3	38,0	24,9	63,9

ния наносят значительный социально-экономический ущерб. Государственный и региональный бюджеты, а также общество в целом несут значительные затраты и социальные потери от этих заболеваний.

По нашим во многом упрощенным и заниженным оценкам, рассчитанной по данным на 2014 год, получается, что ежегодно:

- бюджет региона теряет примерно 50 млн рублей;
- минимальный курс лечения одного человека требует 214700 рублей;
- один день временной нетрудоспособности в среднем на человека обходится в 909 рублей;
- на социальные выплаты по постоянной нетрудоспособности человека уходит в 72411 рублей;
- ущерб от выбытия одного человека из производства валового регионального продукта составляет 586800 рублей.

Пример расчета социально-экономического ущерба от заболеваемости ХГС показал, что для полной оценки ущерба требуется вести единый реестр учета каждого случая заболевания. В нем должна быть отражена полная информация о больном, о ходе его лечения, о прогнозе на выздоровление и др. Четкая оценка и полное понимание тяжести последствий каждого случая позволят принимать действенные меры борьбы с этими заболеваниями.

Результат исследования связи уровня заболеваемости туберкулезом с социально-экономическими показателями в регионе показал, что рост заболеваемости в регионе связан с низким уровнем благосостояния населения. Проведенный корреляционный анализ показал статистически значимую связь ($p < 0,05$) между заболеваемостью туберкулезом и размером среднемесячной зарплаты.

Литература

Список русскоязычной литературы

1. Кузнецова РС. Анализ заболеваемости гепатитом С в Самарской области. Эпидемиология и инфекционные болезни. 2016;(5):21-6.
2. Кузнецова РС. Анализ связи социально-экономических показателей в регионе с заболеваемостью туберкулезом. Самарская Лука. 2022;31(3):33-9. DOI: 10.24412/2073-1035-2022-10453.
3. Кузнецова РС. Заболеваемость населения вирусным гепатитом В на территории Самарской области. Вестник РУДН Сер Мед. 2016;(3):115-24.
4. Кузнецова РС. Заболеваемость населения геморрагической лихорадкой с почечным синдромом на территории Самарской области. Карельский научный журнал. 2016;5(3(16)):63-5.
5. Кузнецова РС. Заболеваемость туберкулезом в Самарской области. Туберкулез и болезни легких. 2017; 95(12):54-7.
6. Кузнецова РС. Зонирование территории Самарской области по природно-очаговой заболеваемости населения. В кн.: Районирование территорий: принципы и методы Тольятти: Анна; 2018. С. 298-304.
7. Кузнецова РС. Социальные аспекты заболеваемости хроническими гепатитами В и С (на примере Самарской области). Здоровье населения и среда обитания. 2018;10(307):8-15.
8. Кузнецова РС, Зуева ОГ. Природно-очаговая заболеваемость на территории Самарской области. Известия Самарского научного центра РАН. 2015;17(4-1):258-68.

9. Кузнецова РС, Лазарева НВ. Обоснование экономических затрат при социальном ущербе и потерях от заболеваемости вирусным гепатитом С. Вестник Самарского государственного экономического университета. 2017;12(158):61-6.
10. Молчанова ЕВ, Мачнева АЮ, Герасимова АД, Гусев ЕА, Чигарева ТС, Лучинин ДН. Предикторы формирования и функционирования природных очагов арбовирусных инфекций на территории Волгоградской области. Вестник Волгоградского государственного медицинского университета. 2022;19(3):20-8. doi: 10.19163/1994-9480-2022-19-3-20-28.
11. Промптов АН. Сезонные миграции птиц. М.-Л.: Изд-во АН СССР; 1941.
12. Шелехов АМ, ред. Основные положения стратегии устойчивого развития России. М.; 2002.

Общий список литературы/References

1. Kuznetsova RS. [Analysis of hepatitis C morbidity in Samara region]. Epidemiologiya i Infekcionnye Bolezni. 2016;(5):21-6. (In Russ.)
2. Kuznetsova RS. [Analyzing the relationship between socio-economic indicators in a region and tuberculosis morbidity]. Samarskaya Luka. 2022;31(3):33-9. DOI: 10.24412/2073-1035-2022-10453. (In Russ.)
3. Kuznetsova RS. [Incidence of viral hepatitis B in the Samara region]. Vestnik RUDN Ser Med. 2016;(3):115-24. (In Russ.)
4. Kutsnecova RS. [Population morbidity of hemorrhagic fever with renal syndrome in the

- Samara region]. Karelskiy Nauchnyi Zhurnal. 2016;5(3(16)):63-5. (In Russ.)
5. Kuznetsova RS. [Tuberculosis incidence in Samara region]. Tuberkulez i Bolezni Legkih. 2017;95(12):54-7. (In Russ.)
6. Kuznetsova RS. [Zoning of the territory of the Samara region by natural-focal morbidity of the population]. In: Rayonirovaniye territoriy: Principy i Metody. Togliatti: Anna; 2018. P. 298-304. (In Russ.)
7. Kuznetsova RS. [Social aspects of chronic hepatitis B and C morbidity exemplified with Samara region]. Zdorovye Naseleniya i Sreda Obitaniya. 2018;10(307):8-15. (In Russ.)
8. Kuznetsova RS, Zuyeva OG. [Natural focal morbidity on the territory of Samara region]. Izvestiya Samarskogo Nauchnogo Tsentra RAN. 2015;17(4-1):258-68. (In Russ.)
9. Kuznetsova RS, Lazareva NV. [Justification of economic costs of social damage and losses from the incidence of viral hepatitis C infection]. Vestnik Samarskogo Gosudarstvennogo Ekonomicheskogo Universiteta. 2017;12(158):61-6. (In Russ.)
10. Molchanova YeV, Machneva AYu, Gerasimova AD, Gusev YeA, Chigareva TS, Luchinin DN. [Predictors of formation and functioning of natural foci of arbovirus infections on the territory of Volgograd region]. Vestnik Volgogradskogo Gosudarstvennogo Medicinskogo Universiteta. 2022;19(3):20-8. doi: 10.19163/1994-9480-2022-19-3-20-28. (In Russ.)
11. Promptov AN. Sezonnaya Migratsiya Ptits. [Seasonal Migrations of Birds]. Moscow-Leningrad: Izdatelstvo AN SSSR; 1941. (In Russ.)
12. Shelekhov AM, ed. Osnovnye Polozheniya Strategii Ustoychivogo Razvitiya Hossii. [Main Provisions of the Strategy of Sustainable Development in Russia]. Moscow; 2002. (In Russ.)
13. Arora VK. Occupational tuberculosis in sewage workers: A neglected domain. Indian journal of Tuberculosis. 2019;66((1)1):3-5.



А.Г. Розенберг, Г.Э. Кудинова, Г.С. Розенберг

Институт биологии Волжского бассейна, Российская академия наук, Тольятти, Россия

A.G. Rosenberg, G.E. Kudinova, G.S. Rozenberg

Institute of Volga Basin Ecology, the Russian Academy of Sciences, Toliatti, Russia

Email: chicadivina@yandex.ru; gkudinova@yandex.ru; genarozenberg@yandex.ru

Рецензия на книгу:

TIMES OF CRISIS, TIMES OF CHANGE: SCIENCE FOR ACCELERATING TRANSFORMATIONS TO SUSTAINABLE DEVELOPMENT

INDEPENDENT GROUP OF SCIENTISTS APPOINTED BY THE
SECRETARY-GENERAL. GLOBAL SUSTAINABLE DEVELOPMENT
REPORT 2023. NEW YORK: UNITED NATIONS, 2023. 190 P.

**(ВРЕМЕНА КРИЗИСА, ВРЕМЕНА ПЕРЕМЕН:
НАУКА ДЛЯ УСКОРЕНИЯ ПРЕОБРАЗОВАНИЙ В ЦЕЛЯХ УСТОЙЧИВОГО РАЗВИТИЯ
НЕЗАВИСИМАЯ ГРУППА УЧЕНЫХ, НАЗНАЧЕННЫХ ГЕНЕРАЛЬНЫМ СЕКРЕТАРЕМ.
ДОКЛАД 2023 ГОДА ПО УСТОЙЧИВОМУ РАЗВИТИЮ. НЬЮ-ЙОРК: ООН; 2023. 190 С.)**



Человечество изменится только в том случае, если оно захочет измениться. – L'humanité ne se modifiera que si elle veut se modifier.

Анри Луи Бергсон
(Henri Bergson; 1859–1941),
французский философ, психолог,
лауреат Нобелевской премии
по литературе (1927) [16, p. 315]

В итоговом документе конференции «Рио + 20» (Йоханнесбург, 2012), озаглавленном «Будущее, которого мы хотим» [3], а также в резолюции 70/1 ГА ООН «Преобразование нашего мира: Повестка дня в области устойчивого развития на период до 2030 года», было прописано, а в 2015 году государствами-членами ООН (193 страны) решено, что Политический форум высокого уровня по устойчивому развитию, созываемый под эгидой Экономического и Социального Совета ООН, должен будет опираться на Глобальный доклад об устойчивом развитии. В Декларации министров Форума 2016 года (E/HLS/2016/1) государства-члены решили, что доклад будет готовиться раз в четыре года независимой группой ученых, назначенной Генеральным секретарем ООН и состоящей из 15 экспертов, представляющих различные специализации, научные дисциплины и учреждения, с географическим и гендерным балансом

(группа независимых экспертов-2023). Первый доклад «Будущее сейчас: наука для достижения устойчивого развития – The Future is Now: Science for Achieving Sustainable Development» был опубликован в 2019 году. Со-председателями этой группы стали Петер Мессерли (Peter Messerli; Берн, Швейцария) и Энда Мурнинингтьяс (Endah Murniningtyas; Джакарта, Индонезия). Настоящий доклад «Времена кризиса, времена перемен: наука для ускорения преобразований в целях устойчивого развития» является вторым докладом в этой серии и вышел в свет в 2023 году.

«Доклад об устойчивом развитии в мире за 2023 год помогает по-новому взглянуть на преобразующие процессы и практики, которые могут помочь миру перейти от обязательств к действиям и от деклараций к осуществлению», – именно эту мысль подчеркнул в «Предисловии» к рецензируемому Докладу Генеральный секретарь ООН А. Гутерриш (António Guterres; р. XIII). Особо актуально эта мысль звучит на фоне не очень успешных (мягко сказано) более чем 30-летних попыток реализации концепции устойчивого развития (как на глобальном, так и на региональных уровнях), которая декларировалась в качестве поворотного пункта в деле преодоления системного кризиса нашей цивилизации. Еще более жестко определяет ситуацию проф. В.В. Снакин [13, с. 85]: «Концепция устойчивого развития не соответствует ни законам эволюции биосферы, ни теории сложных систем, ни законам диалектики. Более того, навязанная системе стабильность чаще всего приводит к накоплению и усугублению проблем, что в дальнейшем может привести к еще большему кризису!» Однако при этом некоторые исследователи отмечают, что признание идеи устойчивого развития как утопии, мифа или метафоры (укажу лишь на некоторые отечественные работы, в заглавии которых присутствуют как «мифы», так и «реальность» устойчивого развития [1, 2, 4, 5, 7, 8, 11, 14, 15]) не исключает ее использования в футурологических «спекуляциях».

В первой главе «На полпути к 2030 году – прогресс в достижении Целей устойчивого развития» (р. 1–21) подчеркивается, что мир еще далек от намеченного пути и «без срочной корректировки и ускорения курса человечество столкнется с длительными периодами кризиса и неопределенности, вызванными и усиливающими бедность, неравенство, голод, болезни, конфликты и катастрофы» (с. 1). Авторы связывают это не только с достаточной «безразличностью» к достижениям Целей устойчивого развития (ЦУР) в большинстве стран, но и с недавними кризисами, включая пандемию COVID-19, рост стоимости жизни, вооруженные конфликты (к концу 2020 года в странах, затронутых конфликтами, проживало около 2 млрд чел.), стихийные бедствия и пр. Трудно поспорить и с тезисом о том, что эти кризисы не являются независимыми событиями; они переплетаются через

множество экологических, экономических и социальных направлений, каждое из которых усиливает интенсивность другого. Это еще раз свидетельствует о том, что наша планета как самая крупная из известных социо-эколого-экономических систем (СЭЭС) – сложная система, к управлению которой необходимо подходить с позиций системологии (науки о сложных системах) [9]. Именно изучению такого рода взаимосвязей и посвящено рецензируемое издание.

Вторая глава «Создавая будущее» (с. 23–37) описывает возможные перспективы действий и прогресса к 2030 году и далее. Отмечается, что то «безразличие», которое сопровождало достижение ЦУР на ранних этапах, сейчас несколько преодолевается: так, по опросу 60 стран показано, что к 2021 году 75% правительств разработают стратегии и планы действий, связанные с ЦУР (р. 30); в этом же направлении идут местные органы власти, международные организации, активизировался частный сектор.

В главе обозначены среднесрочные и долгосрочные события и тенденции, которые оказывают системное воздействие на цели устойчивого развития и которые, если их не принимать во внимание, могут подорвать будущий прогресс. Это изменение климата, утрата биоразнообразия, цифровизация (вера в то, что всё можно «сосчитать» и таким способом решить любую проблему), демографические изменения (ождается, что к 2030 году население Земли достигнет 8,5 млрд чел.) и экономическое неравенство. Среди положительных моментов называются повышение осведомленности о ЦУР (оригинальным является источник информации об этом параметре – это число запросов «SDG – ЦУР» в Google, которое за последние 10 лет выросло в 4 раза).

Авторы справедливо считают, что одно из ведущих мест в решительных действиях, способных обеспечить значительный прогресс в достижении ЦУР к 2030 году, должны занять образование и наука; это возможно при удвоении бюджетных ассигнований на образование, научные разработки, а также инфраструктуру.

В целом, эта глава оставляет двойственное впечатление (*pro et contra*): с одной стороны, эксперты отмечают множество недостатков и проблем, накопившихся за 30 лет реализации концепции устойчивого развития («мир далек от достижения Целей устойчивого развития, находящихся на полпути к осуществлению Повестки дня на период до 2030 года», с. 23), с другой – проявляют осторожный оптимизм и радуются тем небольшим достижениям (выросла осведомленность людей о ЦУР, разработаны некоторые инновационные финансовые механизмы, призванные разрешить дисбаланс и несправедливость в международной финансовой системе, благодаря новым знаниям и научно обоснованным инструментам появились



Независимая группа ученых 2023 – авторы Глобального доклада об устойчивом развитии

1. **Дж. Хайме Миранда** (J. Jaime Miranda; Перу), Перуанский университет Каэтано Эредиа (Лима; сопредседатель);
2. **Имме Шольц** (Imme Scholz; Германия), Фонд Генриха Бёлля (Берлин; сопредседатель); 3. **Джон Агард** (John Agard; Тринидад и Тобаго), Вест-Индский университет (Сент-Огастин); 4. **Калтам Аль-Ганим** (Kaltham Al-Ghanim; Катар), Катарский университет (Доха); 5. **Сергей Н. Бобылев** (Россия), Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова (Москва);
6. **Офа Полин Дубэ** (Orpha Pauline Dube; Ботсвана), Университет Ботсваны (Габороне); 7. **Ибрагима Хати** (Ibrahima Hathie; Сенегал), Служба системных услуг «Продовольствие во имя будущего Сенегала» (Дакар); 8. **Норичика Каниэ** (Norichika Kanie; Япония), Университет Кэйо (Токио); 9. **Ньовани Джанет Мадисе** (Nyovani Janet Madise; Малави), Африканский институт политики развития (Лилонгве); 10. **Ширин Малекпур** (Shirin Malekpur; Австралия), Университет Монаша (Мельбурн);
11. **Хайме К. Монтойя** (Jaime C. Montoya; Филиппины), Национальная академия наук и технологий (Манила);
12. **Цзяхуа Пан** (Jiahua Pan; Китай), Китайская академия социальных наук (Пекин); 13. **Оса Перссон** (Åsa Persson; Швеция), Университет Линчепинга (Стокгольм); 14. **Амбудж Сагар** (Ambuj Saga; Индия), Индийский технологический институт (Дели);
15. **Нэнси Шакел** (Nancy Shackell; Канада), Университет Далхаузи (Галифакс)

перспективы для более эффективного принятия решений по устойчивому развитию территорий [иными словами, с наукой всё хорошо] и др.), которые удалось достичь. Нетрудно заметить, что «плюсы» в достижении ЦУР выглядят как-то слабавато...

Следующая глава «Пути достижения Целей устойчивого развития» (с. 39–60) состоит из двух разделов – «Прогнозы глобальных сценариев достижения Целей устойчивого развития» и «Ключевые сдвиги и меры для ускорения преобразований». В этих разделах рассматриваются существующие сценарные прогнозы как прогресса в достижении ЦУР по различным направлениям (ликвидация нищеты во всех ее формах, сближение глобальных и национальных доходов, обеспечение всеобщего доступа к недорогим, надежным, устойчивым и современным источникам энергии), так и регресса (ликвидация голода, ограничения использования воды в сельском хозяйстве, рост выбросов парниковых газов, сокращение биоразнообразия и пр.).

Здесь особый интерес представляет сравнение двух сценариев развития (достижения ЦУР). Первый из них, это «усредненный путь» (SSP2), который используется для представления текущей траектории (завтра живем как вчера); второй, называемый «амбициозным» (SDP-1,5 °C), – это путь устойчивого развития, который совместим с глобальным потеплением на 1,5 °C. Этот путь предполагает продолжение роста населения и ВВП, а также амбициозную климатическую политику, совместимую с целью *снижения* температуры на 1,5 °C (повышение цены на выбросы углерода, поэтапный отказ от угля, введение обязательного использования электромобилей, корректировка энергетических субсидий, более решительный переход к устойчивому потреблению и пр.). Сравнение этих двух сценариев (рис. 3.1, с. 41) свидетельствует о том, что «утопия SDP» (как-то язык не поворачивается называть такие планы «амбициозными»), естественно, лучше (к 2050 году достигается 6 из 17 ЦУР [и две близки к достижению], в то время как SSP2 позволяет лишь приблизиться к решению проблем повсеместной ликвидации нищеты во всех ее формах.

Трансформационные сдвиги для каждого из глобальных сценариев включают в себя шесть основных направлений (с. 44–46): рост благосостояния и возможностей развития человека, устойчивая и справедливая экономика, устойчивые продовольственные системы и здоровое питание, декарбонизация энергетики, городское и пригородное развитие, рост глобального экологического достояния. В контексте устойчивости в мире большое распространение как в теории, так и на практике получили новые модели экономики, связанные с учетом экологических факторов: «зеленая» экономика (green economy), экономика на основе «зеленого» роста (green growth), циркулярная экономика (circular economy), низкоуглеродная эко-

номика (low-carbon economy), биоэкономика (bioeconomy), «синяя» экономика (blue economy) и др. И это уже не просто прогнозы экологизации экономики, а реальные сотни миллиардов евро, долларов, юаней, которые уже инвестированы в новую экономику, что формирует долгосрочный экономический тренд.

Рассмотрим лишь один аспект – переход к «зеленой экономике» (по сути, вся жизнь человека – постоянный поиск энергии). Смысл такого движения прост – это отказ от невозобновляемых источников энергии (ископаемого топлива и прекращение использования загрязняющего твердого топлива). Действительно, «эволюционный процесс» смены энергетических ресурсов (химические реакции горения древесины → угля → нефти, газа → электро- и ядерная энергетика → энергетика возобновляемых ресурсов [гидро-, био-, солнечная, ветровая и геотермальная энергии]) задает однозначный вектор движения. Таким образом, переход к «зеленой экономике» очевиден; вопрос только в том – когда? Представляется, что точно ни к 2030 и даже к 2050 годам. Дело это наукоемкое и дорогое. Ежегодный объем инвестиций в низкоуглеродную энергетику и повышение энергоэффективности (к 2030 году) для *понижения* глобальной температуры на 1,5 °C оцениваются в \$460 млрд [20]. И это явно без оценки «за» и «против» того, что в этой ситуации произойдет с экосистемами Земли (масштабы таких изменений будут огромны [19]).

В четвертой главе «Ускорение преобразований для достижения Целей устойчивого развития» (с. 63–86) несомненный интерес представляют S-образные (сигмовидные) кривые [17], которые описывают три этапа развития (возникновение, ускорение и стабилизация; кривая Гомперца) или деградации СЭЭС (дестабилизация, распад и поэтапный отказ от «старых» технологий; модель Van Genuchten-Gupta) и служат, по меткому замечанию математика Донеллы Медоуз (D.H. Meadows; 1941–2001), для «внедрения в голову» (think-do-tank; «мозговой центр») [18]. Например, развитие инноваций для достижения ЦУР движется по возрастающей S-кривой: на первых этапах инновации встроены в другие институты, нормы, технологии и инфраструктуру, что делает их более эффективными и дешевыми (небольшие начинания); правительства также могут ускорить прогресс посредством целевых инвестиций, политики и стимулов, которые способствуют росту внедрения инноваций (ускорение); после этого инновации становятся «традиционными», и процесс их внедрения замедляется (кульминация). Правда, этот эффект давно известен в естественных науках (как, например, кривые «стимул-реакция» или «доза-эффект»), имеет «хорошую математику», и в Докладе это следовало бы использовать.

В первом Докладе «Будущее сейчас: наука для достижения устойчивого развития» за 2019 год была пред-

ложена некая организационная (см. два абзаца выше) структура. Для достижения ЦУР через эти отправные точки предлагалось задействовать четыре «рычага» для осуществления преобразований: управление, экономика и финансы, наука и технологии, а также индивидуальные и коллективные действия. В настоящем Докладе добавлен пятый рычаг – «наращивание (усиление) потенциала» (интенсификация усилий стран в области стратегического управления и прогнозирования, переговорных процессов, выявления и преодоления возможных препятствий [в частности, расширение охраняемых территорий, отказ от интенсивных методов ведения сельского хозяйства, восстановление лесов, смещение социальных предпочтений в сторону сохранения традиционного землепользования, сокращение потребления воды и т. д.] и пр.), поскольку развитие и/или мобилизация потенциала имеет важное значение для процесса трансформации.

Глава 5 «Преобразования через науку – и в науке» (с. 89–101), как явствует из названия Доклада, должна восприниматься как основная. В принципе, высказанные в ней некоторые мысли очевидны: достижение устойчивого развития возможно при опоре на науку (говорится о ее междисциплинарном характере, хотя, чем он отличается от ставшего традиционным системного подхода, из текста Доклада не ясно) и при проявлении политической воли правительств. Однако в свете последних гендерных событий в мире настораживает такой пассаж: «Преобразования в сторону устойчивого развития должны основываться на науке. <...> Несколько десятилетий назад взаимодействие между наукой и политикой в основном включало экспертов в отдельных научных дисциплинах – обычно из *стран Глобального Севера*, и преимущественно *белых мужчин*. Для устойчивого развития в двадцать первом веке взаимодействие науки и политики должно быть гораздо более многонаправленным и междисциплинарным – и расширяться до интерфейса науки, политики и общества» (р. 90; *выделено нами. – Авторы*). Иными словами, наука только тогда может считаться «ускорителем» достижения ЦУР, когда она опирается не на интеллект и талант исследователя, а когда (как в Голливуде) учитывается возрастной, расовый и гендерный охват ученых и экспертов.

Важной проблемой, которую затрагивают эксперты, является доведение научных результатов по ЦУР до общественности, публикационная активность. Хотя последняя и возросла кратно (см. рис. 5-2; с. 94), остаются проблемы со скоростью публикаций, с распространением ложной информации, что оказывает эффект эхо-камеры (*echo chamber effect*) и влияет на политический ландшафт, вызывая снижение уровня доверия к правительствам и науке. Мы согласны с экспертами в том, что для сближения позиций правительств и науки следует популяризировать научные

результаты (с. 100), но вот как заставить чиновников читать даже о них¹ (правда, для разработки политики, основанной на фактических и научно обоснованных данных, в некоторых странах назначены главные научные консультанты) – это проблема, которая пока не имеет решения...

Последнюю главу «Призывы к действию для преобразований» (с. 103–110) следует истолковывать как своего рода практические рекомендации политикам и общественникам для повышения эффективности в процессе достижения ЦУР. В частности, предлагается на площадках ООН разработать общую структуру преобразований для решения этой задачи (подготовить национальные планы действий, направленные на преодоление негативных тенденций или застоя в реализации ЦУР, расширить финансовые механизмы достижения ЦУР, усилить партнерство для укрепления взаимодействия науки, политики и общества и др.). С точки зрения экспертов, представляется важным найти такие меры, которые обеспечивали бы прогресс в благосостоянии человека, но не за счет изменения климата, сокращения биоразнообразия и негативных деформаций экосистем. Наконец, в главе предлагается ряд мер по улучшению фундаментальных условий для реализации (инвестирование в предотвращение и разрешение конфликтов, расширения финансового пространства, поддержка маргинализированных групп – «Сосредоточьтесь на маргинализированных группах² – уделяйте приоритетное внимание перспективам сообществ и людей, испытывающих маргинализацию, включая женщин и девочек, LGBTIQ+, людей с ограниченными возможностями, детей, молодежи, пожилых людей, мигрантов, беженцев, внутренне перемещенных лиц и коренных народов, чтобы обеспечить значимое вовлечение их в формальном принятии решений» [с. 109], использования преимуществ цифровизации и инвестирования в гендерное равенство).

¹ Несколько перефразируя французскую поговорку «En amour, l'un embrasse toujours et l'autre ne fait que tendre la joue en anglais», можно сказать: «Если двое целуются, а один только подставляет щеку, – ничего хорошего не получится».

² Маргинальная группа людей – группа, отвергающая определённые ценности и традиции той культуры, в которой эта группа находится, и утверждающая свою собственную систему норм и ценностей. В документе «Резолюция, принятая Генеральной Ассамблеей ООН 25 сентября 2015 года. 70/1. Преобразование нашего мира: Повестка дня в области устойчивого развития на период до 2030 года» только цели 5 «Обеспечение гендерного равенства и расширение прав и возможностей всех женщин и девочек» и 10 «Сокращение неравенства внутри стран и между ними» можно достичь с помощью предлагаемой меры; если принять, что «маргинал – это и дрожжи нового, и атавизм старого, и извращение сути культуры. Это тот, кто “не в ногу”» [6, с. 63], то вообще не ясно, почему эксперты отнесли в их число детей, молодежь, женщин и девочек, пожилых людей, коренные народы...

Преобразования в науке видятся авторам в обеспечении открытого доступа к массивам данных, научных знаний (включая публикации) и программному обеспечению. Для этого они предлагают вводить ключевые показатели эффективности, поддерживать эмпирические исследования, укреплять научный потенциал стран с низкими доходами, развивать благоприятную политическую среду, инфраструктуру и услуги для глобального сотрудничества и создания надежных механизмов обмена знаниями, инновациями, технологиями. Опять «благие пожелания» (*pia desideria*); вряд ли до 30–50-х годов нашего столетия найдутся такие «справедливые» механизмы, которые смогут заменить марксовский «товар – деньги – товар» (и это при том, если эти знания, инновации и технологии не вступают в конфликт с интересами конкретных государств). За примером далеко ходить не надо: сегодня отечественная наука, фактически, лишена возможности публикации результатов в зарубежных журналах; усугубляет ситуацию и действия наших «чиновников от науки», направленные на «привязку» грантов, должностного роста, надбавок к заработной плате к наукометрическим показателям. С этих позиций проблемы, поднятые в Докладе, все равно важны и дают исследователям еще один аргумент в борьбе за повышение эффективности научных разработок.

Завершают Доклад пять приложений (включая «Министерскую декларацию политического форума высокого уровня по устойчивому развитию 2016 года, созванного под эгидой Экономического и Социального Совета ООН [E/HLS/2016/1]», о котором говорилось в начале рецензии) и список литературы (636 наименований).

Доклад об устойчивом развитии в мире за 2023 год, подготовленный независимой группой ученых, дает достаточно объективную оценку того, в чем мы преуспели, в чем терпим неудачу и что необходимо сделать. В докладе обозначены основные отправные точки для ускорения прогресса по всем 17 целям устойчивого развития и дана картина преобразований в науке для ускорения достижения ЦУР. Однако проблема настолько сложна, что на ум приходят слова философа К.А. Свасьяна [12, с. 40], который вслед

за булгаковским профессором Филиппом Филипповичем Преображенским афористично заявляет: «Мы вступаем в эпоху слабоумия. Первый симптом этого слабоумия: крики об опасности, грозящей природе, и о необходимости защитить природу. Но защищать природу надо не от “*выхлопных газов*”, а от “*выхлопных мыслей*”; зоны экологического бедствия обнаруживаются не по отклонениям стрелки счетчика Гейгера, а по плотности присутствия интеллектуалов. *Мышлению* грозит опасность...» Это позволяет считать Доклад далеко не безупречным. Декларативность некоторых его положений заставляет подойти к нему с осторожностью и долей скептицизма (кто против утверждений о том, что должна возрасти роль взаимодействия науки и политики для преобразования существующих научных данных в практические знания и возможные результаты? или правительства и спонсоры должны уделять приоритетное внимание системным исследованиям для обеспечения устойчивого развития территорий? или ускорение реализации ЦУР требует участия всех уровней государственного и частного секторов для определения приоритетности решений, повышающих устойчивость СЭЭС? А вот как перейти от науки к реальным результатам, – этого в Докладе практически нет).

Закончить рецензию хочется словами, сказанными практически о том же почти 30 лет тому назад [10, с. 437, 440]: «Причины наших экологических бедствий связаны с игнорированием обществом и его лидерами фундаментальных и объективных законов экологии. <...> необходим детальный учет практической заинтересованности регионов в решении этих проблем (сегодня никакие “*добрые пожелания*” и “*давления на сознательность*” не превысят воздействия общественного мнения, хозяйственно-экономических и финансовых рычагов в решении проблем устойчивого развития территорий). Необходим также детальный анализ ближайших и более отдаленных перспектив реализации программ достижения устойчивого развития с более очевидными оценками эффективности намечаемых мероприятий». Доклад вышел – и это хорошо, а как он будет реализовываться – покажет время. Подождем третьего Доклада...

Литература

Список русскоязычной литературы

1. Авцинова ГИ. Мифы и реальность устойчивого развития. Власть. 2012(5):188-9.
2. Бондаренко ВМ. Переход к бескризисному развитию – миф или реальность? // Устойчивое развитие: наука и практика (Международный электронный журнал). 2013(1):1-8.
3. Будущее, которого мы хотим. Итоговый документ Конференции. Рио-де-Жанейро (Бразилия): ООН, 19 июня 2012. 66 с. [http://www.iblfrussia.org/a-conf.216-l-1_russian.pdf.pdf].
4. Винокуров ЮИ, Гелашвили ДБ, Гребенюк ГН, Краснощеков ГП, Розенберг ГС, Рянский ФН. Мифы и реальность устойчивого развития реги-

- онов Сибири. Западная Сибирь: история и современность: Краеведческие записки. Вып. 5. Тюмень: Мандрика, 2003:252-98.
5. Воронин АА. Устойчивое развитие – миф или реальность? Матем. обр. 2000(1):59-67.
 6. Малышев ИВ. Тот, кто «не в ногу». Маргинальное искусство. М.: Изд-во МГУ; 1999:62-3.
 7. Павленко ВБ. Мифы «устойчивого развития». «Глобальное потепление» или «ползучий» глобальный переворот? М.: ОГИ; 2011. 944 с.
 8. Петров КМ. Устойчивое развитие: миф или реальность? Вестн. С.-Петербург. ун-та. Сер. 7. 1995(4):83-90.
 9. Розенберг ГС. Системный подход в глобалистике на примере современных социо-эколого-экономических систем. Век глобализации. 2022(4):28-48.
 10. Розенберг ГС, Гелашвили ДБ, Краснощекоев ГП. Крутые ступени перехода к устойчивому развитию. Вестн. РАН. 1996;66(5):436-40.
 11. Розенберг ГС, Черникова СА, Краснощекоев ГП, Крылов ЮМ, Гелашвили ДБ. Мифы и реальность «устойчивого развития». Проблемы прогнозирования. 2000(4):130-54.
 12. Свасьян КА. Европа: Два некролога. М.: Evedentis; 2003. 304 с.
 13. Снакин ВВ. Путь к устойчивому развитию: мифы и реальность. Век глобализации. 2016(1-2):80-6.
 14. Устойчивое развитие Волжского бассейна: миф – утопия – реальность... / Под ред. В.М. Захарова, Г.С. Розенберга, Г.Р. Хасаева. Тольятти: ИЭВБ РАН и др.; Кассандра; 2012. 226 с.
 15. Яншина ФТ. Ноосфера В. Вернадского: утопия или реальная перспектива // Общественные науки и современность. 1993(1):163-73.
 5. Voronin AA. Sustainable development – myth or reality? Math. educat. 2000(1):59-67. (In Russ.)
 6. Malyshev IV. The one who is «out of step». Marginal art. Moscow: MSU Publ. House, 1999:62-3. (In Russ.)
 7. Pavlenko VB. Myths of «sustainable development». «Global warming» or «creeping» global upheaval? Moscow: OGI; 2011. 944 p. (In Russ.)
 8. Petrov KM. Sustainable development: myth or reality? Vestn. St. Petersburg. Univ. Ser. 7. 1995(4):83-90. (In Russ.)
 9. Rozenberg GS. A systems approach in global studies using the example of modern socio-ecological-economic systems. The age of globalization. 2022(4):28-48. (In Russ.)
 10. Rozenberg GS, Gelashvili DB, Krasnoshchekov GP. Steep steps in the transition to sustainable development. Vestn. RAS. 1996;66(5):436-40. (In Russ.)
 11. Rozenberg GS, Chernikova SA, Krasnoshchekov GP, Krylov YuM, Gelashvili DB. Myths and reality of «sustainable development». Forecasting problems. 2000(4):130-54. (In Russ.)
 12. Svasyan KA. Europe: Two obituaries. M.: Evedentis; 2003. 304 p. (In Russ.)
 13. Snakin VV. The path to sustainable development: myths and reality. The age of globalization. 2016(1-2):80-6. (In Russ.)
 14. Sustainable development of the Volga basin: myth – utopia – reality... / Ed. V.M. Zakharova, G.S. Rozenberg, G.R. Khasaeva. Togliatti: IEVB RAS, etc.; Cassandra; 2012. 226 p. (In Russ.)
 15. Yanshina FT. Noosphere of V. Vernadsky: utopia or real prospect // Social sciences and modernity. 1993(1):163-73. (In Russ.)
 16. Bergson H. Les deux sources de la morale et de la religion. Paris: F. Alcan, 1932. 346 p.
 17. Loorbach D, Frantzeskaki N, Avelino F. Sustainability transitions research: transforming science and practice for societal change. Annu. Rev. Environ. Resour. 2017;42(1):599-623.
 18. Meadows DH. Thinking in Systems: A Primer. Vermont (USA): Chelsea Green Publ.; 2008. 240 p.
 19. Naimoğlu M. The impact of nuclear energy use, energy prices and energy imports on CO₂ emissions: evidence from energy importer emerging economies which use nuclear energy. J. Cleaner Production. 01 Sep. 2022(373):133937. <https://doi.org/10.1016/j.jclepro.2022.133937>.
 20. Rogelj J, Shindell D, Jiang K et al. Mitigation pathways compatible with 1.5 °C in the context of sustainable development. Global Warming of 1.5 °C. Incheon (South Korea): IPCC, 2018:93-174.

Общий список литературы/Reference List

1. Avtsinova GI. Myths and reality of sustainable development. Power. 2012(5):188-9. (In Russ.)
2. Bondarenko VM. The transition to crisis-free development – myth or reality? // Sustainable development: science and practice (International electronic journal). 2013(1):1-8. (In Russ.)
3. The future we want. Final document of the Conference. Rio de Janeiro (Brazil): UN, June 19, 2012. 66 p. [http://www.iblfrussia.org/a-conf.216-1-1_russian.pdf.pdf]. (In Russ.)
4. Vinokurov YuI, Gelashvili DB, Grebenyuk GN, Krasnoshchekov GP, Rozenberg GS, Ryansky FN. Myths and reality of sustainable development of Siberian regions. Western Siberia: history and modernity: Notes on local history. Vol. 5. Tyumen: Mandrika, 2003:252-98. (In Russ.)





Подписано в печать **26.08.2024.**

Дата выхода в свет **30.08.2024.**

Отпечатано в ИП Лесник

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

Тел.: +7 (812) 649-73-14.

Тираж **700 экз.**

Цена свободная

Адрес издателя и редакции:

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

Учредитель: **Фонд научных исследований "XXI век"**

Главный редактор: **Розенберг Геннадий Самуилович**