

Научный журнал

Основан в 2010 г.
Выходит 6 раз в год

Учредитель

Федеральное государственное бюджетное

учреждение науки

Федеральный исследовательский центр

«Коми научный центр УрО РАН»

ИЗВЕСТИЯ

КОМИ НАУЧНОГО ЦЕНТРА
УРАЛЬСКОГО ОТДЕЛЕНИЯ
РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

№3(43) Серия «ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ БИОЛОГИЯ И ЭКОЛОГИЯ» 2020

Главный редактор:

академик А.М. Асхабов

Зам. главного редактора — чл.-корр. РАН В.Н. Лажнецев

Ответственный секретарь — к.х.н. А.Я. Полле

Редакционная коллегия серии «Экспериментальная биология и экология»:

чл.-корр. РАН В.Н. Анисимов, чл.-корр. РАН И.Н. Болотов,
д.б.н. М.Ф. Борисенков, д.б.н. С. А. Гераскин, д.м.н. А.Н. Гребенюк, д.б.н. А.В. Грибанов,
д.б.н. Т.К. Головкин, д.б.н. О.В. Ермакова, д.б.н. В.Г. Зайнуллин,
д.б.н. Н.Г. Колосова, д.б.н. А.Г. Кудяшева, д.б.н. Ф.В. Минибаева, д.б.н. Л.В. Морозова,
чл.-корр. РАН А.А. Москалев (ответственный редактор серии), д.б.н. А.Н. Осипов,
д.б.н. Е.Г. Пасюкова, д.б.н. В.Н. Позолотина, д.б.н. В.Н. Попов,
д.б.н. С.В. Попов, д.б.н. Е.А. Пряхин, д.б.н. А.В. Рубанович,
д.б.н. Л.В. Соколова, д.техн.н. Д.А. Субетто, д.б.н. А.В. Трапезников,
д.б.н. Р.Г. Фархутдинов, д.б.н. Б.Ю. Филиппов, д.б.н. Е.К. Хлесткина,
д.б.н. Л.С. Щеголева

Редакционный совет:

акад. В.В. Алексеев, чл.-корр. РАН В.Н. Анфилов,
чл.-корр. РАН А.А. Барях, д.м.н. Е.Р. Бойко, акад. В.И. Бердышев,
акад. В.Н. Большаков, д.э.н. Н.М. Большаков, проф. Т.М. Бречко, д.б.н. М.В. Гецен,
акад. А.Д. Гвишиани, д.б.н. С.В. Дёгтева, д.э.н. В.А. Ильин, акад. В.А. Коротеев,
чл.-корр. РАН С.В. Кривовичев, чл.-корр. РАН А.В. Кучин,
чл.-корр. РАН Ю.Б. Марин, акад. В.П. Матвеев, акад. Г.А. Месяц,
чл.-корр. РАН Е.В. Пименов, к.г.-м.н. А.М. Плякин,
чл.-корр. РАН В.Н. Пучков, чл.-корр. РАН И.М. Роцевская, акад. М.П. Роцевский,
д.х.н. С.А. Рубцова, д.и.н. Э.А. Савельева, к.и.н. А.В. Самарин, чл.-корр. РАН А.Ф. Титов,
акад. В.Н. Чарушин, д.техн.н. Ю.Я. Чукреев, д.б.н. Е.В. Шамрикова, акад. В.С. Шацкий,
д.б.н. Д.Н. Шмаков, д.техн.н. Н.Д. Цхадая

Адрес редакции:

167982, Республика Коми, Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 24
Коми научный центр УрО РАН, каб. 317.
Тел. (8212) 24-47-79, факс (8212) 24-22-64
E-mail: journal@frc.komisc.ru
www.izvestia.komisc.ru

Подписной индекс в каталоге «Почта России» 52047

ISSN 1994-5655

Зарегистрирован Федеральной службой по надзору за
соблюдением законодательства в сфере массовых
коммуникаций и охране культурного наследия. Свид. о
регистрации средств массовой информации ПИ № ФС
77- 26969 от 11 января 2007 г.

**Журнал включен в перечень
рецензируемых научных изданий ВАК**

© Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Федеральный исследовательский центр «Коми научный центр УрО РАН», 2020

Science Journal
Founded in 2010
Published 6 times a year

Established by
Federal State Budgetary
Institution of Science
Federal Research Centre
«Komi Science Centre, Ural Branch, RAS»

PROCEEDINGS

OF THE KOMI SCIENCE CENTRE
URAL BRANCH
RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES

№3(43) «EXPERIMENTAL BIOLOGY AND ECOLOGY» series 2020

Editor-in-chief:

academician A.M. Askhabov

Deputy editor-in-chief — RAS corresp. member V.N.Lazhentsev

Executive Secretary — Cand. Sci. (Chemistry) A.Ya.Polle

Editorial Board “Experimental Biology and Ecology”:

RAS corresp. member V.N.Anisimov, RAS corresp. member I.N.Bolotov,
Dr. Sci. (Biol.) M.F.Borisenkov, Dr. Sci. (Biol.) S.A.Gerashin, Dr. Sci. (Med.) A.N.Grebenyuk,
Dr. Sci. (Biol.) A.V.Gribanov, Dr. Sci. (Biol.) T.K.Golovko, Dr. Sci. (Biol.) O.V.Ermakova,
Dr. Sci. (Biol.) V.G.Zainullin, Dr. Sci. (Biol.) N.G.Kolosova, Dr. Sci. (Biol.) A.G.Kudyasheva,
Dr. Sci. (Biol.) F.V.Minibaeva, Dr. Sci. (Biol.) L.V.Morozova, RAS corresp. member A.A.Moskalev
(Executive Editor), Dr. Sci. (Biol.) A.N.Osipov, Dr. Sci. (Biol.) E.G.Pasyukova, Dr. Sci. (Biol.)
V.N.Pozolotina, Dr. Sci. (Biol.) V.N.Popov, Dr. Sci. (Biol.) S.V.Popov, Dr. Sci. (Biol.) E.A.Pryakhin, Dr.
Sci. (Biol.) A.V.Rubanovich, Dr. Sci. (Biol.) L.V.Sokolova, Dr. Sci. (Tech.) D.A.Subetto, Dr. Sci. (Biol.)
A.V.Trapeznikov, Dr. Sci. (Biol.) R.G.Farkhutdinov, Dr. Sci. (Biol.) B.Yu.Filippov, Dr. Sci. (Biol.)
E.K.Khlestkina, Dr. Sci. (Biol.) L.S.Shchegoleva

Editorial Council:

acad. V.V.Alekseev, RAS corresp. member V.N.Anfilogov, RAS corresp. member A.A.Baryakh,
Dr. Sci. (Med.) E.R.Bojko, acad. V.I.Berdyshev, acad. V.N.Bolshakov, Dr. Sci. (Econ.) N.M.Bolshakov,
Prof. T.M.Brechko, Dr. Sci. (Biol.) M.V.Getsen, acad. A.D.Gvishiani, Dr. Sci. (Biol.) S.V.Degteva,
Dr. Sci. (Econ.) V.A.Ilyin, acad. V.A.Koroteev, RAS corresp. member S.V.Krivovichev,
RAS corresp. member A.V.Kuchin, RAS corresp. member Yu.B.Marin, acad. V.P.Matveenko,
acad. G.A.Mesyats, RAS corresp. member E.V.Pimenov, Cand. Sci. (Geol.&Mineral.) A.M.Plyakin,
RAS corresp. member V.N.Puchkov, RAS corresp. member I.M.Roshchevskaya, acad.
M.P.Roshchevsky, Dr. Sci. (Chem.) S.A.Rubtsova, Dr. Sci. (Hist.) E.A.Savelyeva, Cand. Sci. (Hist.)
A.V.Samarin, RAS corresp. member A.F.Titov, acad. V.N.Charushin, Dr. Sci. (Tech.) Yu.Ya. Chukreev,
Dr. Sci. (Biol.) E.V.Shamrikova, acad. V.S.Shatsky, Dr. Sci. (Biol.) D.N.Shmakov,
Dr. Sci. (Tech.) N.D.Tskhadaya

Editorial Office:

Office 317, Komi Science Centre,
Ural Branch, RAS
24, Kommunisticheskaya st., Syktyvkar 167982, Komi Republic
Tel. +78212 244779 Fax +78212 242264
E-mail: journal@frc.komisc.ru
www.izvestia.komisc.ru

The “Russian Post” catalogue subscription index 52047

ISSN 1994-5655

Registered by the Russian Federal Surveillance Service for
Compliance with the Law in Mass Communications and
Cultural Heritage Protection. The certificate of mass media
registration - ПИ № ФС 77-26969 dated 11 January, 2007.

*The journal is included in the list of peer-reviewed
scientific publications
of the Higher Attestation Commission
of the Russian Federation*

© Federal State Budgetary Institution of Science Federal Research Centre
“Komi Science Centre, Ural Branch, RAS”, 2020

СО Д Е Р Ж А Н И Е

В.И. Пономарев. Мониторинг состояния популяций хариуса <i>Thymallus thymallus</i> национального парка «Югыд ва».....	5
А.Г. Татаринov, О.И. Кулакова. Ландшафтная и региональная активность булавоусых чешуекрылых (<i>Lepidoptera</i> , <i>Rhopalocera</i>) восточноевропейской Гипоарктики.....	15
А.Г. Кудяшева, О.В. Ермакова, Т.И. Евсеева. История радиоэкологических исследований в Республике Коми.....	28
Е.Н. Прошкина, М.В. Шапошников, Е.В. Щеголева, Д.О. Чернышова, А.А. Москалев. Влияние сверхэкспрессии гена <i>mitf</i> на продолжительность жизни <i>Drosophila melanogaster</i>	41
М.Ф. Борисенков. Взаимодействие эндокринной и иммунной систем на ранних сроках беременности у мышей.....	47
М.Ф. Борисенков. Эндокринная функция яичников при физической нагрузке.....	51
Т.Б. Петрова, Ф.А. Бичкаева. Соотношение содержания тиамина, параметров углеводного обмена и фактического питания у работников водного транспорта Северного бассейна.....	58

C O N T E N T S

V.I. Ponomarev. Monitoring of the state of grayling <i>Thymallus thymallus</i> populations in the rivers of the National Park “Yugyd va”	5
A.G. Tatarinov, O.I. Kulakova. Landscape and regional activity of Butterflies (Lepidoptera, Rhopalocera) of the East European HypoArctic zone.....	15
A.G. Kudyasheva, O.V. Ermakova, T.I. Evseeva. History of radioecological research in the Komi Republic.....	28
E.N. Proshkina, M.V. Shaposhnikov, E.V. Shchegoleva, D.O.Chernyshova, A.A.Moskalev. Influence of <i>Mitf</i> gene overexpression on the life span of <i>Drosophila melanogaster</i>	41
M.F. Borisenkov. Interaction of endocrine and immune systems in early pregnancy in mice	47
M.F. Borisenkov. Endocrine function of the ovaries during exercise.....	51
T.B.Petrova, F.A.Bichkaeva. Ratio of thiamine content, parameters of carbohydrate metabolism and actual nutrition in water transport workers of the Northern Basin.....	58

УДК 597.552.51:502.175:502.4(282.247.11)
DOI 10.19110/1994-5655-2020-3-5-14

В.И. ПОНОМАРЕВ

**МОНИТОРИНГ СОСТОЯНИЯ
ПОПУЛЯЦИЙ ХАРИУСА *THYMALLUS*
THYMALLUS РЕК НАЦИОНАЛЬНОГО
ПАРКА «ЮГЫД ВА»**

*Институт биологии
ФИЦ Коми НЦ УрО РАН,
г. Сыктывкар*

ponomarev@ib.komisc.ru

V.I. PONOMAREV

**MONITORING OF THE STATE
OF GRAYLING *THYMALLUS*
THYMALLUS POPULATIONS IN THE
RIVERS OF THE NATIONAL PARK
«YUGYD VA»**

*Institute of Biology, Federal Research Centre
Komi Science Centre, Ural Branch, RAS,
Syktvkar*

Аннотация

Изложены результаты долговременного мониторинга состояния популяций европейского хариуса – одного из наиболее массовых местных видов рыб бассейнов уральских притоков р. Печоры. Сопоставление величины биологических показателей у хариуса р. Малый Паток за более чем 20-летний период и в разные сезоны года свидетельствует об их определенной изменчивости и при этом существенной общей стабильности. Выявлена позитивная динамика значений большинства из использованных показателей хариуса рек Большой Паток и Вангыр. С годами увеличиваются средний возраст выборки, средняя длина и масса рыб, доля половозрелых особей, сохраняются старшевозрастные группы рыб с предельными возрастными (12+ – 15+). Продемонстрирована ключевая роль режима особой охраны, поддерживаемого в национальном парке «Югыд ва» и Печоро-Илычском государственном заповеднике.

Ключевые слова:

европейский хариус, уральские реки, долговременный мониторинг, федеральные резерваты, региональные заказники

Abstract

The materials of a long-term monitoring of the state of European grayling *Thymallus thymallus* populations, one of the most dominant local fish species in the basins of the Ural tributaries of the Pechora River, are reviewed. The work objective is to assess influences of the special protection regime maintained by federal protected areas on the state of fish populations in watercourses of the western slopes of the Northern and Pre-Polar Urals. Monitoring and research activities were conducted in 1994-2018 in the basins of the Pechora River second- and third-order tributaries – the Maly Patok, the Bolshoy Patok, and the Vangyr (Yugyd va National Park). Multi-year series of observation are supplemented with data on European grayling populations of some other Ural rivers: the Upper Pechora and the Kozhimyu (Pechora-Ilych State Nature Reserve), the Podcherem, the Voivozh-Synya and the Kosyu (Yugyd va National Park). Data on the grayling in watercourses of some regional reserves of the Republic of Komi – the Unya (Unyinsky Complex Reserve), the Ilych (Ilychsky Ichthyological Reserve) and the Bolshaya Synya (Syninsky Biological Reserve) – are also presented. At monitoring points the following indicators were taken into account: the number of age groups, average and maximum age, average, minimum and maximum length and weight, the share of mature fish in the sample and the ratio of males to females. The comparison of values of these indicators with regard to the Maly Patok River grayling which has been made for more than twenty years and in different seasons, indicates some their variability and at the same time their considerable common stability. Positive dynamics of the values of most of the used indicators with regard to the Bolsh-

oy Patok River grayling has been revealed. At the same habitats the average age of samples, average length and weight of fish and the share of mature fish in the catch are increasing with every year. Over the years, the number of identified age groups remains quite considerable, and there are still older age groups with individuals which have reached maximum age (12+-15+). A similar trend has been identified for the European grayling in the Vangyr River. The comparison of an overall picture of the state of grayling populations *Thymallus thymallus* in the rivers of federal and regional protected area networks points to the paramount importance of the

special protection regime maintained in the Yugyd va National Park and the Pechora-Ilych State Nature Reserve. The closure of all forms of fishing here contributes to stabilization of the values of European grayling biological indicators, and its maximum age, as a rule, stays within 15 years, the limit set for this species.

Keywords:

European grayling, long-term monitoring, biological indicators, federal reserves, regional reserves

Введение

В последние полтора десятилетия XX в. произошло резкое сокращение численности ряда видов лососевидных рыб бассейна р. Печоры [1]. Это связано с увеличением воздействия на рыб и среду их обитания антропогенного фактора, включающего не только промышленное, сельскохозяйственное и бытовое загрязнение водоемов, но и чрезмерный вылов рыбы, в том числе браконьерский [2–4].

Ранее были выявлены серьезные нарушения популяционной структуры ценных и промысловых видов, проявляющиеся в сокращении среднего возраста и общей численности рыб [1, 5]. Эти нарушения характерны не только для подверженных интенсивному антропогенному воздействию водоемов, но и для находящихся в пределах особо охраняемых природных территорий (ООПТ) [6].

К настоящему времени в Республике Коми и Ненецком автономном округе сложилась целостная система ООПТ, во многом определяющая общую экологическую стабильность и состояние экосистем природных комплексов бассейна р. Печоры [7]. В эту систему входят федеральные, региональные и муниципальные резерваты.

Крупнейшие федеральные ООПТ уральского Припечорья – Печоро-Илычский государственный природный биосферный заповедник и национальный парк «Югыд ва» – включают бассейны большинства селуэ-нерестовых рек западных склонов Северного и Приполярного Урала, рек Верхняя Печора, Илыч, Подчерем, Щугор, Войвож-Сыня, Вангыр, Косью и Кожим.

Ихтиофауна рек и озер этих особо охраняемых природных территорий включает такие ценные виды, как атлантический лосось (семга) *Salmo salar* (Linnaeus, 1758), жилая форма арктического гольца *Salvelinus alpinus* (Linnaeus, 1758), сибирский сиг-пыжьян *Coregonus lavaretus pidschian* (Gmelin, 1788), чир *Coregonus nasus* (Pallas, 1776), пелядь *Coregonus peled* (Gmelin, 1789), нельма *Stenodus leucichthys* (Guldenstadt, 1772), европейский *Thymallus thymallus* (Linnaeus, 1758) и сибирский *Thymallus arcticus* (Pallas, 1776) хариусы. Европейские популяции нельмы и обыкновенный подкаменщик *Cottus gobio* (Linnaeus, 1758) включены в Красную книгу России, обыкновенный таймень *Hucho taimen* (Pallas, 1773), арктический голец, нель-

ма и сибирский хариус – в Красную книгу Республики Коми.

Общепринято, что экологический мониторинг представляет собой совокупность мероприятий по контролю, оценке и прогнозу изменений состояния природных экосистем и их различных компонентов в условиях антропогенного воздействия. Слежение за состоянием экосистем строится на использовании функциональных (например, биопродуктивность, потоки веществ и т.д.) и структурных (состав сообществ, численность видов, их биомасса и др.) биологических параметров. При этом отбор анализируемых признаков конкретизируется в соответствии с особенностями наблюдаемых биологических систем. В частности, при проведении гидробиологического мониторинга пресноводных экосистем центральное место занимают показатели численности и биомассы гидробионтов, биопродуктивность водоемов, методы биоиндикации [8, 9].

Особую практическую ценность имеет использование в качестве объектов биомониторинга рыб, составляющих верхний горизонт трофической структуры входящих в состав экосистем сообществ и вместе с тем имеющих важное ресурсное значение для человека [10]. С этих позиций рыбы, в отличие от других водных организмов, являются уникальной группой с позиций возможности использования их биологических показателей для характеристики последствий воздействия на популяции рыб изменений окружающей среды и непосредственного воздействия человека [11].

Цель работы – оценить влияние режима особой охраны, поддерживаемого федеральными ООПТ, на состояние популяций рыб водотоков западных склонов Северного и Приполярного Урала, на примере материалов долговременного мониторинга состояния популяций европейского хариуса *Thymallus thymallus* L. – одного из наиболее массовых местных видов рыб.

Материал и методика

Мониторинговые исследования проведены в 1994–2018 гг. в бассейнах рек национального парка «Югыд ва» Малый Паток, Большой Паток и Вангыр (рис. 1). Биологический анализ выборок особей европейского хариуса также выполнен на участках других уральских рек: Верхняя Печора и Кожимью (Печоро-Илычский заповедник), Подчерем, Войвож

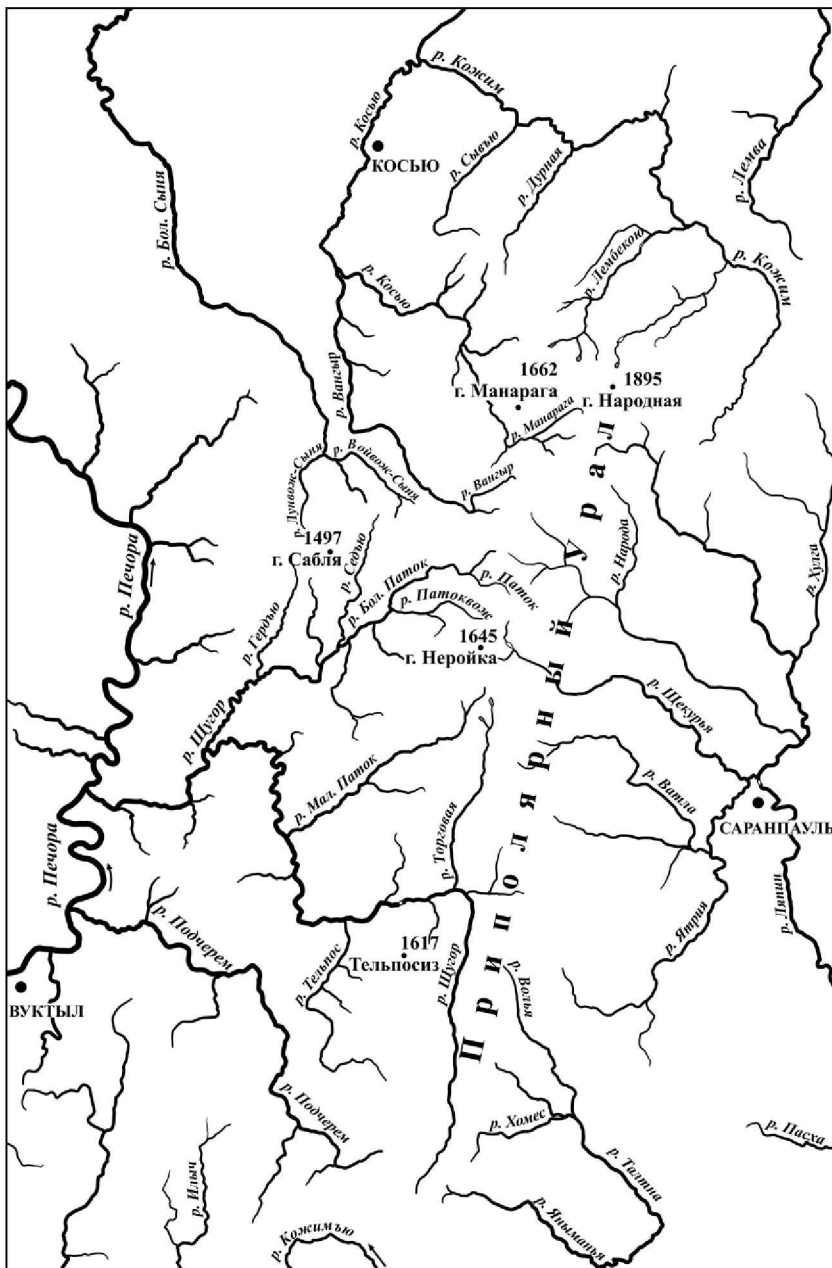


Рис. 1. Карта-схема Приполярного Урала.
Fig. 1. Map-scheme of the Subpolar Urals.

-Сыня и Косью (парк «Югыд ва»), а также рек некоторых региональных ООПТ Республики Коми – Унья (комплексный заказник «Уньинский»), Илч (ихтиологический заказник «Илчский») и Большая Сыня (биологический заказник «Сынинский»)

Сбор полевых материалов осуществлен с использованием общепринятых методов ихтиологических исследований [12–14]. Отлов рыб произведен при помощи крючковых снастей – спиннингов с блесной «Blue fox» номер 3, поплавочных удочек и кораблика. В подледный период применяли зимние удочки, с мормышкой или блесной. Регистрировали время и место лова, длину рыб по Смитту, общую массу тела, пол и степень зрелости. Возраст рыб определен по чешуе.

Необходимо особо подчеркнуть, что, как показывает наш многолетний опыт, использование

крючковых снастей в отношении хариуса горных рек Северного и Приполярного Урала оказалось наименее селективным по сравнению со ставными сетями, неводами и волокушами. Действительно, при использовании крючковых снастей из уловов выпадают младшевозрастные группы 0+ и 1+, а также, частично, 2+ лет. Особенности территориального распределения хариуса, тяготеющего к порогам и перекатам, чрезвычайно осложняют применение изначально высокоселективных ставных или сплавных сетей. В то же время в уловах мальковых неводов и волокуш не попадает целый ряд старшевозрастных групп хариуса. Таким образом, при определенных допущениях представляется вполне адекватным и методически оправданным сопоставление и выстроение в многолетние ряды выборок, полученных в разные годы и сезоны года с использованием идентичных и при этом наименее селективных методов отлова крючковыми снастями.

Результаты и обсуждение

Европейский хариус широко распространен во многих водоемах Европы, хотя в последние десятилетия стал редким в большинстве из них. Популяции хариуса *Thymallus thymallus* р. Урал и верховьев Волги включены в Красную книгу России, а также в Красные книги целого ряда субъектов Российской Федерации.

На территории национального парка «Югыд ва» и Печоро-Илычского государственного заповедника европейский хариус обитает практически во всех

водотоках, до самых истоков. В верховьях тех рек парка «Югыд ва», где отсутствует арктический голец, он нередко представляет собой единственный обитающий здесь вид рыб. На территории данного резервата он обнаружен и во многих горных озерах Приполярного Урала: Торговое, Длинное и одно из безымянных озер бассейна р. Торговая, три озера бассейна р. Малый Паток, озера Номты и Паток (бассейн Патока), два озера бассейна Большого Патока. Отмечен в двух безымянных озерах в бассейнах низовьев Потэмью и Сивъяхи, двух Базовых, Сыняты и еще пяти озерах бассейна р. Войвож-Сыня, Пономаревское и двух безымянных бассейна р. Вангыр, озерах Малое Болбанты и Падехаты бассейна р. Кожим [16].

В летнее время европейский хариус держится преимущественно на перекатах и углубленных уча-

стках с ускоренным течением, в подледный период концентрируется главным образом на плесах. Весной и осенью совершает местные (хотя и довольно протяженные, до нескольких десятков километров) сезонные миграции [16].

Хариус нерестится в конце мая–начале июня (в отдельные годы и в некоторых горных озерах национального парка «Югыд ва» до начала июля). Рацион питания исключительно разнообразен, однако преобладают личинки поденок, ручейников, веснянок и рыба. Высока встречаемость в питании личинок поденок, моллюсков, наземных насекомых, крупных личинок двукрылых, а также водорослей и детрита. Крупные особи потребляют мышевидных грызунов и лягушек. Характерны сезонные и возрастные изменения состава пищи хариуса, причем с возрастом увеличивается значение рыб.

Группировки хариуса, исследуемые нами в зимнее время на мониторинговых точках предгорных участков рек национального парка «Югыд ва», занимают летние стации на участках верхних течений магистральных русел водотоков и их притоков, в том числе и малых рек и ручьев. Рыбы из наших сборов, отловленные в период открытой воды, после ледостава располагаются на нижних участках той или иной водной системы и, таким образом, подвержены большей вероятности быть отловленными по сравнению с группировками, обитающими в верховьях водотоков и ручьях, особенно за пределами ООПТ.

Один из наиболее продолжительных рядов наблюдений накоплен нами на предгорном участке р. Малый Паток, правого притока р. Щугор (табл. 1). Сопоставление величины показателей за более чем

Таблица 1

Биологическая характеристика европейского хариуса из крючковых уловов в р. Малый Паток, предгорный участок

Table 1

Biological characteristics of European grayling from hook catches in the Maly Patok River, foothill section

Кол-во возрастных групп	Средняя длина±m. мм минимум-максимум	Средняя масса±m. г минимум-максимум	Доля половозрелых %	Средний возраст	Соотношение самцы:самки, %
Сентябрь 1996 г.					
8(12)	356±4.2 280-494	480±19.0 220-390	73.9	6.5	58.7:41.3
Сентябрь 1997 г.					
5(9)	354±5.3 297-419	535.6±26.5 294-923	78.8	6.7	57.6:42.4
Август 2002 г.					
8(12)	334.±17.4 257-444	419.1±131.0 173-1010	49.1	6.7	54.7:45.3
Май 2003 г.					
8(11)	335.1±4.7 214-431	389±17.8 87-832	61	6.9	55.8:44.2
Август 2003 г.					
5(9)	338.1±5.2 281-415	384.7±20.0 209-740	73.8	6.5	54.8:45.2
Апрель 2004 г.					
6(9)	324.3±7.9 208-406	340.8±24.2 73-669	41.9	6.7	38.7:61.3
Май 2004 г.					
3(9)	347.6±8.3 290-458	411.±38 227-965	50	7.2	62.5:37.5
Апрель 2005 г.					
4(10)	347.4±5.9 243-410	404.4±19.8 130-623	79	7.9	51.5:48.5
Май 2007 г.					
6(14)	385.3±10.6 250-505	608±44.0 289-1333	86.4	9.3	68.2:31.8
Апрель 2008 г.					
7(10)	344.3±6.8 271-410	434.9±26.5 188-740	77.1	8.0	40:60
Февраль 2011 г.					
4(11)	369.8±8.8 330-406	520.5±42.3 356-698	87.5	8.4	50:50
Март 2016 г.					
6(10)	297.9±9.8 223-422	267.5±32.1 95-748	26.9	5.8	57.7:42.3
Июль 2016 г.					
5(10)	354.5±7.2 274-402	435±25.3 198-604	95	7.7	50:50
Сентябрь 2017 г.					
5(11)	386.5±7.0 340-455	651.2±33.7 95-748	90.5	8.7	71.4:28.6

Примечание. В скобках – максимальный зарегистрированный в выборке возраст рыб (годы).

Note. In brackets –maximum fish age (years) recorded in the sample

20-летний период и в разные сезоны года свидетельствует об их определенной изменчивости и при этом существенной общей стабильности.

Ранее было установлено, что к середине 1990-х гг. средний возраст европейского хариуса бассейна р. Щугор снизился с 7.1 до 4.7 лет [1]. Это сопровождалось омоложением популяции и сокращением числа возрастных групп и доли половозрелых рыб. Необходимо подчеркнуть, что если проходные (семга) и полупроходные (сиг, нельма) виды подвергаются вылову и на путях миграций, и на нерестилищах, расположенных на уральских притоках р. Печоры, то туводные рыбы, в частности, хариус – только в пределах той или иной водной системы. В случае с хариусом р. Малый Паток речь идет о водотоке, который целиком находится в пределах национального парка «Югыд ва».

Исследования в рамках долговременного мониторинга состояния популяции европейского хариуса бассейна р. Большой Паток ведутся на нескольких станциях. Две из них заложены на предгорных участках русла этого водотока – в районе устьев левого притока Большого Патока р. Вангырью и правого притока р. Седью.

В табл. 2 представлены биологические показатели контрольных уловов хариуса в районе устья р. Седью в подледные периоды 1998–2018 гг., предшествующие распадению льда (март–апрель).

В целом проявляется положительная динамика значений большинства из использованных

показателей.

Действительно, на одних и тех же станциях с годами увеличивается средний возраст выборок, средняя длина и масса рыб, доля половозрелых особей в уловах. Весьма значительным остается с годами число выявленных возрастных групп, сохраняются старшевозрастные группы рыб с предельными возрастными (12+–15+).

Несколько иная тенденция прослеживается при сопоставлении данных, полученных на другой точке долговременного мониторинга, в районе устья р. Вангырью (рис. 2, 3). Ряд показателей проявляет межгодовую вариабельность, лишенную какой-то определенной закономерности, за исключением намечающегося двухлетнего цикла варьирования показателей, связанных с возрастной структурой популяции. При этом обращает внимание сохраняющаяся общая стабильность показателей, отражающая соответствующий статус состояния местной группировки европейского хариуса.

В отличие от района места впадения в р. Большой Паток р. Седью, эта точка является доступной для исследований не только в периоды перед распадением льда, но и в ноябре, во время ледостава. Возможно, именно привлечение данных, полученных в осенне-зимний период, в большей степени сказывается на общей картине динамики биологических показателей, чем иные обстоятельства. Среди последних в первую очередь привлекают внимание межсезонные и межгодовые особен-

Таблица 2

Биологическая характеристика европейского хариуса из крючковых уловов в р. Большой Паток, район устья р. Седью

Table 2

Biological characteristics of European grayling from hook catches in the Bolshoy Patok River, near the mouth of the Sedyu River

Кол-во возрастных групп, %	Средняя длина±m, мм минимум-максимум	Средняя масса±m, г минимум-максимум	Доля половозрелых, %	Средний возраст	Соотношение самцы:самки, %
Май 1998 г.					
9(12)	358±7.5 218-471	523.5±31.3 91-1146	76	7.6	54:46
Май 2003 г.					
9(13)	359.8±5.7 232-521	488±24.5 101-1328	68.9	7.9	23.3:76.7
Апрель 2005 г.					
8(12)	354.9±12.89 239-475	473.6±52.71 101-1061	59	7.7	51.9:48.1
Март 2010 г.					
8(14)	344.6±10.1 271-475	450±46.1 175-1075	84.6	8.0	69.2:30.8
Март 2012					
10 (15)	351.7±7.3 251-461	472.8±33.6 144-1086	75.6	8.2	43.9:56.1
Апрель 2015 г.					
8(12)	360±8.60 243-455	466.4±32.16 133-929	79.1	8.4	55.8:44.2
Март 2016 г.					
8(14)	375.4±5.2 235-462	562.1±22.85 104-1027	92.3	8.5	69.2:30.8
Апрель 2018 г.					
8(13)	392.5±6.48 276-444	635.1±29.21 192-934	90.2	9.2	75.6:24.4

Примечание. В скобках – максимальный зарегистрированный в выборке возраст рыб (годы).

Note. In brackets – maximum fish age (years) recorded in the sample.

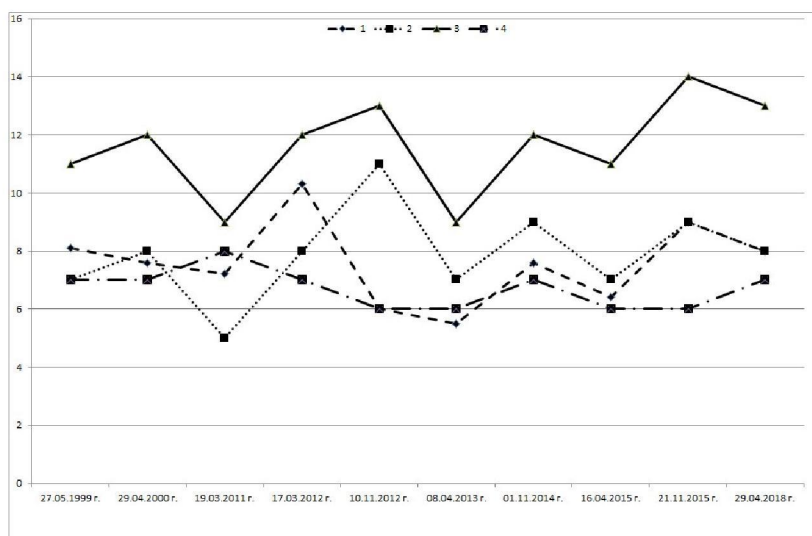


Рис. 2. Динамика величины биологических показателей европейского хариуса из крючковых уловов в р. Большой Паток, район устья р. Вангырю. 1 – средний возраст, годы; 2 – количество возрастных групп; 3 – максимальный возраст, годы; 4 – возраст массового полового созревания, годы.

Fig. 2. Dynamics of biological indicators of European grayling from hook catches in the Bolshoy Patok river, near the mouth of the Vangyryu river. 1 – average age, years; 2 – number of age groups; 3 – maximum age, years; 4 – the age of mass sex maturation, years.

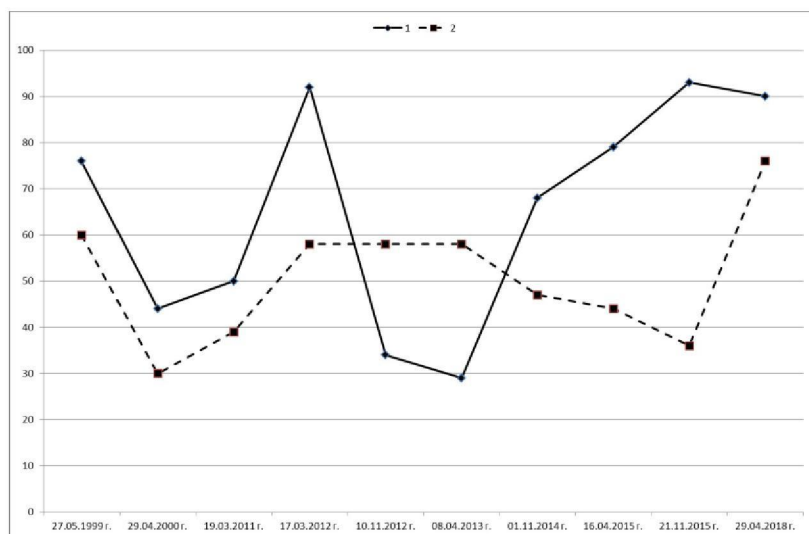


Рис. 3. Динамика величины биологических показателей европейского хариуса из крючковых уловов в р. Большой Паток, район устья р. Вангырю. 1 – доля половозрелых особей в выборке, %; 2 – доля самок, %.

Fig. 3. Dynamics of biological indicators of European grayling from hook catches in the Bolshoy Patok river, near the mouth of the Vangyryu river. 1 – percentage of mature individuals in the sample, %; 2 – percentage of females, %.

ности стациального распределения разновозрастных групп хариуса.

В условиях официального запрета лова рыбы в водных системах федеральных особо охраняемых природных территорий Республики Коми остается вероятность отлова рыбы на нижерасположенных участках рек (за пределами ООПТ), а также неза-

конного изъятия (браконьерство). Очевидно, при масштабном вылове рыбы это должно сказаться на биологических показателях хариуса. Тем не менее в масштабах почти 20-летнего периода наблюдений на данной точке мониторинга все эти показатели демонстрируют общую стабильность.

Ранее было установлено, что в первой половине 90-х гг. прошлого века средний возраст изученных популяций европейского хариуса уральских и тиманских рек, за редким исключением (верховья рек Вангыр и Малый Паток), варьировал в пределах 2.7–3.7 лет [1]. В частности, это касалось таких водотоков, как Косью, Кожим, Лемва (Приполярный и Полярный Урал), а также Белая Кедва, Ухта и Седью (Тиманский край).

Состояние популяции европейского хариуса р. Вангыр по результатам его обследования в июле 1994 г. также различалось на разных участках водотока – горных (средний возраст 5.9 лет) и равнинных (3.7 лет). Как видно из табл. 3, в последние два десятилетия величина большинства показателей заметно выросла и стабилизировалась. Не столь выраженное, как в случае с динамикой показателей длины и массы тела, увеличение среднего возраста объясняется различиями темпа роста хариуса в бассейне р. Вангыр и водотоках Северного и южной части Приполярного Урала.

В последние два с половиной десятилетия наблюдается в целом позитивная динамика и существенная стабильность большинства из рассматриваемых нами биологических показателей европейского хариуса изученных популяций.

Эта закономерность особенно четко проявляется при сопоставлении популяций хариуса рек федеральных особо охраняемых природных территорий, с одной стороны, и региональной системы ООПТ Республики Коми, с другой (табл. 4).

На первый взгляд, несколько не соответствует выявленной закономерности величина ряда показателей хариуса рек Печора и Подчерем, существенно уступающая таковой при сравнении с популяциями других рек федеральных ООПТ. В первом случае это связано с отсутствием в районе истоков р. Печоры озер и подходящих для обитания хариуса притоков, в результате чего в русле водотока одновременно обитают представители всех возрастных классов.

Таблица 3

Биологическая характеристика европейского хариуса из крючковых уловов в р. Вангыр, горный участок

Table 3

Biological characteristics of European grayling from hook catches in the Vangyr River, mountain section

Кол-во возрастных групп, %	Средняя длина±m, мм минимум-максимум	Средняя масса±m, г минимум-максимум	Доля половозрелых, %	Средний возраст	Соотношение самцы:самки, %
Июль 1994 г.					
3(6)	<u>364±6.3</u> 290-528	<u>476.6±33.9</u> 190-1560	65.8	5.9	37.1:62.9
Июль 1998 г.					
5(9)	<u>352±19.9</u> 217-490	<u>528.5±77.43</u> 94-1061	69.6	6.0	56.5:43.5
Август 2004 г.					
7(9)	<u>368.7±11.58</u> 300-515	<u>549.5±57.31</u> 260-1278	48.4	5.0	58.1:41.9
Август 2010 г.					
6(12)	<u>452.9±5.32</u> 370-551	<u>974.6±29.9</u> 517-1422	100	7.8	70.2:29.8
Июнь-июль 2011 г.					
4(9)	<u>422.4±5.83</u> 381-514	<u>760±32.55</u> 513-1212	100	6.6	56.3:43.8
Август 2012 г.					
7(11)	<u>416.2±4.64</u> 367-480	<u>706.3±21.8</u> 488-1058	100	7.1	50.9:49.1
Август 2015 г.					
6(10)	<u>403±8.89</u> 320-469	<u>715.7±43.21</u> 314-1009	88	6.8	48:52

Примечание. В скобках – максимальный зарегистрированный в выборке возраст рыб (годы).

Note. In brackets – maximum fish age (years) recorded in the sample.

Таблица 4

Биологическая характеристика европейского хариуса бассейнов некоторых уральских рек

Table 4

Biological characteristics of European grayling of some Ural river basins

Район	Кол-во возрастных групп	Средняя длина±m, мм минимум-максимум	Средняя масса±m, г минимум-максимум	Доля половозрелых, %	Средний возраст, лет	Возраст массового созревания, годы	Соотношение самцы:самки, %
Федеральные ООПТ	р. Печора (верховья). Июль 2003 г.						
	8 (10)	<u>284.5±7.6</u> 178-450	<u>280.5±22.6</u> 51-944	35	4.9	6+	56.6:43.4
	р. Кожимью (низовья). Сентябрь 2015 г.						
	10 (14)	<u>388±10.39</u> 252-470	<u>631.6±45.3</u> 183-1130	92.6	9.6	6+	70.4:29.6
	р. Подчерем (верховья). Июль 2017 г.						
	6(7)	<u>280.8±9.5</u> 173-374	<u>247.1±23.6</u> 54-554	35.5	4.4	6+	67.7:32.3
	р. Войвож-Сыня (верховья). Июнь 2014 г.						
Региональные ООПТ	8(14)	<u>402.9±6.8</u> 254-490	<u>666.2±31.8</u> 147-1176	83.8	9.1	6+	41.9:58.1
	р. Косью (верховья). Август 2015 г.						
	6(12)	<u>410.9±12.36</u> 348-488	<u>706.1±60.66</u> 414-1082	100	7.3	6+	75:25
	р. Унья (среднее течение). Сентябрь 2013 г.						
	4(4)	<u>223.6±8.3</u> 133-302	<u>108.4±11.9</u> 21-234	10	2.3	3+	40:60
	р. Илыч, верховья. Июль 2015 г.						
	6(8)	<u>268.5±10.1</u> 191-416	<u>212.8±150.5</u> 65-743	12	4.6	6+	72:28
	р. Большая Сыня, среднее течение. Июль 2002 г.						
	3(4)	<u>191.6±3.7</u> 165-288	<u>76.4±5.6</u> 50-254	0	2.1	5+	60:40

Примечание. В скобках – максимальный зарегистрированный в выборке возраст рыб (годы).

Note. In brackets – maximum fish age (years) recorded in the sample.

Здесь необходимо отметить, что ряд водотоков национального парка «Югд ва» имеют на водосборе глубоководные озера, соединенные протоками с магистральным руслом рек. В период открытой воды младшевозрастные группировки хариуса заходят в эти озера на нагул, в результате чего на горных участках рек занимают летние станции, преимущественно половозрелые группировки хариуса.

Относительно р. Подчерем нами установлено, что в меженный период большая часть старшевозрастных рыб мигрирует в многочисленные притоки. Например, в низовьях р. Тименка средний возраст хариуса составил 8.7 лет, средняя длина – 382.7 мм и масса – 627 г. Соответствующие показатели для р. Оселок – 6.8 лет, 339.5 г и 449.5 г. Выборки хариуса в обоих притоках р. Подчерем были представлены исключительно половозрелыми особями. Таким образом, притоки являются своеобразным «буфером», поддерживающим показатели местных группировок хариуса на достаточно высоком уровне.

Результаты сравнительного изучения биологических показателей европейского хариуса р. Подчерем и других рек национального парка «Югд ва» свидетельствуют о значительно большей подверженности рыбного населения данного водотока пресса рыболовства, в том числе и за пределами этого резервата.

Следует особо отметить, что европейский хариус представляется в обозримом будущем единственным перспективным с позиций возможности организации спортивного и любительского лова видом рыб бассейна р. Подчерем. Плотность других видов рыб, которые по своим биологическим показателям могли бы представлять интерес для реализации уставных задач национального парка «Югд ва» в отношении рекреации, оказалась очень низкой (семга), либо это весьма немногочисленные здесь виды (сиг, щука и др.).

В то же время следует подчеркнуть, что входящая в состав ихтиологического заказника «Илычский» р. Илыч одновременно находится в охранной зоне Печоро-Илычского заповедника с соответствующим природоохранным потенциалом. Можно предположить, что именно это обстоятельство послужило основной причиной существенно большей величины биологических показателей европейского хариуса данного водотока по сравнению с таковой в реках региональных заказников «Уньинский» и «Сынинский». Это отражает различия состояния популяций хариуса в водотоках ООПТ разного статуса.

Несмотря на нахождение рек Унья и Большая Сыня в составе системы региональных особо охраняемых природных территорий Республики Коми, их рыбные ресурсы служат объектом масштабного любительского рыболовства. Не затрагивая в данной работе социально-экономические причины браконьерства, отметим, что обусловленный этим феноменом практически повсеместный в бассейнах данных рек перелов рыбы в существенной степени связан – в отличие от большинства других уральских притоков р. Печора – с доступностью не только для воздушного и водного, но и, в случае с заказником

«Сынинский», наземного транспорта.

Заключение

В первую очередь следует отметить то обстоятельство, что в последние два десятилетия в водотоках федеральных ООПТ наблюдается стабилизация величины биологических показателей европейского хариуса. При этом предельный максимальный возраст хариуса *Thymallus thymallus*, как правило, не выходит за установленные для вида рамки, составляющие 15 лет [17]. Ранее нами показано, что в условиях отсутствия лова рыбы и иных форм антропогенного воздействия в уральских озерах, как правило, с годами увеличивается доля сига и снижается роль окуня в рыбной части водного сообщества [18].

Анализ динамики структуры популяций европейского хариуса, населяющего водотоки бассейнов уральских притоков Печоры, позволил выявить определяющее позитивное значение режима особой охраны, поддерживаемого в национальном парке «Югд ва» и Печоро-Илычском государственном природном биосферном заповеднике. Сопоставление ситуации с другими резерватами региональной сети особо охраняемых территорий как в пределах западных склонов Урала [18, 19], так и на Тимане [4] указывает на значительно более высокую эффективность природоохранных мероприятий, предпринимаемых федеральными особо охраняемыми природными территориями Республики Коми.

Работа выполнена в рамках государственного задания по теме «Распространение, систематика и пространственная организация фауны и населения наземных и водных животных таежных и тундровых ландшафтов и экосистем европейского Северо-Востока России», № АА-АА-17-117112850235-2.

Литература

1. *Actual state of the Pechora basin ecosystems: biological richness of an undisturbed river flow/ A.Taskaev, B.Fokkens, I.Lavrinenko, M.van Eerden, O.Lavrinenko, V.Ponomarev // Dealing with nature in Deltas: proceedings of Wetland Management Symposium. Lelystad, the Netherlands. 1998. P. 81–91.*
2. *Пономарев В.И., Лоскутова О. А. Мониторинг состояния рыбных ресурсов и водных беспозвоночных бассейна реки Большой Паток (Северный Урал) // Водные организмы в естественных и трансформированных экосистемах европейского Северо-Востока. Сыктывкар: Коми НЦ УрО РАН, 2002. С. 90–113 (Тр. Коми научного центра УрО РАН; № 170).*
3. *Пономарев В.И., Сидоров Г.П. Обзор ихтиологических и рыбохозяйственных исследований в бассейне реки Печора // Водные организмы в естественных и трансформированных экосистемах европейского Северо-Востока. Сыктывкар: Коми НЦ УрО РАН, 2002. С. 5–33 (Тр. Коми научного центра УрО РАН; № 170).*
4. *Захаров А.Б. Рыбное население бассейна р. Печора. Современное состояние и проблемы*

- сохранения: Материалы «Комплексной Печорской экспедиции» // Известия Коми республиканского отделения Русского географического общества. 2016. Вып. 1. С. 33–57.
5. *Захаров А.Б., Пономарев В.И., Таскаев А.И.* Рыбные ресурсы крупных речных систем европейской части Арктики России и перспективы развития рыбного хозяйства // Север: арктический вектор социально - экологических исследований. Сыктывкар: Коми НЦ УрО РАН, 2008. С. 329–349.
 6. *Multiple indicators* of human impacts on the environment in the Pechora Basin, northeastern European Russia/T.R.Walker, P.D. Crittenden, V.Dauvalter, V. Jones, P.Kuhry, O.Loskutova, K.Mikkola, A.Nikula, E.Patova, V.Ponomarev, T.Pystina, O.Ratti, N.Solovieva, A.Stenina, T.Virtanen, S.D. Young // *Ecological indicators*. 2009. Vol. 9. Issue 4. P. 765–779. DOI:10.1016/j.ecolind.2008.09.008
 7. *Дёгтева С.В., Пономарев В.И.* Сеть особо охраняемых природных территорий на Северо-Востоке европейской части России // Вестник Института биологии Коми НЦ УрО РАН. 2019. № 3. С. 2–18. DOI: 10.31140/j.vestnikib.2019.3(210).1
 8. *Абакумов В.А.* Продукционные аспекты биомониторинга пресноводных экосистем // Продукционно-гидробиологические исследования водных экосистем. Л.: Наука, 1987. С. 51–61.
 9. *Кривошук Д.А., Шаланки Я., Гусев А.А.* Международное сотрудничество в области биоиндикации антропогенных изменений среды // Биоиндикация и биомониторинг. М.: Наука, 1991. С. 5–9.
 10. *Никольский Г.В.* Экология рыб. М.: Высшая школа, 1974. 368 с.
 11. *Рикер У.Е.* Методы оценки и интерпретации биологических показателей рыб. М.: Пищевая промышленность, 1979. 408 с.
 12. *Правдин И.Ф.* Руководство по изучению рыб (преимущественно пресноводных). М.: Пищевая промышленность, 1966. 376 с.
 13. *Мина М.В., Клевезаль Г.А.* Рост животных. М.: Наука, 1976. 292 с.
 14. *Решетников Ю.С.* Экология и систематика сиговых рыб. М.: Наука, 1980. 300 с.
 15. *Пonomarev V.I.* Рыбы озер западных склонов Приполярного и Полярного Урала // Известия Коми научного центра УрО РАН. 2017. Вып. 2 (30). С. 16–29.
 16. *Захарченко Г.М.* О миграциях хариуса *Thymallus thymallus* (L.) в верховьях Печоры // Вопросы ихтиологии. 1973. Т. 13. Вып. 4 (81). С. 744–745.
 17. *Рыбы в заповедниках России.* В двух томах/ Под ред. Ю.С. Решетникова. Т.1. Пресноводные рыбы. М.: Т-во научных изданий КМК, 2010. 627 с.
 18. *Ponomarev V. I.* Aquatic Fauna of Water Bodies in the Maly Patok River Basin (the Subpolar Urals). I. Fishes // *Inland Water Biology*. 2019. Vol. 12. No 4. P. 384–392. DOI: 10.1134/S1995082919040114
 19. *Ponomarev V.I., Loskutova O.A.* Effect of Elevation Gradient on the Structure of Aquatic Communities in the Vangyr River Basin, the Subpolar Urals // *Russian Journal of Ecology*. 2020. No. 1. P. 74–83. DOI:10.1134/S1067413620010099

References

1. *Actual state* of the Pechora basin ecosystems: biological richness of an undisturbed river flow / A.Taskaev, B.Fokkens, I.Lavrinenko, M.van Eerden, O.Lavrinenko, V.Ponomarev // *Dealing with nature in Deltas: proc. of Wetland Management Symposium*. Lelystad, the Netherlands: 1998. P. 81–91.
2. *Ponomarev V.I., Loskutova O. A.* Monitoring sostoyaniya rybnnykh resursov i vodnykh bespozvonochnykh basseyna reki Bol'shoy Patok (Severnnyy Ural) [Monitoring of the state of fish resources and aquatic invertebrates of the Bolshoy Patok River basin (the Northern Urals)] // *Aquatic organisms in natural and transformed ecosystems of the European North-East*. Syktyvkar: Komi Sci. Centre, Ural Branch, RAS, 2002. P. 90–113 (Proc. of the Komi Sci. Centre, Ural Branch, RAS; No. 170).
3. *Ponomarev V.I., Sidorov G.P.* Obzor ikhtologicheskikh i rybokhozyaystvennykh isledovaniy v bassejne reki Pechora [Review of the ichthyological and fisheries research in the Pechora River basin] // *Aquatic organisms in natural and transformed ecosystems of the European North-East*. Syktyvkar: Komi Sci. Centre, Ural Branch, RAS, 2002. P. 5–33 (Proc. of the Komi Sci. Centre, Ural Branch, RAS; No. 170).
4. *Zakharov A.B.* Rybnoye naseleniye basseyna reki Pechora. Sovremennoye sostoyaniye i problemy sokhraneniya [The fish population of the Pechora River basin. The current state and conservation problems]: Materials of the “Complex Pechora expedition” // *Proc. of the Komi Republic Branch of the Russian Geographical Society*. Syktyvkar, 2016. P. 33–57.
5. *Zakharov A.B., Ponomarev V.I., Taskaev A.I.* Rybnnye resursy krupnykh rechnykh sistem yevropeyskoy chasti Arktiki Rossii i perspektivy razvitiya rybnnoy khozyaystva [Fish resources of major river systems in the European part of the Russian Arctic and prospects for the development of fisheries] // *Sever: arkticheskiy vektor sotsial'no-ekologicheskikh issledovaniy* [The North: Arctic vector of social and ecological research]. Syktyvkar: Komi Sci. Centre, Ural Branch, RAS, 2008. P. 329–349.
6. *Multiple indicators* of human impacts on the environment in the Pechora Basin, northeastern European Russia / T.R. Walker, P.D. Crittenden, V. Dauvalter, V. Jones, E. Patova, V.Ponomarev, T.Pystina, O.Ratti, P.Kuhry, O. Loskutova, R. Mikkola, A. Nikula, N. Solovieva, A. Stenina, T. Virtanen, S.D. Young // *Ecological indicators*. 2009. Vol. 9. Issue 4. P. 765–779. DOI: 10.1016/j.ecolind.2008.09.008
7. *Degteva S.V., Ponomarev V.I.* Set' osobo okhranyayemykh prirodnnykh territoriy na severo-vostoke evropeyskoy chasti Rossii [The network of protected areas in the north-east of

- the European Russia] // Bull. of Inst. of Biology, Komi Sci. Centre, Ural Branch, RAS. 2019. No. 3. P. 2–18. DOI: 10.31140/j.vestnikib.2019.3(210) 1
8. *Abakumov V.A.* Produktsionnyye aspekty biomonitoringa presnovodnykh ekosistem [Production aspects of the biomonitoring of freshwater ecosystems] // Produktsionno-gidrobiologicheskiye issledovaniya vodnykh ekosistem [Production-hydrobiological research of aquatic ecosystems]. Leningrad: Nauka, 1987. P. 51–61.
9. *Krivolutsky D.A., Shalanhi Ya., Gusev A.A.* Mezhdunarodnoye sotrudnichestvo v oblasti bioindikatsii antropogennykh izmeneniy sredy [International cooperation in the field of bioindication of anthropogenic environmental changes] // Bioindikatsiya i biomonitoring [Bioindication and biomonitoring]. Moscow: Nauka, 1991. P. 5–9.
10. *Nikolsky G.V.* Ekologiya ryb [Fish ecology]. Moscow: Vysshaya Shkola, 1974. 368 p.
11. *Riker U.E.* Metody ocenki i interpretatsii biologicheskikh pokazatelei ryb [Methods of assessment and interpretation of fish biological indicators]. Moscow: Pishchevaya promyshlennost' [Food Industry], 1979. 408 p.
12. *Pravdin I.F.* Rukovodstvo po izucheniyu ryb (preimushchestvenno presnovodnykh) [Fish research manual (mainly freshwater species)]. Moscow: Pishchevaya promyshlennost' [Food Industry], 1966. 376 p.
13. *Mina M.V., Klevezal G.A.* Rost zhivotnykh [Animal growth]. Moscow: Nauka, 1976. 292 p.
14. *Reshetnikov Yu.S.* Ekologiya i sistematika sigovykh ryb [Whitefish species ecology and systematics]. Moscow: Nauka, 1980. 300 p.
15. *Ponomarev V.I.* Ryby ozer zapadnykh sklonov Pripolyarnogo i Polyarnogo Urala [Fishes of lakes of the western slopes of the Pre-Polar and Polar Urals] // Proc. of the Komi Sci. Centre, Ural Branch, RAS. 2017. Issue 2 (30). P. 16–29.
16. *Zakharchenko G.M.* O migratsiyakh khariusa *Thymallus thymallus* (L.) v verkhov'yakh Pechory [Migrations of the grayling *Thymallus thymallus* (L.) in the upper reaches of the Pechora] // Ichthyology issues. 1973. Vol. 13. Issue 4 (81). P. 744–745.
17. *Ryby v zapovednikakh Rossii. V dvukh to-makh (pod red. Yu.S. Reshetnikova)* [Fishes in Russian reserves (in two volumes) / Ed. Yu.S. Reshetnikov. Vol. 1. Presnovodnyye ryby [Freshwater fishes]. Moscow: Tovarischestvo nauchnykh izdaniy KMK [KMK Partnership of Sci. Publications], 2010. 627 p.
18. *Ponomarev V.I.* Aquatic Fauna of Water Bodies in the Maly Patok River Basin (the Subpolar Urals). I. Fishes // Inland Water Biology. 2019. Vol. 12. No. 4. P. 384–392. DOI: 10.1134/S1995082919040114
19. *Ponomarev V.I., Loskutova O. A.* Effect of Elevation Gradient on the Structure of Aquatic Communities in the Vangyr River Basin, the Subpolar Urals // Russian J. of Ecology. 2020. No. 1. P. 74–83. DOI:10.1134/S1067413620010099

Статья поступила в редакцию 10.02.2020

УДК 595.789: 591.9 (470.1)
DOI 10.19110/1994-5655-2020-3-15-27

А.Г.ТАТАРИНОВ, О.И.КУЛАКОВА

**ЛАНДШАФТНАЯ И РЕГИОНАЛЬНАЯ
АКТИВНОСТЬ БУЛАВОУСЫХ
ЧЕШУЕКРЫЛЫХ (*LEPIDOPTERA*,
RHOPALOCERA) ВОСТОЧНО-
ЕВРОПЕЙСКОЙ ГИПОАРКТИКИ**

*Институт биологии
ФИЦ Коми НЦ УрО РАН,
г. Сыктывкар*

kulakova@ib.komisc.ru

A.G.TATARINOV, O.I.KULAKOVA

**LANDSCAPE AND REGIONAL
ACTIVITY OF BUTTERFLIES
(*LEPIDOPTERA*, *RHOPALOCERA*) OF
THE EAST EUROPEAN HYPOARCTIC
ZONE**

*Institute of Biology, Federal Research Centre
Komi Science Centre, Ural Branch, RAS,
Syktывkar*

Аннотация

В статье на примере восточноевропейской гипоарктической фауны булавоусых чешуекрылых обсуждается возможность применения оценки ландшафтной и региональной активности видов в качестве критериев выявления их зоны экологического оптимума относительно известных физико-географических рубежей и для определения ландшафтно-зональной структуры фауны крупных территориальных единиц (ландшафтных зон, областей, стран).

Ключевые слова:

булавоусые чешуекрылые, локальная фауна, ландшафтная, региональная активность видов, Гипоарктика, Русская равнина, Урал

Abstract

The paper discusses the application of assessment of landscape and regional activity of species as criteria for identifying the zone of ecological optimum and landscape-zonal typification of Butterflies. By analogy with these concepts in comparative Floristics, the authors have developed a system of points and categories of species activity. Using the example of HypoArctic fauna Rhopalocera of the Russian plain and the Ural mountains, it is shown that the use of integrated indicators of abundance and occurrence, which are the basis of landscape and regional activity of species, allows us to determine the nature of their territorial distribution significantly more accurately than expert assessments and to identify the zone of ecological optimum relative to physical and geographical areas. It was found that landscape activity in Butterflies can change significantly in large regions with a pronounced gradient of environmental conditions. According to the level of regional activity, species are relatively constant in vegetation subzones, which makes it possible to adequately identify and characterize landscape-zonal groups within these territorial areas.

Keywords:

Butterflies, local fauna, landscape and regional species activity, HypoArctic zone, Russian plane, Ural mountains

•

Одним из важнейших направлений хронологических исследований животных является анализ количественного распределения видов в крупных географических регионах в связи с параметрами окружающей среды, антропогенными и историческими факторами. Данный аспект относится уже не столько к зоогеографии, сколько к экологии, так как здесь во внимание принимаются не только границы, но и топография ареалов, показатели обилия и встречаемости видов в природных сообществах и ландшафтах, на основе чего выявляется зона их эко-

Логического оптимума [1]. Как отмечают исследователи [2], описанный подход при выявлении закономерностей территориального размещения видов и пространственной организации фаун более обоснован, но отличается сложностью выбора критериев. Прежде всего, это касается выбора модельных таксономических групп, масштаба анализируемых территорий и способов определения зоны экологического оптимума видов в пределах изучаемого региона.

Насекомые – очень популярный объект эколого-географических исследований, однако сложившиеся в энтомологии традиции выбора таксонов не всегда адекватно отвечают конечным целям гекелевской хронологии. Булавоусые, или дневные чешуекрылые, в этом отношении являются прекрасной модельной группой. Это хорошо изученное надсемейство отряда Lepidoptera, объединяющее около 18 тыс. видов [3]. Его представители широко распространены от экваториальных лесов до арктических тундр и субантарктических редколесий, характеризуются относительно высокой численностью и встречаемостью, выраженной ландшафтно-зональной и биотопической приуроченностью, имеют высокий расселительный потенциал и таким образом соответствуют всем требованиям хронологического анализа.

Одной из важнейших концептуальных проблем является определение территориальных выделов, в которых будет выявляться зона экологического оптимума. Очевидно, что у многих широко распространенных видов ее положение относительно природно-климатических рубежей будет изменяться от одного региона к другому. При выявлении закономерностей пространственного варьирования биоразнообразия наиболее корректные результаты можно получить в едином физико-географическом секторе, который имеет значительную меридиональную протяженность, совпадающую с глобальным трендом биоразнообразия [1]. В соответствии с этим тезисом зону экологического оптимума видов логично определять в границах крупнейших таксономических единиц ландшафтного районирования – ландшафтных стран. Типологически выделяемые природные территориальные комплексы этого ранга в полной мере отражают неоднородность ландшафтной сферы и слагающих ее ландшафтов и позволяют подробно проследить варьирование численности и встречаемости видов на градиенте условий окружающей среды. Русская равнина и Уральская горная страна, протянувшиеся от полупустынь и степей до типичных и арктических тундр более чем на 2000 км, являются очень удобными модельными территориями для проведения крупномасштабных хронологических исследований.

Единого методического подхода к выявлению зоны экологического оптимума насекомых нет. В энтомологии превалируют весьма неопределенные и субъективные экспертные оценки уровня «очень редко», «редко», «обычно», «часто», «повсеместно», «массово» и т. п. Использование для этой цели количественных показателей обилия и встречаемости видов в зональных и аazonальных природных

сообществах ограничено малым объемом репрезентативных материалов по локальным фаунам. Даже для таких популярных и таксономических изученных групп насекомых, как булавоусые чешуекрылые, их совершенно недостаточно в крупных ландшафтных странах масштаба Русской равнины или Уральской горной страны. На данном этапе необходима компромиссная система категорий, которая опиралась бы на комплексную оценку представленности видов в регионе по стандартным качественным и количественным критериям, что позволило бы снизить уровень субъективности экспертных мнений. Подобный подход, например, был реализован Международным союзом охраны природы при разработке системы категорий редкости видов [4].

Для характеристики территориального распределения видов растений, их участия в сложении растительного покрова региональных выделов специалистами-ботаниками были разработаны и введены в практику понятия «ландшафтной активности» и «региональной активности» видов [5–7]. Мы предлагаем использовать их в качестве критериев выделения зоны экологического оптимума и ландшафтно-зональной типизации булавоусых чешуекрылых. Заметим, что многие методы и понятия сравнительной флористики были заимствованы и успешно применяются энтомологами. В частности, в изучении территориального размещения булавоусых чешуекрылых на европейском Северо-Востоке России показали свою эффективность метод локальных фаун и такие количественные параметры таксономического богатства, как пропорции фауны, изменение композиций таксонов вдоль широтного градиента и др. [8].

Район, материалы и методы исследований

Данная статья основана на материалах, собранных авторами на территории восточноевропейской Гипоарктики в период с 1993 по 2019 гг. Напомним, что Гипоарктика – биогеографическая категория, не совпадающая с физико-географическим понятием «Субарктика» и ландшафтно-зональными территориальными выделами, основным интегрированным критерием которых является растительный покров. Территориально гипоарктическая зона охватывает часть типичных тундр, южные тундры, лесотундру и северные окраины таежной зоны [1]. Таким образом, район исследований включает подзону крайнесеверной тайги, полосу лесотундры, подзоны южной (кустарниковой) и северной (типичной) тундр Русской равнины, Приполярного, Полярного, Заполярного Урала и Пай-Хоя.

Выбор гипоарктической зоны в качестве района исследований обусловлен несколькими причинами. Во-первых, формат статьи не дает возможности охарактеризовать территориальное размещение видов всей фауны Rhopalocera двух крупных ландшафтных стран. Поэтому в работе будут подробно охарактеризованы только виды, оценка активности которых позволила выявить зону их экологического оптимума в пределах восточноевропейской Гипоарктики. Во-вторых, именно в Гипоарктике зональные черты распределения булавоусых чешуекрылых проявляются наиболее отчет -

ливо. Объем накопленных материалов позволяет использовать количественные показатели численности и встречаемости видов на широтном отрезке от крайнесеверной тайги до типичной тундры. Наконец, данную работу авторы рассматривают, прежде всего, как методологическую, цель которой обосновать использование понятий ландшафтной и региональной активности видов в качестве критериев выявления зоны их экологического оптимума. Территориальное ограничение в данном случае вполне оправдано.

Статья основана на материалах обследования 30 локальных фаун (рис. 1). Локальная фауна интерпретируется по аналогии с понятием локальной флоры, как выявленная фауна какого-либо географического района, или проба фауны в нем, отражающая результаты первичных видовых учетов [9]. В настоящей работе локальной фауной булавоусых чешуекрылых считается композиция видов, учтенных во всех природных сообществах географического пункта в радиусе 20–25 км. Подробные сведения о периоде полевых работ в указанных локалитетах, коллекторах и публикациях, а также их географическая характеристика содержатся в монографии [8].

Номенклатура научных названий видов приведена с незначительными изменениями по КATALOGу чешуекрылых России [10], дифференциация границ и типология видовых ареалов – по схемам К.Б. Городкова [11], адаптированным для булавоусых чешуекрылых [8].

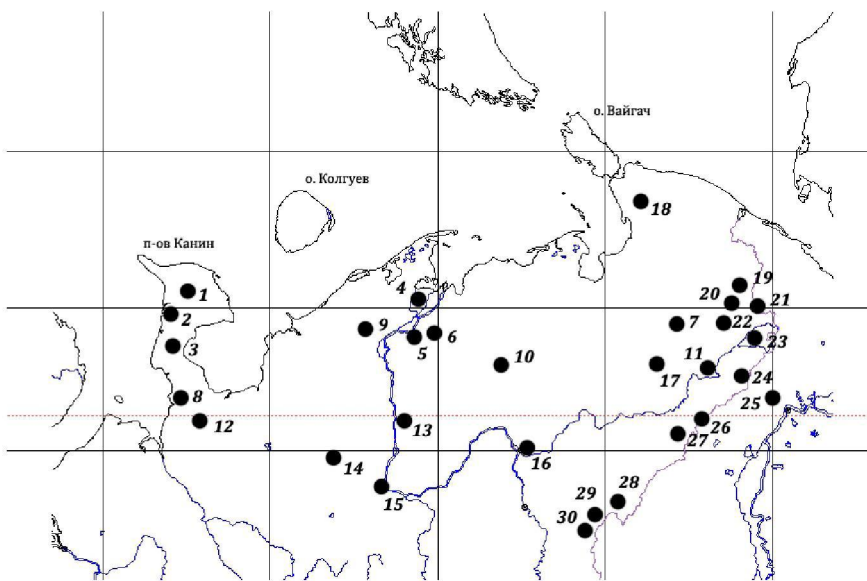


Рис. 1. Карта-схема района исследований.

Локальные фауны: 1 – Канинский Камень, 2 – Шойна, 3 – Сяторей, 4 – Голодная Губа, 5 – Нарьян-Мар, 6 – Шапкина-1, 7 – Падимейты, 8 – Несь, 9 – Сула, 10 – Харьгинский, 11 – Сейда, 12 – Кабанова, 13 – Океан, 14 – Тобыш, 15 – Усть-Цильма, 16 – Усинск, 17 – Большая Роговая, 18 – Малай Падея, 19 – Ховраты, 20 – Хальмер-Ю, 21 – Верхняя Кара, 22 – Воркута, 23 – Хребтовый, 24 – Полярный Урал, 25 – Красный Камень, 26 – Пагаты, 27 – Юньяха, 28 – Малды-Нырды, 29 – Вангыр-1, 30 – Паток.

Fig.1. Map-scheme of the study area.

Local fauna: 1 – Kaninsky Kamen', 2 – Shoina, 3 – Syatorei, 4 – Golodnaya Guba, 5 – Naryan-Mar, 6 – Shapkina-1, 7 – Padimeity, 8 – Nes', 9 – Sula, 10 – Kharyaginsky, 11 – Seida, 12 – Kabanova, 13 – Okean, 14 – Tobys, 15 – Ust-Tsilma, 16 – Usinsk, 17 – Bolshaya Rogovaya, 18 – Malai Padeya, 19 – Khovraty, 20 – Khalmer-Yu, 21 – Verkhnyaya Kara, 22 – Vorkuta, 23 – Khrebtovy, 24 – Polar Urals, 25 – Krasny Kamen', 26 – Pagaty, 27 – Yun'yakha, 28 – Maldy-Nyrd, 29 – Vangyr-1, 30 – Patok.

Результаты и обсуждение

На территории восточноевропейской Гипоарктики к 2019 г. было зарегистрировано 85 видов булавоусых чешуекрылых, 11 из которых являются сезонными мигрантами, образуют лишь временные популяции или их статус обитания в силу слабой представленности в локальных фаунах и природных сообществах не определен. В статье будет обсуждаться ландшафтная и региональная активность 36 коренных видов, преимущественно связанных с зональными тундровыми и горно-тундровыми сообществами.

По аналогии с флористическими понятиями ландшафтную и региональную активность видов булавоусых чешуекрылых мы определяем следующим образом:

Ландшафтная активность вида – оценка встречаемости (обычности) и среднего обилия (массовости) вида с учетом мозаичности или гомогенности его распределения в соответствующих конкретных/локальных фаунах.

Региональная активность вида – оценка поведения вида в относительно крупном географическом регионе или ландшафтном выделе: стране, области, провинции/подпровинции, зоне/подзоне, полосе растительности.

Ландшафтную активность вида логично определять в рамках конкретных фаун, границы которых естественные и у большинства животных совпадают с ландшафтными рубежами. Однако накопленных материалов для этого пока не доста-

точно, поэтому анализ приходится проводить на основе сведений для локальных фаун. Если региональную фауну рассматривать как совокупность локальных фаун, то региональная активность вида складывается из его ландшафтных активностей в обследованных локалитетах региона.

Б.А. Юрцев [5, 6] выделял до пяти баллов (ступеней) ландшафтной активности видов растений: 5 – особо активные, 4 – высокоактивные, 3 – среднеактивные, 2 – низкоактивные, 1 – неактивные. На этой основе мы вывели балльную шкалу ландшафтной активности булавоусых чешуекрылых и сопоставили ее с уровнями региональной активности видов. Заключение об уровне региональной активности видов давалось по среднему баллу их ландшафтной активности в регионе (табл. 1). Естественно, чем больше обследованных локальных фаун в регионе, тем больше оценок ландшафтной активности и в итоге оценка региональной активности видов точнее. Зона экологического оптимума видов определяется по локалитетам и

регионам, в которых показатели их активности не ниже среднего.

Ландшафтная активность видов зависит от их биологических и экологических особенностей, локальных факторов георазнообразия и в какой-то мере от исторических факторов. По этим причинам в крупных регионах с выраженным широтным градиентом и высокой ландшафтно-биотопической мозаичностью она может колебаться в значительной степени. Кроме того, ландшафтная активность видов может заметно изменяться в одном географическом пункте в разные годы. Хронологический вектор при наличии материалов многолетних наблюдений также необходимо учитывать в оценке региональной активности и при определении зоны экологического оптимума видов.

Колебания ландшафтной активности видов в локальных фаунах неизбежно влекут изменение их региональной активности. В рассматриваемой группе булавоусых чешуекрылых нет видов, которые бы сохраняли один уровень региональной активности на всем протяжении гипоарктической зоны Русской равнины и Уральской горной страны. Собранные нами материалы свидетельствуют о том, что виды по уровню региональной активности более-менее константны в подзональных выделах, а на Русской равнине, имеющей значительную долготную протяженность, – в рамках ландшафтных провинций и подпровинций.

В своих прежних работах [12, 8] в ландшафтно-зональной структуре фаун булавоусых чешуекрылых крайнего северо-востока Русской равнины и северных областей Урала нами выделены шесть групп и два

комплекса арктических (в самом широком смысле) видов. После оценки их активности с целью определения зоны экологического оптимума списочный состав ландшафтно-зональных групп в целом остался прежним (табл. 2). Тем не менее, обсуждаемый подход позволил выявить особенности территориального распределения видов в подзональных выделах, которые маскировались при общей экспертной оценке.

К эварткам отнесены два вида малых перламутровок – *Clossiana chariclea* и *C. polaris*. На территории Русской равнины, где арктические тундры отсутствуют, а типичные тундры занимают относительно небольшие площади, зона экологического оптимума у них не выражена. Первый вид входит в состав только одной анализируемой фауны, в которой имеет малую ландшафтную активность. К сожалению, пока нет репрезентативных материалов по численности и встречаемости этих перламутровок на участках типичной тундры, можно лишь предполагать, что их представленность в ландшафтах и природных сообществах здесь выше. В целом в гипоарктической зоне Русской равнины распространение обоих видов сильно фрагментировано, носит «осколочный» характер, обусловленный, прежде всего, историческими факторами. Мы пока оставляем за обоими видами эвартки статус, но после получения дополнительной информации его, скорее всего, придется пересмотреть. На Урале в поздне типичных тундр ландшафтная активность перламутровок изменяется от высокой до малой, уровень региональной активности оценивается как средний. В подзоне южной тундры они становятся малокативными (средний балл ландшафтной активности *C. chariclea* – 2, *C. polaris* –

Показатели ландшафтной и региональной активности видов булавоусых чешуекрылых

Таблица 1

Table 1

Indicators of landscape and regional activity of Lepidoptera species

Балл, категории и критерии оценки ландшафтной активности			Категории и критерии оценки региональной активности	
5	особо активный	Повсеместно и ежегодно доминирующий (безусловно, лидирующий) по численности и встречаемости вид. Относительное обилие в топических группировках не менее 20 %.	высокоактивный	Вид особо активный и высоко активный во всех обследованных локалитетах региона. Средний балл ландшафтной активности в регионе не менее 4.
4	высокоактивный	Многочисленный (относительное обилие выше 15 %) или среднеобильный (10–15 %) вид, регулярно входящий в состав «Фоновой ядра» топических группировок в большинстве (не менее 75 %) свойственных ему местообитаний.	среднеактивный	1. Вид встречается и имеет среднюю ландшафтную активность во всех обследованных локалитетах региона. 2. Вид, отмечен не во всех обследованных локалитетах региона, но имеет в них высокую или среднюю ландшафтную активность. Средний балл ландшафтной активности в регионе колеблется в диапазоне 3–4.
3	среднеактивный	Немногочисленный (относительное обилие в топических группировках 5–10 %) вид, заселяющий в локалитете не менее 50 % свойственных ему местообитаний. В некоторых топических группировках и в отдельные годы может входить в состав фоновых видов (при относительном обилии выше 7 %).	низкоактивный	1. Вид отмечен в большинстве обследованных локалитетов региона и имеет в них низкую ландшафтную активность. 2. Вид отмечен в лишь в некоторых локалитетах региона, но его ландшафтная активность в них ближе к средней. Средний балл ландшафтной активности в регионе колеблется в диапазоне 2–3.
2	низкоактивный	Малочисленный (относительное обилие в топических группировках до 5 %) вид, заселяющий менее 10 % свойственных ему местообитаний.		
1	неактивный	Находки единичных экз. вида за весь период исследований, на основе которых невозможно определить его популяционную структуру и характер территориального размещения в данном географическом пункте.	неактивный	Вид крайне малочисленный и встречающийся лишь в единичных локалитетах региона. Средний балл ландшафтной активности не превышает 2.

Таблица 2

Ландшафтно-зональная классификация и активность арктических (в широком смысле) видов булавоусых чешуекрылых в локальных фаунах и подзональных выделах восточноевропейской Гипоарктики

Table 2

Landscape-zonal classification and activity of Arctic (in a broad sense) lepidopteran species in local faunas and subzonal areas of the East European HypoArctic

Ландшафтно-зональная группа, название вида	Ландшафтная страна, подзона, полоса растительности, локальная фауна, степень ландшафтной активности вида																													
	Русская равнина																	Урал												
	ЮТН							ЛТН				КСТ					ТТН	ЮТН							ЛТН			КСТ		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30
Эвлярктическая																														
<i>Clossiana chariclea</i> (Schneider, 1792)																														
<i>Clossiana polaris</i> (Boisduval, 1832)																														
Гемиярктическая																														
<i>Colias hecla</i> Lefebvre, 1836																														
<i>Colias tyche</i> (Böber, 1812)																														
<i>Boloria alaskensis</i> (Holland, 1900)																														
<i>Clossiana improba</i> (Butler, 1877)																														

Продолжение таблицы 2

Ландшафтно-зональная группа, название вида	Ландшафтная страна, подзона, полоса растительности, локальная фауна, ступень ландшафтной активности вида																													
	Русская равнина																	Урал												
	ЮТН							ЛТН				КСТ						ТТН		ЮТН					ЛТН			КСТ		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30
<i>Erebia fasciata</i> (Butler, 1868)																														
<i>Erebia rossii</i> (Curtis, 1834)																														
<i>Oeneis polixenes</i> (Fabricius, 1775)																														
Гипоарктическая (типичная)																														
<i>Euphydryas iduna</i> (Dalman, 1816)																														
<i>Erebia disa</i> (Thunberg, 1791)																														
<i>Erebia pandrose</i> (Boisduval, 1788)																														
<i>Oeneis bore</i> (Schneider, 1792)																														
<i>Oeneis noma</i> (Thunberg, 1791)																														

Продолжение таблицы 2

Ландшафтно-зональная группа, название вида	Ландшафтная страна, подзона, полоса растительности, локальная фауна, степень ландшафтной активности вида																													
	Русская равнина																	Урал												
	югн							лгн				кст						тгн		югн					лгн			кст		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30
<i>Oeneis patrushevae</i> Korshunov, 1985																														
Гипоаркто-бореальная																														
<i>Colias palaeno</i> (Linnaeus, 1761)																														
<i>Plebeius optilete</i> (Knoch, 1781)																														
<i>Boloria aquilonaris</i> (Stichel, 1908)																														
<i>Clossiana eunomia</i> (Esper, 1799)																														
<i>Clossiana freija</i> (Thunberg, 1791)																														
<i>Clossiana frigga</i> (Thunberg, 1791)																														
<i>Pyrgus centaureae</i> (Rambur, 1839)																														

Ландшафтно-зональная группа, название вида	Ландшафтная страна, подзона, полоса растительности, локальная фауна, ступень ландшафтной активности вида																													
	Русская равнина																	Урал												
	ЮТН							ЛТН							КСТ			ТТН			ЮТН				ЛТН			КСТ		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30
Севернобореальная																														
<i>Issoria evgenia</i> (Eversmann, 1847)																														
<i>Clossiana angarensis</i> (Ershoff, 1870)																														
<i>Erebia embla</i> (Thunberg, 1791)																														
<i>Erebia discoidalis</i> (Kirby, 1837)																														
<i>Oeneis jutta</i> (Hübner, 1806)																														
Горная (уральская) гипоарктическая																														
<i>Parnassius phoebus</i> (Fabricius, 1793)																														
<i>Pontia callidice</i> (Hübner, [1800])																														
<i>Agriades glandon</i> (de Pruner, 1798)																														

Ландшафтно-зональная группа, название вида	Ландшафтная страна, подзона, полоса растительности, локальная фауна, ступень ландшафтной активности вида																													
	Русская равнина																	Урал												
	ЮТН							ЛТН				КСТ						ТТН		ЮТН					ЛТН			КСТ		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30
<i>Polyommatus eros</i> (Ocshenheimer, [1808])																														
<i>Clossiana tritonia</i> (Böber, 1812)																														
<i>Erebia dabanensis</i> Ershoff, [1871]																														
<i>Oeneis melissa</i> (Fabricius, 1775)																														
<i>Oeneis magna</i> Graeser, 1888																														
<i>Pyrgus andromedae</i> (Wallengren, 1853)																														

Примечание: ютн–южная тундра, лtn–лесотундра, кст–крайняя северная тайга, тtn–типичная тундра
Серой заливкой выделены пять ступеней (баллов) ландшафтной активности видов. Локальные фауны 1–30 см. рис. 1.
Note: ютн – southern tundra, лtn – forest tundra, кст – extreme northern taiga, тtn – typical tundra.

2.4), а в лесотундровой провинции Полярного Урала первый вид переходит в категорию неактивных, второй – сохраняет малый уровень активности. Таким образом, зона экологического оптимума перламутровок *C. chariclea*, *C. polaris* в Уральской горной стране включает подзону типичных тундр и от Пай-Хоя простирается на север в арктические тундры Вайгача и Новой Земли. На этом основании в ландшафтно-зональной структуре уральской фауны *Rhopaloscega* мы сохраняем за этими видами принадлежность к эвартктической группе.

У большинства видов, ранее отнесенных нами к гемиарктической группе, в южной тундре Русской равнины зона экологического оптимума также не выражена. Средний уровень ландшафтной активности имеют чернушки *Erebia fasciata* и *E. rossii*, но только в локалитетах Большеземельской тундры, к западу от р. Печоры они пока достоверно не обнаружены. На Урале картина территориального распределения видов совершенно иная. Чернушки высокоактивны в типичных тундрах Пай-Хоя и Заполярного Урала, сохраняют средний уровень активности в подзоне южных тундр и лишь в полосе лесотундры Полярного Урала и высокогорных тундрах Приполярного Урала переходят в категорию малоактивных. У перламутровки *Boloria alaskensis* зона экологического оптимума за счет горно-тундрового пояса простирается до Северного Урала включительно. Классическое гемиарктическое распределение в горной стране демонстрирует перламутровка *Clossiana improba*: высокоактивная в типичных тундрах Пай-Хоя и Заполярного Урала она становится малоактивной в южной тундре и неактивной в северной лесотундре Полярного Урала. Желтушка *Colias hecla* сохраняет высокий уровень ландшафтной и региональной активности не только в тундровых провинциях, но и на севере лесотундровой полосы Урала. Южнее Полярного круга она пока известна лишь по единственной находке в горной тундре северотаежной провинции Приполярного Урала. Единичные находки желтушки *Colias tyche* и сатириды *Oeneis polixenes* на севере полярно-уральской области и Заполярном Урале позволяют включить эти виды в состав гемиарктической группы только формально, так как на остальной территории горной страны и на Русской равнине они не обнаружены.

Самым «типичным» гипоарктом, безусловно, является чернушка *Erebia disa*, которая сохраняет высокий и средний уровень активности практически по всей тундровой зоне изучаемого региона, а в некоторых локалитетах отнесена к категории особо активных видов. В подзоне крайнесеверной тайги Русской равнины ее активность резко снижается, здесь она локально встречается на сфагновых болотах. На Приполярном Урале чернушка *E. disa* является фоновым видом большинства топических группировок горно-тундрового пояса, таким образом, зона экологического оптимума в горной стране у нее значительно сдвинута к югу.

У сатирид *Oeneis bore*, *Oe. norna* зона экологического оптимума четко выражена в подзоне южной тундры на Урале и на равнине к востоку от меридионального отрезка нижнего течения р. Печоры. На п-ове Канин первый вид пока не зарегистрирован, второй – только в полосе лесотундры, где имеет

средний уровень активности. Оба вида по горным тундрам проникают до таежных провинций Приполярного и Северного Урала, однако их активность здесь заметно снижается. Средний балл ландшафтной активности *Oe. bore* в полосе лесотундры 3.5, в крайнесеверотаежной провинции – 1.3, у *Oe. norna* – по 2.5 в обоих подзональных выделах.

Установленная зона экологического оптимума сатириды *Oeneis patrushevae* располагается в подзоне южной тундры Заполярного Урала, к югу и северу ее активность снижается, однако заметим, что на границе с типичными тундрами она преобладает по обилию и встречаемости над бабочками «классической» *Oe. norna*. Шашечница *Euphydryas iduna* как малоактивный вид отмечена лишь в пяти локалитетах Большеземельской тундры и Заполярного Урала. Чернушка *Erebia pandrose* имеет средний уровень активности лишь в одном локалитете п-ова Канин (пос. Шойна), встречается на о-ве Колгуев, единичные особи обнаружены в дельте р. Печоры. Объем накопленных материалов дает основание причислять данные виды к типичным гипоарктам пока очень условно.

Уровень ландшафтной и региональной активности шести видов – желтушки *Colias palaeno*, голубянки *Plebeius optilete*, перламутровок *Boloria aquilonaris*, *Clossiana eunomia*, *C. freija*, *C. frigga* – позволяет уверенно включить в зону их экологического оптимума всю восточноевропейскую Гипоарктику, кроме типичной тундры, а также не рассматриваемую здесь северную тайгу. Оценка активности этих видов в локалитетах и подзональных выделах подтвердила их принадлежность к гипоарктобореальной группе. В отношении толстоголовки *Pyrgus centaureae* результаты анализа оказались не такими однозначными. В локалитетах Русской равнины, где была обнаружена, она малоактивна. На Урале экологический оптимум вида выявляется лишь в подзоне южной тундры и северной лесотундре, однако к типичным гипоарктам эту толстоголовку не позволяет отнести средний уровень ее ландшафтной активности в некоторых локальных фаунах крайнесеверотаежной провинции и относительно широкая встречаемость в северной тайге Приполярного и Северного Урала.

Достаточно четко по уровню ландшафтной и региональной активности выявляется зона экологического оптимума у большинства севернотундровых и многих горных гипоарктических видов. Исключение составляют малоактивные в большинстве уральских локалитетов голубянка *Agriades glandon*, перламутровка *Clossiana tritonina*, толстоголовка *Pyrgus andromedae*, но так как они представлены только в северных областях горной страны, то их принадлежность к уральской гипоарктической группе условно сохранена.

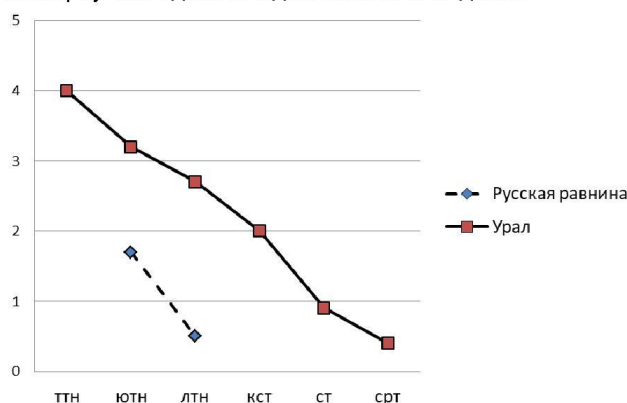
Показатели ландшафтной и региональной активности позволяют получить представление о характере территориального распределения одного и того же вида в разных ландшафтных странах. В качестве иллюстрации сравним изменение региональной активности вдоль широтного градиента на Русской равнине и Урале четырех «эмблемных» видов гипоарктической фауны булавоусых чешуекрылых (рис. 2). Графики наглядно демонстрируют большую протяженность к югу зоны экологического оптимума

гипоарктов по горным тундрам Уральского хребта, поэтому зональные уральские фауны имеют более «северный» облик, чем соответствующие фауны на Русской равнине. Другой особенностью горных фаун являются значительные колебания ландшафтной активности видов булавоусых чешуекрылых в пределах подзонального выдела. У многих видов даже в соседних локалитетах уровень активности может изменяться от высокого до малого. Это объясняется сильной пересеченностью местности, выраженной поясностью растительности, мозаичностью биотопов, значительными перепадами погодно-климатических условий. Этот фактор необходимо учитывать при характеристике региональной активности видов в горах, особенно при малом объеме материала по локальным фаунам одного подзонального выдела.

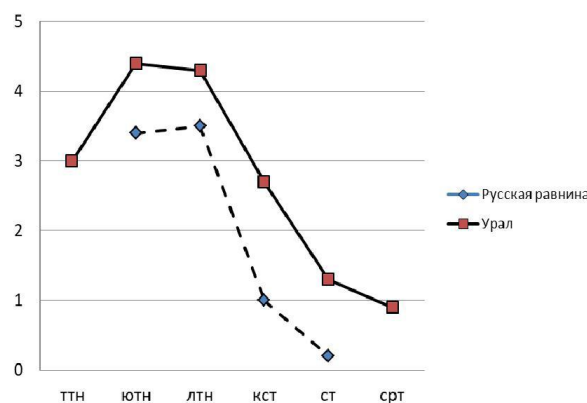
Заключение

Применение оценки ландшафтной и региональной активности видов в качестве критериев ландшафтно-зональной типологии булавоусых чешуекрылых в целом можно признать обоснованным и перспективным в хронологических исследованиях этой группы насекомых. Использование простых интегральных показателей обилия и встречаемости видов даже при малом объеме материалов по локальным фаунам позволяет более достоверно определить характер их территориального распределения и точнее очертить зону экологического оптимума относительно границ географических выделов.

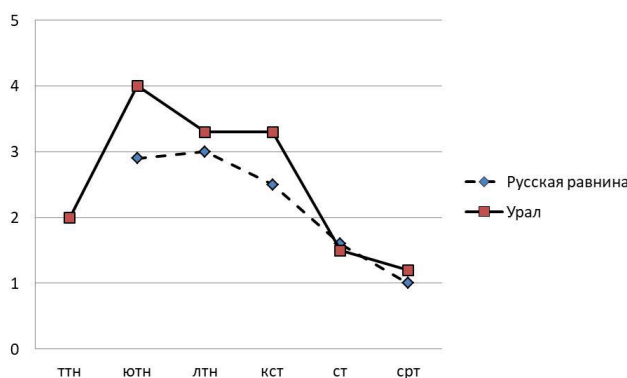
Оценка и сравнение ландшафтной и региона-



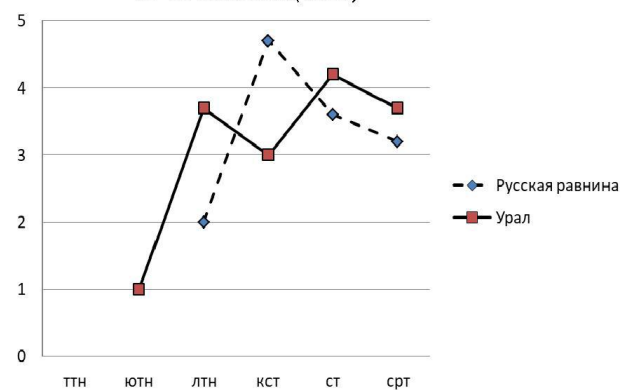
1. *Erebia rossii* (Curt)



2. *Erebia disa* (Thnb)



3. *Clossiana frigga* (Thnb)



4. *Oeneis jutta* (Hbn.)

Рис. 2. Изменение региональной активности гемиярктического (1), типичного гипоарктического (2), гипоаркто-бореального (3) и северобореального (4) видов булавоусых чешуекрылых на широтном градиенте северо-востока Русской равнины и северных областей Урала.

По оси абсцисс обозначены подзональные выделы: ттн – типичная тундра, ютн – южная тундра, лтн – лесотундра, кст – крайнесеверная тайга, ст – северная тайга, срт – средняя тайга. Ось ординат – средний балл ландшафтной активности вида в подзональном выделе.

Fig.2. Changes in regional activity of hemiarctic (1), typical hypoarctic (2), hypoarcto-boreal (3) and North-boreal (4) Lepidoptera species on the latitudinal gradient of the North-East of the Russian plain and the Northern regions of the Urals.

Along the abscissus axis, subzonal zones are marked: ттн – typical tundra, ютн – southern tundra, лтн – forest tundra, кст – extreme-northern taiga, ст – northern taiga, срт – middle taiga. Ordinate axis – average of landscape activity of the species in the subzonal area.

льной активности способствуют выявлению отличий в распределении видов на крупных, в первую очередь смежных территориях, имеющих значительную широтную протяженность и относящихся к разным ландшафтным странам. Это имеет большое значение для выявления комплекса факторов георазнообразия, климата, природного процесса и антропогенной нагрузки, определяющих пространственную организацию зональных и региональных фаун, для установления их связей и фауногенетических реконструкций.

Работа выполнена в Институте биологии Коми НЦ УрО РАН в рамках государственного задания по теме «Распространение, систематика и пространственная организация фауны и населения наземных и водных животных таежных и тундровых ландшафтов и экосистем европейского Северо-Востока России», № гос. регистрации АА-АА-17-117112850235-2.

Литература

1. Чернов Ю.И., Матвеева Н.В. Южные тундры в системе зонального деления // Южные тундры Таймыра. Л.: Наука, 1986. С. 192 – 204; Ландшафтно-зональное распределение видов арктической биоты // Успехи современной биологии. 2002. Т.122. Вып.1. С.26–45.
2. Бабенко А.Б. Ландшафтная хорология коллембол Таймыра. Сообщение 2. Широтная дифференциация фауны // Зоол. журн. 2003. Т. 82. № 9. С. 1051–1063; Коллемболы Арктики: структура фауны и особенности хорологии: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 2005. 48 с.
3. Nieuwerkerken van E.J., Kaila L., Kitching I.J. et al. Animal biodiversity: An outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness. Order Lepidoptera Linnaeus, 1758 / Zhang, Z.-Q. (Ed.) // Zootaxa. 2011. No 3148. P. 212–221.
4. Категории и критерии Красного списка МСОП. Версия 3.1. Подготовлено Комиссией по выживанию видов МСОП. М.: Chinot ENK, 2002. 46 с.
5. Юрцев Б.А. Флора Сунтар-Хаята. Проблемы истории высокогорных ландшафтов северо-востока Сибири. Л.: Наука, 1968. 235 с.
6. Юрцев Б.А. Использование индексов региональной встречаемости и региональной активности для ботанико-географического анализа растительного покрова // Ботан. журн. 2006. Т. 91. №3. С. 375–392.
7. Матвеева Н.В. Зональность в растительном покрове Арктики. СПб.: Наука, 1998. 220 с.; Ребристая О.В. Флора полуострова Ямал. Современное состояние и история формирования. СПб.: СПбГЭТУ «ЛЭТИ», 2013. 312 с.
8. Татаринов А.Г. Ландшафтно-зональное распределение булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera: Papilionoidea, Hesperioidea) на северо-востоке Русской равнины // Зоол. журн. 2012. Т. 91. С. 937–949; География дневных чешуекрылых европейского Северо-Востока России. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2016. 255 с.
9. Макаров К.В., Маталин А.В. Локальная фауна жуков (Coleoptera, Carabidae) как объект изучения (на примере карабидофауны Приэльтонья) // Виды и сообщества в экстремальных условиях: Сборник, посвященный 75-летию академика Ю.И. Чернова. Москва – София: Товарищество научных изданий КМК – Pensoft, 2009. С. 353–374.
10. Каталог чешуекрылых (Lepidoptera) России. Изд. 2-е / Ред. С.Ю. Синёв. СПб.: Зоол. ин-т РАН, 2019. 448 с.
11. Городков К.Б. Типы ареалов насекомых тундры и лесной зон Европейской части СССР // Ареалы насекомых Европейской части СССР. Л.: Наука, 1984. С. 2–21; Трехмерная климатическая модель потенциального ареала и некоторые ее свойства. II // Энтомол. обзор. 1986. Т.45. Вып.1. С. 81–95; Типы ареалов двукрылых (Diptera) Сибири // Систематика, зоогеография и кариология двукрылых насекомых (Insecta: Diptera). СПб., 1992. С. 45–56.
12. Татаринов А.Г., Кулакова О.И. Ландшафтно-зональное распределение булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera: Papilionoidea, Hesperioidea) в северных областях Уральского хребта // Вестн. Поморск. ун-та. Сер. «Естественные и точные науки». 2010. № 3. С. 86–89.

References

1. Chernov Yu.I., Matveeva N.V. Yuzhnie tundry v sisteme zonalnogo deleniya [Southern tundras in the system of zonal division] // Southern tundras of Taimyr. Leningrad: Nauka, 1986. P. 192–204; Landshaftno-zonalnoe raspredelenie vidov arkticheskoi bioty [Landscape-zonal distribution of Arctic biota species] // Advances in modern biology. 2002. Vol. 122. Issue 1. P. 26–45.
2. Babenko A.B. Landshaftnaya horologiya kollembol Taimyra. Soobschenie 2. Shirotnaya differenciaciya fauny [Landscape chronology of Taimyr. Report 2. Latitudinal differentiation of the fauna] // Zool. J. 2003. Vol. 82. No. 9. P. 1051–1063; Kollembody Arktiki: struktura fauny i osobennosti horologii [Collembolas of the Arctic: fauna structure and chronology features]: Abstract of diss.... Dr. Sci. (Biology). Moscow, 2005. 48 p.
3. Nieuwerkerken van E.J., Kaila L., Kitching I.J. et al. Animal biodiversity: An outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness. Order Lepidoptera Linnaeus, 1758 / Zhang, Z.-Q. (Ed.) // Zootaxa. 2011. No. 3148. P. 212–221.
4. Kategorii i kriterii Krasnogo spiska MSOP [IUCN red list categories and criteria]. Version 3.1. Prepared by the IUCN species survival Commission. Moscow: Chinot ENK, 2002. 40 p.
5. Yurtsev B.A. Flora Suntar-Hayata. Problemy

- istorii visokogornyykh landshaftov severo-vostoka Sibiri [Flora of Suntar-Hayat. Problems of the history of high-altitude landscapes of the North-East of Siberia]. Leningrad: Nauka, 1968. 235 p.
6. Yurtsev B.A. Ispolzovanie indeksov regionalnoi vstrechaemosti i regionalnoi aktivnosti dlya botaniko-geograficheskogo analiza rastitelnogo pokrova [Use of indices of regional occurrence and regional activity for botanical and geographical analysis of vegetation cover] // Botanical J. 2006. Vol. 91. No. 3. P. 375–392.
 7. Matveeva N.V. Zonalnost' v rastitel'nom pokrove Arktiki [Zonation in the plant cover of the Arctic]. St.Petersburg: Nauka, 1998. 220 p.; Rebristaya O.V. Flora poluostrova Yamal. Sovremennoe sostoyanie i istoriya formirovaniya [Flora of the Yamal Peninsula. Current state and history of formation]. St.Petersburg: St.Petersburg Electrotechnical Univ. "LETI", 2013. 312 p.
 8. Tatarinov A.G. Landshaftno-zonalnoe raspredelenie Lepidoptera: Papilionoidea, Hesperioidea na severo Tatarinov A.G. Landshaftno-zonalnoe raspredelenie Lepidoptera: Papilionoidea, Hesperioidea na severo-vostoke Russkoi ravniny [Landscape-zonal distribution of bulbous Lepidoptera (Lepidoptera: Papilionoidea, Hesperioidea) in the North-East of the Russian plain] // Zool. J. 2012. Vol. 91. P. 937–949; Geografiya dnevnykh cheshuekrilykh evropeiskogo severo-vostoka Rossii [Geography of diurnal Lepidoptera of the European North-East of Russia]. Moscow: KMK Association of sci. publications, 2016. 255 p.
 9. Makarov K.V., Matalin A.V. Lokal'naya fauna zhuzhelits (Coleoptera, Carabidae) kak obyekt izucheniya (na primere karabidofauny Prieltonya [Local fauna of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) as the object of study (on example of carabid-fauna of lake Elton area)] // Species and communities in extreme conditions: Collection dedicated to the 75th anniversary of academician Yu.I. Chernov. Moscow-Sofia: KMK Association of sci. publications – Pensoft, 2009. P. 353–374.
 10. Katalog cheshuekrilykh (Lepidoptera) Rossii [Catalog of Lepidoptera of Russia]. 2nd edition / Ed. S.Yu.Sinev. St.Petersburg: Zool. Inst., RAS, 2019. 448 p.
 11. Gorodkov K.B. Tipy arealov nasekomykh tundy i lesnoi zon Evropeiskoi chasti SSSR [Types of insect habitats of the tundra and forest zones of the European part of the USSR] // Insect habitats of the European part of the USSR. Leningrad: Nauka, 1984. P. 2–21; Trehmernaya klimaticheskaya model' potentsialnogo areala i nekotorye ee svoystva [Three-dimensional climate model of a potential area and some of its properties] // Entomological review. 1986. Vol. 45. Issue 1. P. 81–95; Tipy arealov dvukrilykh (Diptera) Sibiri [Types of Diptera areas of Siberia] // Systematics, zoogeography and karyology of two-winged insects (Insecta: Diptera). St.Petersburg, 1992. P. 45–56.
 12. Tatarinov A.G., Kulakova O.I. Landshaftno-zonalnoe raspredelenie bulavousykh cheshuekrilykh (Lepidoptera: Papilionoidea, Hesperioidea) v severnykh oblastyakh Uralskogo herbata [Landscape-zonal distribution of bulbous Lepidoptera (Lepidoptera: Papilionoidea, Hesperioidea) in the northern regions of the Ural range] // Bull. of Pomor Univ. Series "Natural and Exact Sciences". 2010. No.3. P. 86–89.

Статья поступила в редакцию 03.02.2020

УДК 574:57.042: (470.13-09)
DOI 10.19110/1994-5655-2020-3-28-40

**А.Г.КУДЯШЕВА*, О.В.ЕРМАКОВА*,
Т.И.ЕВСЕЕВА*,****

ИСТОРИЯ РАДИОЭКОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ В РЕСПУБЛИКЕ КОМИ

**Институт биологии
ФИЦ Коми НЦ УрО РАН,
г. Сыктывкар*

***Акционерное общество «СевКавТИСИЗ»,
г. Краснодар*

kud@ib.komisc.ru

**A.G.KUDYASHEVA*, O.V. ERMAKOVA*,
T.I. EVSEEVA*,****

HISTORY OF RADIOECOLOGICAL RESEARCH IN THE KOMI REPUBLIC

**Institute of Biology, Federal Research Centre
Komi Science Centre, Ural Branch, RAS,
Syktivkar*

***SevKavTISIZ,
Krasnodar*

Аннотация

Представлены материалы об истории становления и развития радиоэкологических исследований в Институте биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН. Обоснован значимый вклад научных работ отдела радиоэкологии, его организаторов и идейных руководителей – В.И. Маслова, А.И. Таскаева – в формирование представлений о значении повышенного радиационного фона для микроэволюционных процессов, протекающих в природных популяциях растений и животных.

Ключевые слова:

Республика Коми, радиоэкология, радиобиология, малые дозы, повышенный естественный фон радиации, техногенное загрязнение, популяции растений, животных, миграция радионуклидов

Abstract

Materials on the history of formation of the Department of Radioecology of the Institute of Biology, Federal Research Centre Komi Science Centre, Ural Branch, RAS, in the Komi Republic and the results of researches on studying the effect of increased background of natural radioactivity in plant and animal populations and the migration of radionuclides in components of natural environment are presented. The main stages of the Department development are outlined and the results of research over 60 years (1959 – 2020) are summarized. The role of the founders of the Department V.I. Maslov and A.I. Taskaev in the development of radioecological research is shown. The prerequisites for the emergence of an independent direction of radioecology in the Komi Republic, where there were unique areas with naturally and technologically increased content of heavy natural radionuclides in the environment, are considered. The results of many years of radioecological monitoring revealed patterns of biological effects of low doses of ionizing radiation and related environmental factors on natural populations of plants and animals under conditions of increased levels of natural radioactivity (Ukhta region of the Komi Republic) and in the 30-km zone of the Chernobyl accident. The results of the research are considered at the population, organismal, organ, tissue and cellular-molecular levels. The increased level of natural radioactivity in the environment leads to negative changes both at the level of individual organisms and plant and animal communities. The conducted research made it possible to demonstrate that the processes occurring at the organismal and population levels in response to chronic exposure to heavy natural radionuclides do not have high specificity and are subject to general biological regularities of the reaction of living systems to adverse environmental conditions. This provides great opportunities to develop a common strategy for protecting the biosphere from these impacts. On the other hand, the half-life of many heavy natural radionuclides causes a longer duration in time of adaptive changes formed in species inhabiting territories with an increased background of natural radioactivity, compared with other situations of anthropogenic / technogenic impact on the environment.

Keywords:

the Komi Republic, radioecology, radiobiology, low doses, increased background of natural radiation, technogenic pollution, plant and animal populations, migration of radionuclides

Становление радиобиологии как самостоятельной науки во многом было связано с необходимостью решения задач, которые поставило перед человечеством развитие атомной индустрии, сопровождающееся испытаниями ядерных устройств и радиационными инцидентами. Для изучения последствий глобального увеличения радиационного фона биосферы в 1950-е гг. созданы атомные центры и научные учреждения, ориентированные на развитие нового научного направления – радиобиологии.

В Республике Коми имелись все необходимые условия и предпосылки для проведения радиационных исследований, включая наличие уникальных природных биогеоценозов с повышенным фоном естественной радиоактивности и территорий, подверженных загрязнению радиоактивными выпадениями после испытаний ядерных устройств.

Инициатором организации в Коми филиала АН СССР научного направления по радиэкологии стал известный генетик П.Ф. Рокицкий, работавший с 1949 по 1957 г. заведующим отделом зоологии и животноводства в Сыктывкаре. На заседании Ученого совета при Президиуме Коми филиала 7 марта 1957 г. он выступил с докладом об итогах московского совещания Отделения биологических наук, на котором академик В.А. Энгельгард обосновал настоятельную необходимость развертывания сети научных исследований для оценки последствий для живой природы воздействия повышенных доз ионизирующих излучений. Предложение П.Ф. Рокицкого было одобрено и с особым энтузиазмом воспринято П.П. Вавиловым – председателем Президиума Коми филиала АН СССР. Он видел в новом научном направлении перспективу «прорыва», выхода на новые рубежи Коми филиала АН СССР, испытывавшего в то время существенные кадровые и финансовые трудности.

В качестве полигонов для изучения поведения радионуклидов в окружающей среде и их биологического действия были выбраны различающиеся по геохимическим и климатическим условиям территории Коми АССР с повышенным уровнем естественной радиоактивности. Разработку программы радиэкологической экспедиции поручили сотруднику отдела зоологии Коми филиала АН СССР В.И. Маслову. К проведению исследований привлекли научные кадры трех отделов Коми филиала – биологии животных, биологии растений и почвоведения. Экспедиция под руководством В.И. Маслова, положившая начало радиэкологическим исследованиям в Коми АССР, выехала в район Ухты 10 июля 1957 г. Благодаря плодотворной работе радиобиологической группы 21 сентября 1959 г. на ее основе была создана лаборатория радиобиологии в составе 12 чел. во главе с В.И. Масловым (фото 1). С этих пор при активной консультативной поддержке д.б.н. И.Н. Верховской начались углубленные исследования природных биогеоценозов в районах повышенной естественной радиоактивности [1].

Первый этап становления и развития радиэкологии в Коми АССР (1957–1982 гг.) смело можно назвать эпохой В.И. Маслова. Его глубокая приверженность традициям российского естествознания – комплексный подход к изучению природных феноме-



Фото 1. Всеволод Иванович Маслов (1917–1994)

Photo 1. V.I.Maslov (1917–1994)

нов – предопределил успех и всемирное признание выполненных в те годы исследований. С 1957 по 1970 гг. в пределах обширного региона была проведена инвентаризация территорий с повышенным уровнем естественной радиации – в пос. Водный Ухтинского района, на Южном, Северном и Полярном Урале, Среднем Тимане. Эти участки надолго стали основными стационарами для изучения влияния повышенного фона естественной радиации на природные биогеоценозы [1].

Актуальность и востребованность результатов первых научных работ радиэкологов Коми филиала АН СССР сделала целесообразным создание отдела радиобиологии, который был основан 16 января 1965 г. В его состав вошли специалисты в области радиохимии и физики, экологии водных и наземных организмов, почвоведения, медицины и математики. На новой научно-исследовательской основе под руководством И.Н. Верховской при активном участии сотрудников отдела радиобиологии В.И. Маслова и В.С. Никифорова созданы методологическая база и тематические модели для комплексного радиэкологического мониторинга экосистем с повышенным фоном естественной радиации. С целью определения ультрамалых количеств радиоактивных элементов в природных объектах модифицированы существующие методы радиохимического анализа, что позволило впервые получить содержательное представление об удельной активности родоначальников радиоактивных семейств – ^{238}U , ^{232}Th – и продуктов их распада в почвах, водных объектах, организме животных и растений из природных популяций [2].

На основе проведенных исследований были определены виды-биоиндикаторы для изучения биологических эффектов, обусловленных присутствием в среде обитания повышенных концентраций тяжелых естественных радионуклидов (ТЕРН). Обнаружено нарушение терморегуляции организма, высокая за-

раженность эктопаразитами, снижение упитанности, стрессоустойчивости и, как следствие, численности популяций животных, тесно контактирующих с содержащимися в почвенном покрове радионуклидами уранового и ториевого рядов [3].

Выявленные значимые негативные изменения в популяциях животных, обитающих в условиях относительно низких доз радиации, требовали доказательства связи этих эффектов с радиационным воздействием.

Под руководством П.П. Вавилова сотрудником отдела радиобиологии О.Н.Поповой был впервые проведен уникальный эксперимент по оценке раздельного и совместного действия внешнего облучения и инкорпорированных радионуклидов на экспериментальные популяции растений, помещенных в природные условия. Установлена более высокая биологическая эффективность совместного действия инкорпорированных ТЕРН и внешнего излучения по сравнению с влиянием одного только γ -фона. Обнаружены различия в спектре цитогенетических нарушений, индуцируемых в разных условиях облучения растений [4,5].

Гистоморфологические исследования по оценке влияния повышенного фона естественной радиации на репродуктивную систему мелких млекопитающих показали высокую радиочувствительность сперматогенного эпителия. Изменения, происходящие в гонадах, как было установлено, представляли собой сложный комплекс деструктивных и компенсаторно-репаративных процессов, влияющих в целом на состояние популяции [6].

Первые исследования последствий хронического действия ионизирующего излучения (ИИ) в низких дозах на организм человека были проведены с 1959 по 1961 гг. медицинской группой радиобиологической экспедиции под руководством врача Е.И. Харечко и сотрудника лаборатории радиобиологии, заслуженного врача Коми АССР Я.И. Каминского при участии специалистов Минздрава СССР. Обследована радиационная обстановка территории пос. Водный, а также физическое состояние и полный спектр соматических изменений вегетативной нервной системы, опорно-двигательного аппарата, сердечно-сосудистой системы, органов пищеварения, системы крови у детского населения, коренных жителей и персонала радиевого производства, что позволило разработать мероприятия по радиационной защите и реабилитации здоровья населения [7]. Дальнейшие исследования, проведенные в 1960-е гг. П.А. Бородкиным, Н.С. Катаевой, В.А. Беляковым, выявили различия в структуре и частоте встречаемости заболеваний среди населения, проживающего на территории с повышенным фоном радиации в пос. Водный, по сравнению с жителями селений с нормальным радиационным фоном [1].

Достоверно установленные неблагоприятные последствия радиационного воздействия на организм человека и природные популяции растений и животных поставили задачу оценки миграционной способности ТЕРН по трофическим цепям. В ходе многолетних исследований Д.М. Рубцовым выявлены зональные черты распределения ^{238}U , ^{226}Ra , ^{232}Th в профиле горных, лесных и тундровых почв и изучено взаимодействие тонкодисперсных фракций, содержащих радиоэлементы, с минералами группы цео-

литов и органическими коллоидными системами почв [1]. Установлены закономерности миграции ^{238}U , ^{226}Ra , ^{232}Th в почвах северной тайги. Проведена оценка влияния различных доз и видов удобрений на подвижность радионуклидов в пойменной дерново-луговой почве и поступление их в сельскохозяйственные растения. Проведенные исследования легли в основу прогноза долговременной миграции радионуклидов в почвах таежной зоны [8]. В результате были определены коэффициенты биологического поглощения ^{238}U , ^{226}Ra , ^{232}Th разными видами растений и обнаружен акропетальный тип распределения этих элементов в культурных и дикорастущих видах [9].

Негативные изменения, выявленные в популяциях растений и животных с участков с высоким содержанием природных радионуклидов, поставили задачу разработки мероприятий по снижению уровня радиоактивности этих территорий. В начале 1960-х гг. была проведена дезактивация радиоактивных отходов насыпным методом [10]. Примененный метод показал свою эффективность лишь в течение первых трех лет. Растительность, обжи- вающая дезактивационную песчано- гравийную смесь, способствовала, с одной стороны, формированию условий для жизнедеятельности животных организмов, с другой – обусловила вовлечение в биологический круговорот тяжелых естественных радионуклидов, явившихся причиной токсических и мутагенных эффектов, обнаруживавшихся на протяжении всех лет исследования природных популяций с дезактивированных территорий.

Вклад радиоэкологов Республики Коми в развитие методологических и методических основ нарождающегося научного направления – радиоэкологии – был настолько ощутим, что г.Сыктывкар в 1967 г. стал местом проведения первого радиоэкологического форума страны – Всесоюзного радиоэкологического симпозиума по методам радиоэкологических исследований. Здесь коллективом отдела радиобиологии были подведены итоги комплексных исследований закономерностей миграции естественных радионуклидов в различных компонентах природных биогеоценозов, а также биологических эффектов, вызываемых у растений и животных ионизирующей радиацией [2].

В.И. Маслов координировал все исследования, которые проводили в отделе, но особое внимание он уделял изучению биологического действия малых доз ионизирующих излучений на организм и популяции млекопитающих. Организация и проведение долговременного радиоэкологического мониторинга строились на основе комплексной программы, учитывающей взаимодействие всех основных биотических и абиотических компонентов природных биогеоценозов с повышенным уровнем естественной радиации. Разработанный комплексный метод радиоэкологических исследований предусматривает изучение биологического действия ионизирующих излучений на разных уровнях организации от молекулярного и клеточного до популяционного, что позволяет выяснить механизмы радиочувствительности и адаптации организма и популяций к действию малых доз радиации. В.И. Масловым был введен термин «радиоэкологический фактор», включающий в себя

совокупное действие повышенного фона радиации с геохимическими, климатическими и другими природными и техногенными условиями [11]. На основе многолетних исследований им была создана классификация млекопитающих и птиц северной тайги, которая предусматривала деление животных на три радиоэкологические группы: тесного, умеренного и слабого контакта с радиоактивными веществами. В основу классификации были положены степень накопления урана, радия и тория в организме животных и экологические особенности обитания вида [3]. Анализ полученных результатов позволил углубить теоретические представления о биологическом круговороте природных радионуклидов и оценке роли мышевидных грызунов в этом процессе [12].

Материал о творчестве В.И. Маслова и сотрудников руководимого им отдела радиоэкологии будет не полным, если не упомянуть о трудностях, которые выпали на последние годы его работы. Это не были привычные заботы об организации и проведении научных исследований, о добывании материальных средств, поиске свежих сил и неординарных умов. Снижение интереса к радиоэкологическим исследованиям стало куда большим испытанием. Но даже на фоне многократных попыток «сворачивания» радиоэкологического направления сотрудники отдела не переставали верить в перспективность выбранной ими тематики – установление закономерностей биологического действия низких доз ионизирующих излучений на разных уровнях организации живой природы.

В настоящее время, когда проблема «малых доз» стала ведущим направлением в мировой радиобиологии, мало кто знает о том, что именно в отделе радиоэкологии Коми филиала АН СССР были получены первые данные о повышенной биологической эффективности малых доз ионизирующих излучений. Эти неустраивавшие в то время работы осуществлялись благодаря незаурядной научной интуиции, настойчивости и высокому чувству гражданского долга В.И. Маслова [13].

Проведенные сотрудниками отдела радиоэкологии комплексные исследования наземных экосистем с повышенным фоном естественной радиации получили высокую оценку на выездной сессии Научного совета по проблемам радиобиологии АН СССР, на Бюро Отделения биохимии и биофизики физиологически активных соединений. Материалы исследований прозвучали на международных симпозиумах в Швеции (1967) и Франции (1969).

Дальнейшее развитие ядерной индустрии поставило перед учеными новые задачи, связанные с совершенствованием методов дозиметрии, оценкой скорости включения радиоактивных изотопов в биологический круговорот, путей их миграции в геосфере и биосфере, изучением биологических эффектов на экосистемном уровне и использованием энергии ядра в мирных целях.

Имея уникальный опыт проведения долгосрочного радиоэкологического мониторинга в условиях природных биогеоценозов, отдел радиоэкологии Института биологии Коми филиала АН СССР в тесном сотрудничестве с крупнейшими радиоэкологическими центрами страны активно включился в решение проблем радиоактивного загрязнения биосферного

масштаба.

В 1973 г. на Всесоюзном симпозиуме по теоретическим и практическим проблемам действия малых доз ионизирующих излучений в г.Сыктывкаре был поднят вопрос о создании на базе радиоэкологического стационара Республики Коми Всесоюзного центра радиоэкологических исследований. В соответствии с этими рекомендациями здесь начали работу несколько лабораторий ИЭМЭЖ РАН, руководимых Д.А. Криволуцким, М.Ф. Поповой, Б.М. Граевской. Представитель кафедры геохимии МГУ – Н.А. Титаева – участвовала в проведении совместных научно-исследовательских работ на четырех стационарах в разных природных зонах Коми республики. Сотрудники Института общей генетики АН СССР, возглавляемые д.б.н. В.А. Шевченко, проводили работы на горно-таежном радиоэкологическом стационаре. В развитии нового научного направления оказали неоценимую консультативную помощь академик ВАСХНИЛ П.П. Вавилов, профессор П.Ф. Рокицкий, профессор И.Н. Верховская, чл.-корр. АН СССР А.М. Кузин, академик ВАСХНИЛ В.М. Ключковский. Куратором и консультантом этих масштабных исследований многие годы был д.б.н., академик Р.М. Алексахин.

27 октября 1978 г. в связи с расширением направлений исследований отдел радиобиологии был переименован в отдел радиоэкологии. В этот период А.И. Таскаевым и Р.М. Алексахиным разработан и апробирован на примере участков с повышенным фоном естественной радиации в пос. Водном картографо-статистический метод изучения латерального распределения радионуклидов в почвенно-растительном покрове [14]. Был предложен метод изучения по изотопным отношениям путей перераспределения радионуклидов в окружающей среде, позволивший выявить преобладающее направление миграции радионуклидов в генетических горизонтах различных типов почв в условиях гумидной зоны, определить основные формы нахождения радионуклидов в почвах, оценить различия миграционной способности отдельных радионуклидов, в том числе изотопов одного и того же элемента, в системе почва–растения и использовать этот показатель в качестве индикаторов интенсивности и направленности миграционных процессов как непосредственно в почвах, так и в системе почва – растение [15,16].

В 1970–1980-х гг. закладываются основы для понимания молекулярных и клеточных механизмов действия ионизирующих излучений. Проводимое сотрудниками группы гистоморфологии К.И. Масловой, Л.Д. Материй и О.В. Ермаковой изучение состояния органов и тканей репродуктивной, иммунной эндокринной систем и системы крови позволило выявить закономерности развития деструктивных и компенсаторных процессов, а также пути формирования необратимых патологий у мышевидных грызунов. Установлено, что патоморфологические изменения формируются на фоне активно протекающих компенсаторно-восстановительных процессов, направленных на приспособление организма к условиям повышенной радиоактивности. С другой стороны, активизация компенсаторных реакций, создавая напряженное состояние, усугубляет патологические процессы. Степень выраженности биологических

эффектов существенно зависит от генезиса радиоактивного загрязнения, уровня γ -фона, популяционных параметров (пола, возраста, фазы популяционного цикла, миграционной активности животных), а также от других факторов нерадиационной природы [17, 18]. В этот же период исследований выявлены нарушения белкового обмена у полевки-экономки и в качестве чувствительного теста на облучение предложено использовать определение активности сывороточных эстераз [19]. Дальнейшие многолетние биохимические исследования показали, что длительное обитание полевки-экономки в условиях повышенного уровня естественной радиации приводит к дисбалансу процессов энергетического обмена. Установлено, что обнаруженные сдвиги активности дегидрогеназ у полевок, обитающих в биоценозах с повышенным уровнем естественной радиации, во многом зависят от исходного функционального уровня метаболизма и обусловлены взаимодействием факторов радиационной и нерадиационной природы [20, 21].

В 1980-е гг. Т.М.Семяшкиной под руководством Д.А. Криволуцкого проведена оценка опасности радиоактивного загрязнения почвенного покрова с использованием биоиндикационного подхода. Показано уменьшение численности и изменение видового состава почвенной мезофауны, обитающей в условиях хронического воздействия радионуклидов уранового и ториевого рядов [22].

В 1984 г. заведующим отделом радиоэкологии становится А.И. Таскаев (фото 2). К тому времени вышла в свет его первая монография в соавторстве с Н.А. Титаевой «Миграция тяжелых естественных радионуклидов в условиях гумидной зоны». Этот фундаментальный научный труд привнес в радиоэкологию новые знания о распределении и закономерностях миграции изотопов урана и тория. А.И. Таскаев с уверенностью принял эстафету от В.И. Маслова, продолжил развивать его идеи и способствовал становлению и развитию в отделе новых научных направлений, включая радиационную генетику, гистоморфологию, биохимию, экологическую токсикологию, молекулярно-клеточную биологию, геронтологию, которые до настоящего времени составляют основу научных исследований отдела радиоэкологии.

В период с 1959 по 1986 гг. сотрудниками отдела радиоэкологии по итогам проведенных исследований было опубликовано три монографии [17, 23, 24] и 233 статьи, защищено 15 диссертаций на соискание ученой степени кандидата биологических наук.

С 1986 г. начинается новый период в развитии радиобиологии и радиоэкологии. Авария на Чернобыльской АЭС отсекла скептические взгляды на необходимость развития этой тематики. Как писал известный радиоэколог, д.б.н., профессор кафедры радиоэкологии МГУ Ф.А. Тихомиров: «Чернобыльская авария показала нам, как мало мы знаем о действии ионизирующих излучений на живую природу. Многие известные нам приемы ликвидации последствий загрязнения экосистем радионуклидами оказались неэффективными в условиях чернобыльской катастрофы. Поэтому никогда не переставайте изучать предмет, даже если вам показалось, что вы знаете о нем все. При пристальном рассмотрении будут открываться все новые его свойства» [25]. Оценка послед-

ствий аварии на Чернобыльской АЭС позволила выявить ранее неизвестные феномены и раскрыть новые механизмы действия ионизирующей радиации на биологические системы, получить обширный материал о закономерностях миграции в природных и аграрных экосистемах радионуклидов искусственного происхо-



Фото 2. Анатолий Иванович Таскаев
(1944–2010)

Photo 2. A.I.Taskaev (1944–2010)

ждения, особенностях формирования дозовых нагрузок на биоту.

Сотрудники отдела выполнили широкомасштабные исследования в зоне отчуждения на ЧАЭС, используя предшествующий опыт работ на полигонах с повышенным содержанием ТЕРН в Республике Коми. Радиоэкологический мониторинг в зоне аварии включал в себя комплексное изучение отдельных элементов природных экосистем (почва, лес, травянистый покров, мышевидные грызуны, почвенная фауна, дроздофила). Были изучены последствия воздействия радиоактивных выбросов на лесные экосистемы, дан прогноз общего состояния лесов и представлены рекомендации по экологической рекультивации в 30-километровой зоне [26]. Обследование природных популяций растений подтвердило сложившееся представление о травянистой флоре как о достаточно устойчивой к действию ионизирующих излучений. Для чувствительных видов отмечены изменения в генетической структуре популяций, возрастание общей резистентности в условиях длительного хронического облучения ценоза [27]. В мониторинге мышевидных грызунов были использованы экологические, гистоморфологические, биохимические, биофизические и цитогенетические методы исследования. Выявлен сложный комплекс многообразных морфофункциональных сдвигов, характеризующих периоды развития лучевой патологии у разных поколений [28]. У животных из зоны аварии обнаружен сложный комплекс биохимических и

биофизических изменений, обусловленных соотношением процессов поражения и компенсаторно-восстановительных реакций. Сохранение измененного клеточного метаболизма в органах мышевидных грызунов в течение длительного времени способствует разрыву взаимосвязи между биохимическими и биофизическими показателями и переходу клеточных систем регуляции в новое стандартное состояние [29]. В первые годы после аварии цитогенетический анализ выявил высокий уровень нарушений у мышевидных грызунов [30]. Впервые были представлены данные о цитогенетических последствиях облучения для человека *in vivo* в условиях радиоактивного загрязнения в зоне аварии на ЧАЭС [31].

Изучены генетические эффекты в популяциях мышевидных грызунов и дрозофилы из зоны аварии на ЧАЭС (1986–1989 гг.) [32]. В экспериментальных условиях на мутантных линиях дрозофилы *mei-9* и *rid(2)201G-1* подтверждены данные, полученные в натурных условиях, об увеличении генетического груза в популяциях в зависимости от мощности и величины поглощенной дозы и длительности облучения [33].

Итоги 10-летнего изучения радиоэкологической обстановки в зоне аварии представлены более чем в 200 научных публикациях, в том числе в восьми монографиях. В период с 1986 по 2000 гг. защищены три докторские и пять кандидатских диссертаций.

Изучение последствий воздействия аварийных выбросов ЧАЭС на наземные экосистемы снова продемонстрировало высокую биологическую эффективность низких доз ионизирующих излучений. Стало очевидно, что выявленные радиоэкологами Коми научного центра негативные изменения в популяциях животных и растений с территорий повышенного фона естественной радиации не являются артефактом и могут наблюдаться в разных радиоэкологических ситуациях. Это стало импульсом к активному развитию новых направлений в отделе радиоэкологии, способствующих углубленному пониманию процессов, протекающих в биосфере в условиях растущего техногенного влияния, включая фактор повышенной радиации.

На первый план выдвигаются проблемы оценки состояния природных популяций, обитающих длительное время в условиях хронического облучения в малых дозах, и зависимости наблюдаемых эффектов от факторов радиационной и нерадиационной природы.

При изучении ранних и отдаленных изменений структурно-функциональных характеристик эндокринной системы и системы крови, печени и органов размножения установлены гистоморфологические и гормональные механизмы адаптивных и деструктивных реакций этих органов и тканей в ответ на воздействие ионизирующих излучений и факторов нерадиационной природы. В специальных экспериментах по дополнительному к облучению воздействию стрессирующих факторов в дозах, не вызывающих выраженных повреждающих эффектов у мышевидных грызунов, удалось зафиксировать не только типы клеточных перестроек, но и процессы, протекающие в различные сроки после облучения. Многолетние данные свидетельствуют о том, что

хроническое воздействие ионизирующей радиации в малых дозах приводит к закономерному развитию морфологических перестроек на уровне клеток, тканей, органов и структурно-функциональных единиц. Выраженность этих изменений не имеет линейной зависимости от дозы облучения, что обусловлено комплексным воздействием факторов как радиационной, так и нерадиационной природы. В условиях радиоактивного загрязнения среды обитания ионизирующее излучение модифицирует влияние экзогенных (высокая плотность популяции грызунов, химически токсичные вещества) и эндогенных (беременность, половое созревание) факторов на состояние эндокринных желез мышевидных грызунов, и может вызывать перестройки таких базисных гистогенетических процессов, как пролиферация и дифференцировка клеток и тканей. Это приводит к формированию отклонений в нормальном строении тканей, изменению их клеточного состава и в конечном итоге – изменению адаптивных реакций [34, 35].

Показано, что в условиях хронического воздействия радионуклидов уранового и ториевого рядов в популяциях животных и растений протекают микроэволюционные процессы, выражающиеся в длительно существующем повышенном уровне генетической изменчивости и элиминации из популяций особей с наибольшим количеством повреждений [36, 37]. Внешнее облучение выступает в качестве фактора отбора, увеличивая частоту эмбриональных летальных мутаций у растений, а инкорпорированный в надземной массе ^{230}Th определяет не только уровень внутривидовой цитогенетической изменчивости, но и, увеличивая вариабельность растений по чувствительности к внешним воздействиям, возможности их адаптации. Ведущим фактором, обуславливающим высокий уровень в клетках растений двойных фрагментов – маркеров радиационного воздействия, – является инкорпорированный ^{226}Ra .

С 1990 г. важнейшим направлением отдела радиоэкологии становится выявление закономерностей совместного действия факторов радиационной и нерадиационной природы на разные уровни организации живого. В экспериментальных исследованиях было показано, что зависимость «доза – эффект» при действии на животных и растения низких доз гамма-излучения нелинейна и характеризуется наличием диапазонов, различающихся уровнем индуцируемых повреждений и механизмами их реализации. Проанализированы результаты исследований совместного и раздельного действия на растения и животных радионуклидов и тяжелых металлов. Установлено, что синергические ответные реакции растений и животных являются закономерными событиями и возникают с наибольшей вероятностью при низкоинтенсивных воздействиях, характерных для условий окружающей среды [37–40, 41]. Результат взаимодействия зависит от величины, соотношения доз и концентраций действующих агентов [37–40], от последовательности действия факторов, функциональных свойств исследуемой ткани [42, 43].

По этой причине реально наблюдаемый уровень биологических эффектов в природных популяциях, населяющих радиоактивно загрязненные тер-

ритории, существенно отличается от прогнозируемого на основе результатов экспериментальных исследований раздельного действия факторов. В этих условиях как внешнее облучение в малых дозах, так и инкорпорированные тяжелые естественные радионуклиды оказывают достоверное влияние на уровень генетической изменчивости в популяциях и возможности их адаптации к конкретной радиоэкологической ситуации [37–45].

В начале XXI столетия результаты 60-летнего мониторинга северотаежных экосистем с повышенным фоном естественной радиоактивности, проводимого отделом радиоэкологии, позволили сделать выводы, ставшие незаменимой основой для решения проблем защиты окружающей среды от радиационных воздействий и реабилитации техногенно загрязненных территорий.

Установлено, что при формировании дозовых нагрузок преимущественно за счет внутреннего облучения от инкорпорированных ТЕРН, дополнительного воздействия повышенных концентраций химических токсичных элементов и экстремальных климатических условий негативные изменения затрагивают процессы, происходящие как на уровне отдельных организмов, так и сообществ растений и животных.

Протяженные во времени функциональные изменения ослабляют жизненные ресурсы организмов, слагающих популяции, и являясь своеобразной «ценой адаптации», отражают общебиологическую закономерность, которая состоит в том, что все приспособительные реакции организма обладают лишь относительной целесообразностью. Наиболее благоприятные индивидуальные адаптации складываются в интегральный популяционный ответ – постепенно формируется повышенная среднепопуляционная устойчивость к разным по своей природе воздействиям.

Уникальные адаптивные возможности растений позволили им за 18–19 лет заселить безжизненное пространство радиоактивных отвалов и сформировать многоярусное сообщество за счет расселения наиболее устойчивых к радиоактивному и химическому загрязнению видов. Основным механизмом поддержания популяционного гомеостаза и обеспечения постоянства численности индикаторного вида – полевков-экономок – явилось увеличение интенсивности их размножения.

Процессы, происходящие на организменном и популяционном уровнях в ответ на хроническое воздействие тяжелых естественных радионуклидов, не обладают высокой специфичностью и подчиняются общебиологическим закономерностям реакции живых систем на неблагоприятные условия окружающей среды. Это дает широкие возможности для выработки общей стратегии защиты биосферы от неблагоприятных воздействий. С другой стороны, исчисляемый миллиардами лет период полураспада многих тяжелых естественных радионуклидов обуславливает большую длительность развертывания во времени адаптивных изменений, формирующихся у видов, населяющих территории с повышенным фоном естественной радиоактивности, по сравнению с другими ситуациями антропогенного/техногенного воздействия на окружающую среду. Это привносит определенную специфику в оценку риска для компонентов

окружающей среды тех стадий ядерного топливного цикла, которые связаны с попаданием в экосистемы избыточных концентраций ТЕРН, и требует применения обеспечивающих долгосрочную защиту методов реабилитации загрязненных территорий. В частности, в таких ситуациях можно рекомендовать метод консервации радиоактивных отходов и грунтов, состоящий в создании многоступенчатой системы физических и геохимических барьеров, способных обеспечить радиоэкологическую безопасность для населения и окружающей среды в годовом цикле и на долгосрочную перспективу [46].

Напротив, дезактивация насыпным методом, не препятствуя включению радионуклидов в почвообразование и биогенные циклы миграции, позволяет не более чем в три раза снизить радиационный фон территории и эффективна лишь в течение 5-летнего периода после применения, а потому не может рекомендовать себя в долгосрочной перспективе [47,48].

Полученные за многолетний период фундаментальные знания о биологических эффектах повышенных доз радиации позволили на современном этапе перейти от изучения радиационного фона как фактора среды обитания к использованию ионизирующего излучения как инструмента для познания молекулярных механизмов функционирования живых организмов. Интенсивно развиваются исследования в области геронтологии и молекулярной биологии под руководством д.б.н., чл.-корр. РАН А.А. Москалева и к.б.н. М.В. Шапошникова. С использованием классического объекта генетических исследований – *Drosophila melanogaster* – получены экспериментальные подтверждения участия процессов распознавания и репарации повреждений ДНК, а также белков теплового шока в естественном и радиационно-индуцированном старении [49–52].

Заключение

На сегодняшний день отдел радиоэкологии Института биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН остается одним из известнейших в России и за рубежом научных подразделений, занимающихся решением задач фундаментальной и прикладной радиоэкологии. Роль системных радиоэкологических исследований многократно возрастает в связи с необходимостью решения инновационных задач ядерной энергетики и разработки стратегии развития атомной промышленности России в XXI в. Полученные в радиоэкологии результаты, раскрывающие отдаленные последствия хронического воздействия повышенного фона естественной радиоактивности на разных уровнях биологической организации, являются одними из надежных фундаментов для развития теории и практики радиационной защиты человека и окружающей среды с применением интеграционных подходов. Неопровержимым подтверждением признания научных трудов отдела радиоэкологии на международном уровне является тот факт, что в современной базе данных FREDERICA, объединившей накопленные в мировой литературе с конца 1960-х гг. до настоящего времени знания о действии ионизирующих излучений на растения, животных, их популяции и экосистемы, 15% библиографических ссылок по Чернобыльской тематике принадле-

жит сотрудникам отдела радиоэкологии, а по биологическим эффектам повышенного фона естественной радиоактивности – 90%. Это составляет 60 % всех публикаций отдела радиоэкологии, вышедших в открытой печати с самого момента его основания.

Литература

1. *Итоги исследований по радиоэкологии и радиобиологии в Институте биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук (к 40-летию отдела радиоэкологии)*/ А.И. Таскаев, А.Г. Кудяшева, О.Н. Попова, Л.Д. Материй, И.И. Шуктомова, Н.П.Фролова, Г.М. Козубов, В.Г. Зайнуллин, О.В. Ермакова, А.О. Ракин, Л.А.Башлыкова // Радиационная биология. Радиоэкология. 2000. Т.40. № 1. С.118–125.
2. *Методы радиоэкологических исследований*. М.: Атомиздат, 1971. 260 с.
3. *Маслов В.И., Маслова К.И.* Радиоэкологические группы млекопитающих и птиц биогеоценозов районов повышенной естественной радиоактивности // Радиоэкологические исследования в природных биогеоценозах. М.: Наука, 1972. С. 161–173.
4. *Вавилов П.П., Верховская И.Н., Попова О.Н., Коданева Р.П.* Об угнетающем действии малых доз ионизирующих излучений на вегетирующие растения // Радиобиология. 1966. Т. 6. № 2. С. 278–293.
5. *Вавилов П.П., Верховская И.Н., Попова О.Н., Коданева Р.П.* Условия накопления радия растениями из почвы // Радиоэкологические исследования в природных биогеоценозах. М.: Наука, 1972. С. 95–103.
6. *Верховская И.Н., Маслов В.И., Маслова К.И.* Действие малых доз радиации и инкорпорированных естественно-радиоактивных элементов на сперматогенез полевок-экономок (*Microtus oeconomus*) в природных условиях // Радиобиология. 1965. Т.5. Вып. 5. С.720–729.
7. *Влияние малых доз ядерных излучений на живые организмы в районах повышенной естественной радиации*/ П.П.Вавилов, В.И. Маслов, Э.И.Попова, Т.А.Власова, З.Г.Ивлева, Р.П.Коданева, С.Н.Катаева, Я.И.Каминский, К.И.Маслова, В.Я.Овченков, О.Н. Попова, Г.В.Русанова, Г.В. Попова, А.Д. Чистяков, А.Н. Басырова, Г.И. Есова, Р.С. Кочанова/ Рук. П.П. Вавилов, науч. консультант И.Н. Верховская. Отчет за 1960 г. Сыктывкар, 1961. Ф. 1. Оп. 14. Д. 11. 372 л.
8. *Русанова Г.В.* Микроморфология антропогенно измененных почв. Екатеринбург, 1988. 158 с.
9. *Груздев Б.И., Рубцов Д.М.* Накопление тория, урана и радия растениями и органогенными горизонтами почв // Радиоэкологические исследования в природных биогеоценозах. М.: Наука, 1972. С. 112–123.
10. *Вавилов П.П., Груздев Б.И., Маслов В.И.* Итоги многолетнего эксперимента по дезактивации радиевых и урано-радиевых загрязнений в условиях средней тайги // Экология. 1977. Т. 17. № 6. С. 32–38.
11. *Maslov V.I., Maslova K.I., Verchovskaya I.N.* Characteristic of the radioecological groups of mammals and birds of biogeocoenosis with increased natural radiation // Radiological contraction processes. London, 1966. P. 561–571c.
12. *Маслов В.И.* Миграция урана, радия и тория в системе почва-растения и роль мышевидных грызунов в этих процессах: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1972. 17 с.
13. *Кудяшева А.Г.* К 100-летию Всеволода Ивановича Маслова (04.01.1917– 20.06.1994) // Радиационная биология. Радиоэкология. 2017. Т.57. Вып. 2. С. 238–240.
14. *Таскаев А.И., Алексахин Р.М.* Решение некоторых вопросов радиоэкологии с помощью картографостатистического метода // Вопросы радиоэкологии наземных биогеоценозов. Сыктывкар, 1974. С. 32–39.
15. *Шуктомова И.И., Таскаев А.И., Титаева Н.А.* Определение изотопного состава урана и тория в почвенных и растительных образцах// Радиохимия. 1983. Т. XXV. Вып. 4. С.547–550.
16. *Шуктомова И.И., Таскаев А.И.* Влияние интенсивной химизации сельского хозяйства на накопление естественных радионуклидов в почве и продукции растениеводства. М. : ЦИНАО, 1986. С. 54–59.
17. *Тяжелые естественные радионуклиды в биосфере (миграция и биологическое действие)*. М.: Наука, 1990. 368 с.
18. *Маслова К.И., Материй Л.Д., Ермакова О.В., Таскаев А.И.* Атлас патоморфологических изменений у полевок-экономок из очагов локального радиоактивного загрязнения. СПб.: Наука, 1994. 192 с.
19. *Алиев А.Т., Кашкин К.П.* Эстеразы плазмы крови полевок-экономок (*Microtus oeconomus*), обитающих в условиях повышенного уровня естественной радиации // Радиобиология. 1973. Т. 13. Вып. 4. С. 598–601.
20. *Кудяшева А.Г.* Активность дегидрогеназ (сукцинатдегидрогеназы, пируватдегидрогеназы и лактатдегидрогеназы) в тканях полевок-экономок (*Microtus oeconomus* Pall.), обитающих в условиях повышенной радиоактивности : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев, 1986. 24 с.
21. *Пикулев А.Т., Кудяшева А.Г., Таскаев А.И.* Влияние хронического гамма-облучения на активность дегидрогеназ в тканях полевок-экономок и их потомства, обитающих в условиях повышенной радиоактивности // Радиобиология. 1987. Т. 27. Вып. 2. С. 218–223.
22. *Криволуцкий Д.А., Семяшкина Т.М., Ми-*

- хальцова З.А., Турчанинова В.А. Дождевые черви как биоиндикатор радиоактивного загрязнения почвы // Экология. 1980. № 6. С. 67–72.
23. Рубцов Д.М. Гумус и естественные радиоактивные элементы в горных почвах Коми АССР. Л.: Наука, 1974. 74 с.
 24. Титаева Н.А., Таскаев А.И. Миграция тяжелых естественных радионуклидов в условиях гумидной зоны. Л.: Наука, 1983. 232 с.
 25. Крупные радиационные аварии: последствия и защитные меры/Р.М. Алексахин, Л.А. Булдаков, В.А. Губанов, Е.Г. Дрожко, Л.А. Ильин, И.И. Крышев, Л.А. Линге, Г.Н. Романов, М.Н. Савкин, М.М. Сауров, Ф.А. Тихомиров, Ю.Б.Холина. М.: Издат, 2001. 751с.
 26. Козубов Г.М., Таскаев А.И. Радиобиологические и радиоэкологические исследования древесных растений. СПб.: Наука, 1994. 256 с.
 27. Попова О.Н., Таскаев А.И., Фролова Н.П. Генетическая стабильность и изменчивость семян в популяциях травянистых фитоценозов в районе аварии на Чернобыльской АЭС. СПб.: Наука, 1992. 144 с.
 28. Материй Л.Д., Ермакова О.В. Гистоморфологические критерии радиоактивного загрязнения среды. Сыктывкар, 1993. 24 с. (Сер. «Научные доклады» /Коми НЦ УрО РАН; Вып. 312).
 29. Кудяшева А.Г., Шишкина Л.Н., Загорская Н.Г., Таскаев А.И. Биохимические механизмы радиационного поражения природных популяций мышевидных грызунов. СПб.: Наука, 1997. 156 с.
 30. Зайнуллин В.Г., Ракин А.О., Таскаев А.И. Динамика частоты цитогенетических нарушений в микропопуляциях мышевидных грызунов, обитающих в районе аварии на Чернобыльской АЭС // Радиационная биология. Радиоэкология. 1994. Т. 34. Вып. 6. С. 852–857.
 31. Results of cytogenetic examination of liquidators of the Chernobyl NNP accident/ V.G. Zajnullin, P.A. Borodkin, S.I. Chernyak, Y.N. Skaletskij, A.V. Sevankaev, V.A. Shevchenko// Радиобиология. 1992. Т. 32. № 5. С. 668–672.
 32. Зайнуллин В.Г. Генетические эффекты действия хронического облучения малыми дозами ионизирующего излучения. СПб.: Наука, 1998. 105 с.
 33. Seymour, Carmel Mothersill. Effects of Historic Radiation Dose on the Frequency of Sex-Linked Recessive Lethals in Drosophila Populations Following the Chernobyl Nuclear Accident/ Samuel Hancock, Nguyen T.K. Vo, Soo Hyun Byun, Vladimir G. Zainullin, Colin B. // Environmental Research. 2019. Vol. 172. P.333–370.
 34. Ермакова О.В. Структурные перестройки периферических эндокринных желез мышевидных грызунов в условиях хронического облучения в малых дозах : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М.: МГУ, 2008. 45 с.
 35. Ермакова О.В., Павлов А.В., Кораблева Т.В. Цитогенетические эффекты в фолликулярном эпителии щитовидной железы при длительном воздействии гамма-излучения в малых дозах// Радиационная биология. Радиоэкология. 2008. Т. 48. Вып. 2. С. 160–166.
 36. Евсеева Т.И., Гераськин С.А., Майстренко Т.А., Белых Е.С. Проблемы количественной оценки биологических эффектов совместного действия факторов радиационной и химической природы // Радиационная биология. Радиоэкология. 2008. Т.48. №2. С. 203–211.
 37. Estimation of ionizing radiation impact on natural Vicia cracca populations inhabiting areas contaminated with uranium mill tailings and radium production wastes / T.Evseeva, T.Majstrenko, S.Geras'kin, J.Brown, E.Belykh// Science of the Total Environment. 2009. Vol. 407. P. 5335–5343.
 38. Евсеева Т.И., Гераськин С.А. Сочетанное действие факторов радиационной и нерадиационной природы на традесканцию. Екатеринбург, 2001. 156 с.
 39. Евсеева Т.И., Гераськин С.А., Шуктомова И.И., Храмова Е.С. Комплексное изучение радиоактивного и химического загрязнения водоемов в районе расположения хранилища радиоактивных отходов // Экология. 2003. № 3. С. 176–183.
 40. Evseeva T.I., Geras'kin S. A., Shuktomova I. I. Genotoxicity and toxicity assay of water sampled from a radium production industry storage cell territory by means of Allium-test // Journal of Environmental Radioactivity. 2003. Vol. 68. P. 235–248.
 41. Ermakova O.V. Comparative Morphological Analysis of Peripheral Endocrine Glands of Small Mammals Inhabiting Areas with High Levels of Radioactivity and Exposed to Chronic Irradiation in Model Experiments // Biophysics. 2011. Vol. 56. No 1. P. 135–139.
 42. Евсеева Т.И., Майстренко Т.А., Гераськин С.А., Белых Е.С. Оценка дозовых нагрузок, не вызывающих негативных эффектов в природных популяциях растений при хроническом воздействии радионуклидов уранового и ториевого рядов // Радиационная биология. Радиоэкология. 2010. Т.50. №4. С. 383–390.
 43. Оценка спонтанного и химически индуцированного мутагенеза у мышевидных грызунов, находившихся в условиях техногенно- и природноповышенного радиационного фона / А.Ф.Маленченко, С.Н.Сушко, А.О.Савин, О.В.Ермакова, Л.А.Башлыкова, О.В.Раскоша// Вопросы радиационной безопасности. 2011. № 3. С. 20–26.
 44. Кудяшева А.Г., Шевченко О.Г., Загорская Н.Г. Ранние эффекты раздельного и совместного

- действия нитрата свинца и облучения в малых дозах на морфо- физиологические и биохимические показатели мышей // Вестник Поморского ун-та. 2007. № 1 (11). С. 56–65. 2.
45. Кудяшева А.Г., Андреева Л.И., Володин В.В., Володина С.О. Биохимические параллели клеточных адаптивных реакций при хроническом низкоинтенсивном облучении и действии фитоэкдистероидного препарата Серпистен // Радиационная биология. Радиоэкология. 2015. Т. 55. № 1. С. 43–46. 3.
 46. Рачкова Н.Г. Первые данные об эффективности консервации приповерхностного хранилища радиоактивных отходов бывшего радиевого промысла // Радиохимия. 2019. Т. 61. № 2. С. 174–179. 4.
 47. Шапошникова Л.М., Шуктомова И.И. Последствия применения насыпного метода дезактивации на примере радиевого промысла // Экология. 2015. № 3. С. 237–240.
 48. Шапошникова Л.М. Фитопоглощение радия 226 из техногенно загрязнённых почв на примере *Chamaenerion angustifolium*, *Lathyrus pratensis* и *L. Vernus* // Теоретическая и прикладная экология. 2018. №4. С. 53–60. 5.
 49. Москалев А.А., Плюснина Е.Н., Зайнуллин В.Г. Влияние гамма-излучения в малых дозах на продолжительность жизни у мутантов дрозофилы по распознаванию и репарации повреждений ДНК // Радиационная биология. Радиоэкология. 2007. Т. 47. № 5. С. 586–588. 6.
 50. *The role of D-GADD45 in oxidative, thermal and genotoxic stress resistance/* A.Moskalev, E.Plyusnina, M.Shaposhnikov, L.Shiova, A.Kazachenok, A. Zhavoronkov // *Cell Cycle*, 2012. Vol. 11. №22. P. 4222–4241.
 51. *Shaposhnikov M., Proshkina E., Shilova L., Zhavoronkov A., Moskalev A.* Lifespan and stress resistance in *Drosophila* with overexpressed DNA repair genes // *Scientific Reports*, 2015. Vol. 5. P. 15299. 7.
 52. *Koval L., Proshkina E., Shaposhnikov M., Moskalev A.* The role of DNA repair genes in radiation-induced adaptive response in *Drosophila melanogaster* is differential and conditional // *Biogerontology*. 2020. Vol. 21. № 1. P. 45–56.
- References**
1. *Itogi issledovaniy po radioekologii i radiobiologii v Institute biologii Komi nauchnogo centra Ural'skogo otdeleniya Rossijskoj akademii nauk (k 40-letiju otdela radioekologii)* [The results of research in radioecology and radiobiology at the Institute of Biology, Komi Science Centre, Ural Branch, RAS (to the 40th anniversary of the Department of Radioecology)] / A.I. Taskaev, A.G. Kudyasheva, O.I. Popova, L.D. Matery, I.I. Shuktomova, N.P. Frolova, G.M. Kozubov, V.G. Zainullin, O.V. Ermakova, A.O. Rakin, L.A. Bashlykova // *Radiation biology. Radioecology*. 2000. Vol.40. № 1. P. 118–125.
 2. *Metody radioekologicheskikh issledovaniy* [Methods of radioecological research]. Moscow: Atomizdat, 1971. 260 p.
 3. *Maslov V.I., Maslova K.I.* Radioekologicheskie gruppy mlekopitajushhih i ptits biogeocenozov rajonov povyshennoj estestvennoj radioaktivnosti // *Radioekologicheskie issledovaniya v prirodnih biogeocenozah* [Radioecological groups of mammals and birds of biogeocenoses of areas of increased natural radioactivity // *Radioecological research in natural biogeocenoses*]. Moscow: Nauka, 1972. P.161–173.
 4. *Vavilov P.P., Verkhovskaya I.N., Popova O.N., Kodaneva R.P.* Ob ugnetajushhem dejstvii malyh doz ionizirujushhih izluchenij na vegetirujushhie rastenija [On the depressing effect of low doses of ionizing radiation on vegetating plants] // *Radiobiology*. 1966. Vol. 6. № 2. P. 278–293.
 5. *Vavilov P.P., Verkhovskaya I.N., Popova O.N., Kodaneva R.P.* Uslovia nakopleniya radija rastenijami iz pochvy // *Radioekologicheskie issledovaniya v prirodnih biogeocenozah* [Conditions for radium accumulation by plants from the soil // *Radioecological studies in natural biogeocenoses*]. Moscow: Nauka, 1972. P. 95–103.
 6. *Verkhovskaya I.N., Maslov V.I., Maslova K.I.* Dejstvie malyh doz radiacii i inkorporirovannyh estestvenno-radioaktivnyh elementov na spermatogenez polevok-ekonomok (*Microtus oeconomus*) v prirodnih uslovijah [The effects of low radiation doses and incorporated natural radioactive elements on spermatogenesis of *Microtus oeconomus* in the natural environment] // *Radiobiology*. 1965. Vol. 5. Issue 5. P.720–729.
 7. *Vlijanie malyh doz jadernyh izluchenij na zhivye organizmy v rajonah povyshennoj estestvennoj radiacii* [Influence of low doses of nuclear radiation on living organisms in areas of high natural radiation] / P.P. Vavilov, V.I. Maslov, E.I. Popova, T.A. Vlasova, Z.G. Ievleva, R.P. Kodaneva, S.N. Kataeva, Ya.I. Kaminsky, K.I. Maslova, V.Ya. Ovchenkov, O.N. Popova, G.V. Rusanova, G.V. Popova, A.D. Chistyakov, A.N. Basyrova, G.I. Esova, R.S. Kochanova / Supervisor P.P. Vavilov, sci.consultant I.N.Verkhovskaya. Report for 1960. Syktyvkar, 1961. F. 1. Op. 14. D. 11. 372 1.
 8. *Rusanova G.V.* Mikromorfologija antropogennno izmenennyh pochv [Micromorphology of anthropogenically changed soils]. Ekaterinburg, 1988. 158 p.
 9. *Gruzdev B.I., Rubtsov D.M.* Nakoplenie torija, urana i radija rastenijami i organogennymi gorizontami pochv // *Radioekologicheskie issledovaniya v prirodnih biogeocenozah* [Accu-

- mulation of thorium, uranium and radium by plants and organogenic soil horizons // Radioecological research in natural biogeocenoses]. Moscow: Nauka. 1972. P. 112–123.
10. Vavilov P.P., Gruzdev B.I., Maslov V.I. Itogi mnogoletnego eksperimenta po dezaktivacii radiyevykh i urano-radiyevykh zagryaznenij v usloviyakh srednej tajgi [Results of a multi-year experiment on decontamination of radium and uranium-radium contamination in the middle taiga] // Ecology. 1977. Vol. 17. № 6. P. 32–38.
11. Maslov V.I., Maslova K.I., Verchovskaya I.N. Characteristic of the radioecological groups of mammals and birds of biogeocoenosis with increased natural radiation // Radiological contamination processes. London, 1966. P. 561–571.
12. Maslov V.I. Migracija urana, radija i torija v sisteme pochva-rastenija i rol' myshevidnyh gryzunov v etih processah [Migration of uranium, radium and thorium in the soil-plant system and the role of mouse-like rodents in these processes]: Abstract of diss... Cand. Sci. (Biology). Moscow, 1972. 17 p.
13. Kudyasheva A.G. K 100-letiju Vsevoloda Ivanovicha Maslova (04.01.1917–20.06.1994) [To the 100th anniversary of V.I. Maslov (04.01.1917–20.06.1994)] // Radiation biology. Radioecology. 2017. Vol. 57. Issue 2. P. 238–240.
14. Taskaev A.I., Aleksakhin R.M. Reshenie nekotorykh voprosov radioekologii s pomoshhju kartografostatisticheskogo metoda // Voprosy radioekologii nazemnykh biogeocenozov [Solving some issues of radioecology using the cartographic and statistical method // Problems of radioecology of terrestrial biogeocenoses]. Syktyvkar, 1974. P. 32–39.
15. Shuktomova I.I., Taskaev A.I., Titaeva N.A. Opredelenie izotopnogo sostava urana i torija v pochvennykh i rastitel'nykh obrazcah [Determination of the isotopic composition of uranium and thorium in soil and plant samples]. Radiochemistry. 1983. Vol. XXV. Issue 4. P. 547–550.
16. Shuktomova I.I., Taskaev A.I. Vlijanie intensivnoj himizacii sel'skogo hozjajstva na nakoplenie estestvennykh radionuklidov v pochve i produkcii rastenievodstva [Influence of intensive agricultural chemization on the accumulation of natural radionuclides in soil and crop production]. Moscow: Central Inst. of Agrochem. Service of Agriculture, 1986. P. 54–59.
17. Tjzhelye estestvennye radionuklidy v biosfere (migracija i biologicheskoe dejstvie) [Heavy natural radionuclides in the biosphere (migration and biological action)]. Moscow: Nauka, 1990. 368 p.
18. Maslova K.I., Matery L.D., Ermakova O.V., Taskaev A.I. Atlas patomorfologicheskikh izmenenij u polevok-ekonomok iz ochagov lokal'nogo radioaktivnogo zagryaznenija [Atlas of pathomorphological changes in *Microtus oeconomus* from foci of local radioactive contamination]. St. Petersburg: Nauka, 1994. 192 p.
19. Aliev A.T., Kashkin K.P. Esterazy plazmy krovi polevok-ekonomok (*Microtus oeconomus*), obitajushhih v usloviyakh povyshennogo urovnja estestvennoj radiacii [Plasma esterases of voles (*Microtus oeconomus*) living in conditions of high levels of natural radiation] // Radiobiology. 1973. Vol. 13. Issue 4. P. 598–601.
20. Kudyasheva A.G. Aktivnost' degidrogenaz (sukcinatdegidrogenazy, piruvatdegidrogenazy i laktatdegidrogenazy) v tkanjah polevok-ekonomok (*Microtus oeconomus* Pall.), obitajushhih v usloviyakh povyshennoj radioaktivnosti [Dehydrogenase activity (succinate dehydrogenase, pyruvate dehydrogenase and lactate dehydrogenase) in the tissues of voles (*Microtus oeconomus*) living in conditions of high radioactivity]: Abstract of diss... Cand. Sci. (Biology). Kiev, 1986. 24 p.
21. Pikulev A.T., Kudyasheva A.G., Taskaev A.I. Vlijanie hronicheskogo gamma-oblucheniya na aktivnost' degidrogenaz v tkanjah polevok-ekonomok i ih potomstva, obitajushhih v usloviyakh povyshennoj radioaktivnosti [Influence of chronic gamma radiation on the activity of dehydrogenases in the tissues of voles (*Microtus oeconomus*) and their offspring living in conditions of high radioactivity] // Radiobiology. 1987. Vol. 27. Issue 2. P. 218–223.
22. Krivolutsky D.A., Semyashkina T.M., Mikha-Itsova Z.A., Turchaninova V.A. Dozhdevye chervi kak bioindikator radioaktivnogo zagryaznenija pochvy [Earthworms as a bioindicator of radioactive soil contamination] // Ecology. 1980. № 6. P. 67–72.
23. Rubtsov D.M. Gumus i estestvennye radioaktivnye elementy v gornyx pochvax Komi ASSR [Humus and natural radioactive elements in mountain soils of the Komi ASSR]. Leningrad: Nauka, 1974. 74 p.
24. Titaeva N.A., Taskaev A.I. Migracija tjzhelykh estestvennykh radionuklidov v usloviyakh gumidnoj zony [Migration of heavy natural radionuclides in conditions of the humid zone]. Leningrad: Nauka, 1983. 232 p.
25. Krupnye radiacionnye avarii: posledstviya i zashhitnye mery [Major radiation accidents: consequences and protective measures] / R.M. Aleksakhin, L.A. Buldakov, V.A. Gubanov, E.G. Drozhko, L.A. Ilyin, I.I. Kryshev, A. Linge, G.N. Romanov, M.N. Savkin, M.M. Saurov, F.A. Tikhomirov, Yu.B. Kholina. Moscow: Izdat, 2001. 751 p.
26. Kozubov G.M., Taskaev A.I. Radiobiologicheskie i radioekologicheskie issledovaniya drevesnykh rastenij [Radiobiological and radioecological studies of woody plants]. St. Petersburg: Nauka, 1994. 256 p.
27. Popova O.N., Taskaev A.I., Frolova N.P. Geneticheskaja stabil'nost' i izmenchivost'

- semjan v populacijah travjanistyh fitocenozov v rajone avarii na Chernobyl'skoj AES [Genetic stability and variability of seeds in populations of herbaceous phytocenoses in the area of the Chernobyl accident]. St.Petersburg: Nauka, 1992. 144 p.
28. *Matery L.D., Ermakova O.V.* Gistomorfologicheskie kriterii radioaktivnogo zagrjaznenija sredy [Histomorphological criteria for radioactive contamination of the environment]. Syktyvkar, 1993. 24 p. (Series "Sci. reports" / Komi Sci. Centre, Ural Branch, RAS; Issue 312).
 29. *Kudyasheva A.G., Shishkina L.N., Zagorskaya N.G., Taskaev A.I.* Biohimicheskie mehanizmy radiacionnogo porazhenija prirodnih populacij myshevidnyh gryzunov [Biochemical mechanisms of radiation damage in natural populations of mouse-like rodents]. St.Petersburg: Nauka, 1997. 156 p.
 30. *Zainullin V.G., Rakin A.O., Taskaev A.I.* Dinamika chastoty citogeneticheskikh narushenij v mikropopulacijah myshevidnyh gryzunov, obitajushhih v rajone avarii na Chernobyl'skoj AES [Dynamics of the frequency of cytogenetic disorders in micropopulations of mouse-like rodents living in the area of the Chernobyl accident] // Radiation biology. Radioecology. 1994. Vol. 34. Issue 6. P. 852–857.
 31. *Results of cytogenetic examination of liquidators of the Chernobyl NNP accident / V.G. Zainullin, P.A. Borodkin, S.I. Chernyak, Y.N. Skaletskij, A.V. Sevan'kaev, V.A. Shevchenko* // Radiobiology. 1992. Vol. 32. № 5. P. 668–672.
 32. *Zainullin V.G.* Geneticheskie efekty dejstviya hronicheskogo obluchenija malymi dozami ionizirujushhego izluchenija [Genetic effects of chronic exposure to low doses of ionizing radiation]. St.Petersburg: Nauka, 1998. 105 p.
 33. *Seymour, Carmel Mothersill.* Effects of Historic Radiation Dose on the Frequency of Sex-Linked Recessive Lethals in Drosophila Populations Following the Chernobyl Nuclear Accident / Samuel Hancock, Nguyen T.K. Vo, Soo Hyun Byun, Vladimir G. Zainullin, Colin B. // Environmental Research, 2019. Vol. 172. P. 333–370.
 34. *Ermakova O.V.* Strukturnye perestrojki perifericheskikh endokrinnih zhelez myshevidnyh gryzunov v uslovijah hronicheskogo obluchenija v malyh dozah [Structural rearrangements of peripheral endocrine glands of mouse-like rodents under conditions of low doses of chronic irradiation]: Abstract of diss... Dr. Sci. (Biology). Moscow: Moscow State Univ., 2008. 45 p.
 35. *Ermakova O.V., Pavlov A.V., Korableva T.V.* Citogeneticheskie efekty v follikuljarnom epitelii shhitovidnoj zhelezy pri dlitel'nom vozdejstvii gamma-izluchenija v malyh dozah [Cytogenetic effects in the follicular epithelium of the thyroid gland under prolonged exposure to low doses of gamma radiation] // Radiation biology. Radioecology. 2008. Vol. 48. Issue 2. P.160–166.
 36. *Evseeva T.I., Geraskin S.A., Maistrenko T.A., Belykh E.S.* Problemy kolichestvennoj ocenki biologicheskikh effektov sovmestnogo dejstviya faktorov radiacionnoj i himicheskoy prirody [Problems of quantitative assessment of biological effects of combined action of factors of radiation and chemical nature] // Radiation biology. Radioecology. 2008. Vol. 48. №2. P. 203–211.
 37. *Estimation of ionizing radiation impact on natural Vicia cracca populations inhabiting areas contaminated with uranium mill tailings and radium production wastes / T.Evseeva, T.Maistrenko, S.Geras'kin, J.Brown, E.Belykh* // Science of the Total Environment. 2009. Vol. 407. P. 5335–5343.
 38. *Evseeva T.I., Geras'kin S.A.* Sochetannoe dejstvie faktorov radiacionnoj i neradiacionnoj prirody na tradeskanciju [Combined effect of radiation and non-radiation factors on tradescantia]. Ekaterinburg, 2001. 156 p.
 39. *Evseeva T.I., Geras'kin S.A., Shuktomova I.I., Khramova E.S.* Kompleksnoe izuchenie radioaktivnogo i himicheskogo zagrjaznenija vodoemov v rajone raspolozhenija hranilishha radioaktivnyh othodov [Comprehensive study of radioactive and chemical contamination of reservoirs in the area of the storage of radioactive wastes] // Ecology. 2003. № 3. P. 176–183.
 40. *Evseeva T.I., Geras'kin S.A., Shuktomova I.I.* Genotoxicity and toxicity assay of water sampled from a radium production industry storage cell territory by means of Allium-test // J. of Environmental Radioactivity. 2003. Vol. 68. P. 235–248.
 41. *Ermakova O.V.* Comparative Morphological Analysis of Peripheral Endocrine Glands of Small Mammals Inhabiting Areas with High Levels of Radioactivity and Exposed to Chronic Irradiation in Model Experiments // Biophysics. 2011. Vol. 56. No. 1. P. 135–139.
 42. *Evseeva T.I., Maistrenko T.A., Geras'kin S.A., Belykh E.S.* Ocenka dozovyh nagruzok, ne vyzyvajushhih negativnyh effektov v prirodnih populacijah rastenij pri hronicheskom vozdejstvii radionuklidov uranovogo i torievogo rjadov [Assessment of dose loads that do not cause negative effects in natural plant populations under chronic exposure to radionuclides of the uranium and thorium series] // Radiation biology. Radioecology. 2010. Vol.50.№4. P. 383–390.
 43. *Ocenka spontannogo i himicheskii inducirovannogo mutageneza u myshevidnyh gryzunov, nahodivshihsja v uslovijah tehnogenno- i prirodopovysshennogo radiacion-*

- nogo fona [Assessment of spontaneous and chemically induced mutagenesis in mouse-like rodents under conditions of technogenic and naturally increased radiation background] / A.F. Malenchenko, S.N. Sushko, A.O. Savin, O.V. Ermakova, L.A. Bashlykova, O.V. Raskosha // *Radiation safety issues*. 2011. № 3. P. 20–26.
44. *Kudiyasheva A.G., Shevchenko O.G., Zagorskaya N.G.* Rannie efekty razdel'nogo i sovmestnogo dejstviya nitrata svinca i oblucheniya v mal'nykh dozakh na morfofiziolozhicheskie i biohimicheskie pokazateli myshej [Early effects of separate and combined action of lead nitrate and low-dose irradiation on morphophysiological and biochemical parameters of mice] // *Bull. of Perm Univ.* 2007. №1 (11). P. 56–65.
 45. *Kudiyasheva A.G., Andreeva L.I., Volodin V.V., Volodina S.O.* Biohimicheskie paralleli kletochnykh adaptivnykh reakcij pri hronicheskom nizkointensivnom obluchenii i dejstvii fitoekdisteroidnogo preparata Serpisten [Biochemical parallels of cellular adaptive reactions under chronic low-intensity irradiation and the action of phytoecdysteroid drug Serpisten] // *Radiation biology. Radioecology*. 2015. Vol. 55. № 1. P. 43–46.
 46. *Rachkova N.G.* Pervye dannye ob effektivnosti konservatsii pripoverhnostnogo hranishha radioaktivnykh othodov byvshego radiovogo promysla [First data on the effectiveness of conservation of near-surface storage of radioactive waste from the former radium industry] // *Radiochemistry*. 2019. Vol. 61. № 2. P. 174–179.
 47. *Shaposhnikova L.M., Shuktomova I.I.* Posledstviya primeneniya nasypnogo metoda dezaktivatsii na primereradiovogo promysla [Consequences of using the bulk decontamination method on the example of radium industry] // *Ecology*. 2015. № 3. P. 237–240.
 48. *Shaposhnikova L.M.* Fitopogloshhenie radiya-226 iz tehnogenno zagryaznionnykh pochv na primere Chamaenerion angustifolium, Lathirus pratensis i L. Vernus [Phytoabsorption of radium-226 from technogenically polluted soils on the example of Chamaenerion angustifolium, Lathirus pratensis and L. Vernus] // *Theoretical and applied ecology*. 2018. № 4. P. 53–60.
 - Moskalev A.A., Plyusnina E.N., Zainullin V.G.* Vliyanie gamma-izlucheniya v mal'nykh dozakh na prodolzhitel'nost' zhizni u mutantov drozofily po raspoznavaniyu i reparatsii povrezhdenij DNK [The effect of low doses gamma radiation on the life span of Drosophila mutants on the recognition and repair of DNA damage] // *Radiation biology. Radioecology*. 2007. Vol. 47. № 5. P. 586–588.
 49. *The role of D-GADD45 in oxidative, thermal and genotoxic stress resistance* / A. Moskalev, E. Plyusnina, M. Shaposhnikov, L. Shilova, A. Kazachenok, A. Zhavoronkov] // *Cell Cycle*. 2012. Vol. 11. № 22. P. 4222–4241.
 50. *Shaposhnikov M., Proshkina E., Shilova L., Zhavoronkov A., Moskalev A.* Lifespan and stress resistance in Drosophila with overexpressed DNA repair genes // *Scientific Reports*. 2015. Vol. 5. P. 15299.
 51. *Koval L., Proshkina E., Shaposhnikov M., Moskalev A.* The role of DNA repair genes in radiation-induced adaptive response in Drosophila melanogaster is differential and conditional // *Biogerontology*. 2020. Vol. 21. №1. P. 45–52.

Статья поступила в редакцию 23.03.2020

УДК 577.24
DOI10.19110/1994-5655-2020-3-41-46

**Е.Н. ПРОШКИНА*,
М.В. ШАПОШНИКОВ*, Е.В. ЩЕГОЛЕВА*,
А.О. ЧЕРНЫШОВА*,
А.А. МОСКАЛЕВ*, **, *****

ВЛИЯНИЕ СВЕРХЭКСПРЕССИИ ГЕНА *MITF* НА ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ ЖИЗНИ *DROSOPHILA MELANOGASTER*

**Институт биологии
ФИЦ Коми НЦ УрО РАН,
г. Сыктывкар*

*** Сыктывкарский государственный
университет им. Питирима Сорокина,
г. Сыктывкар*

****Институт молекулярной биологии
им. В. А. Энгельгардта РАН,
г. Москва*

amoskalev@list.ru

**E.N. PROSHKINA*,
M.V. SHAPOSHNIKOV*,
E.V. SHCHEGOLEVA*,
D.O. CHERNYSHOVA*,
A.A. MOSKALEV*, **, *****

INFLUENCE OF *MITF* GENE OVEREXPRESSION ON THE LIFE SPAN OF *DROSOPHILA MELANOGASTER*

**Institute of Biology, Federal Research Centre
Komi Science Centre, Ural Branch, RAS,
Syktvkar*

*** Pitirim Sorokin Syktvkar State University,
Syktvkar*

**** V.A. Engelhardt Institute
of Molecular Biology, RAS,
Moscow*

Аннотация

В работе исследована роль гена *Mitf*, кодирующего гомолог транскрипционного фактора TFEB и контролирующего лизосомально-аутофагический механизм клеточного гомеостаза в регуляции продолжительности жизни у *Drosophila melanogaster*. Показано, что кондиционная сверхэкспрессия *Mitf* в нервной системе приводит к снижению длительности жизни самок и самцов и угнетению репродуктивной функции самок, но не отражается на двигательной активности особей обоего пола.

Ключевые слова:

продолжительность жизни, MITF, TFEB, Drosophila melanogaster, сверхэкспрессия

Abstract

Transcription factor EB (TFEB) is a central regulator of lysosome biogenesis and functioning. It coordinates the autophagic flow and activates the expression of genes that provide all stages of the autophagy process. It is assumed that TFEB is one of the evolutionarily conserved longevity proteins. It mediates signaling pathways associated with aging and is essential for the life extension under geroprotective interventions. The ortholog of this transcription factor, MITF, has been identified in *Drosophila melanogaster*. We studied the effect of *Mitf* overexpression in the nervous system on the lifespan, reproductive ability and motor activity of *Drosophila melanogaster*.

The GAL4-UAS system was used for *Mitf* overexpression. Experimental individuals were obtained by crossing transgenic lines *UAS-Mitf* and *elav-GS-GAL4*, with subsequent activation of the conditioned driver using RU486 (Mifepristone, Sigma). In *Drosophila* with *Mitf* overexpression and without activation of overexpression, we studied the parameters of life span (average and median life span, age of 90 % mortality), reproduction parameters (fecundity and fertility), and average daily motor activity.

Conditioned *Mitf* overexpression in the nervous system led to a decrease in the average and median lifespan of females, as well as to 90% age-related mortality in both sexes. Besides, a decrease in fecundity and fertility was observed in females. However, the motor activity of males and females was not affected by *Mitf* overexpression. Thus, *Mitf* overexpression caused dysfunction and usually negative consequences. The mechanisms of these effects are difficult to explain based on the data obtained.

The negative effect of neuron-specific *Mitf* overexpression on the lifespan of *Drosophila* was revealed. However, it is necessary to conduct a research that identifies the mechanisms underlying the effects of *Mitf* gene activity and its orthologs, and look for ways to prolong life.

Keywords:

Lifespan, MITF, TFEB, Drosophila melanogaster, overexpression

Введение

Аутофагия является одним из основных процессов внутриклеточной деградации и необходима для оборота макромолекул и органелл в клетке. Кроме того, она связывает метаболические и протеостатические сигналы, определяя ключевые физиологические стратегии клетки и детерминируя старение и продолжительность жизни (ПЖ) организма [1, 2]. Аутофагия усилена у многих долгоживущих модельных организмов и биологических видов (например, у голого землекопа) и в целом способствует долголетию [1, 3].

Транскрипционный фактор EB (TFEB) является центральным регулятором биогенеза и функционирования лизосом, лизосомального протеостаза и экзоцитоза. TFEB координирует аутофагический поток и активирует экспрессию генов, обеспечивающих все этапы процесса аутофагии, от образования везикул и аутофагосом до разрушения перевариваемого материала. Он также отвечает за регуляцию (β -окисления липидов, биогенеза и функционирования митохондрий, участвует в иммунном ответе [1, 4, 5, 6]. Предполагается, что TFEB является одним из эволюционно консервативных белков долголетия. Он опосредует связанные со старением сигнальные пути и необходим для увеличения ПЖ при геропротекторных интервенциях [1,2].

Лизосомы являются основным местом деградации и утилизации поврежденных органоидов, липидов, модифицированных белков и белковых агрегатов. Старение клетки сопряжено с накоплением внутри лизосом неразлагаемого материала, называемого липофусцин [7]. Среди транскрипционных мишеней TFEB выявлены лизосомальные кислые гидролазы, участвующие в деградации субстрата [8]. Возможно, TFEB играет ключевую роль в регуляции кислотности лизосом и, следовательно, в расщеплении липофусцина.

У *Drosophila melanogaster* идентифицирован ортолог TFEB – MITF. Он регулирует экспрессию генов, кодирующих субъединицы V-АТФазы, и многих генов, участвующих в лизосомально-аутофагическом механизме. Кроме того, он опосредует сигнальный путь mTOR [9, 10]. Мы предположили, что повышенная активность гена *Mitf* приведет к снижению уровня неразлагаемого материала в лизосомах, замедлению скорости клеточного старения, вызовет увеличение ПЖ и замедлит возрастзависимые изменения физиологических показателей. Цель данной работы – изучить влияние сверхэкспрессии *Mitf* на ПЖ, плодовитость и двигательную активность *Drosophila melanogaster*.

Материал и методы

Линии дрозофил и условия содержания

UAS-Mitf (генотип: w^{1118} , $P\{UAS-Mitf\}$) – трансгенная линия, в которой экспрессия дополнительной копии гена *Mitf* находится под контролем промотора UAS. Предоставлена Ф. Пигнони (Университет Апстейт, США).

Act5C-GS-GAL4 (генотип: $P\{Act5C(-FRT) GAL4. Switch.PR3\}/TM6B, Tb1$) – линия, у которой экс-

прессируется драйвер GAL4 во всех клетках организма в присутствии мифепристона (RU486). Получена из коллекции дрозофилиного центра в Блумингтоне (Университет штата Индиана, Блумингтон, США).

Elav-GS-GAL4 (генотип: $P\{elav-GeneSwitch\}$) – линия с мифепристон-индуцибельным драйвером GAL4 в нервной системе (НС) дрозофилы. Предоставлена Х. Кешишаном (Йельский университет, Нью-Хейвен, США).

Дрозофил содержали в 20 мл пробирках с 5 мл питательной среды, содержащей манную крупу, дрожжи, сахар и агар-агар [11], при 25 °C, 60 % влажности воздуха, 12-часовом режиме освещения. Для поддержания стабильных условий использовали климатическую камеру Binder KBF720-ICH (Binder, Германия).

Активация сверхэкспрессии

Активацию экспрессии гена *Mitf* проводили с помощью GAL4-UAS системы [12]. Для получения экспериментальных особей производили скрещивание самцов с трансгеном *UAS-Mitf* с девственными самками драйверных линий *Act5C-GS-GAL4* и *elav-GS-GAL4*. Родительских особей рассаживали по 10 пар на пробирку (не менее 10 пробирок на каждый вариант скрещивания) и оставляли на 24 ч для откладки яиц. Так как потомство от скрещивания линий *UAS-Mitf* и *Act5C-GS-GAL4* оказалось нежизнеспособным, дальнейшую работу проводили только с потомками скрещивания *UAS-Mitf* и *elav-GS-GAL4* (анализировали эффекты нейрон-специфической сверхэкспрессии гена *Mitf*). Для активации сверхэкспрессии экспериментальных особей помещали на питательную среду, смазанную дрожжевой пастой с 25 мкг/мл RU486 (Mifepristone, Sigma) [13]. Для этого в пасту добавляли стоковый раствор мифепристона с концентрацией 2,5 мг/мл в 100 %- ном этаноле в соотношении 1:100. На среду для контрольных мух наносили дрожжевую пасту с эквивалентным количеством этилового спирта.

Анализ продолжительности жизни

Для анализа ПЖ дрозофил отбирали 150–200 особей на вариант эксперимента (по 30 мух в пробирке). Самцы и самки жили отдельно. Начиная с первого дня жизни имаго, ежедневно вели подсчет числа умерших особей, два раза в неделю мух переносили на свежую среду. По полученным данным строили кривые дожития по методу Каплана-Мейера [14] и рассчитывали показатели ПЖ. Статистическую значимость различий между выборками оценивали с помощью непараметрических критериев Колмогорова-Смирнова [15], Мантеля-Кокса [16], Гехана-Бреслоу-Вилкоксона [17]. Достоверность различий по максимальной ПЖ оценивали методом Ванг-Аллисона [18]. Анализ статистических данных выполняли с помощью программы Statistica, версия 6.1 (StatSoft, США) и статистической среды R, версия 2.15.1 (The R Foundation).

Оценка показателей репродукции

Для каждого варианта эксперимента использовали по 50 самок со сверхэкспрессией гена *Mitf* и без активации сверхэкспрессии. До начала анализа их содержали в течение 24 ч с молодыми самцами линии дикого типа Canton-S для оплодотворения.

Далее самок рассаживали в отдельные пробирки с питательной средой, подкрашенной с помощью активированного угля, на 24 ч для откладки яиц. Подсчитывали количество яиц, отложенных самками за сутки (фекундность), и количество имаго, развившихся из яиц на 10–15 сут после кладки (фертильность). Фекундность и фертильность учитывали раз в неделю до возраста 59 сут. Статистическую значимость различий оценивали с помощью t-критерия Стьюдента и критерия χ^2 . Статистическую обработку данных проводили с помощью программы Excel (Microsoft, США).

Анализ двигательной активности

Анализ двигательной активности у самцов и самок со сверхэкспрессией *Mitf* и без сверхэкспрессии проводили раз в неделю до возраста 42 сут. Для каждого варианта эксперимента отбирали по три пробирки с 30 мухами. Изучаемые показатели оценивали с помощью аппаратно-программного комплекса Locomotor Activity Monitor (TriKinetics Inc., США). Данные с монитора активности собирали в

течение 24 ч и представляли как среднесуточную активность в пересчете на одну особь. Для оценки статистической значимости различий локомоторной активности использовали t-критерий Стьюдента и критерий χ^2 . Статистическую обработку данных проводили с помощью программы Excel (Microsoft, США).

Результаты и обсуждение

Влияние сверхэкспрессии гена *Mitf* на продолжительность жизни *Drosophila melanogaster*

Кондиционная сверхэкспрессия гена *Mitf* в НС привела к уменьшению средней и медианной ПЖ самок на 10 и 11 %, соответственно ($p < 0.001$). Кроме того, она вызывала снижение показателя максимальной ПЖ (возраста 90 % смертности) как у самцов, так и у самок на 3 и 8 %, соответственно ($p < 0.001$) (рис. 1, табл.). Таким образом, активация гомолога гена транскрипционного фактора ЕВ в НС дрозофил не только не оказала геропротекторного действия, а напротив, вызвала негативный эффект.

Показатели продолжительности жизни у особей *Drosophila melanogaster* со сверхэкспрессией гена *MITF* и без сверхэкспрессии

Indicators of life expectancy in *Drosophila melanogaster* individuals with *MITF* gene overexpression and without overexpression

Генотип	Пол	$\bar{X} \pm \Delta m$, сут	М, сут.	90%, сут	n
<i>UAS-Mitf>elav-GS-GAL4</i> (контроль)	♂	50.4±0.9	56	59	154
<i>UAS-Mitf>elav-GS-GAL4 + RU486</i> (сверхэкспрессия)	♂	48.7±0.9	56	57*	175
<i>UAS-Mitf>elav-GS-GAL4</i> (контроль)	♀	68.3±1.2	72	84	174
<i>UAS-Mitf>elav-GS-GAL4 + RU486</i> (сверхэкспрессия)	♀	62±1 *	64*	77*	188

Примечание. ♂ – самцы, ♀ – самки, $\bar{X} \pm \Delta m$ – средняя ПЖ и ошибка средней, М – медианная ПЖ, 90% – возраст 90 % смертности, n – количество особей в выборке, * – различия между особями со сверхэкспрессией *Mitf* и без активации сверхэкспрессии достоверны при $p < 0.001$, критерий Мантеля–Кокса (третий столбец), критерий Гехана–Бреслоу–Вилкоксона (четвертый столбец) и тест Ванг–Аллисона (пятый столбец).

Note. ♂ – males, ♀ – females, $\bar{X} \pm \Delta m$ – average life span and error of the average, М – median life span, 90% – age of 90 % mortality, n – number of individuals in the sample, * – differences between individuals with *Mitf* overexpression and without activation of overexpression are significant at $p < 0.001$, the Mantel-Cox test (third column), the Gehan-Breslow-Wilcoxon test (fourth column) and the Wang-Allison test (fifth column).

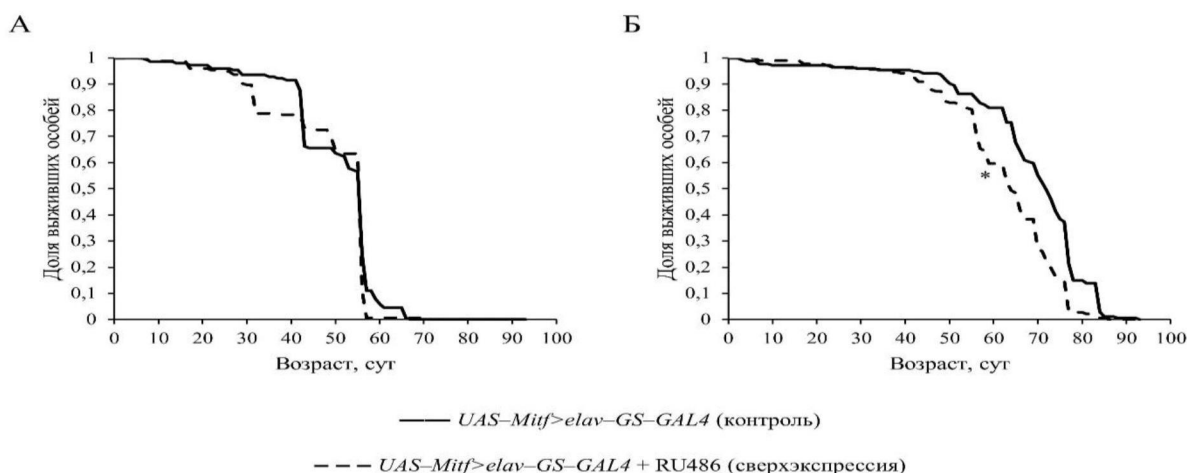


Рис. 1. Кривые выживаемости самцов (А) и самок (Б) *Drosophila melanogaster* со сверхэкспрессией гена *Mitf* в нервной системе и без сверхэкспрессии; * – $p < 0.001$, критерий Колмогорова–Смирнова.

Fig. 1. Survival curves of males (A) and females (B) of *Drosophila melanogaster* with *Mitf* gene overexpression in the nervous system and without overexpression; * – $p < 0.001$, Kolmogorov-Smirnov test.

Тем не менее, ген *Tfeb* млекопитающих и его ортолог *hlh-30* у *Caenorhabditis elegans* ранее были идентифицированы как гены долголетия [1, 5]. Сверхэкспрессия *hlh-30* достаточна для активации аутофагии и умеренного увеличения ПЖ у нематод. Ген *hlh-30* необходим для долгожительства нематод с ингибированным mTOR [19]. TFEB опосредует сигнальные пути, определяющие клеточный метаболизм и старение организма, в частности, mTOR, AMPK, PPAR α /PGC α и митоген-активируемых протеинкиназ, а также взаимодействует с транскрипционным фактором FOXO [1, 2, 5].

У дрозофил снижение функции *Mitf* приводит к формированию аномальных лизосом, ухудшает слияние аутофагосом и расщепление липидов в условиях голодания, нарушает работу митохондрий. Напротив, повышение активности *Mitf* в жировом теле вызывает увеличение количества лизосом, аутофагосом и аутолизосом и уменьшение размера липидных капель [9]. У мушек с нокаутом *Cdk5a* мягкая сверхэкспрессия гена *Mitf* в нервной ткани восстанавливает аутофагию и предотвращает потерю допаминовых нейронов [20]. Ингибирование TORC1 дрозофилы индуцирует транслокацию MITF в ядро, подчеркивая консервативные регуляторные механизмы между системами дрозофилы и млекопитающих [9]. Аналогичные данные были получены и в исследованиях на нематодах [6]. С другой стороны, экспрессия экзогенного *Mitf* приводит к повышению активности TORC1, способствуя перемещению MITF в цитоплазму [10]. Более того, сильная тканеспецифическая активация данного гена может вызывать грубые структурные и функциональные нарушения в соответствующих тканях дрозофил [10].

Нарушение аутофагии зачастую связано с развитием возрастзависимых заболеваний. Особенно это касается нарушения работы слабо пролиферирующих тканей, чувствительных к накоплению поврежденных макромолекул и неразлагаемого материала в лизосомах [1, 2]. Например, у крыс с моделью болезни Паркинсона нейродегенеративные процессы сопровождались снижением активности TFEB и изменением функционирования лизосом. При этом избыточная экспрессия TFEB обеспечивала нейропротекцию путем деградации

олигомеров α -синуклеина, а репрессия усугубляла патологические симптомы [21]. В то же время чрезмерная активация аутофагии может иметь отрицательные последствия, провоцируя клеточную гибель. Данный механизм связан с утратой нейронов при нейродегенеративных заболеваниях, в частности, при болезни Альцгеймера [2].

Наблюдаемое нами снижение ПЖ дрозофил со сверхэкспрессией гена *Mitf* могло быть связано с нарушениями функционирования НС или активацией гибели нейронов. Для проверки данного предположения нами оценены возрастзависимые изменения двигательной активности как показателя физиологического состояния НС дрозофил.

Влияние сверхэкспрессии гена *Mitf* на возрастзависимые изменения двигательной активности дрозофил

Активация экспрессии гена *Mitf* в НС не оказала статистически значимого влияния ($p > 0.05$) на двигательную активность дрозофил обоих полов (рис. 2). Таким образом, нами не обнаружено экспериментального подтверждения нашего предположения о нейродегенеративном эффекте сверхэкспрессии гена *Mitf*.

Так как ПЖ тесно взаимосвязана с репродуктивной функцией, нами оценено возрастзависимое изменение ее показателей у самок со сверхэкспрессией *Mitf*.

Влияние сверхэкспрессии гена *Mitf* на возрастзависимые изменения показателей репродукции дрозофил

Сверхэкспрессия гена *Mitf* в НС самок дрозофил привела к увеличению в молодом возрасте (13 сут) фекудности и фертильности на 30 и 27 %, соответственно ($p < 0.01$). Однако в целом у мух с повышенной активностью *Mitf* наблюдалось подавление плодовитости ($p < 0.001$). В возрасте 23–52 сут снижение фекудности и фертильности составило 10–44 и 14–42 %, соответственно ($p < 0.05$) (рис. 3).

У нематод HLN-30 является регулятором репродуктивной диапаузы у взрослых особей [22]. Соответственно, повышенная активность гена *Mitf* может быть связана со снижением плодовитости и у самок дрозофил. Стоит отметить, что наблюдаемое угнетение репродуктивных способностей самок со

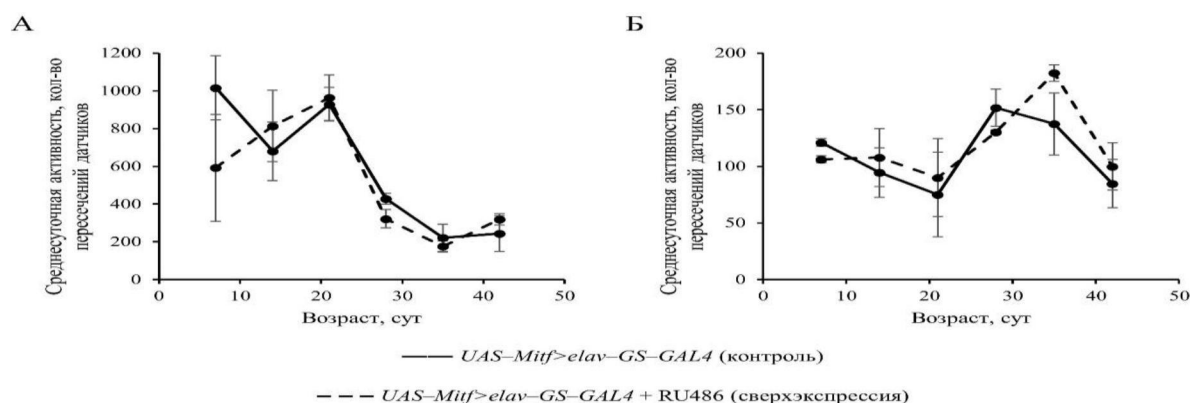


Рис. 2. Возрастная динамика двигательной активности у самцов (А) и самок (Б) *Drosophila melanogaster* со сверхэкспрессией гена *Mitf* в нервной системе и без сверхэкспрессии.

Fig. 2. Age dynamics of motor activity in males (A) and females (B) of *Drosophila melanogaster* with *Mitf* gene overexpression in the nervous system and without overexpression.

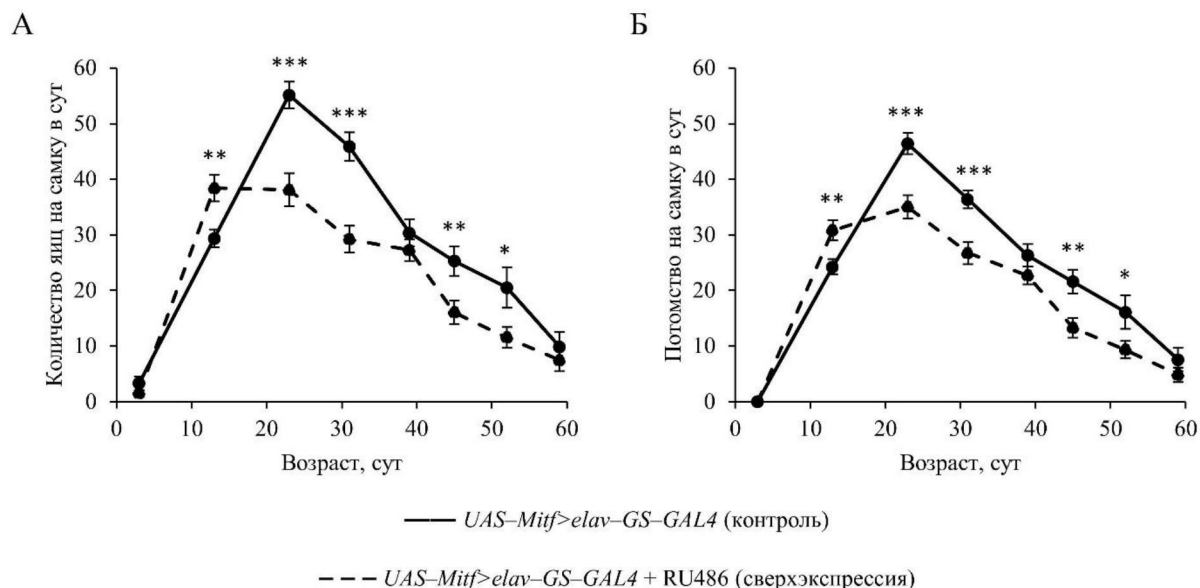


Рис. 3. Возрастная динамика фекундности (А) и фертильности (Б) у дрозофил со сверхэкспрессией гена *Mitf* в нервной системе и без сверхэкспрессии; * – $p < 0.05$, ** – $p < 0.01$, *** – $p < 0.001$, t – критерий Стьюдента.
Fig. 3. Age dynamics of fecundity (A) and fertility (B) in fruit flies with *Mitf* gene overexpression in the nervous system and without overexpression; * – $p < 0.05$, ** – $p < 0.01$, *** – $p < 0.001$, Student's t- test.

сверхэкспрессией *Mitf* может быть также вызвано действием мифепристона, используемого для активации кондиционного драйвера [23]. Как правило, снижение репродуктивных функций связано с увеличением ПЖ. Однако сверхэкспрессия *Mitf* ведет к нарушению этой закономерности, что может указывать на важную роль данного гена в регуляции компромисса между ПЖ и репродукцией.

Заключение

В экспериментах *in vivo* нами исследована роль гена *Mitf*, кодирующего гомолог транскрипционного фактора TFEB и контролирующего лизосомально-аутофагический механизм клеточного гомеостаза, в регуляции ПЖ и физиологических показателей у *Drosophila melanogaster*. Показано, что кондиционная сверхэкспрессия *Mitf* в НС приводит к снижению ПЖ самок и самцов и угнетению репродуктивной функции самок, не оказывая эффекта на двигательную активность особей обоих полов. В то же время, основываясь на данных, полученных для млекопитающих и *Caenorhabditis elegans*, ортологи данного гена определяют долгожительность организма и являются потенциальными мишенями для геропротекторных вмешательств, направленных на замедление старения за счет стимуляции функционирования лизосом и аутофагического потока. Следовательно, требуется проведение более детальных исследований для выявления механизмов, лежащих в основе эффектов активности гена *Mitf* и его ортологов, и поиск подходов к увеличению ПЖ.

Исследования выполнены в рамках государственного задания по темам «Молекулярно-генетические механизмы старения, продолжительности жизни и стрессоустойчивости *Drosophila melanogaster*» № AAAA-A18-11801120004-5 и «Разработка геропротекторных и радиопротекторных препаратов» № AAAA-A19-119021590022-2.

References

1. *Transcriptional and epigenetic regulation of autophagy in aging* / L.R.Lapierre, C.Kumsta, M.Sandri, A.Ballabio, M.Hansen // *Autophagy*. 2015. Vol. 11. № 6. P. 867–880.
2. *Autophagy in aging and longevity* / S.Q.Wong, A.V.Kumar, J.Mills, L.R.Lapierre // *Human genetics*. 2020. Vol. 139. № 3. P. 277–290.
3. *Stenvinkel P., Shiels P.G. Long-lived animals with negligible senescence: clues for ageing research* // *Biochemical Society transactions*. 2019. Vol. 47. № 4. P. 1157–1164.
4. *TFEB Links Autophagy to Lysosomal Biogenesis* / C. Settembre, C.Di. Malta, V.A. Polito, M.G. Arencibia, F. Vetrini, S. Erdin, S.U. Erdin, T. Huynh, D. Medina, P. Colella, M. Sardiello, D.C. Rubinshtein, A.Ballabio // *Science*. 2011. Vol. 332. P. 1429–1433.
5. *Dali K.B., Færevge N.J. Metabolic regulation of lifespan from a C. elegans perspective* // *Genes & nutrition*. 2019. Vol. 14. P. 25.
6. *Mitochondrial translation and dynamics synergistically extend lifespan in C. elegans through HLH-30* / Y.J.Liu, R.L. McIntyre, G.E. Janssens, E.G. Williams, J. Lan, M. van Weeghel, B. Schomakers, H.van der Veen, N.N.van der Wei, P.Yao, W.B.Mair, R.Aebersold, A.W.MacInnes, R.H.Houtkooper // *J. of Cell Biology*. 2020. Vol. 219. № 6. P. e201907067.
7. *Reeg S., Grune T. Protein oxidation in aging: Does it play a role in aging progression?* // *Antioxidants & redox signaling*. 2015. Vol. 23. № 3. P. 239–255.
8. *Xiong J., Zhu M.X. Regulation of lysosomal ion homeostasis by channels and transporters* // *Science China. Life sciences*. 2016. Vol. 59. № 8. P. 777–791.
9. *Drosophila Mitf regulates the V-ATPase and the lysosomal-autophagic pathway* / V.Bouche, A.P. Espinosa, L.Leone, M.Sardiello, A.Ballabio, J.

- Botas // Autophagy. 2016. Vol. 12. №3. P.484–498.
10. *Mitf is a master regulator of the v-ATPase, forming a control module for cellular homeostasis with v-ATPase and TORC1* / T. Zhang,, Q.Zhou, M.H. Ogmundsdottir, K. Möller, R. Siddaway, L. Larue, M. Hsing, S.W. Kong, C.R. Goding, A. Palsson, E. Steingrimsen, F. Pignoni / J. of Cell Science. 2015. Vol. 128. № 15. P. 2938–2950.
11. *Ashburner M. Drosophila: A laboratory manual* // Cold Spring Harbor. N.Y., 1989. 1331 p.
12. *Tower J. Transgenic methods for increasing Drosophila life span* // Mechanisms of ageing and development. 2000. Vol. 118. № 1-2. P. 1–14.
13. *Poirier L., Shane A., Zheng J., Seroude L. Characterization of the Drosophila gene-switch system in aging studies: a cautionary tale* // Aging cell. 2008. Vol. 7. № 5. P. 758–770.
14. *Kaplan E.L., Meier P. Nonparametric estimation from Incomplete observations* // Breakthroughs in statistics. New York: Springer, 1992. P. 319–337.
15. *Fleming T.R., O'Fallon J.R., O'Brien P.C., Harrington D.P. Modified Kolmogorov-Smirnov test procedures with application to arbitrarily right-censored data* // Biometrics. 1980. Vol. 36. № 4. P. 607–625.
16. *Mantel N. Evaluation of survival data and two new rank order statistics arising in its consideration* // Cancer chemotherapy reports. Part 1. 1966. Vol. 50. № 3. P. 163–170.
17. *Breslow N., Zandstra R. A note on the relationship between bone marrow lymphocytosis and remission duration in acute leukemia* // Blood. 1970. Vol. 36. № 2. P. 246–249.
18. *Wang C., Li Q., Redden D.T., Weindruch R., Allison D.B. Statistical methods for testing effects on «maximum lifespan»* // Mechanisms of ageing and development. 2004. Vol. 125. № 9. P. 629–632.
19. *The TFEF orthologue HLH-30 regulates autophagy and modulates longevity in Caenorhabditis elegans* / L.R. Lapierre, C.D. De Magalhaes Filho, P.R. McQuary, C.C. Chu, O. Visvikis, J.T. Chang, S. Gelino, B. Ong, A.. Davis, J.E. Irazoqui, A. Dillin, M. Hansen // Nature communications. 2013. Vol. 4. P. 2267.
20. *Shukla A.K., Spurrier J., Kuzina I., Giniger E. Hyperactive innate immunity causes degeneration of dopamine neurons upon altering activity of Cdk5 II* Cell reports. 2019. Vol. 26. № 1. P. 131–144.e4.
21. *TFEB-mediated autophagy rescues midbrain dopamine neurons from α -synuclein toxicity* / M.Decressac, B.Mattsson, P.Weikop, M.Lundblad, J.Jakobsson, A.Björklund // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 2013. Vol. 110. № 19. P. E1817–E1826.
22. *HLH-30/TFEB is a master regulator of reproductive quiescence* / B. Gerisch, R.G.Tharyan, J. Mak, S.I. Denzel, T. Popkes-van Oepen, N. Henn, A. Antebi // Developmental cell. 2020. Vol. S1534-5807. № 20. P. 30223–30229.
23. *The progesterone antagonist mifepristone/RU486 blocks the negative effect on life span caused by mating in female Drosophila* / G.N.Landis, M.P. Salomon, D. Keroles, N. Brookes, T.Sekimura, J. Tower // Aging. 2015. Vol. 7. №1. P. 53–69.

Статья поступила в редакцию 19.02.2020

УДК:618.2:571.27:577.175.632
DOI 10.19110/1994-5655-2020-3-47-50

М.Ф. БОРИСЕНКОВ
ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ
ЭНДОКРИННОЙ И ИММУННОЙ
СИСТЕМ НА РАННИХ СРОКАХ
БЕРЕМЕННОСТИ У МЫШЕЙ

*Институт физиологии
ФИЦ Коми НЦ УрО РАН,
г. Сыктывкар*

borisenkov@phusiol.komisc.ru

M.F. BORISENKOV
INTERACTION OF ENDOCRINE AND
IMMUNE SYSTEMS IN EARLY
PREGNANCY IN MICE

*Institute of Physiology, Federal Research Centre
Komi Science Centre, Ural Branch, RAS,
Syktyvkar*

Аннотация

В статье представлены результаты исследования состояния эндокринной и иммунной систем у мышей на ранних сроках беременности. Показано, что в течение беременности по мере увеличения уровня прогестерона происходит снижение содержания лейкоцитов в крови. На первой неделе беременности отмечено снижение продукции фактора некроза опухоли в яичниках. Высказано предположение, что снижение продукции цитокина в яичниках является необходимым условием сохранения функции желтого тела беременности.

Ключевые слова:

прогестерон, фактор некроза опухоли альфа, беременность, мыши

Abstract

The purpose of this work was to study the relationship between the endocrine and immune systems in mice during early pregnancy. In mice during pregnancy a significant decrease in the number of leukocytes in blood ($p < 0.05$) and a significant negative correlation between progesterone level and the number of leukocytes ($p < 0.01$) is observed. In the blood plasma of mice, there were no significant changes in the content of tumor necrosis factor alpha, whereas the production of cytokine by the ovaries and surrounding adipose tissue depends on the stage of the reproductive cycle. In the first week of pregnancy, there was a significant decrease in tissue production of tumor necrosis factor alpha compared to non-pregnant mice ($p < 0.01$) and females in the second week of pregnancy ($p < 0.05$). It can be assumed that low production of tumor necrosis factor alpha by the ovaries and surrounding adipose tissue in the first week of pregnancy is a necessary condition for maintaining the function of the corpus luteum during this critical period.

Keywords:

progesterone, tumor necrosis factor alpha, pregnancy, mice

Введение

Во время беременности у мышей происходят существенные изменения функции эндокринной и иммунной систем при их тесной взаимной координации, что является важнейшим условием успешного оплодотворения и вынашивания плода. Эмбрион, наполовину состоящий из генетически чужеродного материала, непосредственно контактирует с иммунной системой материнского организма. Для нормального протекания беременности необходимо подавление иммунного ответа, направленного на отторжение чужеродного тела. Механизмы подавления иммунной системы матери при плодотворении до конца не выяснены [1]. Наиболее изучен механизм локальной иммуносупрессии под действием факторов, выделяемых плодом и маткой [2]. В

то же время эндокринные механизмы регуляции иммунной системы во время беременности изучены недостаточно [3]. В последнее время появились сообщения, указывающие на взаимодействие иммунной и эндокринной систем на уровне яичников. Установлено, что иммунная система участвует в регуляции функции желтого тела [4]. В исследованиях на грызунах показано, что стимуляция моноклональными антителами рецепторов фактора некроза опухоли альфа на ранних сроках беременности приводит к снижению уровня прогестерона и к частичной резорбции плодов [5]. Однако неизвестна динамика содержания фактора некроза опухоли альфа у животных во время нормального протекания беременности.

Цель настоящей работы – изучить состояние эндокринной и иммунной систем у мышей на ранних сроках беременности.

Методика

Исследования проведены на половозрелых самках белых беспородных мышей. Животных содержали в виварии с режимом освещения свет:темнота=12:12. Воду и пищу давали без ограничений. Фазы эстрального цикла определяли по клеточному составу вагинальных мазков. В фазу эструса самок из опытной группы ($n=18$) подсаживали к самцам на 12 ч. Забой животных проводили на 7-й и 14-й дни беременности. Контролем служили небеременные самки ($n=18$). У мышей под общим эфирным наркозом брали кровь путем пункции сердца инсулиновым шприцом с гепарином. В цельной крови определяли содержание лейкоцитов с помощью камеры Горяева. Плазму крови готовили центрифугированием (3000 об/мин; 15 мин). Яичники с окружающей их жировой тканью делили на две части и помещали в питательную среду Хенкса. Одну часть инкубировали с липополисахаридом *E.coli* («Sigma»), а другую – со стерильным физраствором в течение 4 ч при $t=37^{\circ}\text{C}$. Полученные образцы плазмы и среды инкубации ткани хранили при -20°C до проведения анализа.

Содержание гормонов и цитокина определяли иммуноферментным методом. Содержание прогестерона устанавливали в плазме крови с применением наборов фирмы «АлкорБио» (г.Санкт-Петербург), а фактора некроза опухоли альфа – в плазме крови и среде инкубации тканей – с использованием моноклональных антител фирмы «eBioscience», согласно протоколу фирмы-производителя. Продукцию фактора некроза опухоли альфа тканями определяли как разницу между содержанием цитокина в инкубационной среде с добавлением и без добавления липополисахарида. Результаты обрабатывали статистически. Достоверность разницы между сравниваемыми выборками оценивали с помощью непараметрического критерия Ван-дер-Вардена [6], а взаимосвязь – по коэффициенту парной корреляции.

Результаты и обсуждение

Содержание прогестерона на первой неделе беременности примерно в 10 раз ($p<0.005$), а на второй неделе – в 20 раз ($p<0.001$) выше, чем у небеременных мышей (рис. А). В ходе беременности в крови мышей происходит снижение содержания лейкоцитов ($p<0.05$, рис. Б). Между прогестероном и количеством лейкоцитов отмечена отрицательная корреляционная

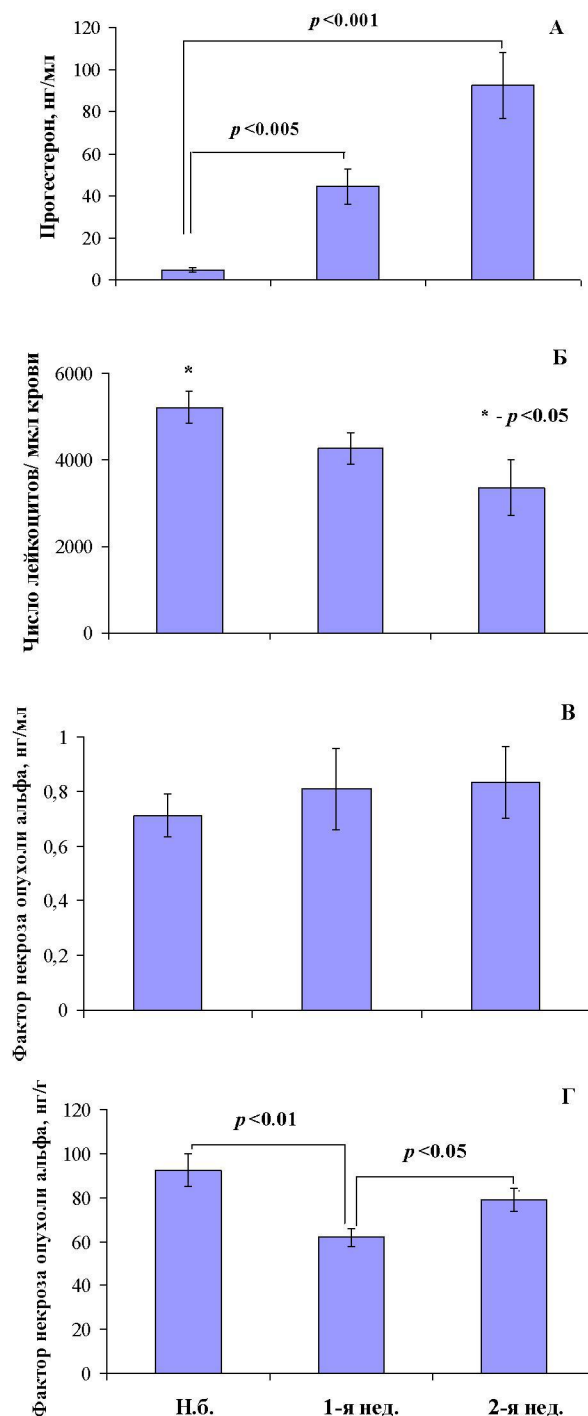


Рис. Содержание прогестерона (А), лейкоцитов (Б), фактора некроза опухоли в плазме крови (Б) и продукция фактора некроза опухоли альфа яичниками и окружающей их жировой тканью (Г) у небеременных мышей (н.б.), на 1-й и 2-й неделях беременности.

Fig. The content of progesterone (A), leukocytes (Б), tumor necrosis factor in blood plasma (Б) and the production of tumor necrosis factor alpha by the ovaries and surrounding adipose tissue (Г) in nonpregnant mice (н.б.), at the 1st and 2nd weeks of pregnancy.

зависимость ($r=-0.3$; $p<0.01$). Продукция фактора некроза опухоли альфа яичниками и окружающей их жировой тканью мышей на порядок выше, чем содержание цитокина в плазме крови (рис. В, Г). В плазме крови мышей не отмечено достоверных изменений фактора некроза опухоли альфа (рис. В). Установлено достоверное снижение продукции тканями фактора некроза опухоли альфа на 7-й день беременности по сравнению с небеременными ($p<0.01$) и мышами на 14-м дне беременности ($p<0.05$; рис. Г).

Содержание прогестерона у беременных самок в 10–20 раз выше, чем у небеременных (рис. А). У мышей, находящихся на 1-й неделе беременности, уровень прогестерона (44.4 ± 8.2 нг/мл) поддерживается исключительно за счет биосинтеза гормона желтым телом [7]. На 2-й неделе беременности наблюдается дальнейшее увеличение содержания прогестерона в крови до 92.3 ± 15.7 нг/мл. В этот период беременности у мышей начинается биосинтез прогестерона в плаценте [8].

Количество лейкоцитов в крови у самок на 2-й неделе беременности примерно в 1.5 раза меньше по сравнению с небеременными (рис. Б). Данное снижение, скорее всего, обусловлено ингибирующим действием высоких концентраций прогестерона на пролиферацию и активацию иммунокомпетентных клеток [2]. Подтверждением этому служит отмеченная нами отрицательная корреляционная зависимость между прогестероном и содержанием лейкоцитов.

Продукция фактора некроза опухоли альфа в яичниках и окружающей их жировой ткани мышей на порядок выше, чем содержание цитокина в плазме крови. Это свидетельствует о том, что основным источником цитокина является окружающая яичники ткань и согласуется с литературными данными о роли жировой ткани в выработке цитокинов и биосинтезе стероидных гормонов [9]. В работе [10] высказано предположение, что параовариальная жировая ткань является источником факторов, участвующих в регуляции функции яичников. Согласно нашим данным, таким фактором может быть фактор некроза опухоли альфа. Нами впервые выявлено достоверное снижение продукции фактора некроза опухоли альфа на 7-й день беременности по сравнению с небеременными и мышами на 14-м дне беременности (рис. Г). На ранних сроках беременности происходит формирование гормональной связи между маткой с имплантированным плодом и желтым телом, получившей название «механизм распознавания материнским организмом беременности» [7]. Возможно, снижение продукции фактора некроза опухоли альфа на первой неделе беременности в яичниках и параовариальной жировой ткани является необходимым условием для сохранения функции желтого тела мышей в этот критический период.

Выводы

1. У мышей в течение беременности по мере увеличения уровня прогестерона в крови происходит снижение содержания лейкоцитов в крови.

2. На первой неделе беременности у мышей отмечено снижение продукции фактора некроза опухоли в яичниках.

Выражаю искреннюю благодарность А.С.Жук (СыктГУ) за помощь в сборе материалов для статьи.

Литература

1. Говалло В.И. Иммунология репродукции. М.: Медицина, 1987. 304 с.
2. Ширшев С.В. Механизмы иммуноэндокринного контроля процессов репродукции/ УрО РАН. Екатеринбург, 2002. Т.1. 436 с.; Т.2. 585 с.
3. Кеворков Н.Н., Шилов Ю.И., Ширшев С.В., Черешнев В.А. Гормоны репродукции в регуляции процессов иммунитета. Екатеринбург: Наука, 1993. 172 с.
4. Sugino N., Telleria C.M., Gibori G. Differential regulation of copper-zinc superoxide dismutase and manganese superoxide dismutase in the rat corpus luteum: Induction of manganese superoxide dismutase messenger ribonucleic acid by inflammatory cytokines // Biol. Reprod. 1998. No 59(1). P.208–215.
5. Erlebacher A., Glimher L., Parlow A., Zang D. Ovarian insufficiency and early pregnancy loss induced by activation of the innate immune system//J. Clin. Invest. 2004. No 114(1). P. 39–48.
6. Лакун Г.Ф. Биометрия. М.: Высшая школа, 1990. 352 с.
7. Остин К., Шорт Р. Гормональная регуляция размножения у млекопитающих. М.: Мир, 1987. 187 с.
8. Hawkins D.F. Sex hormones in pregnancy. In: Obstetric therapeutics / Ed. Hawkins D.F. London, 1974. P. 614–624.
9. Kershaw E.E., Flier J.S. Adipose tissue as an endocrine organ // J. Clin. Endocr. 2006. № 89. P. 2548–2556.
10. Берштейн Л.М. Гормоны жировой ткани (адипоцитокины): Онтогенетический и онкологический аспект проблемы // Успехи геронтологии. 2005. №16. С. 51–64.

References

1. Govallo V.I. Immunologiya reproduksii [Immunology of reproduction]. Moscow: Medicine, 1987. 304 p.
2. Shirshov S.F. Mekhanizm immuno-endokrinnoi regulatsii protsessov reproduksii [Mechanisms of immunoendocrine control of reproductive processes] / Ural Branch, RAS. Ekaterinburg, 2002. Vol. 1. 436 p.; Vol. 2. 585 p.
3. Kevorkov N.N., Shilov Yu.I., Shirshov S.V., Chereshev F.A. Gormoni reproduksii v regulatsii protsessov immuniteta [Reproductive hormones in the regulation of immune processes]. Ekaterinburg: Nauka, 1993. 172 p.
4. Sugino N., Telleria C.M., Gibori G. Differential regulation of copper-zinc superoxide dismutase and manganese superoxide dismutase in the rat corpus luteum: Induction of manganese superoxide dismutase messenger ribonucleic acid by inflammatory cytokines // Biol. Reprod. 1998. No. 59(1). P. 208–215.
5. Erlebacher A., Glimher L., Parlow A., Zang D. Ovarian insufficiency and early pregnancy loss

- induced by activation of the innate immune system // J. Clin. Invest. 2004. No. 114(1). P. 39–48
6. *Lakin G. F.* Biometriya [Biometrics]. Moscow: High school, 1990. 352 p.
 7. *Austin K., Short R.* Gormonalnaya regulyatsiya razmnozheniya u mlekopitayuschich [Hormonal regulation of reproduction in mammals]. Moscow: Mir, 1987. 187 p.
 8. *Hawkins D.F.* Sex hormones in pregnancy. In: Obstetric therapeutics / Ed. D.F.Hawkins. London, 1974. P. 614–624.
 9. *Kershaw E.E., Flier J.S.* Adipose tissue as an endocrine organ // J. Clin. Endocr. 2006. № 89. P. 2548–2556.
 10. *Berstein L.M.* Gormoni zhirovoy tkani (adipocitiki): Ontogeneticheskie i onkologicheskie aspekty problemi [Fat tissue hormones (adipocytokines): Ontogenetic and oncological aspects of the problem] // Uspekhi Gerontologii [Advances in Gerontology]. 2005. No. 15. P. 51–64.

Статья поступила в редакцию 16.03.2020

УДК: 612.766.1:[577.175.632+577.175.642]
DOI_10.19110/1994-5655-2020-3-51-57

М.Ф. БОРИСЕНКОВ

ЭНДОКРИННАЯ ФУНКЦИЯ ЯИЧНИКОВ ПРИ ФИЗИЧЕСКОЙ НАГРУЗКЕ

*Институт физиологии
ФИЦ Коми НЦ УрО РАН,
г. Сыктывкар
borisenkov@phusiol.komisc.ru*

M.F. BORISENKOV

ENDOCRINE FUNCTION OF THE OVARIES DURING EXERCISE

*Institute of Physiology, Federal Research Centre
Komi Science Centre, Ural Branch, RAS,
Syktivkar*

Аннотация

Изучено влияние физической нагрузки на эндокринную функцию яичников женщин. Отмечено, что сразу после интенсивной физической нагрузки происходит кратковременное увеличение содержания в крови эстрадиола и прогестерона.

Ключевые слова:

женщины, физическая нагрузка, эстрадиол, прогестерон

Abstract

When physical activity exceeds 100 kJ, a short-term increase in the content of estradiol and progesterone in the blood plasma of mature women is observed, regardless of the phase of the menstrual cycle and body mass index. There is a positive correlation between the degree of increase in the content of estradiol and progesterone, indicating that the increase in the content of the two hormones during physical activity occurs by the same mechanism. It was suggested that a short-term increase in sex hormones in blood plasma takes place as a result of increase of permeability of hemato-enteral barrier and/or the activity of beta-glucuronidase.

Keywords:

women, physical activity, estradiol, progesterone

•

Существуют многочисленные свидетельства действия физических упражнений на эндокринную функцию яичников. Умеренная физическая нагрузка снижает риск развития гормонзависимых опухолей у женщин [1]. После менопаузы отмечена обратная зависимость между уровнем двигательной активности и содержанием в крови эстрогенов, что согласуется гормональной гипотезой канцерогенеза [2]. Однако у женщин репродуктивного возраста такая зависимость наблюдается только в лютеиновую фазу менструального цикла [3]. Занятие спортом, особенно теми его видами, которые сопряжены с выполнением интенсивных и длительных физических нагрузок, может оказать негативное действие на функцию женской репродуктивной системы. У молодых спортсменок часто наблюдается задержка полового созревания, а в половозрелом возрасте отмечаются нерегулярные менструальные циклы, в крайних случаях – ановуляторные циклы и аменорея [4].

Имеются также данные о действии женских половых гормонов на органы и системы, участвующие в движении. Известно, что при выполнении интенсивной физической нагрузки степень повреждения скелетных мышц [5] и миокарда [6] у женщин достоверно ниже, чем у мужчин. В целом, у женщин половозрелого возраста реже, чем у мужчин, случаются инфаркты миокарда [7]. При выполнении физической нагрузки в крови у женщин отмечается повышение содержания эстрогенов [8]. Предполага -

ется, что эстрогены оказывают защитное действие на мышечную ткань [5–8].

Приведенные факты показывают, что двигательная активность существенно влияет на эндокринную функцию яичников и может иметь как позитивные, так и негативные долгосрочные последствия. Вместе с тем, механизм действия физических упражнений на эндокринную функцию яичников изучен явно недостаточно.

Цель настоящего исследования: изучить эндокринную функцию яичников у женщин при выполнении физической нагрузки.

Методика

В эксперименте приняли участие девять женщин-добровольцев, не занимающихся регулярно спортом, не имеющих нарушений функции сердечно-сосудистой системы, половозрелого возраста, без нарушений менструального цикла, не принимающих пероральные контрацептивы вообще или, по крайней мере, в течение трех месяцев до проведения исследований. Испытуемые заполняли анкету с указанием основных антропометрических данных и состояния репродуктивной системы на момент исследования. Характеристика субъектов исследования и параметры физической нагрузки приведены в таблице. Исследования проводили в марте ($n = 4$), июле ($n = 11$) и ноябре ($n = 1$) 2008 г., в первой поло-

Характеристика субъектов исследования и объема физической нагрузки *Characteristics of research subjects and the amount of physical activity*

Показатели	Единицы измерения	$\bar{X} \pm t_x$	Диапазон
N		9	
n		16	
Возраст	лет	25.8 ± 1.3	21-33
МЦ	дней	28.0 ± 1.0	21-31
ИМТ	кг/м ²	23.1 ± 1.1	19.4-29.3
70% МПК	уд/мин	136.0 ± 0.9	130.9-139.3
A	кДж	103.9 ± 10.2	64.2-142.5

Примечания. N – количество добровольцев; n – количество экспериментов; $\bar{X} \pm m_x$ – среднее $\pm$ ошибка среднего; МЦ – продолжительность менструального цикла; ИМТ – индекс массы тела, вычисляли по формуле $ИМТ = t \cdot 1^2$, где t – масса тела (кг), 1 – рост (м); МПК – максимальное потребление кислорода, вычисляли по формуле: $МПК = 220 - \text{возраст (лет)}$, испытуемые выполняли основную нагрузку такой мощности, при которой их ч.с.с. была равна величине, равной 70% от МПК; A – работа, вычисляли по формуле: $A = P \cdot t$ [9], где P – мощность нагрузки (Вт, по показаниям дисплея на велоэргометре), t – время нагрузки (сек).

Note. N – number of volunteers; n – number of experiments; $\bar{X} \pm m_x$ – average $\pm$ error of the average; МЦ – duration of the menstrual cycle; ИМТ – body mass index, calculated by the formula $ИМТ = m \cdot 1^2$, where m – body weight (kg), 1 – height (m); МПК – maximum oxygen consumption, calculated by the formula: $МПК = 220 - \text{age (years)}$, the subjects performed such a load at which their heart rate was equal to 70% of the МПК; A – work, calculated by the formula: $A = P \cdot t$ [9], where P is the load power (Вт, according to the display on the Bicycle Ergometer), t – load time (sec).

вине дня. Физическую нагрузку испытуемые выполняли на велоэргометре фирмы «Kettler» (Модель 7681-000, Германия). Предварительно проводилась оценка максимального потребления кислорода (МПК) для каждой участницы исследования по представлению к велоэргометру (подробности приведены в примечаниях к таблице). В день исследования испытуемые выполняли в течение 30 мин нагрузку с постепенно нарастающей мощностью: первые 5 мин 25–50 Вт, вторые 5 мин 50–75 Вт, а в течение остальных 20 мин выполняли нагрузку, соответствующую 70 % МПК. За 5 мин до, через минуту и через час после нагрузки специалист-медик отбирал пробы крови из локтевой вены с помощью вакутайнера «Bektan Dickinson» (Англия) с гепарином. Кровь центрифугировали при 1700 об/мин, плазму хранили при -20°C до проведения анализов. Каждый анализ проводили в однократно размороженной пробе плазмы. Концентрацию гормонов определяли иммуноферментным методом. Результаты анализов регистрировали на планшетном спектрофотометре PowerWave 200™ («Bio-Tek Instruments», США). Прогестерон определяли с использованием наборов фирмы «Assay Designs» (США), эстрадиол – «DRG» (Германия). Обработку экспериментальных данных проводили с использованием пакета графических и статистических программ EXCEL 2003.

Результаты исследований

Содержание половых гормонов в плазме крови у женщин-добровольцев до выполнения физической нагрузки изменялось в больших пределах, в зависимости от индивидуальных особенностей и фазы менструального цикла (МЦ) (рис.1). Максимальные концентрации эстрадиола наблюдались в середине МЦ, а прогестерона – во второй половине МЦ, что соответствует нормальной динамике эндокринной функции яичников у женщин в течение МЦ.

В плазме крови, взятой через 1 мин после окончания нагрузки, у большинства испытуемых наблюдали увеличение содержания эстрадиола и прогестерона. В некоторых случаях отмечали более чем двукратное увеличение содержания гормонов. Через час после нагрузки у большинства женщин содержание гормонов снижалось до исходного уровня. Для устранения влияния разброса данных, обусловленного индивидуальными особенностями и фазой МЦ, концентрации гормонов выразили в % от среднего значения. Отметим достоверное увеличение содержания эстрадиола и прогестерона через 1 мин после нагрузки как по сравнению с исходным уровнем, так и по сравнению с содержанием гормонов через час после нагрузки (рис.2). Содержание эстрадиола под действием физической нагрузки изменялось в большей степени, чем содержание прогестерона. Между величиной прироста содержания в плазме крови эстрадиола и прогестерона через минуту после окончания физической нагрузки наблюдается высокоростоверная положительная корреляция ($r = 0.77$; $p < 0.01$). Корреляционный анализ позволил выявить прямую зависимость увеличения содержания прогестерона и эстрадиола сразу после физической нагрузки от работы в кДж, выполненной испытуемыми во время нагрузки (рис.3, A, Г; $p < 0.05$).

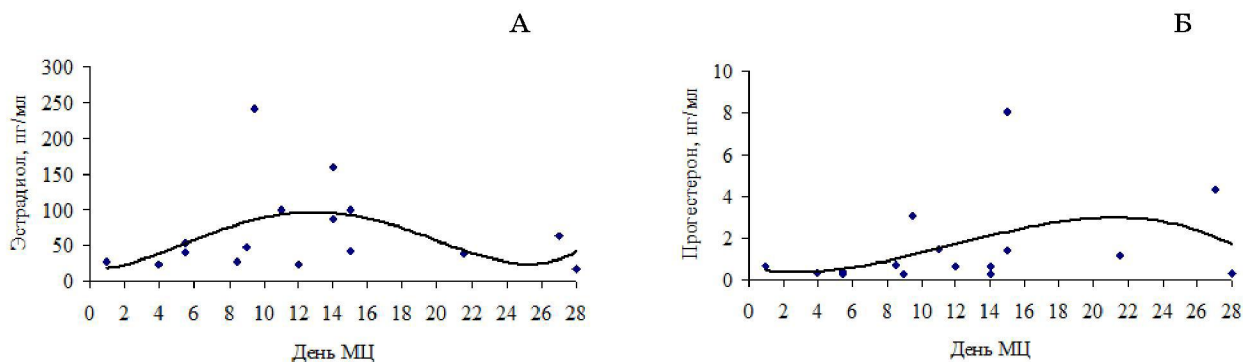


Рис. 1. Содержание эстрадиола (А) и прогестерона (Б) в плазме крови у женщин в покое в зависимости от дня менструального цикла. При построении графика вносили поправку, учитывающую разницу в продолжительности МЦ у разных женщин. Точками отмечены индивидуальные значения показателей, сплошной линией – график полиномиальной регрессии.

Fig. 1. The content of estradiol (A) and progesterone (Б) in the blood plasma in women at rest, depending on the day of the menstrual cycle. When plotting the graph, an adjustment was made taking into account the difference in the duration of MC in different women. Individual indicator values are marked with dots, and a solid line is a polynomial regression graph.

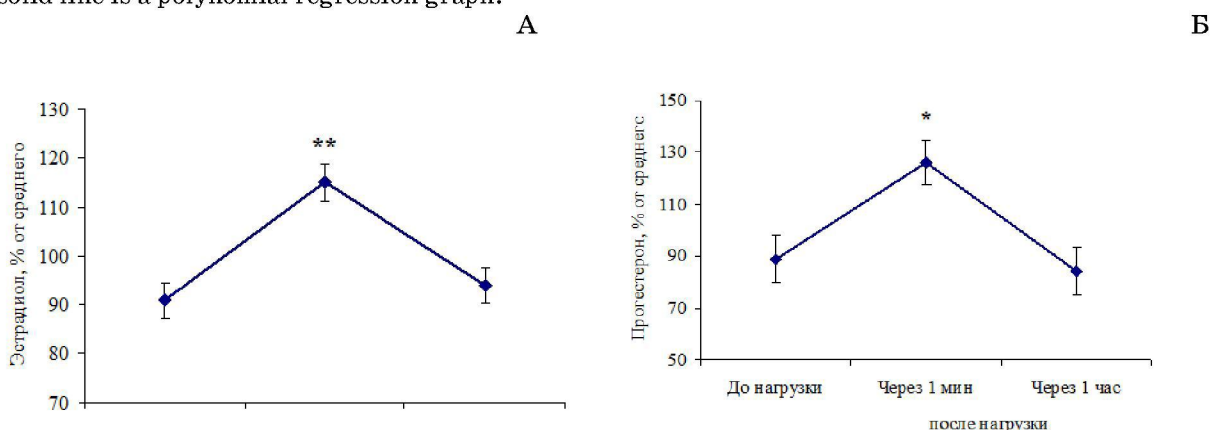


Рис. 2. Содержание эстрадиола (А) и прогестерона (Б) в плазме крови у женщин до, через минуту и через 1 час после 30-минутной нагрузки на велоэргометре, соответствующей 70% от величины МПК. Различия достоверны между значениями показателей «до нагрузки/через 1 мин после нагрузки» и «через 1 мин после нагрузки/через 1 час после нагрузки» (* - $p < 0.01$; ** - $p < 0.001$). Содержание гормонов выражено в % (за 100% принято среднее из трех измерений значения для каждой женщины).

Fig. 2. The content of estradiol (A) and progesterone (Б) in the blood plasma in women before, a minute and an hour after a 30-minute load on the Bicycle Ergometer, corresponding to 70% of the value of the VO_2 max. Differences are significant between the values of the indicators "before load/1 min after load" and "1 min after load/1 hour after load" (* - $p < 0.01$; ** - $p < 0.001$). The hormone content is expressed in % (the average of three measurements for each woman is taken as 100%).

Из приведенных графиков видно, что увеличение содержания гормонов наблюдалось только в том случае, если объем выполненной работы превышал 100 кДж. Отмечена тенденция к снижению влияния физической нагрузки на уровень половых гормонов при увеличении возраста испытуемых (рис. 3, Б, Д). Не наблюдается зависимости увеличения содержания в плазме крови половых гормонов после выполнения физической нагрузки от индекса массы тела (ИМТ) (рис. 3, В, Е). Не выявлена также зависимость данного показателя от дня менструального цикла (данные не приводятся).

Обсуждение результатов

Ранее другими авторами было описано влияние физической нагрузки на содержание по-

ловых гормонов [8,10,11]. Показано, что при выполнении физической нагрузки, превышающей 60% МПК, в крови у женщин наблюдается увеличение содержания эстрадиола, а в некоторых случаях – прогестерона. По сведениям авторов интенсивность, а не продолжительность физической нагрузки обуславливает данный эффект [10]. В цитированных работах действие физической нагрузки на гормональные показатели изучалось в середине фолликулярной и лютеиновой фаз МЦ. Увеличение содержания эстрадиола авторами отмечено в обе фазы цикла, тогда как содержание прогестерона увеличивалось только в лютеиновую фазу [10, 11].

Полученные нами данные дополняют и уточняют результаты исследований других авторов.

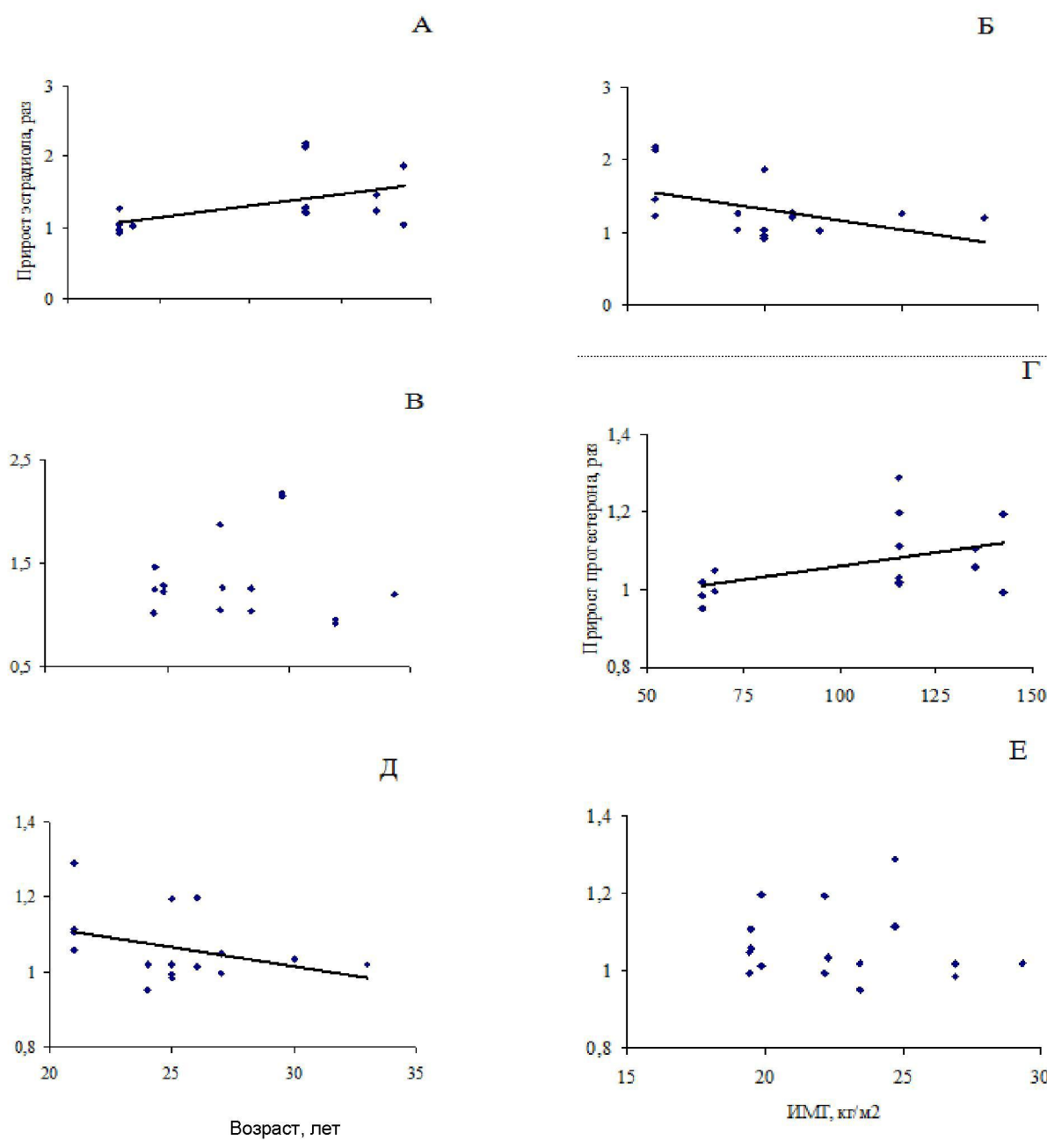


Рис. 3. Анализ корреляционной зависимости прироста содержания эстрадиола (А, Б, В) и прогестерона (Г, Д, Е) «через 1 мин после нагрузки» по сравнению с «до нагрузки» от объема выполненной работы (А – $r=0.50$; $p<0.05$, Г – $r=0.49$; $p=0.05$), возраста (Б, Д) и ИМТ (В, Е). Точками отмечены значения сравниваемых пар, прямой линией – регрессия.

Fig. 3. Analysis of correlation dependence between the growth of estradiol (А, Б, В) and progesterone (Г, Д, Е) "1 min after load" compared to "before load" on the volume of work performed (А – $r=0.50$; $p<0.05$, Г – $r=0.49$; $p=0.05$), age (Б, Д) and BMI (В, Е). Dots mark the values of the compared pairs, a straight line – regression.

Нами показано, что физическая нагрузка приводит к увеличению содержания в плазме крови женщин эстрадиола и прогестерона. Эффект наиболее отчетливо проявляется через 1 мин после проведения нагрузки. Величина эффекта не зависит от дня МЦ, но прямо пропорционально увеличивается при возрастании объема выполненной во время нагрузки работы. Наблюдаемый эффект физической нагрузки носит кратковременный характер: уже через 1 час содержание гормонов снижается до исходного уровня.

В настоящее время механизм, вызывающий

увеличение содержания половых гормонов при физической нагрузке, неизвестен. В работах [11, 12] показано, что повышение содержания половых гормонов при выполнении физической нагрузки не сопровождается увеличением содержания гонадотропных гормонов, из чего авторы заключили, что данное явление, скорее всего, не связано с усилением биосинтеза и секреции гормонов яичниками под действием гормонов гипофиза. По мнению авторов работы [11], также маловероятно, что эстрадиол имеет надпочечниковое происхождение, поскольку известно, что в надпочечниках происходит

главным образом превращение андростендиона в эстрон. Прогестерон синтезируется в надпочечниках, но его количество несопоставимо с количеством гормона, синтезируемого желтым телом в лютеиновую фазу МЦ.

Потенциальным источником эстрогенов является жировая ткань, содержащая ароматазу, которая катализирует реакцию превращения андрогенов в эстрогены [13]. Наличие положительной корреляция между ИМТ и содержанием эстрадиола в плазме крови у женщин после менопаузы [2] свидетельствует об участии ароматазы адипоцитов в биосинтезе эстрадиола в этот период. Однако данный механизм, скорее всего, не играет существенной роли в действии физической нагрузки на уровень эстрадиола у половозрелых женщин. Нами показано, что между ИМТ и увеличением содержания эстрадиола в плазме крови у женщин после физической нагрузки корреляция отсутствует. Кроме того, физическая нагрузка вызывает параллельное увеличение содержания в плазме крови эстрадиола и прогестерона. Между тем, в настоящее время отсутствуют сведения об участии жировой ткани в биосинтезе прогестерона.

Ранее было высказано предположение, что физическая нагрузка вызывает увеличение содержания половых гормонов за счет снижения метаболического клиренса [8, 10, 11]. Известно, что при физической нагрузке снижается скорость кровотока через сосуды печени [14]. Поскольку печень является основным органом, осуществляющим метаболизм половых стероидов, снижение скорости кровотока может привести к снижению метаболизма и, соответственно, к увеличению содержания в крови гормонов. В работе [15] показано, что при физической нагрузке снижается скорость выведения эстрадиола из организма женщин, что подтверждает высказанное предположение о действии физической нагрузки на скорость метаболизма. Однако авторы цитированных работ указывают на то, что возможно существование других механизмов.

Можно предположить, что физическая нагрузка сокращает скорость метаболизма половых гормонов не только за счет снижения скорости кровотока через печень, но и за счет увеличения реабсорбции гормонов из хилуса в кровь. В проведенной работе показано, что при физической нагрузке повышается содержание в крови эндотоксинов [16] в результате увеличения проницаемости гемато-энтерального барьера. Эндотоксины имеют достаточно большую молекулярную массу, поэтому вполне логично предположить, что наряду с эндотоксинами при физической нагрузке может увеличиться поступление в кровь и низкомолекулярных стероидных гормонов. В пользу высказанного предположения также свидетельствует наблюдение, что при септическом шоке, при котором также повышается проницаемость гемато-энтерального барьера, в крови женщин увеличивается содержание эстрогенов [17]. Причем показано, что именно благодаря эстрогенам женщины легче переносят септический шок [18].

Возможно также, что повышение при физической нагрузке содержания физиологически активных половых гормонов происходит за счет увеличения содержания и/или активности бета-глюкуронидазы –

фермента, катализирующего реакцию отщепления остатка глюкуроновой кислоты от конъюгатов гормонов, являющихся основными метаболитами половых гормонов, образующихся в печени [19].

Выводы

1. При физической нагрузке, превышающей 100 кДж, в плазме крови у половозрелых женщин наблюдается кратковременное увеличение содержания эстрадиола и прогестерона, не зависящее от фазы менструального цикла и индекса массы тела.

2. Отмечена положительная корреляция между степенью увеличения содержания эстрадиола и прогестерона, свидетельствующая о том, что увеличение содержания двух гормонов при физической нагрузке происходит по одному и тому же механизму.

Выражаю искреннюю благодарность всем добровольцам, принявшим участие в исследовании, а также Е.Ю. Пономарь (СыктГУ) за помощь в сборе материалов для статьи.

Литература

1. Fontana L., Klein S., Holloszy J.O. Long-term low-protein, low-calorie diet and endurance exercise modulate metabolic factors associated with cancer risk // *Am. J. Clin. Nutr.* 2006. Vol. 84. No. 6. P. 1456–1462.
2. Verkasalo P.K., Thomas H.V., Appleby P.N., Davey G.K. et al. Circulating levels of sex hormones and their relation to risk factors for breast cancer: A cross-sectional study in 1092 pre- and postmenopausal women (United Kingdom) // *Cancer Causes Control.* 2001. Vol. 12. No. 1. P. 47–59.
3. Tworoger S.S., Missmer S.A., Eliassen A.H., Barbieri R. L. et al. Physical activity and inactivity in relation to sex hormone, prolactin, and insulin-like growth factor concentrations in premenopausal women - exercise and premenopausal hormones // *Cancer Causes Control.* 2007. 18. No. 7. P. 743–752.
4. Warren M.P., Perleth N.E. Hormones and sport: The effects of intense exercise on the female reproductive system // *J. Endocrinol.* 2001. Vol. 170. P. 3–11.
5. Tiidus P.M. Can estrogen influence skeletal muscle damage, inflammation, and repair? *Br. J. Sports Med.* 2005. Vol. 39. P. 251–253.
6. Booth E.A., Marchesi M., Kilbourne E.J., Lucchesi B.R. 17Beta-estradiol as a receptor-mediated cardioprotective agent // *J. Pharmacol. Exp. Ther.* 2003. Vol. 307. No. 1. P. 395–401.
7. Booth E.A., Lucchesi B.R. Estrogen-mediated protection in myocardial ischemia-reperfusion injury // *Cardiovasc. Toxicol.* 2008. Vol. 8. No. 3. P. 101–113.
8. De Cree C., Ball P., Seidlitz B., Van Kranenburg G. et al. Responses of catecholestrogen

- metabolism to acute graded exercise in normal menstruating women before and after training // *J. Clin. Endocr. Metab.* 1997. Vol. 82. No. 10. P. 3343–3348.
9. Кухлинг Х. Справочник по физике / Пер. с нем. Под ред. Е.М.Лейкина. М.: Мир, 1982. С.21.
 10. Lavoie J.M., Dionne N., Helie R. Menstrual cycle phase dissociation of blood glucose homeostasis during exercise // *J. Appl. Physiol.* 1987. Vol. 62. P. 1084–1089.
 11. Jurkowski J.E., Jones N.L., Walker W.C. Ovarian hormone response to exercise // *J. Appl. Physiol.* 1978. Vol. 44. P. 109–114.
 12. Bonen A., Ling W.Y., MacIntyre K.P., Neil R. et al. Effects of exercise on the serum concentrations of FSH, LH, progesterone, and estradiol // *Eur. J. Appl. Physiol. Occup. Physiol.* 1979. Vol. 42. №1. P. 15–23.
 13. Берштейн Л.М. Онкоэндокринология: Традиции, современность и перспективы. СПб.: Наука, 2004. 343 с.
 14. Rowell L.B., Blackmon J.R., Bruce R.A. Indocyanine green clearance and estimated hepatic blood flow during mild to maximal exercise in upright man // *J. Clin. Invest.* 1964. Vol. 43. No. 8. P. 1677–1690.
 15. Keizer H.A., Poortman J., Bunnik G.S. Influence of physical exercise on sex-hormone metabolism // *J. Appl. Physiol.* 1980. Vol. 48. P. 765–769.
 16. Опарина О.Н., Аниховская И.А., Девятаев А.М., Яковлева М.М. Показатели активности антиэндотоксинового иммунитета и концентрации липополисахарида кишечной микрофлоры в крови человека при физических нагрузках // *Физиология человека.* 2004. Т. 30. № 1. С. 135–138.
 17. Fourrier F., Jallot A., Leclerc L., Jourdain M. et al. Sex steroid hormones in circulatory shock, sepsis syndrome, and septic shock // *Circ. Shock.* 1994. Vol. 43. No. 4. P. 171–178.
 18. Sperry J.L., Minei J.P. Gender dimorphism following injury: making the connection from bench to bedside // *J. Leukoc. Biol.* 2008. Vol. 83. P. 499–506.
 19. Adlercreutz H. Oestrogen excretion in human bile // *Acta endocr. Copenh.* 1962. Suppl. 72. P. 1–220.
 - Davey G.K. et al. Circulating levels of sex hormones and their relation to risk factors for breast cancer: A cross-sectional study in 1092 pre- and postmenopausal women (United Kingdom) // *Cancer Causes Control.* 2001. Vol. 12. No. 1. P. 47–59.
 3. Tworoger S.S., Missmer S.A., Eliassen A.H., Barbieri R.L. et al. Physical activity and inactivity in relation to sex hormone, prolactin, and insulin-like growth factor concentrations in premenopausal women - exercise and premenopausal hormones // *Cancer Causes Control.* 2007. 18. No. 7. P. 743–752.
 4. Warren M.P., Perlroth N.E. Hormones and sport: The effects of intense exercise on the female reproductive system // *J. Endocrinol.* 2001. Vol. 170. P. 3–11.
 5. Tiidus P.M. Can estrogen influence skeletal muscle damage, inflammation, and repair? *Br. J. Sports Med.* 2005. Vol. 39. P. 251–253.
 6. Booth E.A., Marchesi M., Kilbourne E.J., Lucchesi B.R. 17Beta-estradiol as a receptor-mediated cardioprotective agent // *J. Pharmacol. Exp. Ther.* 2003. Vol. 307. No. 1. P. 395–401.
 7. Booth E.A., Lucchesi B.R. Estrogen-mediated protection in myocardial ischemia-reperfusion injury // *Cardiovasc. Toxicol.* 2008. Vol. 8. No. 3. P. 101–113.
 8. De Cree C., Ball P., Seidlitz B., Van Kranenburg G. et al. Responses of catechol-estrogen metabolism to acute graded exercise in normal menstruating women before and after training // *J. Clin. Endocr. Metab.* 1997. Vol. 82. No. 10. P. 3343–3348.
 9. Kuhling H. *Spravochnik po Fizike* [Handbook of physics] / Transl. from German. Ed. E.M. Leikin. Moscow: Mir, 1982. P. 21.
 10. Lavoie J.-M., Dionne N., Helie R. Menstrual cycle phase dissociation of blood glucose homeostasis during exercise // *J. Appl. Physiol.* 1987. Vol. 62. P. 1084–1089.
 11. Jurkowski J.E., Jones N.L., Walker W.C. Ovarian hormone response to exercise. *J. Appl. Physiol.* 1978. Vol. 44. P. 109–114.
 12. Bonen A., Ling W.Y., MacIntyre K.P., Neil R. et al. Effects of exercise on the serum concentrations of FSH, LH, progesterone, and estradiol // *Eur. J. Appl. Physiol. Occup. Physiol.* 1979. Vol. 42. No. 1. P. 15–23.
 13. Берштейн Л.М. Онкоэндокринология: Традиции, современность и перспективы [Oncoendocrinology: Traditions, modernity and prospects]. St.Petersburg: Nauka, 2004. 343 p.
 14. Rowell L.B., Blackmon J.R., Bruce R.A. Indocyanine green clearance and estimated hepatic blood flow during mild to maximal exercise in upright man // *J. Clin. Invest.*

References

1. Fontana L., Klein S., Holloszy J.O. Long-term low-protein, low-calorie diet and endurance exercise modulate metabolic factors associated with cancer risk // *Am. J. Clin. Nutr.* 2006. Vol. 84. No. 6. P. 1456–1462.
2. Verkasalo P.K., Thomas H.V., Appleby P.N.,

1964. Vol. 43. No. 8. P. 1677–1690.
15. *Keizer H.A., Poortman J., Bunnik G.S.* Influence of physical exercise on sex-hormone metabolism // *J. Appl. Physiol.* 1980. Vol. 48. P. 765–769.
16. *Oparina O.N., Anikhovskaya I.A., Devyataev A.M., Yakovleva M.M.* Pokazateli aktivnosti antiendotoksinovogo immuniteta i koncentracii lipopolisakharida kishhechnoi mikroflori v krovi cheloveka pri fizicheskikh nagruzkakh [Indicators of activity of antiendotoxin immunity and concentration of lipopolysaccharide of intestinal microflora in human blood during physical activity] // *Fiziologiya Cheloveka* [Human Physiology]. 2004. Vol. 30. No. 1. P. 135–138.
17. *Fourrier F., Jallot A., Leclerc L., Jourdain M. et al.* Sex steroid hormones in circulatory shock, sepsis syndrome, and septic shock // *Circ. Shock.* 1994. Vol. 43. No. 4. P. 171–178.
18. *Minei J.P.* Gender dimorphism following injury: making the connection from bench to bedside // *J. Leukoc. Biol.* 2008. Vol. 83. P. 499–506.
19. *Adlercreutz H.* Oestrogen excretion in human bile // *Acta endocr. Copenh.* 1962. Suppl. 72. P. 1–220.

Статья поступила в редакцию 16.03.2020

УДК 612.015.32+612.015.6+613.68 (470.1/2)
DOI 10.19110/1994-5655-2020-3-58-64

Т.Б.ПЕТРОВА, Ф.А.БИЧКАЕВА
СООТНОШЕНИЕ СОДЕРЖАНИЯ
ТИАМИНА, ПАРАМЕТРОВ
УГЛЕВОДНОГО ОБМЕНА
И ФАКТИЧЕСКОГО ПИТАНИЯ
У РАБОТНИКОВ ВОДНОГО
ТРАНСПОРТА СЕВЕРНОГО
БАССЕЙНА

*Институт физиологии природных адаптаций
ФГБУН «Федеральный исследовательский
центр комплексного изучения Арктики
имени академика Н.П. Лаврёва
Российской академии наук»,
г. Архангельск*

tatuana-rab@uandex.ru. fatima@fciaarctic.ru

Аннотация

Проведено определение параметров углеводного обмена (глюкоза, лактат, пируват) спектрофотометрическим методом и тиаминовой обеспеченности (витамин В1) флюорометрическим методом. Наиболее статистически значимые изменения в углеводном обмене и тиаминовой обеспеченности выявлены у моряков, затем у рыбаков, как относительно контрольной группы, так и речников.

Ключевые слова:

плавсостав, Северный бассейн, углеводный обмен, тиаминовая обеспеченность

Abstract

1032 seafaring personnel employees of the Northern Basin were surveyed including 552 river transport employees, 202 fishermen and 278 seamen, and 240 employees from the control group whose work is not related to seafaring. The determination of thiamine content (vitamin B₁) by fluorometric method and parameters of carbohydrate metabolism (glucose, lactate, pyruvate) by spectrophotometric method was performed. The analysis of the diet and the amount of food consumed was evaluated by frequency and questionnaire methods using the album of portions of food and dishes. Factor analysis proved that the most statistically significant changes in thiamine supply and carbohydrate metabolism depending on actual nutrition were detected in sailors, then in fishermen, both relative to the control group, and rivermen.

Keywords:

seamen, Northern Basin, carbohydrate metabolism, thiamine sufficiency

T.B.PETROVA, F.A.BICHKAEVA
RATIO OF THIAMINE CONTENT,
PARAMETERS OF CARBOHY-
DRATE
METABOLISM AND ACTUAL
NUTRITION IN WATER
TRANSPORT WORKERS OF THE
NORTHERN BASIN

*Institute of Environmental Physiology,
N. Laverov Federal Center for Integrated Arctic
Research of the Russian Academy of Sciences,
Arkhangelsk*

Введение

Труд работников водного транспорта характеризуется воздействием на них неблагоприятных факторов. Основу комплекса отрицательных внешних производственных факторов составляют шум, вибрация, широкочастотные электромагнитные излучения, а также наличие вредных веществ в воздухе помещений. Кроме того, процесс рейса сопровождается качкой, гидродинамическими ударами и другими внешними воздействиями [1, 2]. Причем подверженность воздействию личного состава судна в отношении одних факторов происходит постоянно (микроклимат помещений, условия размещения и т.п.), а других (температурные и электромагнитные излучения, наличие вредных веществ в воздухе) — периодически [3]. Все факторы, которые можно объединить в интегральное понятие «судовая среда», в течение продолжительного времени (на протяжении всего периода их пребывания на судне, которое является ограниченным объектом) оказывают воздействие на организм моряков. Труд плавсостава под воздействием факторов судовой среды вызывает в организме значительное напряжение адаптацион-

ных систем с возможным нарушением функционального состояния основных регуляторных систем, приводящим к ухудшению состояния здоровья и снижению трудоспособности [4].

Судить же о процессах приспособления к условиям плавания можно на основании наблюдения за динамикой физиологических параметров, в данном случае параметров углеводного обмена и тиаминовой обеспеченности. В отечественной литературе представлены обширные исследования по динамике психофизиологических показателей плавсостава, и практически отсутствуют новые сведения об изменении углеводного обмена и тиаминовой обеспеченности как по отдельности, так и во взаимосвязи у работников водного транспорта. Зарубежными учеными приведены результаты ряда исследований. Так, исследования показателей углеводного обмена выявили повышенные уровни глюкозы в крови натощак у американских моряков [5, 6], датских [7–9], иранских моряков [10], по сравнению с контрольной группой [11]. В другом исследовании выявлены частые случаи госпитализации германских рыбаков из-за повышенного уровня сахара в крови [12]. При этом не уделяется внимание изучению метаболитов глюкозы. Дефицит тиамин часто встречается среди лиц плавсостава. Так, представлены данные об авитаминозе у рыбаков региона Большого Меконга [13], рыбаков тайландского флота [14], плавсостава голландского и японского флотов [15]. Наряду с этим отсутствуют исследования метаболитических показателей в сравнительном плане между разными группами плавсостава в зависимости от специфики работы. Кроме того, практические данные встречаются по такой группе плавсостава, как речники.

Цель настоящего исследования – выявить в адаптации к условиям труда особенности углеводного обмена и обеспеченность организма тиамином у практически здоровых работников плавсостава Северного бассейна.

Материал и методы

Сбор биологического материала проводился во время медосмотра перед выходом плавсостава в рейс ежегодно с 1998 по 2012 гг. в осенний период (сентябрь – октябрь). Были обследованы работники плавсостава в количестве 1032 практически здоровых мужчин и 240 практически здоровых жителей г. Архангельска, работа которых не связана с плаванием (контрольная группа). Работники водного транспорта в зависимости от специфики работы были разделены на три группы: работники Северного речного пароходства (СРП – речники) – 552 чел., работники Архангельского тралового флота (АТФ – рыбаки) – 202 чел. и работники Северного морского пароходства (СМП – моряки) – 278 чел.

Забор крови осуществлялся утром строго натощак (с 8.00 до 10.00) в вакутайнеры «Beckton Dickinson BP» с согласия волонтеров и в соответствии с требованиями Хельсинской декларации Всемирной ассоциации об этических принципах проведения медицинских исследований (2000 г.). Сыворотку крови сразу отделяли от сгустка центрифуги-

рованием, фасовали в пробирки эппендорф и сохраняли ее в течение месяца при температуре -20°C до начала анализа.

Анализ рациона питания и количество потребляемой пищи проводился с помощью частотного и анкетно-опросного методов с использованием альбома порций продуктов и блюд [16, 17], разработанного сотрудниками Института физиологии природных адаптаций ФГБУН ФИЦКИА УрО РАН (г. Архангельск). В анкету были включены более 100 вопросов, касающихся возраста, антропометрических данных (длина тела и вес), наличия хронических заболеваний, стажа работы, вредных привычек, уровня физической активности, характера питания (рыба и морепродукты, мясные продукты, молочные продукты, мучные продукты, овощи и фрукты и др.).

В сыворотке крови определялось содержание глюкозы (ГЛЮ, норма – 4,2–6,1 ммоль/л), лактата (ЛАК, норма – 1,33–1,77 ммоль/л) и пирувата (ПИР, норма – 0,03–0,1 ммоль/л). Биохимические исследования были проведены на спектрофотометре «Spectronic-700» (Baum-Lomb, США) и биохимическом анализаторе «Mars» с помощью наборов «SigmaDiagnostic». Рассчитывался коэффициент ЛАК/ПИР (норма – до 75 усл. ед.). Обеспеченность организма тиамином оценивали по активности витаминзависимого фермента транскетолазы в гемолизатах эритроцитов. При этом учитывался тиаминдифосфат-эффект (ТДФ-эффект) – коэффициент, рассчитываемый по приросту активности эритроцитарного фермента транскетолазы после добавления тиаминдифосфата. В соответствии с общепринятыми критериями считали, что показатели ТДФ-эффекта 1,15 усл. ед. менее свидетельствуют об адекватной обеспеченности организма тиамином, уровень ТДФ-эффекта от 1,16 до 1,25 – маргинальный гиповитаминоз В₁, а величина ТДФ-эффекта более 1,25 – выраженный гиповитаминоз. Количественное определение выше перечисленных параметров в крови проводилось в лаборатории биологической и неорганической химии ИФПА ФИЦКИА УрО РАН.

Статистическую обработку результатов осуществляли с помощью программ Statistica 6.0 и SPSS 13.0 for Windows. Результаты исследований представлены в виде: М – среднее арифметическое, SD – стандартное отклонение значений. Достоверность различий между сравниваемыми группами оценивали с помощью U-критерия Манна-Уитни на уровне вероятностей $p < 0,05$. Частота регистрации лиц со значениями показателей, выходящих за пределы норм, рассчитывалась от общего числа лиц в каждой группе (%). Для изучения взаимосвязей рассматриваемых параметров и фактического питания использовался факторный анализ, где в качестве зависимых переменных выступали уровень ГЛЮ, ее метаболиты и тиамин, а независимых – показатели фактического питания. Результаты факторного анализа представлены в виде преобразованной матрицы со значениями факторной нагрузки (нагрузка отражает связь между показателями, являясь подобием коэффициента корреляции) [18].

Результаты и обсуждение

Установлено, что параметры углеводного обмена у представителей плавсостава в целом укладываются в пределы физиологических норм. При этом у моряков в крови выявлены высокий уровень ГЛЮ и низкие уровни ЛАК ($p=0,001$) и ПИР ($p=0,001$), а у рыбаков сравнительно низкий уровень ГЛЮ ($p=0,001$) сочетается с наибольшим содержанием ПИР и ЛАК (табл. 1). Следовательно, у рыбаков частота регистрации значений ГЛЮ ниже физиологической нормы, наибольшая относительно речников ($p=0,004$) и моряков ($p=0,023$), а доля высоких значений ЛАК выявляется в 100% случаев ($p=0,001$) (рис. 1). У речников средние значения ГЛЮ и ЛАК ($p=0,001$) ближе к морякам, ПИР к рыбакам, а величина индекса ЛАК/ПИР наибольшая [19].

Вместе с тем у лиц плавсостава средние значения ТДФ-эффекта отражают нормальную обеспеченность организма тиамином. При этом тиаминовая обеспеченность организма у представите-

лей плавсостава достоверно ниже, чем у лиц контрольной группы (табл. 2). Наибольшая обеспеченность организма тиамином у рыбаков, затем у речников, и меньшая, но в пределах нормы, у моряков. Тиамин-дефицитные состояния регистрируются во всех группах плавсостава. Маргинальные тиамин-дефицитные состояния встречаются чаще у речников и моряков, чем среди рыбаков, у которых выше частота встречаемости выраженных тиамин-дефицитных состояний (рис. 2).

Тиамин (тиаминдифосфат) является коферментом пируватдегидрогеназы, регулирующей окислительное декарбоксилирование ПИР до ацетил-КоА, обеспечивающего полное окисление углеводов. При этом у моряков при максимальном уровне ГЛЮ и тенденции снижения ЛАК и ПИР на фоне низкой обеспеченности организма тиамином, вероятно, повышена активация глюконеогенеза из метаболитов ГЛЮ при недостаточной коферментной активности тиаминдифосфата. Это может быть связа-

Таблица 1

Средние уровни показателей метаболического статуса у работников СБВ ($M \pm SD$)

Table 1

Average levels of indicators of metabolic status in the Northern Basin employees ($M \pm SD$)

Группы работников	n	ГЛЮ, ммоль/л	ЛАК, ммоль/л	ПИР, ммоль/л	ЛАК/ПИР, усл.ед.
Общая группа плавсостава	1032	5,02±0,81	2,32±0,32	0,031±0,015	95,23±42,6
Контрольная группа	240	4,74±0,12	2,86±0,9	0,033±0,025	86,66±40,2
СРП	552	4,86±0,78	2,33±0,69	0,032±0,014	93,95±52,38
АТФ	202	4,34±0,65	2,64±0,68	0,033±0,021	78,57±37,59
СМП	278	4,98±0,86	2,07±0,55	0,024±0,011	78,42±35,54
Уровни вероятности межгрупповых различий средних значений		СРП-АТФ $p=0,001$ СРП-СМП $p=0,001$ АТФ-СМП $p=0,001$	СРП-АТФ $p=0,001$ СРП-СМП $p=0,001$ АТФ-СМП $p=0,001$	СРП-АТФ $p=0,001$ СРП-СМП $p=0,001$ АТФ-СМП $p=0,001$	СРП-АТФ $p=0,001$ СРП-СМП $p=0,001$ АТФ-СМП $p=0,001$

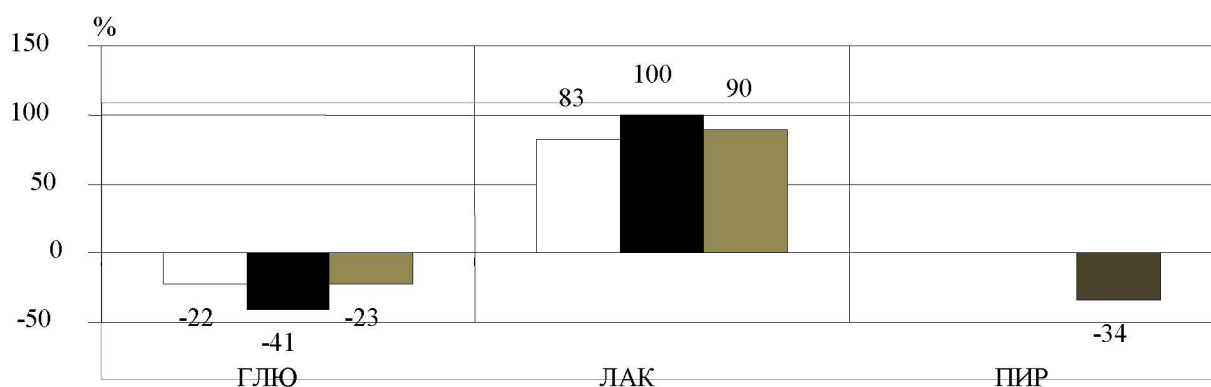


Рис. 1. Частоты регистрации отклонений от физиологических норм показателей углеводного обмена у плавсостава СБВ в зависимости от специфики работы: □ СРП, ■ АТФ, ▒ СМП. Уровни значимости (p): по содержанию ГЛЮ между СРП-АТФ - $p=0,004$, АТФ-СМП - $p=0,023$, СРП-СМП - $p=0,877$; по содержанию ЛАК между СРП-АТФ - $p=0,001$, АТФ-СМП - $p=0,001$, СРП-СМП - $p=0,012$.

Fig. 1. The frequency of registration of deviations from the physiological norms of carbohydrate metabolism indicators in the Northern water basin seafarers, depending on the specifics of work: СРП, АТФ, and СМП. Levels of significance (p): in the glucose content between СРП-АТФ - $p=0,004$, АТФ-СМП - $p=0,023$, СРП-СМП - $p=0,877$; in the lactose content between СРП-АТФ - $p=0,001$, АТФ-СМП - $p=0,001$, СРП-СМП - $p=0,012$.

СРП – Northern river shipping company, СМП – Northern shipping company, АТФ – Arkhangelsk trawl fleet.

Таблица 2

**Показатели тиаминовой обеспеченности организма у работников СБВ
в зависимости от специфики работы ($M \pm SD$)**

Table 2

**Indicators of thiamine sufficiency of the body in the Northern Basin employees, depending on the work specifics
($M \pm SD$)**

Группы обследованных лиц	n	ТДФ-эффект, усл. ед.	Статистический уровень значимости между сравниваемыми группами (p)
Общая группа плавсостава	1032	0,983±0,16	p=0,007
Контрольная группа	240	0,991 ±0,18	
СРП	552	0,981 ±0,13	СРП-АТФ p=0,043, СРП-СМП p=0,006, АТФ-СМП p=0,003
АТФ	202	0,961 ±0,17	
СМП	278	1,012±0,21	

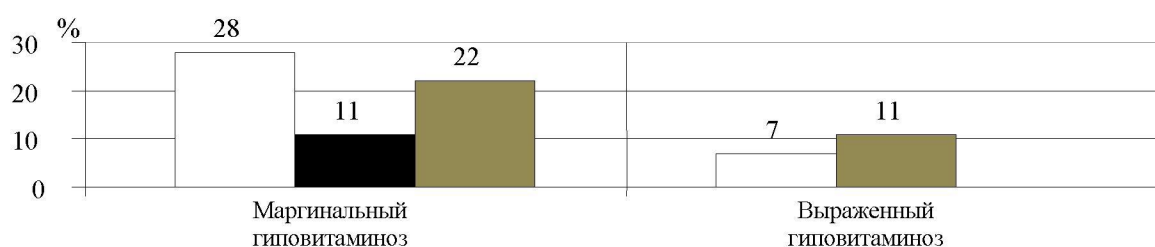


Рис. 2. Частоты регистрации тиамин-дефицитных состояний у плавсостава СБВ в зависимости от специфики работы: □ СРП, ■ АТФ, ▒ СМП. Уровни значимости (p): по маргинальному гиповитаминозу между СРП–АТФ – p=0,090, АТФ–СМП – p=0,264, СРП–СМП – p=0,368; по выраженному гиповитаминозу между СРП–АТФ – p=0,591.

Fig. 2. Frequency of registration of thiamine-deficient states in the Northern water basin seafarers depending on the specifics of work: СРП, АТФ, and СМП. Levels of significance (p): in the marginal vitamin deficiency between СРП–АТФ – p=0.090, АТФ–СМП – p=0.264, СРП–СМП – p=0.368; in severe hypovitaminosis between СРП–АТФ – p=0.591.

СРП – Northern river shipping company, СМП – Northern shipping company, АТФ – Arkhangelsk trawl fleet

но с действием комплекса факторов судовой среды и, как следствие, повышением в организме уровней гормонов стресса, стимулирующих глюконеогенез. У речников и особенно рыбаков при минимальном содержании ГЛЮ и тенденции увеличения ЛАК и ПИР повышена тиаминовая обеспеченность, что, видимо, свидетельствует о возрастании активности пируватдегидрогеназного комплекса и усилении аэробного гликолиза, сильнее выраженного у рыбаков, занятых более тяжелым физическим трудом и повышенной физической активностью [20].

Однако, несмотря на более высокий уровень физической активности, у рыбаков относительно выше обеспеченность организма тиамином, чем у моряков и речников, что, вероятно, также связано с особенностями фактического питания (рис. 3).

Так, у рыбаков с преобладанием в фактическом питании рыбы, молочных и мучных продуктов, овощей и фруктов, уровень ГЛЮ ниже по сравнению с моряками, у которых в питании преобладают молочные продукты, жиры животного происхождения и мясные продукты, что сопровождается повышением уровня ГЛЮ. Питание речников сходно с рыбаками, но отмечаются значимо более высокие уровни ГЛЮ. При этом уровни ПИР и ЛАК выше у лиц с преобладанием в питании овощей и фруктов, то есть у рыбаков. Следует учитывать некоторые различия в употреблении рыбопродуктов у речников и рыбаков. Речники по специфике своей работы

в первую очередь, вероятно, употребляют речную рыбу, тогда как рыбаки на промысле – морскую и океаническую. Учитывая, что некоторые сорта рыбы и морепродукты богаты содержанием тиамин [21, 22], то более высокое их потребление может способствовать повышению тиаминовой обеспеченности у рыбаков.

Считается, что преобладание жиров животного происхождения в рационе питания оказывает, с одной стороны, положительный эффект в энергообеспечении организма, с другой – снижает витаминную обеспеченность организма, в частности тиамин, что выявлено у моряков и в меньшей степени речников.

Факторный анализ подтвердил наличие ранее установленных взаимосвязей между параметрами углеводного обмена и характером питания. Как видно из табл. 3, у речников на статистически значимое увеличение уровня ПИР наибольший вклад внес комплекс факторов «мучные продукты* рыба и морепродукты*овощи*фрукты*молочные продукты» и наименьший – «мучные продукты». В то время как у рыбаков содержание ЛАК, тиамин и величина ЛАК/ПИР зависят лишь от фактора потребления «мучные продукты», а уровень ПИР – «мучные продукты*продукты животного происхождения*молочные продукты». При этом у моряков на максимальные уровни ГЛЮ и низкие ПИР вносит значимый вклад комплекс факторов «мучные продукты*жиры

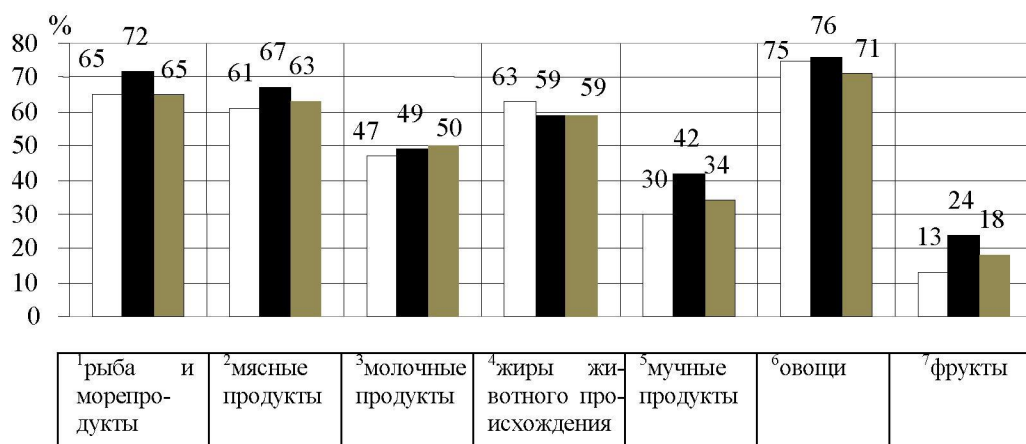


Рис. 3. Частота употребления продуктов в рационе питания за последний год у плавсостава СБВ с учетом специфики работы: □ СРП, ■ АТФ, ▨ СМП.

Уровни значимости (p): СРП – 1-3=0,001, 1-5=0,001, 1-6=0,002, 1-7=0,001; 2-3=0,001, 2-5=0,001, 2-6=0,001, 2-7=0,001; 3-4=0,001, 3-5=0,005, 3-6=0,001; 3-7=0,001, 4-5=0,001, 4-6=0,004, 4-7=0,001, 5-6=0,001, 5-7=0,006. АТФ – 1-3=0,001, 1-4=0,027, 1-5=0,001, 1-7=0,001, 2-3=0,006, 2-5=0,001, 2-7=0,001, 3-6=0,001, 3-7=0,004, 4-5=0,017, 4-6=0,003, 4-7=0,001, 5-6=0,001, 5-7=0,039. СМП – 1-3=0,007, 1-4=0,001, 1-7=0,001, 2-3=0,021, 2-5=0,001, 2-7=0,001, 3-5=0,016, 3-6=0,001, 3-7=0,001, 4-5=0,001, 4-6=0,017, 4-7=0,001, 5-6=0,001, 5-7=0,044.

Fig. 3. Frequency of food consumption in the diet of the Northern Basin seafarers over the past year, taking into account the work specifics.

СРП – Northern river shipping company; СМП – Northern shipping company; АТФ – Arkhangelsk trawl fleet.

Таблица 3

Матрица факторных нагрузок между показателями питания и метаболитами у плавсостава СБВ

Table 3

Matrix of factor loads between nutrition indicators and metabolites in the Northern Basin seafarers

Показатели	СРП	АТФ	СМП
Мучные продукты	0,148	0,107	0,113
Жиры животного происхождения		0,108	0,206
Мясные продукты	0,214	0,128	-0,108
Рыба и морепродукты	-0,110	0,135	-0,189
Овощи	0,770	-0,202	0,738
Фрукты	0,657	0,151	0,233
Молочные продукты	0,120	0,292	0,212
ГЛЮ		0,207	0,402
ЛАК		0,755	-0,472
ПИР	0,339	0,370	-0,152
ЛАК/ ПИР		0,913	0,115
ТДФ-эффект		0,108	0,109

Выводы

Таким образом, у рыбаков преобладают процессы аэробного распада ГЛЮ при более высокой тиаминной обеспеченности по сравнению с речниками и особенно моряками, что, вероятно, связано с преобладанием в рационе питания тиаминсодержащих продуктов, включая морепродукты. У моряков и в меньшей степени речников пониженная тиаминная обеспеченность организма, а также высокая активность гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковой системы в условиях длительного стресса [23], по нашему мнению, стимулируют глюконеогенез и анаэробные процессы.

Литература

1. Голованов А.Е., Макарова Л.П., Климентенко Г.Г. Влияние особенностей психики человека на процессы адаптации к укачиванию // Молодой ученый. 2014. № 4. С. 357–361.
2. Селифонова Ж.П., Писаренко Г.П., Писаренко

животного происхождения», кроме того, на содержание ПИР – «овощи*фрукты», а на обеспеченность тиаминном наибольший вклад внесли «морепродукты» и наименьший – «овощи*фрукты*молочные продукты». Следовательно, отмечается существенная роль тиамина в обеспечении углеводного обмена у рыбаков и моряков при разнонаправленности гомеостаза ГЛЮ и ее метаболитов. У речников повышенные уровни ПИР могут метаболизироваться в ЛАК, что отражается на увеличении величины ЛАК/ПИР и преобладании анаэробного гликолиза в отличие от рыбаков, для которых более характерно преобладание процессов аэробного распада ГЛЮ над анаэробными. У моряков влияние комплекса факторов «мучные продукты*жиры животного происхождения» может способствовать активации биосинтеза ГЛЮ не только из ее промежуточных продуктов (ЛАК и ПИР), но и жирных кислот.

- Л.Н. Основные факторы судовой среды, влияющие на жизнедеятельность и здоровье работников водного транспорта: Сборник статей XI Международной научно-практической конференции «Advances in Science and Technology». М., 2017. С. 26–27.
3. *Мацевич Л.М., Вишневецкий А.М., Разлетова А.Б.* Факторы, формирующие среду обитания при эксплуатации объектов водного транспорта // Казанский медицинский журнал. 2009. Т. 90. № 4. С. 597–600.
 4. *Кубасов Р.В., Лупачев В.В., Попов М.В.* Условия жизнедеятельности экипажа на борту морского судна (обзор литературы) // Вестник ГУ МРФ им. адмирала С.О. Макарова. 2016. Вып. 2. № 38. С. 49–56.
 5. *Scovill S.M., Roberts T.K., Mc Carty D.J.* Health characteristics of inland waterway merchant marine captains and pilots // Occup Med. (Lond). 2012. No. 62(8). P. 638–641.
 6. *Scovill S.M., Roberts T.K., Mc Carty D.J.* Health characteristics of inland waterway merchant marine captains and pilots // Int. Marit Health. 2019. No. 70 (1). P. 17–21.
 7. *Jepsen J.R., Rasmussen H.B.* The metabolic syndrome among Danish seafarers: a followup study // Int. Marit Health. 2013. No. 64 (4). P.183–190.
 8. *Jepsen J.R., Rasmussen H.B.* The metabolic syndrome among Danish seafarers: a followup study // Int. Marit Health. 2016. No. 67 (3). P. 129–136.
 9. *Mailer Pedersen S.F., Jepsen J.R.* The metabolic syndrome among Danish seafarers // Int. Marit Health. 2013. No. 64(4). P.190.
 10. *Baygi F., Jensen O.C., Qorbani M., Farshad A. et al.* Pattern of some risk factors of cardiovascular diseases and liver enzymes among Iranian seafarers // Med. J. Islam Repub Iran. 2017. No. 31.P. 23.
 11. *Szafran-Dobrowolska J., Renke M., Jetewska M.* Is it worth to continue to analyse the factors of cardiovascular risk among the sailors? Review of literature // Int. Marit Health. 2019. No. 70 (1). P.17–21.
 12. *Oldenburg M., Harth V., Manuwald U.* Comparison of hospitalization among German coastal and deep sea fishermen // Glob. Health. Res. Policy. 2018. No. 1 (3). P. 28.
 13. *Pocock N.S., Nguyen L.H., Lucero-Prisno Iii D.E., Zimmerman C., Oram S.* Occupational, physical, sexual and mental health and violence among migrant and trafficked commercial fishers and seafarers from the Greater Mekong Sub-region (GMS): systematic review//Glob. Health. Res.Policy. 2018. No.3. P.28.
 14. *Doung-ngern P., Kesornsukhon S., Kanlaya-naphotporn J., Wanadurongwan S., Songchitsomboon S.* Beriberi outbreak among commercial fishermen, Thailand 2005 // Southeast. Asian. J. Trop. Med. Public. Health. 2007. No. 38 (1). P. 130–135.
 15. *Yamashita N., Aikawa T.* Dutch Research on Beriberi: I. Christiaan Eijkman's Research and Evaluation of Kanehiro Takaki's Diet Reforms of the Japanese Navy // Nihon Ishigaku Zasshi. 2017. No. 63(1). P. 3–21.
 16. *Альбом порций продуктов и блюд/ А.Н. Мартинчик, А.К.Батурич, В.С.Баева, Е.В.Пескова, Т.И.Ларина, Т.Г.Забуркина.* М.: НИИ питания РАМН, 1995. 64 с.
 17. *Мартинчик А.Н., Батурич А.К., Баева В.С., Пескова Е.В.* Изучение фактического питания с помощью анализа частоты потребления пищи: создание вопросника и оценка достоверности метода // Профилактика заболеваний и укрепление здоровья. 1998. №5. С. 14–19.
 18. *Наследов А.Д.* SPSS: Компьютерный анализ данных в психологии и социальных науках. СПб.: Питер, 2007. 416 с.
 19. *Изменение параметров* углеводного обмена у плавсостава Северного водного бассейна / Т.Б. Петрова, Я.И. Бичкаев, Ф.А. Бичкаева, О.С. Власова, Т.В.Третьякова, Л.П.Жилина// Экология человека. 2009. № 8. С. 12–18.
 20. *Архиповский В.Л.* Особенности распространенности ишемической болезни сердца и ее факторов риска у моряков, рыбаков и речников Северного водного бассейна: автореф. дис. ... канд. мед. н. Архангельск: Архангел. гос. мед. акад., 2000. 24 с.
 21. *Бубырь И.В.* Пищевая ценность пресноводных рыб Беларуси // Актуальные проблемы гуманитарных и естественных наук. 2015. № 1. С. 57–64.
 22. *Брежнева А.В.* Сравнительная ветеринарно-санитарная оценка мяса различных рыб семейства сельдевых по показателям качества// Инновационная наука. 2018. № 7. С. 174–177.
 23. *Данилкина О.П.* Физиология стресса: методические указания / Краснояр. гос. аграр. ун-т. Красноярск, 2015. 52 с.

References

1. *Golovanov A.E., Makarova L.P., Klimentenok G.G.* Vliyanie osobennostei psihiki cheloveka na process adaptacii k ukachivaniyu [Influence of peculiarities of the human psyche on the processes of adaptation to motion sickness] // Molodoy uchenyj. 2014. № 4. P. 357–361.
2. *Selifonova Zh.P., Pisarenko G.P., Pisarenko L.N.* Osnovnye factory sudovoi sredy, vliyayushchie na zhiznedeyatel'nost' i zdorov'e rabotnikov vodnogo transporta [The main factors of the marine environment that affect the life and health of water transport workers]: Collected papers of the XI Intern. sci. and pract. Conf. "Advances in Science and Technology". Moscow, 2017. P. 26–27.
3. *Matsevich L.M., Vishnevsky A.M., Razletova A.B.* Faktory, formiruyushchie sredu obitaniya pri ekspluatatsii ob'ektov vodnogo transporta [Factors that shape the environment during the operation of water transport facilities] // Kazan Med. J. 2009. Vol. 90. № 4. P. 597– 600.
4. *Kubasov R.V., Lupachev V.V., Popov M.V.* Usloviya zhiznedeyatel'nosti ekipazha na bortu morskogo sudna (obzor literatury) [Living conditions of the crew on board a ship (literature review)] // Bull. of State Institution of the Ministry of River Fleet named after Admiral S.O.Makarov. 2016. Issue 2. № 38. P. 49–56.
5. *Scovill S.M., Roberts T.K., Mc Carty D.J.* Health characteristics of inland waterway merchant marine captains and pilots // Occup. Med. (Lond). 2012. No. 62(8). P. 638–641.

6. Scovill S.M., Roberts T.K., Mc Carthy D.J. Health characteristics of inland waterway merchant marine captains and pilots // *Int. Marit Health* 2019. No. 70(1). P. 17–21.
7. Jepsen J.R., Rasmussen H.B. The metabolic syndrome among Danish seafarers: a followup study // *Int. Marit Health*. 2013. No. 64(4). P. 183–190.
8. Jepsen J.R., Rasmussen H.B. The metabolic syndrome among Danish seafarers: a followup study // *Int. Marit Health*. 2016. No. 67(3). P. 129–136.
9. Moiler Pedersen S.F., Jepsen J.R. The metabolic syndrome among Danish seafarers // *Int. Marit Health*. 2016. No. 64 (4). P. 183–190.
10. Baygi F., Jensen O.C., Qorbani M., Farshad A. et al. Pattern of some risk factors of cardiovascular diseases and liver enzymes among Iranian seafarers // *Med. J. Islam Repub. Iran*. 2017. No. 31. P. 23.
11. Szafran-Dobrowolska J., Renke M., Jezewska M. Is it worth to continue to analyse the factors of cardiovascular risk among the sailors? Review of literature // *Int. Marit Health*. 2019. No. 70 (1). P. 17–21.
12. Oldenburg M., Harth V., Manuwald U. Comparison of hospitalization among German coastal and deep sea fishermen // *Glob. Health Res. Policy*. 2018. No. 1 (3). P. 28.
13. Pocock N.S., Nguyen L.H., Lucero-Prisno Iii D.E., Zimmerman C., Oram S. Occupational, physical, sexual and mental health and violence among migrant and trafficked commercial fishers and seafarers from the Greater Mekong Sub-region (GMS): systematic review // *Glob. Health. Res. Policy*. 2018. No. 3. P. 28.
14. Doung-ngern P., Kesornsukhon S., Kanlayanaphotporn J., Wanadurongwan S., Songchitsomboon S. Beriberi outbreak among commercial fishermen, Thailand 2005 // *Southeast Asian J. Trop. Med. Public Health*. 2007. No. 38 (1). P. 130–135.
15. Yamashita N., Aikawa T. Dutch Research on Beriberi: I. Christiaan Eijkman's Research and Evaluation of Kanehiro Takaki's Diet Reforms of the Japanese Navy // *Nihon Ishigaki Zasshi*. 2007. No. 63 (1). P. 3–21.
16. *Al'bom porcij produktov i blyud* [Album of food and dishes portions] / A.N.Martinchik, A.K.Baturin, V.S.Baeva, E.V.Peskova, T.I.Larina, T.G.Zaburkina. Moscow: Research Inst. of Nutrition of the Russian Acad. of Med. Sciences, 1995. 64 p.
17. Martinchik A.N., Baturin A.K., Baeva B.C., Peskova E.V. Izuchenie fakticheskogo pitaniya s pomoshch'yu analiza chastoty potrebleniya pishchi: sozдание voprosnika i ocenka dostovernosti metoda // *Profilaktika zabolevanij iukreplenie zdorov'ya* [Study of actual nutrition by analyzing the frequency of food consumption: creating a questionnaire and evaluating the reliability of the method // *Disease prevention and health promotion*]. 1998. № 5. P. 1419.
18. Nasledov A.D. SPSS: Komp'yuternyj analiz dannyh v psihologii i social'nyh naukah. [Computer data analysis in psychology and Social Sciences]. St.Petersburg: Piter, 2007. 416 p.
19. *Izmenenie parametrov uglevodnogo obmena u plavkostava Severnogo vodnogo bassejna* [Changing the parameters of carbohydrate metabolism in the Northern Water Basin seafarers] / T.B. Petrova, Ya.I. Bichkaev, F.A. Bichkaeva, O.S. Vlasova, T.V. Tretyakova, L.P. Zhilina // *Ekologiya cheloveka* [Human Ecology]. 2009. № 8. P. 12–18.
20. Arkhipovsky V.L. Osobennosti rasprostranennosti ishemicheskoi bolezni serdtsa i ee faktorov riska u moryakov, rybakov i rechnikov severnogo vodnogo bassejna [Features of the prevalence of coronary heart disease and its risk factors in sailors, fishermen and rivermen of the Northern water basin]: Abstract of diss... Cand. Sci. (Med.). Arkhangelsk: Arkhangelsk State Med. Acad., 2000. 24 p.
21. Bubyry' I.V. Pischevaya cennost presnovodnyh ryb Belarusi [Nutritional value of freshwater fish in Belarus] // *Current problems of Humanities and Natural Sciences*. 2015. No. 1. P. 57–64.
22. Brezhneva A.V. Sravnitel'naya veterinarno-sanitarnaya ocenka myasa razlichnyh ryb semeistva seldevykh po pokazatelyam kachestva [Comparative veterinary and sanitary assessment of meat of various fish of the herring family by quality indicators] // *Innovative science*. 2018. No. 7. P. 174–177.
23. Danilkina O.P. Fiziologiya stressa: metod. ukazaniya [The physiology of stress: methodical instructions]. Krasnoyarsk: Krasnoyarsk State Agrarian Univ., 2015. 52 p.

Статья поступила в редакцию 07.02.2020

ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРОВ
журнала «Известия Коми НЦ УрО РАН»
серии «Экспериментальная биология и экология»

Журнал публикует научно-аналитические обзоры (объемом до 1,5 печ. л), оригинальные статьи (до 0,8 печ.л) и краткие сообщения (до 0,3 печ.л) по направлениям:

03.02.08 Экология

03.01.01 Радиобиология

03.03.01 Физиология

03.01.05 Физиология и биохимия растений

03.02.07 Генетика

14.01.30 Геронтология

Статьи должны отражать результаты законченных и методически корректно выполненных исследований. Изложение материала должно быть ясным и логически выдержанным.

Направляя статью в журнал, автор(ы) соглашаются с нашим **Положением о публикационной этике журнала** (на сайте журнала). Решение о публикации принимается редакционной коллегией журнала после рецензирования, учитывая новизну, научную значимость и актуальность представленных материалов. Статьи, отклоненные редакционной коллегией, повторно не рассматриваются.

Общие требования к формированию рукописей

Статьи должны сопровождаться направлением научного учреждения, где была выполнена работа, а также экспертным заключением о возможности опубликования в открытой печати. Организация, направляющая статью, как и автор(ы), несет ответственность за её научное содержание, достоверность и оригинальность приводимых данных. Изложение материала статьи должно быть ясным, лаконичным и последовательным. Статья должна быть подписана всеми авторами (автором) с указанием(полностью) фамилии, имени, отчества, домашнего адреса, места работы, служебного и сотового телефонов и e-mail.

В редакцию подается рукопись статьи в двух экземплярах – в печатном и электронном вариантах в редакторе WinWord под Windows. Электронная и бумажная версии статьи должны быть идентичны. Электронный вариант рукописи может быть прислан по электронной почте на адрес редакционной коллегии: journal@frc.komisc.ru, или ответственному редактору серии «Экспериментальная биология и экология» А.А.Москалеву: amoskalev@comisc.ru. Текст должен быть набран на компьютере (шрифт Times New Roman, кегль 14) в одну колонку через 1,5 интервала на странице форматом А4. По всей статье шрифт должен быть одинаковым. Поля страниц оригинала должны быть не менее: левое – 25 мм, верхнее – 20 мм, правое – 10 мм, нижнее – 25 мм. Количество иллюстраций (таблицы, рисунки, фото) в статье не должно превышать 5–7 шт., количество иллюстраций в кратких сообщениях – 2–3 шт.

Первая страница рукописи оформляется следующим образом: в начале статьи указывается индекс Универсальной десятичной классификации (УДК); затем прописными буквами печатается название статьи, которое должно быть максимально кратким (информированным) и не содержать сокращений; далее следуют инициалы и фамилии авторов. Отдельной строкой дается название учреждения и города (для иностранных авторов – также страны). Ниже печатается электронный адрес для переписки. При наличии авторов из нескольких организаций необходимо арабскими цифрами указать их принадлежность. Через один полуторный интервал следует краткая аннотация (8–10 строк), в которой сжато и ясно описываются основные результаты работы. После аннотации через полуторный интервал приводятся ключевые слова и словосочетания (не более 6–8). Далее идут инициалы и фамилии авторов, название статьи, аннотация и ключевые слова на английском языке. Английская аннотация объемом (до 2000 п.з. или 1 м.с.) для читателей, не владеющих русским языком, должна быть независимым источником информации (пересказом статьи). В тех случаях, когда текст статьи поделен на разделы, автор может подобным образом разделить и текст аннотации. Редакция проверяет качество английского текста и в одностороннем порядке вносит необходимые правки. Во избежание разночтений автор в отдельном файле представляет русский текст, по которому был произведен перевод расширенной аннотации.

Текст статьи состоит, как правило, из введения, основного текста, заключения (резюме) и списка литературы. В статье, описывающей результаты экспериментальных исследований, рекомендуется выделить разделы: «Материал и методы», «Результаты и обсуждение». Отдельно прилагаются подрисовочные подписи (на русском и английском языках).

Во введении в максимально лаконичной форме должны быть изложены цель, существо и новизна рассматриваемой задачи с обязательным кратким анализом данных наиболее важных и близких по смыслу работ других авторов. Однако введение не должно быть обзором литературы. В разделе «Материал и методы» должны быть четко и кратко описаны методы и объекты исследования.

Единицы измерения следует приводить в Международной системе единиц (СИ). Подробно описываются только оригинальные методы исследования, в других случаях указывают только суть

метода и дают обязательно ссылку на источник заимствования, а в случае модификации – указывают, в чем конкретно она заключается.

При первом упоминании терминов, неоднократно используемых в статье (однако не в заголовке статьи и не в аннотации), необходимо давать их полное наименование, и сокращение в скобках, в последующем применяя только сокращение. Сокращение проводить по ключевым буквам слов в русском написании. Все используемые, включая общепринятые, аббревиатуры должны быть расшифрованы при первом упоминании. Все названия видов флоры и фауны при первом упоминании в тексте обязательно даются на латыни с указанием авторов.

В разделе «Результаты и обсуждение» полученные данные приводят либо в табличной форме, либо на рисунках, без дублирования одной формы другой, и краткого описания результатов с обсуждением в сопоставлении с данными литературы.

Таблицы должны быть составлены в соответствии с принятым стандартом, без включения в них легко вычисляемых величин. Все результаты измерений должны быть обработаны и оценены с применением методов вариационной статистики. Таблицы нумеруются по мере упоминания в статье, каждой дается тематический заголовок (на русском и английском языках) и размещаются на отдельной странице. Таблицы призваны иллюстрировать текстовый материал, поэтому описывать их содержание в тексте не следует. Ширина таблицы должна быть либо 90 мм (на одну колонку), либо 185 мм (на две колонки). Текст в таблице набирается шрифтом Times New Roman, кегль 9–10, через два интервала. Сокращение слов в шапке таблиц не допускается. Пустые графы в таблицах не допускаются. Они должны быть заменены условными знаками, которые объясняются в примечании. Единицы измерения даются через запятую, а не в скобках: масса, г. Если таблица в статье одна, то ее порядковый номер не ставится и слово «Таблица» не пишется.

Рисунки представляются пригодными для непосредственного воспроизведения, пояснения к ним выносятся в подписуемые подписи (за исключением кратких цифровых или буквенных обозначений), отдельные фрагменты обозначаются арабскими цифрами или буквами русского алфавита, которые расшифровываются в подписуемых подписях. Они прилагаются отдельно. Каждый рисунок должен сопровождаться подписью на русском и английском языках.

Ширина рисунков должна быть либо 90 мм, либо 185 мм, а высота – не более 240 мм. Шрифт буквенных и цифровых обозначений на рисунках – Times New Roman, кегль 9–10. На рисунках следует использовать разные типы штриховок с размером шага, допускающим уменьшение, а не оттеночные заливки серого и черного цветов. Каждый рисунок должен быть выполнен на отдельной странице. На обратной стороне рисунка простым карандашом или ручкой указывается фамилия первого автора статьи и номер рисунка.

Карты должны быть выполнены на географической основе ГУГК (контурные или бланковые карты). Транскрипции географических названий должны быть сверены с последней редакцией Государственного каталога географических наименований Росреестра.

В тексте цитируемую литературу необходимо приводить только цифрами в квадратных скобках. Список литературы должен быть представлен на отдельной странице и составлен в порядке упоминания источников в тексте в соответствии с примером (см. ниже). Ссылки на неопубликованные работы не допускаются.

После Списка литературы размещается References – Пристатейный список литературы в транслите (на латинице) и в квадратных скобках перевод названия статьи и журнала на английский язык. References повторяет в полном объеме, с той же нумерацией Список литературы на русском языке, независимо от того, имеются ли в нем иностранные источники. Если в списке есть ссылки на иностранные публикации, они полностью повторяются как в Списке литературы, так и в References.

Список литературы и References оформляются по нижеприведенным примерам (следует обратить особое внимание на знаки препинания):

Список литературы:

1. Иванов И.И. Название статьи // Название журнала. 2005. Т. 41. №4. С. 18–26.
2. Петров П.П. Название книги. М.: Наука, 2007. (например, 180 с.) или конкретная страница (например, С. 75).
3. Казаков К.К. Название диссертации: Дис. канд. биол. наук. М.: Название института, 2002. 164 с.

References:

1. Иванов И.И. Название статьи (транслитерация) [Перевод названия статьи на англ.яз.] // Название журнала (транслитерация) [Перевод названия журнала на англ.яз.]. Год. Том. Номер. Страницы.
2. Петров П.П. Название книги (транслитерация) [Перевод названия книги на англ.яз.]. Город: Издательство на англ.яз., год. Общее число страниц в книге (например, 180 с.) или конкретная страница (например, С. 75).
3. Казаков К.К. Название диссертации (транслит) [Перевод названия на англ.яз.]: Дис. канд. биол. наук. Город: Название института, год, страницы.

Например:

1. *Ivanov I.I. Novye vidy vodjanyh kleshhei [New species of water mites]*// Rossiiski zoologichskii jurnal [Russian J. of Zoology]. 2005. Vol.41. № 4. P. 18–26.
2. *Petrov P.P. Elektrotehnichskie materialy [Electrotechnical materials]*. Moscow: Nauka, 2007. Общее число страниц в книге (например, 180 p.) или конкретная страница (например, P. 75.).
3. *Kazakov K.K. Impedans elektrohimicheskoi yacheiki [Impedance of electrochemical cell]*: Diss. ... Cand. Sci. (Biology). Moscow: Inst. of Political Reseach, 2002. 164 p.

При наличии большого количества авторов в списке литературы указываются все или четыре автора и др.

Для транслитерации списка литературы удобно использовать интернет-ресурс <http://translitoline.ru/>

При несоблюдении этих перечисленных правил статья не рассматривается редакционной коллегией, а возвращается авторам на доработку.

Все статьи проходят рецензирование и в случае необходимости возвращаются авторам на доработку. Рецензирование статьи закрытое. Возможно повторное и параллельное рецензирование. Редакционная коллегия оставляет за собой право редактирования статьи. Статьи публикуются в порядке очередности, но при этом учитывается их тематика и актуальность. Редакционная коллегия сохраняет первоначальную дату поступления статьи, а, следовательно, и очередность публикации, при условии возвращения ее в редакционную коллегия не позднее, чем через 1 месяц. Корректуру принятой в печать статьи редакционная коллегия иногородним авторам рассылает по e-mail. Автор в течение 5–7 дней должен вернуть ее в редакционную коллегия или передать правку по указанному телефону или электронному адресу (e-mail) редакционной коллегии. В случае отклонения статьи присланные материалы не возвращаются.

Печатную версию статьи направлять простым письмом по адресу:

Ответственному редактору редакционной коллегии журнала «Известия Коми НЦ УрО РАН» серии «Экспериментальная биология и экология»

Алексею Александровичу Москалеву

167982, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28

Институт биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН (отдел радиоэкологии), корп.3, каб. 320.

Тел. (8212) 31-28-94, 89121498300

Электронную версию отправлять на e-mail: amoskalev@comisc.ru

Научный журнал

ИЗВЕСТИЯ

Коми научного центра
Уральского отделения РАН
Серия «Экспериментальная биология и экология»

Вып. 3(43)

Выпуск подготовили:

Ответственный редактор серии чл.-корр. РАН А.А. Москалев
Редактор Т.В.Цветкова
Компьютерное макетирование Е.Н. Старцева
Корректura английского перевода Т.А. Искакова

Лицензия № 0047 от 10.01.1999.
Компьютерный набор. Подписано в печать 18.09.2020.
Формат бумаги 60x84¹/8. Печать офсетная.
Усл.-печ.л. 8,5. Уч.-изд.л. 8,5. Тираж 300. Заказ №32.
Свободная цена.

Подготовлено к изданию редакцией журнала «Известия Коми НЦ УрО РАН».
167982, ГСП, Республика Коми, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 24.
Отпечатано в редакционно-издательском отделе ФИЦ Коми НЦ УрО РАН.
167982, ГСП, Республика Коми, г. Сыктывкар, ул. Первомайская, 48.

Адрес учредителя, издателя: Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Федеральный исследовательский центр «Коми научный центр УрО РАН».
167982, ГСП-2, Республика Коми, г.Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 24.