

2018

Т. 10, № 2

**МЕЖДИСЦИПЛИНАРНЫЙ НАУЧНЫЙ
И ПРИКЛАДНОЙ ЖУРНАЛ**



БИОСФЕРА

ISSN 2077-1371 / www.21bs.ru



**ЭКОСИСТЕМА ЛАДОЖСКОГО ОЗЕРА:
СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ
И ТЕНДЕНЦИИ ЕЕ ИЗМЕНЕНИЯ
В КОНЦЕ XX – НАЧАЛЕ XXI В.**

**Е.А. Курашов, М.А. Барбашова,
Д.С. Дудакова, Л.Л. Капустина,
Г.Г. Митрукова, А.Г. Русанов,
Д.Г. Алешина, И.В. Иофина,
Е.В. Протопопова,**

Н.В. Родионова, М.С. Трифонова

**LADOGA LAKE ECOSYSTEM:
PRESENT-DAY CONDITIONS AND TRENDS
IN LATE XX TO EARLY XXI CENTURY**

**Ye.A. Kurashov, M.A. Barbashova,
D.S. Dudakova, L.L. Kapustina,
G.G. Mitrukova, A.G. Rusanov,
D.G. Aleshina, I.V. Iofina,
Ye.V. Protopopova, N.V. Rodionova,
M.S. Trifonova**

**УЛЬТРАСТРУКТУРНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ
ВНУТРИКЛЕТОЧНЫХ ОРГАНЕЛЛ
ПРИ АПОПТОЗЕ** Е.С. Снигиревская,
Я.Ю. Комиссарчик

**ULTRASTRUCTURAL CHANGES
OF INTRACELLULAR ORGANELLES
UPON APOPTOSIS** E.S. Snigirevskaya,
Ya.Yu. Komissarchik

**СОВРЕМЕННАЯ КОНЦЕПЦИЯ
И МЕТОДЫ НОРМИРОВАНИЯ
ТЕХНОГЕННОЙ НАГРУЗКИ
НА ВОДНЫЕ ОБЪЕКТЫ
И ПРЕДОТВРАЩЕНИЯ**

ПОДТОПЛЕНИЯ И.А. Шишкин,
А.И. Шишкин, Н.А. Жильникова
**AN UP-TO-DATE CONCEPT
OF AND METHODS FOR RATE
SETTING OF ANTHROPOGENIC
LOADS ON WATER BODIES AND FOR
PREVENTION OF IMPOUNDMENTS**

**I.A. Shishkin, A.I. Shishkin,
N.A. Zhilnikova**

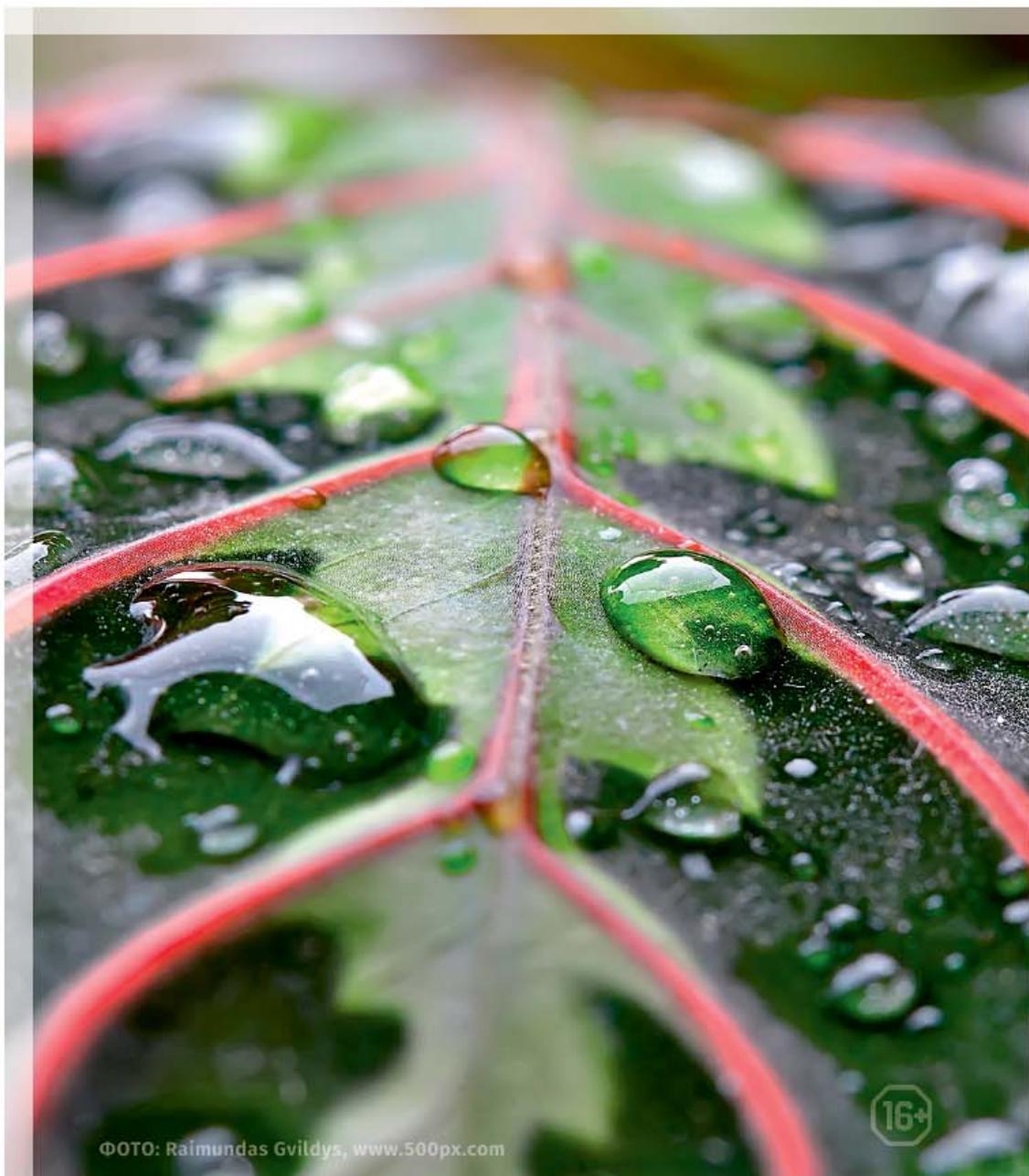


ФОТО: Raimundas Gvildys, www.500px.com

16+



© ФОНД НАУЧНЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ «XXI ВЕК»
РОССИЙСКАЯ ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ АКАДЕМИЯ

БИОСФЕРА

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

Том 10, № 2

Санкт-Петербург
2018



BIOSPHERE

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

Vol. 10, No. 2

Saint Petersburg
2018

© «XXI CENTURY» RESEARCH FOUNDATION
RUSSIAN ECOLOGICAL ACADEMY

**РЕДАКЦИОННАЯ
КОЛЛЕГИЯ**

EDITORIAL BOARD

**РОССИЙСКОЕ ПРЕДСТАВИТЕЛЬСТВО
В РЕДАКЦИОННОЙ КОЛЛЕГИИ**

DOMESTIC EDITORIAL BOARD

**МЕЖДУНАРОДНЫЙ
РЕДАКЦИОННЫЙ СОВЕТ**INTERNATIONAL
ADVISORY BOARD**ГЛАВНЫЙ РЕДАКТОР:****Э.И. Слепян (С.-Петербург)**

EDITOR-IN-CHIEF

E.I. Slepian (Saint Petersburg)

ЗАМЕСТИТЕЛЬ**ГЛАВНОГО РЕДАКТОРА:****А.Г. Голубев (С.-Петербург)**

DEPUTY EDITOR-IN-CHIEF

A.G. Golubev (Saint Petersburg)

СЕКРЕТАРЬ РЕДАКЦИИ:**И.М. Татарникова**

EDITORIAL SECRETARY:

I.M. Tatarnikova

ДИЗАЙН: Ю.С. Братишко

DESIGN: Y.S. Bratishko

ВЕРСТКА: Т.А. Слащева

LAYOUT: T.A. Slascheva

КОРРЕКТОР: Н.А. Натарева

PROOFREADING: N.A. Natarova

АДМИН САЙТА:**И.В. Перескоков**

SITE ADMIN: I.V. Pereskokov

В.Н. Большаков (Екатеринбург) V.N. Bolshakov (Ekaterinburg)**Л.Я. Боркин (С.-Петербург)** L.Ja. Borkin (Saint Petersburg)**А.К. Бродский (С.-Петербург)** A.K. Brodsky (Saint Petersburg)**Ю.С. Васильев (С.-Петербург)** Yu.S. Vasilyev (Saint Petersburg)**Р.М. Вильфанд (Москва)** R.M. Vilfand (Moscow)**Б.В. Гайдар (С.-Петербург)** B.V. Gaidar (Saint Petersburg)**Э.М. Галимов (Москва)** E.M. Galimov (Moscow)**В.А. Драгавцев (С.-Петербург)** V.A. Dragavtsev (Saint Petersburg)**Г.В. Жижин (С.-Петербург)** G.V. Zhizhin (Saint Petersburg)**Г.А. Исаченко (С.-Петербург)** G.A. Isachenko (Saint Petersburg)**Н.Н. Марфенин (Москва)** N.N. Marfenin (Moscow)**Ю.К. Новожилов (С.-Петербург)** Yu.K. Novozhilov (Saint Petersburg)**Г.В. Осипов (Москва)** G.V. Osipov (Moscow)**В.А. Павлюшин (С.-Петербург)** V.A. Pavliushin (Saint Petersburg)**К.М. Петров (С.-Петербург)** K.M. Petrov (Saint Petersburg)**О.Н. Пугачев (С.-Петербург)** O.N. Pugachev (Saint Petersburg)**Ю.А. Рахманин (Москва)** Yu.A. Rakhmanin (Moscow)**А.А. Редько (С.-Петербург)** A.A. Redko (Saint Petersburg)**Г.С. Розенберг (Тольятти)** G.S. Rozenberg (Togliatti Russia)**А.В. Селиховкин (С.-Петербург)** A.V. Selikhovkin (Saint Petersburg)**Г.А. Софронов (С.-Петербург)** G.A. Sofronov (Saint Petersburg)**В.М. Тарбаева (С.-Петербург)** V.M. Tarbayeva (Saint Petersburg)**И.А. Тихонович (С.-Петербург)** I.A. Tikhonovich (Saint Petersburg)**М.Д. Уфимцева (С.-Петербург)** M.D. Ufimtseva (Saint Petersburg)**Г.Н. Фельдштейн (С.-Петербург)** G.N. Feldstein (Saint Petersburg)**Л.П. Чурилов (С.-Петербург)** L.P. Churilov (Saint Petersburg)**М.Д. Голубовский (Окленд, США)**

M.D. Golubovsky (Oakland, CA, USA)

М. Клявинш (Рига, Латвия)

M. Klavins (Riga, Latvia)

К. Оболевский**(Быгдоць, Польша)**

K. Obolevsky (Bydgoszcz, Poland)

Я. Олексин (Курник, Польша)

J. Oleksyn (Kornik, Poland)

А.А. Протасов (Киев, Украина)

A.A. Protasov (Kiev, Ukraine)

В. Реген (Берлин, Германия)

W. Regen (Berlin, Germany)

Ю.Г. Тютюнник (Киев, Украина)

Yu.G. Tyutyunnik (Kiev, Ukraine)

О. Чертов**(Бинген-на-Рейне, Германия)**

O. Chertov

(Bingen am Rhein, Germany)

Журнал зарегистрирован

Федеральной службой

по надзору в сфере связи

и массовых коммуникаций:

ПИ № ФС77-32791

от 08 августа 2008 г.

Registered by RF Federal Service

for Communication and Mass

Media Surveillance on 08 August

2008 as PI No FS77-32791

АДРЕС РЕДАКЦИИ:

197110, Санкт-Петербург,

Большая Разночинная ул., д. 28;

Тел./факс: (812) 415-41-61

Эл. почта: biosphaera@21mm.ru

Электронная версия:

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

POSTAL ADDRESS:

28 Bolshaya Raznochinnaya, 197110,

Saint Petersburg, Russia;

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

E-mail: biosphaera@21mm.ru

Online version:

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

СОДЕРЖАНИЕ

A3

СОДЕРЖАНИЕ
CONTENTS

ПРИРОДА / NATURE

65

**ЭКОСИСТЕМА ЛАДОЖСКОГО ОЗЕРА:
СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ И ТЕНДЕНЦИИ ЕЕ
ИЗМЕНЕНИЯ В КОНЦЕ XX – НАЧАЛЕ XXI В.**
**Е.А. Курашов, М.А. Барбашова, Д.С. Дудакова,
Л.Л. Капустина, Г.Г. Митрукова, А.Г. Русанов,
Д.Г. Алешина, И.В. Иофина, Е.В.Протопопова,
Н.В. Родионова, М.С. Трифонова**

LADOGA LAKE ECOSYSTEM: PRESENT-DAY
CONDITIOS AND TRENDS IN LATE XX TO EARLY XXI
CENTURY

Ye.A. Kurashov, M.A. Barbashova, D.S. Dudakova,
L.L. Kapustina, G.G. Mitrukova, A.G. Rusanov, D.G.
Aleshina, I.V. Iofina, Ye.V. Protopopova,
N.V. Rodionova, M.S. Trifonova

122

**УЛЬТРАСТРУКТУРНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ
ВНУТРИКЛЕТОЧНЫХ ОРГАНЕЛЛ ПРИ
АПОПТОЗЕ**

Е.С. Снигиревская, Я.Ю. Комиссарчик
ULTRASTRUCTURAL CHANGED OF INTRACELLULAR
ORGANELLES UPON APOPTOSIS
E.S. Snigirevskaya, Ya. Yu. Komissarchik

ПРАКТИКА / PRACTICE

143

**СОВРЕМЕННАЯ КОНЦЕПЦИЯ И МЕТОДЫ
НОРМИРОВАНИЯ ТЕХНОГЕННОЙ НАГРУЗКИ
НА ВОДНЫЕ ОБЪЕКТЫ И ПРЕДОТВРАЩЕНИЯ
ПОДТОПЛЕНИЯ**

И.А. Шишкин, А. И. Шишкин, Н. А. Жильникова
AN UP-TO-DATE CONCEPT OF AND METHODS FOR
RATE SETTING OF ANTHROPOGENIC LOADS ON WATER
BODIES AND FOR PREVENTION OF IMPOUNDMENTS
I.A. Shishkin, A.I. Shishkin, N.A. Zhilnikova

ЗДРАВООХРАНЕНИЕ / PUBLIC HEALTH

176

**ПРИОРИТЕТНЫЕ ЗАДАЧИ
СОВЕРШЕНСТВОВАНИЯ ОНКОЛОГИЧЕСКОЙ
СТАТИСТИКИ В РОССИИ**

В.М. Мерабишвили
PRIORITY TASKS OF IMPROVING CANCER REGISTRY
IN RUSSIA
V.M. Merabishvili

НАСЛЕДИЕ / HERITAGE

205

**ПАМЯТИ АНАТОЛИЯ ГРИГОРЬЕВИЧА
ИСАЧЕНКО**

Э.И. Слепян
To the memory of Anatoliy Grigoryevich Isachenko
E.I. Slepian

ПРИЛОЖЕНИЯ / APPENDICES

A5

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ
AUTHOR REFERENCES



ЭКОСИСТЕМА ЛАДОЖСКОГО ОЗЕРА: СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ И ТЕНДЕНЦИИ ЕЕ ИЗМЕНЕНИЯ В КОНЦЕ XX – НАЧАЛЕ XXI В.

Е.А. Курашов^{1, 2*}, М.А. Барбашова¹, Д.С. Дудакова¹,
Л.Л. Капустина¹, Г.Г. Митрукова¹, А.Г. Русанов¹,
Д.Г. Алешина¹, И.В. Иофина¹, Е.В. Протопопова¹,
Н.В. Родионова¹, М.С. Трифонова¹

¹ Институт озерадения Российской академии наук и ² Санкт-Петербургский национальный исследовательский университет информационных технологий, механики и оптики, Санкт-Петербург, Россия

* Эл. почта: evgeny_kurashov@mail.ru

Статья поступила в редакцию 19.04.2018; принята к печати 15.06.2018

Особое значение для всего региона Северо-Запада имеет крупнейшее в Европе озеро Ладожское. Постоянное слежение за его экологическим состоянием жизненно необходимо для решения самых разнообразных задач научного и практического характера. Цель публикации – на основании комплексных исследований основных биологических сообществ Ладожского озера (фитопланктон, макрофиты, водные грибы, бактериопланктон, зоопланктон, макро- и мейобентос) представить информацию по его современному экологическому состоянию и описать изменение экосистемы озера в конце XX – начале XXI в. Объединенные данные по всем основным гидробиологическим сообществам на основании исследований последнего десятилетия (2007–2017 гг.) позволяют заключить, что трофический статус центральной части акватории Ладожского озера оценивается как слабозотрофный (при олиготрофном характере гипolimниона), северной – как олиготрофный, западной – как мезотрофный, южной части (Свирская и Волховская губы) – как слабозотрофный. Средние величины биомассы фитопланктона и хлорофилла-а позволяют охарактеризовать Ладожское озеро в целом как мезотрофный водоем. Для литоральной зоны озера наиболее значимой является трансформация биоценозов, вызываемая популяциями видов-вселенцев. В целом современное состояние озера может быть охарактеризовано как благоприятное. При этом в настоящее время вектор развития его экосистемы определяется, в основном, естественными факторами природной среды в конкретных климатических условиях. Вместе с тем подчеркивается, что ни в коем случае нельзя допускать увеличения антропогенной нагрузки на озеро, его загрязнения, поскольку этот огромный водоем имеет большую инерционность, и если произойдет сдвиг в его экологическом состоянии в худшую сторону, то возврат озера в благоприятное состояние при принятии даже всех необходимых мер займет не менее 2–3 десятилетий.

Ключевые слова: Ладожское озеро, планктон, макрозообентос, мейозообентос, чужеродные виды.

LADOGA LAKE ECOSYSTEM: PRESENT-DAY CONDITIONS AND TRENDS IN LATE XX TO EARLY XXI CENTURY

Ye.A. Kurashov^{1, 2*}, M.A. Barbashova¹, D.S. Dudakova¹, L.L. Kapustina¹, G.G. Mitrukova¹,
A.G. Rusanov¹, D.G. Aleshina¹, I.V. Iofina¹, Ye.V. Protopopova¹, N.V. Rodionova¹,
M.S. Trifonova¹

¹ Institute of Limnology of the Russian Academy of Sciences and ² Saint-Petersburg National Research Center of Information Technologies, Mechanics and Optics; Saint Petersburg, Russia

E-mail: evgeny_kurashov@mail.ru

The lake Ladoga, which is the largest in Europe, plays a special role in the Northwestern region. Perpetual monitoring of its ecological conditions is vitally important for implementing different research and applied projects. The objective of the present publication is to characterize the present-day ecological conditions of Ladoga and their trends in late XX to early XXI century based on the results of comprehensive studies of the main biological communities of the lake (phytoplankton, macrophytes, aquatic fungi, bacterioplankton, zooplankton, and macro- and meiobenthos). Taken together, the data related to 2007–2017 suggest that by its trophic status the lake is weakly mesotrophic in the central part of its area (hypolimnion being oligotrophic), oligotrophic in the northern part, mesotrophic in the western part, and weakly eutrophic in the southern part

(the inlets of Svir and Volkhov rivers). The mean amounts of phytoplankton and chlorophyll-a are consistent with that Ladoga is mesotrophic on the whole. In the littoral zone, alien species are the most important factor of transformation of biocenoses. In general, the current conditions of the lake may be regarded as benign. Trends in the development of its ecosystems are determined primarily by natural factors under specific climatic conditions. At the same time, it should be stressed that the anthropogenic load on the lake must be reduced by all means, because this huge water body possess an immense inertia and, therefore, the reversal of any adverse shift of its conditions will take not less than 2–3 decades even upon all relevant measures being taken.

Keywords: Ladoga Lake, plankton, macrozoobenthos, meiozoobenthos, invasive species.

Введение

Оценка состояния поверхностных вод как среды обитания гидробионтов в условиях меняющегося климата в настоящее время является одной из приоритетных научных задач. Особое значение для всего региона Северо-Запада имеет крупнейшее в Европе озеро Ладожское. Постоянное слежение за его экологическим состоянием жизненно необходимо для решения самых разнообразных задач научного и практического характера.

Несмотря на отмечавшуюся уже некоторую стабилизацию экологических условий в Ладожском озере [49] проблема сохранения и улучшения качества его вод продолжает оставаться актуальной.

Такой огромный водоем, как Ладога, естественным образом подразделяется на несколько районов, существенно различающихся по многим лимническим показателям.

Батиметрия Ладожского озера и расположение основных притоков создают предпосылки для образования в его акватории неоднородных районов, отличающихся по глубине, донным отложениям, динамике температурного режима, стратификации и продуктивности. Озеро отчетливо разделено на северную глубоководную и южную относительно мелководную части, между которыми расположены участки дна со средними глубинами. На юге озера находятся обширные относительно мелководные участки, охватывающие открытые прибрежные зоны и заливы, благодаря чему южная часть озера оказывается более тепловодной по сравнению с северной [49].

Особенности протекания озерных процессов в этих районах определяются поступлением веществ с водосбора, происходящими в озере гидрологическими явлениями и функционированием озерной биоты. Одним из основных факторов, определяющих неоднородность лимнических процессов в разных частях акватории, является морфометрия озерной котловины. В связи с этим, на основе морфометрического районирования в Ладоге были выделены четыре лимнические зоны (рис. 1, табл. 1) [10], имеющие характерные особенности по целому комплексу озерных характеристик, в том числе гидрохимических и гидробиологических. Каждая из этих зон вносит свой специфический вклад в функционирование экосистемы Ладоги в целом.

Антропогенная нагрузка на Ладожское озеро, выразившаяся в его загрязнении и эвтрофировании (особенно в 70–80-х гг. прошлого века), привела к изменениям сообществ гидробионтов в озере и всей его экосистемы в целом. Снижение антропогенной нагрузки на озеро в середине и конце 90-х гг. XX в. вследствие уменьшения экономической активности в регионе отразилось на структуре и функционировании экосистемы Ладоги.

В 1970-х и 1980-х гг. интенсивно развивалось антропогенное эвтрофирование озера. Закономерным завершением этого процесса к концу XX в. стала трансформация всей озерной экосистемы в более трофное состояние (достижение мезотрофного статуса) и дестабилизация функционирования экосистемы [41], что было зафиксировано особенно наглядно по изменению мейобентоса открытой зоны Ладожского озера [26].

Изменения в биологических сообществах озера наиболее активно происходили начиная с последней трети XX в., во многом в результате воздействия антропогенного фактора. Однако можно ожидать, что природные процессы будут и дальше оставаться определяющими в формировании и функционировании биоценозов озера. Это следует из того, что, являясь огромным глубоководным водоемом с весьма замедленным водообменом, Ладожское озеро по природе своей обладает высокой инертностью и устойчивостью к внешним воздействиям. Гомеостаз озерной экосистемы также поддерживается за счет внутренних структурных перестроек сообществ гидробионтов, что в целом приводит к стабильному состоянию озерной биоты.

Характерные изменения сообществ гидробионтов под воздействием антропогенного фактора наиболее сильно проявляются в зонах, прилегающих к источникам повышенной антропогенной нагрузки [23]. В этих случаях характеристики развития сообществ гидробионтов могут выступать надежными критериями оценки экологического состояния водной среды.

Проводимые в Институте озероведения РАН исследования по оценке состояния биотической компоненты экосистемы Ладожского озера при воздействии природных и антропогенных

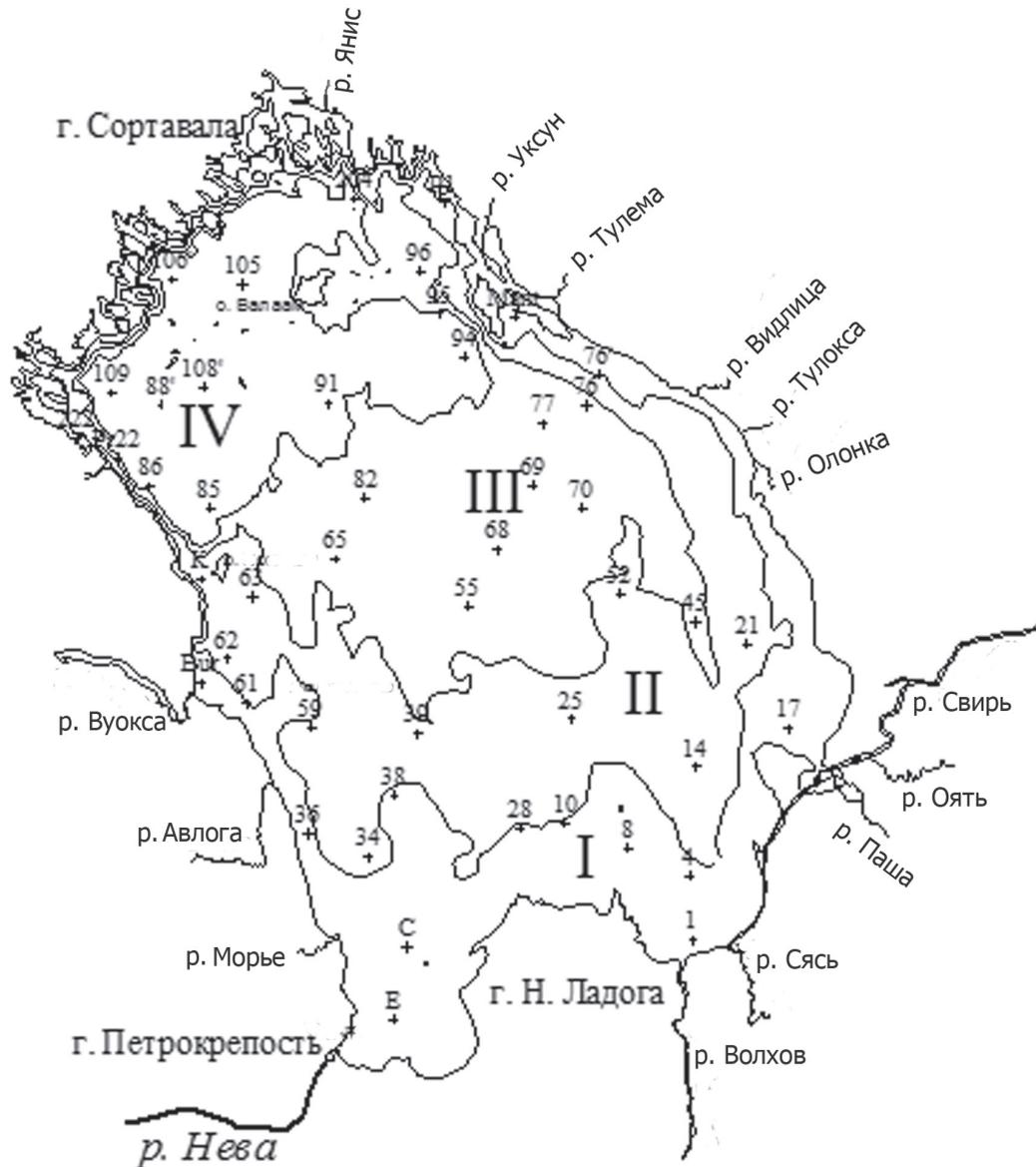


Рис. 1. Лимнические зоны Ладожского озера (I – прибрежная; II – деклинальная; III – профундальная; IV – ультрапрофундальная) и основные мониторинговые станции отбора проб

Табл. 1

Некоторые морфометрические характеристики выделенных лимнических зон Ладожского озера

Параметры	Прибрежная	Деклинальная	Профундальная	Ультрапрофундальная
Площадь, км ²	3700	5300	5800	3000
Диапазон глубин, м	<15	15–52	52–89	>89
Средняя глубина, м	9	30	66	113
Объем, км ³	30	158	382	338
Логическое основание для выделения зоны	$H_i \leq H - S$	$H \geq H_i > H - S$	$H < H_i \leq H + S$	$H_i > H + S$

Примечание: H_i – конкретное значение глубины; H – среднее значение глубины по озеру; S – оценка среднеквадратического отклонения.

факторов в условиях меняющегося климата по своей комплексности имеют мало аналогов среди лимнологических исследований во всем мире. Регулярному изучению в институте подлежат следующие сообщества гидробионтов Ладоги: фитопланктон, бактериопланктон, микопланктон, зоопланктон, макрозообентос, мейозообентос, высшая водная растительность, перифитон. К сожалению, в настоящее время не проводятся исследования микробентоса и протозойного планктона.

Цель настоящей публикации – на основании комплексных исследований основных биологических сообществ Ладожского озера представить информацию о его современном экологическом состоянии и описать изменение экосистемы озера в конце XX – начале XXI в.

Материал и методы

Материалом для данной публикации послужили результаты комплексных регулярных исследований всех основных биологических сообществ (фитопланктон, бактериопланктон, водные грибы, зоопланктон, макро- и мейобентос) крупнейшего европейского озера – Ладожского, полученные с начала 1990-х гг. по настоящее время, а также некоторые более ранние результаты в сравнительных целях.

Исследования проводили с мая по октябрь на

основных мониторинговых станциях, расположенных в открытой зоне озера за пределами литорали в четырех лимнических зонах озера: прибрежной (глубины менее 15 м), деклинальной (глубины – 15–52 м), профундальной (глубины – 52–89 м); ультрапрофундальной (глубины более 89 м) [10] (рис. 1). Наиболее важны станции продольного разреза (№ 1, 8, 25, 55, 82, 105), характеризующие типичные биотопы для данных лимнических зон, и на которых исследования были наиболее регулярны.

В основном настоящая публикация посвящена исследованиям открытой зоны озера. Однако, говоря в целом об экосистеме Ладоги, нельзя не упомянуть и его литоральную зону, где в настоящее время протекают очень динамичные процессы, связанные, в первую очередь, с жизнедеятельностью чужеродных видов. Мониторинг литоральной зоны проводится на станциях, расположенных по всему периметру Ладожского озера (рис. 2). Последнее полное обследование литорали состоялось в 2014 г. Наиболее подробно (в отдельные годы ежемесячно или чаще) изучался Щучий залив (61°04,930' N; 30°05,491' E) – модельный объект исследований (рис. 3).

В 2016 г. в открытой зоне озера исследования были проведены на 22 станциях, а в 2017 г. – на 42 станциях,

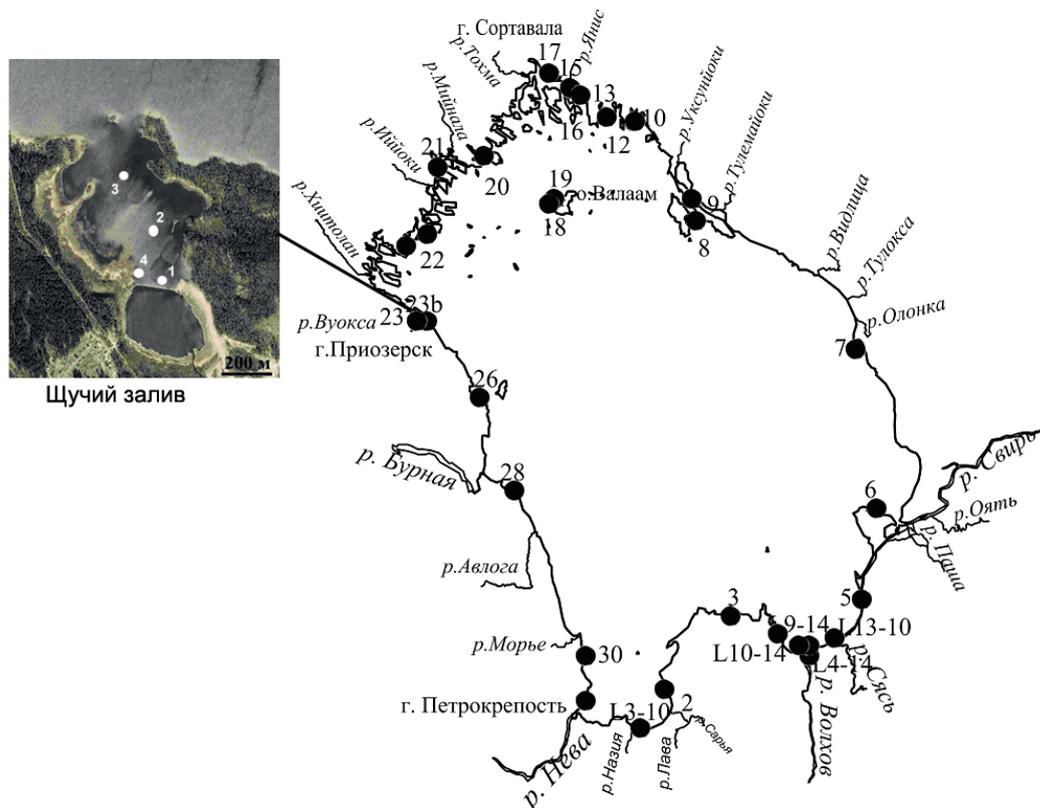


Рис. 2. Основные мониторинговые станции исследования литоральной зоны Ладоги и Щучий залив

расположенных по всей акватории озера (рис. 3), что позволило получить новые данные по состоянию всех основных биологических сообществ в Ладожском озере.

Ниже приводятся основные сведения об использованных нами методических приемах изучения биологических сообществ.

ФИТОПЛАНКТОН

Пробы воды для определения видового состава, численности и биомассы водорослей отбирали батометром из поверхностного слоя воды и по горизонтам, число которых зависело от глубины станции. Также по горизонтам отбирались пробы и других планктонных сообществ (во избежание повторения это не будет указано ниже при описании методов их исследования). Пробы воды фиксировали раствором Люголя с последующим добавлением формалина. После отстаивания и концентрирования каждой пробы часть ее просчитывали в камере Нажотта ($V = 0,05$ мл) под световым микроскопом [11]. Биомассу водорослей определяли расчетным способом [9]. Содержание фотосинтетических пигментов определяли спектрофотометрическим методом в ацетоновых экстрактах. При фильтрации проб использовали мембранные фильтры с размером пор

0,9–1,05 мкм. При расчете концентраций пигментов использовали формулы UNESCO [74].

Бактериопланктон

Исследования бактериопланктона выполнялись с использованием общепринятых в водной микробиологии методов [48, 65]. В материалы статьи также включены данные по общей численности бактериопланктона, полученные в 2017 г.

МИКОПЛАНКТОН

В ходе проведения микологических исследований определялись видовой состав и общая численность микопланктона. Для выделения водных грибов был использован метод глубинного посева воды. Объем пробы в опытах был 5 мл, использовалась агаризованная питательная среда – сусло-агар. С целью задержки роста бактерий к среде добавляли смесь антибиотиков. Опыты проводились в чашках Петри. Засеянные чашки Петри инкубировались в течение недели при температуре 18–24 °С. Выросшие колонии подсчитывали, а представителей отличающихся колоний отсеивали в пробирки со скошенным агаром того же состава [39]. Видовую принадлежность культур идентифицировали по определителям [43, 71].

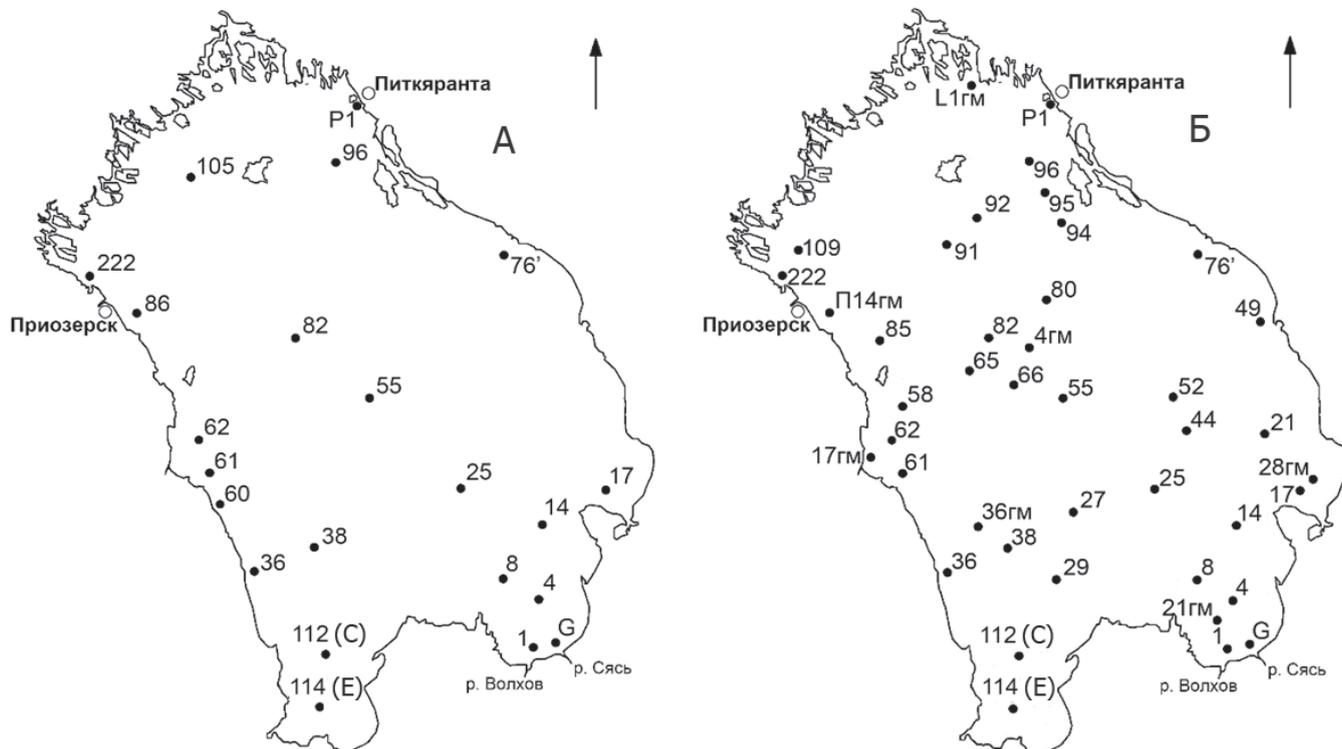


Рис. 3. Схема станций отбора проб в Ладожском озере в 2016 (А) и 2017 (Б) гг.

Зоопланктон

Пробы зоопланктона отбирали при помощи средней модели сети Джеди (диаметр входного отверстия – 25 см, размер ячеей – 120 мкм). В мелководной зоне зоопланктон отбирали тотально, на глубоководных станциях – фракционно в слоях 0–10, 10–25 м и 25–дно. Отобранные пробы обрабатывали с использованием традиционных рекомендованных методов [8]. Для расчета индивидуальной массы организмов (сырой вес) использовали уравнения связи «длина-масса» по [2].

Поскольку наибольшего развития в озере зоопланктон достигает в летние месяцы, то при специальной характеристике развития сообщества в озере в последние годы в данной статье использованы материалы, полученные на стандартных станциях в бухте Петрокрепость, Волховской губе и центральной части озера в конце июля – начале августа 2007, 2008, 2010, 2012 и 2017 гг., то есть в те годы, когда был собран наиболее репрезентативный материал.

Макрозообентос

Для сбора на песчаных грунтах применялся дночерпатель Петерсена, на илистых – Экмана-Берджа (площадь захвата – 1/40 м²; по 2 выемки в каждой точке). Пробы литоральных макробеспозвоночных также отбирались при помощи трубчатого пробоотборника Панова-Павлова с площадью сечения 0,125 м² [40], представляющего собой металлическую трубу, которая внедряется в грунт и из которой тотально вычерпывается вся фауна, включая бентосные организмы и организмы, находящиеся на растениях, попадающих в сектор отбора. На каменистых и скальных грунтах использовали пластиковую модификацию прибора.

Пробы грунта промывались через капроновый газ с диаметром ячеей 0,125 мм и либо разбирались в полевых условиях (беспозвоночные фиксировались 70% спиртом), либо фиксировались 4% формалином (конечная концентрация). В лаборатории пробы разбирались, выбранные организмы сортировались, подсчитывались и фиксировались 70% этиловым спиртом. Беспозвоночных животных сортировали по группам и видам, подсчитывали число особей и определяли биомассу на торсионных весах.

Мейозообентос

В данной работе представлены результаты исследования мейобентоса, полученные на стандартных мониторинговых станциях в Ладожском озере. Особое значение имеют станции продольного разреза (табл. 1) через все озеро, наблюдения на которых за мейобентосом ведутся много лет начиная с 1980-х гг., и по полученным на них данным с достаточным основанием можно судить в целом о состоянии всего озера и отдельных его лимнологических зон.

Отбор и обработка проб мейобентоса проводились по подробно описанным стандартным методикам [28].

Статистическое сравнение двух временных периодов по лимнологическим параметрам

Параметры состояния экосистемы озера в период экосистемной дестабилизации (1998–2004 гг.) сравнивали с предыдущим периодом (1990–1997 гг.) по t-критерию Стьюдента [36] для следующих лимнологических зон [10] и горизонтов:

- прибрежная зона (глубины <15 м): поверхность, 5–15 м;
- деklinальная зона (глубины 15–52 м): поверхность, 10–15, 15–52 м;
- профундальная зона (52–89 м): поверхность, 10–25, 40–80 м;
- ультрапрофундальная зона (> 89 м): поверхность, 10–25, 40–210 м.

Сравнительные расчеты выполняли для лета (июль, август) и осени (сентябрь, октябрь). Анализировали следующие параметры:

- *макробентос*: суммарная численность (N_{MB} , экз./м²), суммарная биомасса (B_{MB} , г/м²), численность Oligochaeta (N_{oli} , экз./м²), биомасса Oligochaeta (B_{oli} , г/м²), численность Chironomidae, биомасса Chironomidae, численность Amphipoda (N_{amph} , экз./м²), биомасса Amphipoda (B_{amph} , г/м²), численность Mollusca, биомасса Mollusca, численность Hydracarina, биомасса Hydracarina, численность Ceratopogonidae, биомасса Ceratopogonidae, численность Chaoboridae, биомасса Chaoboridae;
- *зоопланктон*: суммарная численность зоопланктона (N_{zp} , экз./м³), суммарная биомасса зоопланктона;
- *бактериопланктон*: общая численность ($N_{бак}$, 10⁶ кл/мл), численность бактерий, растущих на РПА ($N_{бак-рпа}$, 10³ кл/мл);
- *фитопланктон*: биомасса фитопланктона ($B_{фито}$, мг/л), концентрация хлорофилла-а (Chl-a, мкг/л);
- *физико-химические параметры*: pH; температура (T °C); прозрачность (П, м); концентрация кислорода (O₂, мг/л; O₂, %); концентрация общего углерода (ТОС, мг/л); концентрация лабильного органического вещества (ЛОС, мг/л); концентрация общего фосфора (P, мкг/л).

Для тех параметров, где получены статистически значимые различия, в скобках приведены соответствующие обозначения, использованные в табл. 5–8.

Результаты и обсуждение

Тенденции изменения экосистемы Ладоги в конце XX – начале XXI в.

Регулярные исследования всех основных биологических сообществ (фитопланктон, бактериопланктон, водные грибы, зоопланктон, макро- и

мейобентос) открытой акватории крупнейшего в Европе озера Ладожского позволили выявить сложный характер изменения его экосистемы в последней трети XX и начале XXI в.

Описание происходивших в Ладожском озере изменений целесообразно начать с мейобентоса, поскольку это сообщество является уникальным для маркирования происходящих по всей экосистеме в целом (в случае больших озер умеренной климатической зоны) изменений, связанных с антропогенным эвтрофированием и загрязнением. Так было показано, что изменение сообществ мейобентоса в открытой зоне больших озер (а именно – формирование скоплений диапаузирующих циклопов) указывает на изменение всей озерной среды в сторону более эвтрофного состояния, поскольку мейобентос отражает происходящие изменения, значимые не только для донных сообществ, но также и для планктона (рис. 4). Это важное свойство делает мейобентос неординарным и эффективным индикатором трансформирования экологического состояния больших озер умеренной климатической зоны [24, 25, 27].

Исследования мейобентоса Ладоги были начаты в 80-х гг. XX в., то есть когда практически во всем озере продолжали существовать еще ненарушенные

сообщества донной мейофауны. Определенные изменения мейобентоса под воздействием эвтрофирования и загрязнения наблюдались в Волховской губе на юге Ладоги и некоторых заливах в северной шхерной зоне озера [24].

Состав мейобентоса и его количественное развитие на станциях в открытых районах озера в годы исследований до середины 1990-х гг. были в пределах незначительных межгодовых различий. Повышение количественных показателей мейобентоса в 1991–1994 гг. по сравнению с состоянием до 1986 г. указывало на определенную тенденцию, но было статистически недостоверно [26]. При этом увеличение количественных показателей мейобентоса в открытой зоне Ладожского озера не сопровождалось изменением его видовой и трофической структур.

В результате подробных исследований [32] было показано, что в «норме» (олиготрофный период состояния экосистемы) для Ладожского озера совершенно не характерно образование в донных биотопах скоплений диапаузирующих копеподитов планктонных циклопов, а их развитие происходит в планктоне без донной диапаузы (рис. 4). Рис. 5 демонстрирует типичную структуру сообщества мейобентоса, характерную для олиготрофного состо-

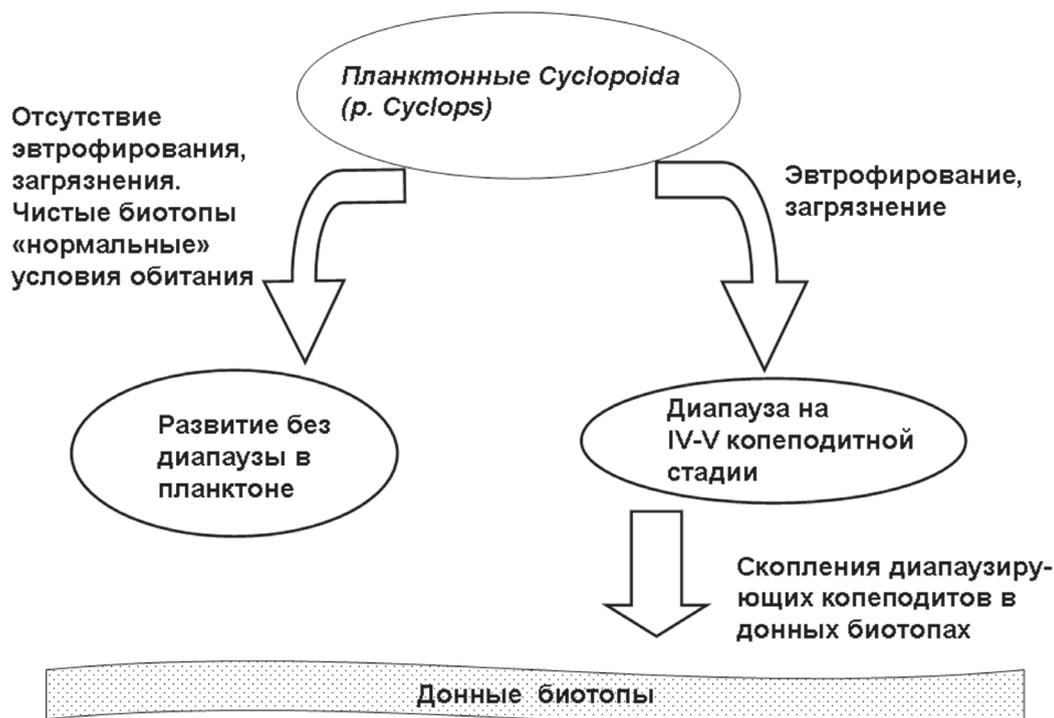


Рис. 4. Схема сезонного развития планктонных циклопов при разном состоянии среды в больших озерах умеренной климатической зоны

яния экосистемы озера, на станциях в центральной и глубоководной частях озера на глубинах 60, 65 м (ст. 55 и 82) и 190 м (ст. 105).

В профундальных биотопах в больших озерах, подверженных антропогенному воздействию, диапаузирующие циклопы становятся доминирующим компонентом донной мейофауны (30–98% суммарных численности и биомассы мейобентоса). Такие заметные изменения мейобентоса наблюдались до середины 1990-х гг. на участках акватории, непосредственно примыкающих к источникам загрязнения (заливы и шхеры), но не отмечались в открытых районах Ладоги [26]. Для профундальных биотопов загрязняемых и эвтрофируемых шхер было характерно абсолютное доминирование в мейобентическом сообществе трудно различимых копеподитов стадии IV диапаузирующих циклопов рода *Cyclops* (предположительно *Cyclops kolensis* Lill. и *Cyclops strenuus* Fisch.).

Исследования последних лет XX и начала XXI в. (1998–2004 гг.) показали, что в биотопах в центральной зоне Ладоги (глубины от 50 до 220 м) в летнее время стали образовываться скопления диапаузирующих циклопов рода *Cyclops*, чего в более ранние годы в них не отмечалось. В наиболее глубокой зоне озера (150–220 м) такие скопления диапаузирующих циклопов стали обнаруживаться с 1999 г. Среди копеподитов стадии IV диапаузирующих циклопов р. *Cyclops* преобладал, по-видимому, *C. strenuus*. Поскольку копеподиты р. *Cyclops* практически неразличимы на стадии IV, то среди диапаузирующих копеподитов могли быть и представители других видов циклопов этого рода, взрослые особи которых встречаются в зоопланктоне Ладоги (*C. kolensis*, *C. lacustris* Sars, *C. abyssorum* Sars).

Исследования 2001–2004 гг. подтвердили стабильность произошедших изменений в структуре мейобентоса Ладоги. В качестве примера на рис. 6 представлена структура изменившегося сообщества на трех самых глубоких станциях продольного разреза в центральной зоне озера в 2003 г. В табл. 2 приведены количественные показатели развития сообщества для отдельных лет в разные периоды, маркируемые структурой сообщества мейобентоса («олиготрофный» до 1998 г., мезотрофный с чертами эвтрофии (1998–2004 гг.), период деэвтрофирования (с 2007 г.)). В табл. 3 представлены данные по численности активных и диапаузирующих Cyclopoidea в отдельные годы, характеризующие эти периоды.

Важно указать на еще одно существенное изменение, касающееся количественного развития мейобентоса в биотопах открытой Ладоги. В самой глубоководной части Ладоги (150–220 м) биомасса мейобентоса никогда не превышала 100–150 мг/м². Однако в 1999 г. на глубине 220 м была зафиксирована общая биомасса

684 мг/м², а к 2003 г. биомасса достигла почти 3 г/м² при численности свыше 50 тыс. экз./м² (табл. 2). Значительное увеличение количественных показателей мейобентоса было отмечено и на других станциях центральной части озера, особенно на ст. 55, где средняя биомасса составила 5,5 г/м². Возрастание количественных показателей мейобентоса произошло в основном именно за счет диапаузирующих копеподитов планктонных циклопов.

Примечательно, что наблюдавшиеся изменения в бентали озера, отражающие общую трансформацию экосистемы озера в сторону более высокого трофического статуса, проявились по прошествии примерно двух условных водообменов с середины 1970-х гг., когда начал интенсивно развиваться процесс антропогенного эвтрофирования Ладожского озера, который привел к резкой дестабилизации функционирования экосистемы во второй половине 1990-х гг. [41]. Это является свидетельством сложности проявления последствий антропогенного воздействия и эвтрофирования в таком огромном водоеме, как Ладога.

Наблюдаемая картина позволяет предположить, что в Ладожском озере повторился сценарий изменения экосистемы оз. Констанц (другого глубокого большого озера), где повсеместное распространение мейобентосных видов-индикаторов эвтрофных условий и большие количества диапаузирующих циклопов отражают длительную историю сильного эвтрофирования [27]. В то же самое время другие виды Harpacticoida и Ostracoda, предпочитающие олиготрофные условия и доминировавшие ранее, также обитают в профундальной зоне этого озера [27]. Это же было характерно и для Ладожского озера в 1998–2004 гг.

Таким образом, в огромном Ладожском озере в конце 1990-х гг. и в начале XXI в. шли разнонаправленные процессы. В целом озеро достигло мезотрофного статуса и приобрело отдельные черты эвтрофного водоема. В то же время в более динамичной южной части озера в результате снижения антропогенной нагрузки наблюдались определенные и устойчивые признаки улучшения озерной среды: появились виды из состава мейобентоса (гарпактициды и остракоды), характерные для ненарушенных биотопов озера, то есть протекал процесс олиготрофирования [29].

Продолжившиеся исследования мейобентоса показали, что с 2007 г. происходило снижение количественных показателей развития мейобентоса и резкое сокращение или полное исчезновение скоплений диапаузирующих циклопов в открытых районах Ладожского озера (табл. 2, рис. 7). Структура сообщества (рис. 7) стала близка к той, которая наблюдалась до 1990-х гг., то есть до резкой дестабилизации экосистемы озера.

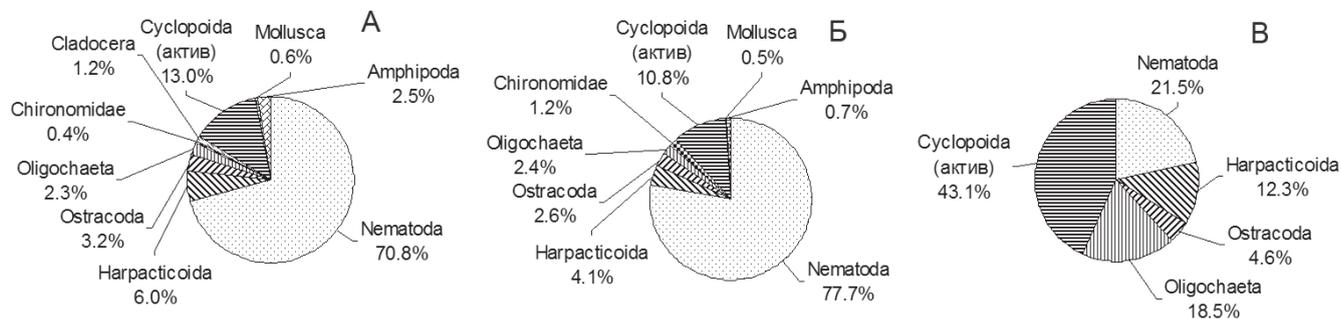


Рис. 5. Структура сообщества мейобентоса по численности на ст. 55 (А), ст. 82 (Б) и ст. 105 (В) в Ладожском озере (1983 г.)

Табл. 2

Численность (тыс. экз./м², над чертой) и биомасса (г/м², под чертой) мейобентоса на станциях в центральной и глубоководной зонах Ладожского озера

Станция/координаты	Глубина, м	1983	2003	2004	2007	2008	2009	2016	2017
55/(60°47,2' с. ш.; 31°32,1' в. д.)	65	39,3	424,0	193,6	15,2	5,2	24,8	—	12,0
		1,06	5,54	3,10	0,19	0,03	0,36		0,05
82/(60°59,0' с. ш.; 31°10,3' в. д.)	60	13,9	128,5	95,5	13,2	11,2	8,4	22,9	4,8
		0,19	2,63	1,68	0,20	0,16	0,54	0,91	0,10
105/(61°21,4' с. ш.; 30°44,7' в. д.)	190	2,1	56,8	15,5	8,8	—	2,4	5,2	0,8*
		0,11	2,88	0,66	0,22		0,16	0,14	0,001

Примечание: «—» – данные не получены; * – представлены данные для ст. 109 (глубина – 210 м).

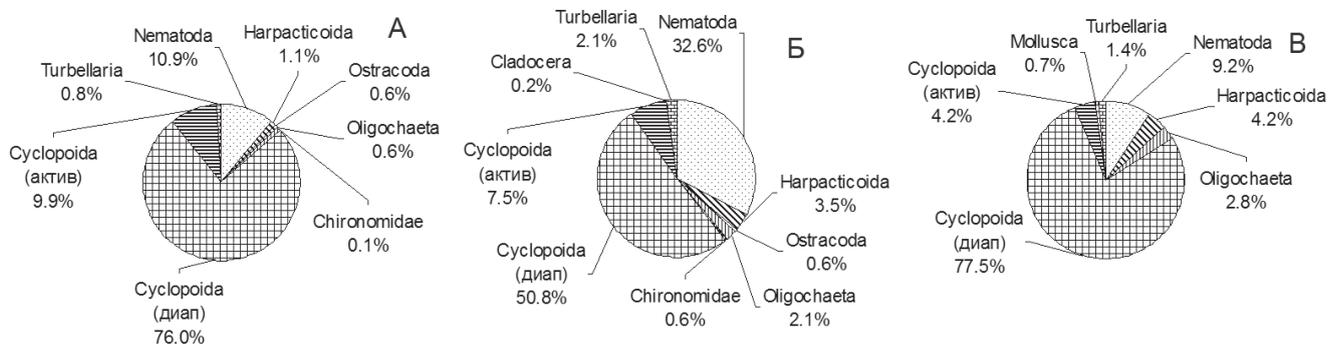


Рис. 6. Структура сообщества мейобентоса по численности на ст. 55 (А), ст. 82 (Б) и ст. 105 (В) в Ладожском озере (2003 г.)

Табл. 3

Численность (экз./м²) активных и диапазирующих Cyclopoida мейобентоса на станциях в центральной и глубоководной зонах Ладожского озера

Станции	Состояние циклопов	1983	2003	2007	2016
55	Активные	5100	41980	1200	1800*
	В диапаузе	0	322240	0	0
82	Активные	1500	9750	2400	2000
	В диапаузе	0	65280	400	0
105	Активные	900	2390	3200	1600
	В диапаузе	0	44020	0	0

Примечание: * – приведены данные за 2017 г.

Возникает вопрос, почему в определенный период развития экосистемы Ладожского озера, характеризующийся дестабилизацией озерных процессов [41], стали образовываться скопления диапаузирующих циклопов, то есть происходил уход копепоидов планктонных циклопов от неблагоприятных условий в донную диапаузу? Очевидно, ответ следует искать в закономерностях трансформации озерного растворенного органического вещества (РОВ), прежде всего гуминового вещества. Высказана вполне обоснованная гипотеза [41, 42] о том, что сформировавшаяся к концу XX в. специфическая активность биоты способствовала, при дефиците доступных форм фосфора в воде, пополнению запаса фосфора, потребляемого фито- и бактериопланктоном, частично через разрушение консервативной, высокомолекулярной фракции РОВ.

Способность гуминового вещества образовывать водорастворимые комплексы с ионами и гидроксидами металлов хорошо документирована и обобщена в [45]. При этом ионные формы связи (гетерополярные) гуминовых веществ с металлами относительно слабы и способны разрываться, например, в процессе биохимической трансформации.

Установлено [19], что в состав гуминового вещества Ладожского озера наряду с биогенными элементами входят такие металлы, как железо, алюминий, марганец, медь, магний. Авторы этой работы констатируют, что в процессе многоступенчатого процесса биохимической трансформации из состава гуминового вещества могут выделяться биогенные элементы и металлы. Биогенные элементы в дальнейшем могут поддерживать развитие процесса эвтрофирования [20], а высвободившиеся металлы, как мы предполагаем, могли оказать негативное воздействие на планктонных циклопов, переключив их жизненный цикл на вариант с наличием диапаузы в бентали.

Помимо ухудшения условий существования, связанных, например, с загрязнением и эвтрофированием водных местообитаний и возникновением дефицита кислорода, в индукции диапаузы у ракообразных могут участвовать такие факторы, как трофические условия, фотопериод, температура, пресс хищников [1]. При этом прерывание активного развития диапаузой у циклопов с формированием скоплений диапаузирующих копепоидов в бентали является хорошо установленной характерной чертой эвтрофируемых озерных экосистем, часто с дефицитом кислорода в придонных горизонтах [1, 24, 27, 31, 58]. Очевидно, что в условиях Ладожского озера тем фактором из числа индукторов диапаузы, который вызывает формирование аномальных для открытой Ладоги скоплений диапаузирующих циклопов, мог стать только тот, что ухудшает условия обитания планктонных циклопов. Таким фактором, по нашему мнению, явилось высвобождение металлов из трансформируемого комплекса растворенного органического вещества в Ладожском озере.

В табл. 4 показаны средние концентрации металлов в воде Ладожского озера в период 1990–2000 гг., во второй половине которого, по всей видимости, началось активное трансформирование комплекса РОВ [19, 40, 42], и в годы, когда формирование скоплений диапаузирующих копепоидов прекратилось. Из данных видно, что в 2006–2007 гг. для озера были характерны существенно более низкие концентрации металлов, чем в предшествующий период.

Обращает на себя внимание тот факт, что в 1990–2000 гг. средние концентрации металлов в воде озера не превышали ПДК для водных объектов хозяйственно-питьевого и культурно-бытового водопользования¹, но превышали ПДК для воды ры-

¹ ГН 2.1.5.1315-03. URL: http://www.geofaq.ru/art/resources/eco/PDK_ryboh_99.doc (дата обращения: 26.05.2018).

Табл. 4

Средние концентрации металлов (мкг/л) в воде лимнических зон Ладожского озера в 1990–2000 гг. (по [60]) и в период прекращения образования скоплений диапаузирующих циклопов (2006–2008 гг.) (по [50])

Элемент/ПДК/ПДКрх (мкг/л)	Прибрежная зона		Деклинальная зона		Пр + Упр зоны	
	1990–2000	2006/2007	1990–2000	2006/2007	1990–2000	2006/2007
Fe/300/100	170	72/72	103	58/41	78–84	43/38
Al/200/40	66	33/36	39	27/23	29–31	24/18
Mn/100/10	15	4,4/7,8	5	3,8/2,9	2–3	1,5/1,7
Cu/1000/1	7	7,2*	9	4,2*	6–8	3,5*

Примечание: * данные 2008 г.; Пр + Упр – прибрежная + ультрапрофундальная зоны; ПДК – предельно допустимые концентрации химических веществ в воде водных объектов хозяйственно-питьевого и культурно-бытового водопользования; ПДКрх – предельно допустимые концентрации вредных веществ для воды рыбохозяйственных водоемов.

бохозийственных водоемов². Это превышение сохранилось для меди и в 2006–2007 гг., в то время как уровни железа, алюминия и марганца стали ниже ПДК для рыбохозяйственных водоемов. При этом следует отметить, что большая часть металлов в воде Ладожского озера находится в связанной форме. Так, согласно [59], на связанные формы (в том числе в составе гуминового комплекса) в Ладоге приходилось до 99,5% растворенного железа, до 99% растворенного алюминия, до 50% растворенного марганца.

Известно, что токсичность тяжелых металлов и их биодоступность для гидробионтов определяются не столько их абсолютным содержанием, сколько формой, в которой они присутствуют в воде. Так, металлы в ионной форме более токсичны для водных организмов, чем большинство металлов, связанных в комплексные соединения с органическими веществами естественного происхождения (в том числе в составе гуминового комплекса) [12, 21, 38, 46, 64]. Поэтому отрицательное (токсическое) воздействие на планктонных циклопов могли оказать только металлы, которые высвобождались в ионной форме при биокаталитическом окислении гуминового вещества в Ладожском озере [19] в период экосистемной дестабилизации [40, 43].

В ходе биокаталитического окисления высвобождающиеся ионы металлов могли привести к своеобразной внутренней интоксикации водной толщи озера, на что и прореагировали планктонные циклопы, перестроив свой жизненный цикл в вариант, когда он протекает с уходом копепоидов в донную диапаузу (в основном на стадии IV) для избегания токсических эффектов трансформации РОВ (рис. 8).

Интересен вопрос, какие уровни содержания металлов в среде достаточны для индукции состояния диапаузы у циклопов? Однако, к сожалению, на сегодняшний день подобные исследования отсутствуют. Показано, что в случае меди и цинка 48-часовые ЛД₅₀ для *Eudiaptomus padanus* (Burckhardt) составили 0,5 мг/л, а для *Cyclops abyssorum* – 2,5 и 5,5 мг/л [60]. Также в отношении марганца сообщается [7], что ракообразные (дафнии и циклопы) погибают при концентрации 1 мг/л. Конечно же, эти концентрации намного превышают те, которые наблюдаются (по меди и марганцу) в Ладожском озере, а летальные дозы не имеют никакого отношения к тем концентрациям металлов, при которых могут проявляться популяционные компенсаторные эффекты, например, такие как разрыв жизненного цикла с индукцией диапаузы у копепоидных форм.

² Перечень рыбохозяйственных нормативов: предельно допустимых концентраций (ПДК) и ориентировочно безопасных уровней воздействия (ОБУВ) вредных веществ для воды водных объектов, имеющих рыбохозяйственное значение. М.: Изд-во ВНИРО, 1999. 304 с. URL: <http://www.gostrf.com/normadata/1/4293833/4293833060.pdf>.

Прекращение образования массовых скоплений диапаузирующих циклопов в центральной и глубоководной частях Ладожского озера (после 2006–2007 гг.), возможно, свидетельствует о существенном снижении уровня и замедлении темпов трансформации озерного гуминового комплекса с разрывом химических связей и образованием гуминового вещества с меньшей молекулярной массой и низкомолекулярных соединений, а также о прекращении поступления металлов в биоактивной форме в воду.

Завершение образования скоплений диапаузирующих циклопов и снижение количественных показателей мейобентоса может указывать на переход экосистемы озера в более благоприятное состояние, отражать стабилизацию протекания озерных процессов и уменьшение/прекращение разрушения основного пула РОВ, прежде всего гуминового комплекса. По-видимому, после периода дестабилизации экосистемы (1998–2004 гг.) в ходе деэвтрофирования на первый план в качестве основных регуляторов функционирования экосистемы (в частности, высвобождения и потребления фосфора) вышли внутриводоемные процессы, что является особенностью нового периода в развитии Ладожского озера. Особенностью этого постмезотрофного периода в состоянии экосистемы Ладожского озера является, в частности, то, что ее эволюция приобрела «гистерезисный» характер при возвращении экосистемы в менее трофное состояние [44].

Представляет интерес проанализировать, как вели себя другие параметры, характеризующие состояние экосистемы Ладожского озера, в период экосистемной дестабилизации (1998–2004 гг.), когда в профундальных биотопах наблюдалось образование скоплений диапаузирующих копепоидов планктонных циклопов из-за внутренней интоксикации экосистемы озера ионами металлов, последовавшей за разрушением консервативной высокомолекулярной фракции РОВ.

В табл. 5–8 представлены только те параметры лимнологических зон, горизонтов и сезонов, для которых были получены статистически значимые различия между периодом экосистемной дестабилизации и предыдущим периодом.

Таким образом, кроме структурной перестройки мейобентосного сообщества для периода экосистемной дестабилизации статистический анализ изменений характеристик озерной среды выявил следующие важные тенденции:

а) прибрежная зона: увеличение бактериальной численности, увеличение концентрации органического вещества, увеличение плотности олигохет;

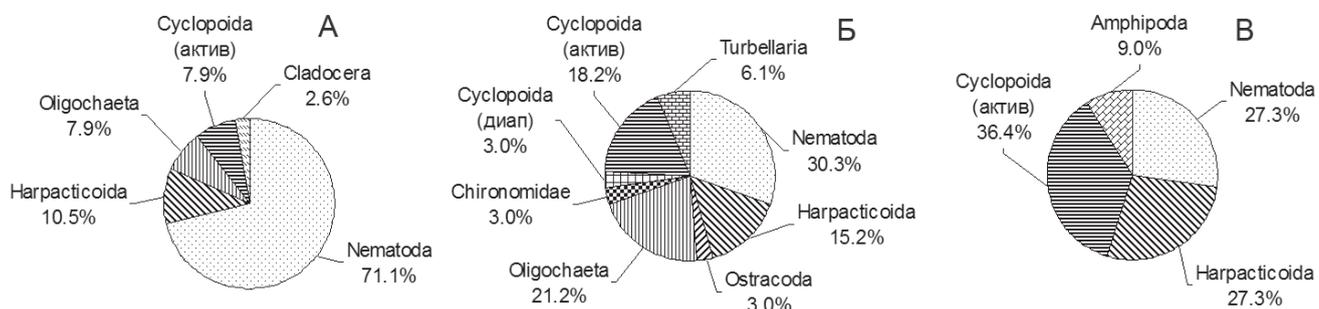


Рис. 7. Структура сообщества мейобентоса по численности на ст. 55 (А), ст. 82 (Б) и ст. 105 (В) в Ладожском озере (2007 г.)

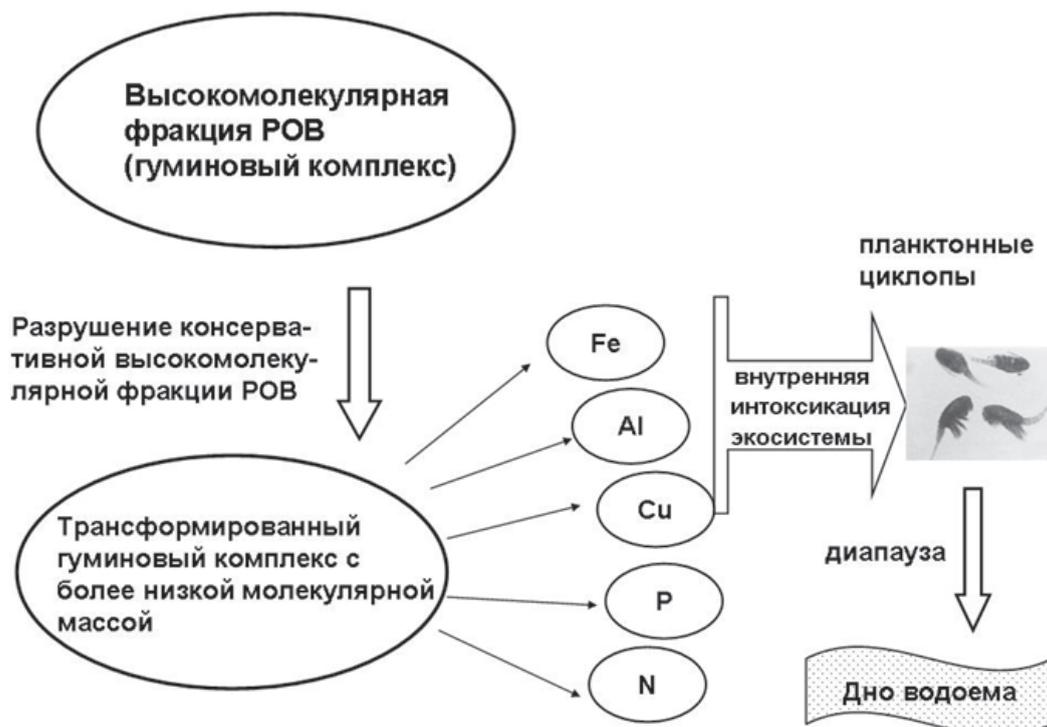


Рис. 8. Разрушение консервативной высокомолекулярной фракции РОВ с высвобождением биогенных элементов и металлов, приводившее к формированию скоплений диапаузирующих циклопов в Ладожском озере в период экосистемной дестабилизации (1998–2004 гг.)

б) деklinальная зона: увеличение концентрации общего фосфора, уменьшение концентрации кислорода, увеличение численности и биомассы олигохет, амфипод и всего бентоса;

в) профундальная зона: уменьшение бактериальной численности; увеличение концентрации общего фосфора; уменьшение концентрации органического вещества, увеличение плотности олигохет;

г) ультрапрофундальная зона: уменьшение концентрации лабильного органического вещества; увеличение концентрации хлорофилла; уменьшение концентрации кислорода, увеличение численности и биомассы

олигохет и всего бентоса, увеличение концентрации общего фосфора.

Обращает на себя внимание увеличение показателей количественного развития макробентоса, особенно в деklinальной зоне, в основном за счет амфипод. Увеличение их численности и биомассы может быть напрямую связано с формированием скоплений диапаузирующих циклопов, которые входят в рацион питания, например, монопореи (*Monoporeia affinis* (Lindstrom)) [24]. Олигохеты (в основном безвыборочные глотатели) также, очевидно, могут потреблять циклопов в состоянии полной диапаузы.

Статистически значимые различия по лимнологическим параметрам между двумя периодами развития Ладожского озера и тенденции их изменения в прибрежной зоне

Параметр/озерная зона и период	1990–1997		1998–2004		Т	р	n	Тенденция изменения
	X	SE	X	SE				
Прибрежная зона, поверхность, лето								
$N_{бак}$, 10^6 кл/мл	2,63	0,30	1,61	0,15	2,948	<0,01	61	Снижение
$N_{бак-рпа}$, 10^3 кл/мл	1,14	0,46	0,46	0,07	2,037	<0,05	34	Снижение
$N_{зп}$, экз./м ³	105269	13240	41142	3648	3,081	<0,01	66	Снижение
ТОС, мг/л	10,09	0,35	11,94	0,70	2,646	<0,01	85	Повышение
Прибрежная зона, поверхность, осень								
Т, °С	8,34	0,54	10,84	0,40	3,847	<0,001	53	Повышение
O ₂ , мг/л	10,80	0,13	10,01	0,15	3,673	<0,001	50	Снижение
ТОС, мг/л	8,12	0,36	9,95	0,67	2,110	<0,05	51	Повышение
ЛОС, мг/л	0,70	0,13	0,44	0,06	2,200	<0,05	26	Снижение
Прибрежная зона, слой 5–15 м, лето								
$N_{бак}$, 10^6 кл/мл	2,52	0,36	1,47	0,19	2,268	<0,05	41	Снижение
ТОС, мг/л	9,21	0,31	10,47	0,68	1,837	<0,05	72	Повышение
$N_{ол}$, экз./м ²	697	96	979	110	1,960	<0,05	106	Повышение
Прибрежная зона, слой 5–15 м, осень								
Т°С	8,57	0,90	10,95	0,49	2,648	<0,05	31	Повышение

Примечание: (X – среднее, SE – стандартная ошибка среднего, Т – вычисленное значение t-критерия, р – уровень значимости, n – число измерений); обозначения параметров расшифрованы в разделе «Материал и методы».

Этим можно объяснить увеличение количественных показателей олигохет.

В начале постмезотрофного периода (примерно с 2007 г.) состояние экосистемы озера маркируется прекращением образования скоплений диапаузирующих копеподитов планктонных циклопов в донных биотопах профундали и возвращением структуры и количественных показателей мейобентоса к тому, что наблюдалось в олиготрофный период состояния экосистемы озера.

Проведенные в последующие годы исследования всех сообществ открытой зоны Ладожского озера не выявили никаких тенденций ухудшения качества озерной среды. Более того, полученные данные говорят, в целом, о стабильном состоянии озера и даже об улучшении качества его вод.

Характеристика развития отдельных сообществ гидробионтов в Ладожском озере

Открытая часть

В этом подразделе будут представлены данные по основным сообществам гидробионтов озера, из которых последние получены в 2016 г. и частично в 2017 г. Новейшие полученные данные, рассмотренные в сравнительном аспекте, позволяют выявить направленность происходящих в озере изменений в самих отдельных сообществах и оценить экологическое состояние водоема в целом.

Фитопланктон

Исследования фитопланктона в последние годы показали, что значения численности, биомассы и

Табл. 6

Статистически значимые различия по лимнологическим параметрам между двумя периодами развития Ладожского озера и тенденции их изменения в деклинальной зоне

Параметр/озерная зона и период	1990–1997		1998–2003		Т	р	n	Тенденция изменения
	X	SE	X	SE				
Деклинальная зона, поверхность, лето								
O ₂ , %	101,36	0,95	98,21	0,87	2,195	<0,05	84	Снижение
P, мкг/л	18,91	0,91	22,22	1,48	2,007	<0,05	85	Повышение
Деклинальная зона, поверхность, осень								
pH	7,52	0,03	7,41	0,03	2,804	<0,01	37	Снижение
T, °C	8,49	0,49	10,92	0,48	3,655	<0,001	37	Повышение
O ₂ , мг/л	10,67	0,13	9,95	0,15	3,624	<0,001	37	Снижение
LOC, мг/л	0,60	0,11	0,35	0,06	2,249	<0,05	18	Снижение
Деклинальная зона, слой 10–15 м, лето								
O ₂ , мг/л	9,91	0,17	9,28	0,23	2,093	<0,05	65	Снижение
O ₂ , %	95,28	1,21	90,56	2,04	2,074	<0,05	64	Снижение
P, мкг/л	17,82	0,74	21,07	1,51	2,145	<0,05	60	Повышение
Деклинальная зона, слой 10–15 м, осень								
pH	7,50	0,04	7,36	0,05	2,355	<0,05	21	Снижение
T, °C	7,64	0,38	9,91	0,79	2,867	<0,01	22	Повышение
O ₂ , мг/л	10,70	0,14	10,01	0,26	2,637	<0,05	21	Снижение
Деклинальная зона, слой 15–50 м, лето								
P, мкг/л	18,85	0,63	21,50	1,20	2,197	<0,05	62	Повышение
N _{MB} , экз./м ²	1461	146	2726	283	4,227	<0,001	139	Повышение
B _{MB} , г/м ²	4,51	0,52	6,84	0,76	2,637	<0,01	139	Повышение
N _{oli} , экз./м ²	488	52	931	124	3,519	<0,001	136	Повышение
B _{oli} , г/м ²	0,99	0,12	1,60	0,21	2,703	<0,01	136	Повышение
N _{amph} , экз./м ²	933	145	1517	217	2,268	<0,05	111	Повышение
B _{amph} , г/м ²	3,36	0,50	5,19	0,78	1,994	<0,05	111	Повышение
Деклинальная зона, слой 15-50 м, осень								
O ₂ , мг/л	10,94	0,18	10,17	0,18	2,794	<0,01	35	Снижение

Примечание: обозначения статистических показателей см. Табл. 5; обозначения – в разделе «Материал и методы».

Статистически значимые различия по лимнологическим параметрам между двумя периодами развития Ладожского озера и тенденции их изменения в профундальной зоне

Параметр/озерная зона и период	1990–1997		1998–2003		Т	р	n	Тенденция изменения
	X	SE	X	SE				
Профундальная зона, поверхность, лето								
$N_{\text{бак}}, 10^6$ кл/мл	1,97	0,18	1,49	0,12	2,150	<0,05	43	Снижение
$N_{\text{эл}}, \text{экз./м}^3$	127935	32917	24670	4037	2,720	<0,05	31	Снижение
pH	7,88	0,07	7,63	0,05	2,617	<0,05	49	Снижение
ЛОС, мг/л	0,86	0,08	0,65	0,09	1,877	<0,05	29	Снижение
Профундальная зона, поверхность, осень								
T, °C	7,78	0,26	9,23	0,46	2,467	<0,05	37	Повышение
П, м	3,37	0,18	3,88	0,16	2,235	<0,05	18	Повышение
P, мкг/л	17,14	0,76	19,35	0,80	1,972	<0,05	34	Повышение
Профундальная зона, слой 10–25 м, лето								
P, мкг/л	16,30	0,47	20,57	0,83	4,901	<0,001	85	Повышение
Профундальная зона, слой 40–80 м, лето								
$V_{\text{фито}}, \text{мг/л}$	0,21	0,04	0,10	0,02	2,519	<0,05	35	Снижение
ТОС, мг/л	7,69	0,21	6,72	0,51	2,073	<0,05	88	Снижение
P, мкг/л	17,18	0,87	21,06	1,28	2,571	<0,05	85	Повышение
$V_{\text{ол}}, \text{г/м}^2$	0,85	0,13	1,36	0,18	2,322	<0,05	48	Повышение

Примечание: обозначения статистических показателей см. Табл. 5; обозначения – в разделе «Материал и методы».

хлорофилла-а (например, в 2015 г. средний уровень хлорофилла-а для озера составил $5,1 \pm 0,9$ мкг/дм³) в озере находятся в пределах многолетних колебаний этих параметров, что позволяет охарактеризовать Ладожское озеро в летний период как мезотрофный водоем. Большинство исследованных станций относится к 1-му классу качества воды, немногие – ко 2-му классу.

Характер развития фитопланктона в весенний период (май) проиллюстрирован на рис. 9. В начале мая активная вегетация водорослей может происходить лишь в мелководной области, где температура воды колеблется от 5 до 8 °C. В диапазоне этих температур и при активной турбулентности воды абсолютные доминанты в сообществе представлены, как правило, диатомовыми водорослями с преобладанием *Aulacoseira islandica* (O. Mull.) Sim. По мере дальнейшего прогревания водных масс озера граница термобара смещается к большим глубинам,

и в сообществе наряду с диатомеями растущий вклад в биомассу вносят криптофитовые водоросли (*Cryptomonas erosa* Ehr., *Cryptomonas* sp.; *Rhodomonas lacustris* Pascher et Ruttner in Pascher & Lemmermann). В течение мая в глубоководной части озера фитопланктон чрезвычайно беден и обычно представлен отдельными клетками диатомей (*Aulacoseira islandica*, *Aulacoseira distans* (Ehr.) Sim., *Aulacoseira italica* (Ehr.) Sim., *Aulacoseira subarctica* (O. Mull.) Haworth). Величины биомассы и концентрации хлорофилла-а различались между районами, разделенными термобаром, на порядок. Наибольшие уровни биомассы (2,4–4,8 г/м³) и хлорофилла-а (7,6–18,6 мг/м³) отмечались в мелководной зоне и соответствовали слабо эвтрофным условиям. В районах средних и больших глубин, перед термобаром, количественные показатели фитопланктона не превышали 0,2 г/м³ биомассы и 1,5 мг/м³ хлорофилла-а, что характеризует воды этой зоны как олиготрофные.

Статистически значимые различия по лимнологическим параметрам между двумя периодами развития Ладожского озера и тенденции их изменения в ультрапрофундальной зоне

Параметр/озерная зона и период	1990–1997		1998–2003		Т	р	n	Тенденция изменения
	X	SE	X	SE				
Ультрапрофундальная зона, поверхность, лето								
LOC, мг/л	0,94	0,10	0,62	0,06	2,658	<0,05	26	Снижение
P, мкг/л	18,62	0,69	21,78	2,01	1,931	<0,05	43	Повышение
Ультрапрофундальная зона, поверхность, осень								
Chl-a, мкг/л	0,79	0,16	1,38	0,19	2,196	<0,05	19	Повышение
Ультрапрофундальная зона, слой 10–25 м, лето								
T, °C	7,57	0,54	9,58	0,90	2,040	<0,05	86	Повышение
Chl-a, мкг/л	2,13	0,54	3,70	0,41	2,408	<0,05	28	Повышение
O ₂ , мг/л	11,52	0,16	10,81	0,24	2,516	<0,05	86	Снижение
O ₂ , %	98,78	0,48	96,11	0,96	2,825	<0,01	86	Снижение
LOC, мг/л	0,64	0,10	0,41	0,05	2,040	<0,05	50	Снижение
P, мкг/л	16,73	0,43	19,06	1,05	2,502	<0,05	69	Повышение
Ультрапрофундальная зона, слой 10-25 м, осень								
LOC, мг/л	0,91	0,21	0,29	0,06	3,674	<0,01	21	Снижение
Ультрапрофундальная зона, слой 25–210 м, лето								
pH	7,31	0,03	7,40	0,02	2,430	<0,05	99	Повышение
Chl-a, мкг/л	0,42	0,06	1,06	0,11	5,557	<0,001	43	Повышение
N _{бак-рпн} , 10 ³ кл/мл	0,36	0,10	0,71	0,11	2,410	<0,05	15	Повышение
O ₂ , мг/л	12,29	0,07	11,98	0,06	3,227	<0,001	100	Снижение
O ₂ , %	97,63	0,36	94,47	0,45	5,467	<0,001	99	Снижение
P, мкг/л	17,02	0,35	19,71	1,12	3,092	<0,01	83	Повышение
N _{МБ} , экз./м ²	222	52	552	132	2,067	<0,05	27	Повышение
B _{МБ} , г/м ²	0,47	0,13	1,30	0,28	2,366	<0,05	27	Повышение
N _{оли} , экз./м ²	198	42	524	130	2,063	<0,05	25	Повышение
B _{оли} , г/м ²	0,44	0,12	1,25	0,29	2,274	<0,05	25	Повышение
Ультрапрофундальная зона, слой 25–210 м, осень								
T°С	5,19	0,16	4,50	0,07	4,449794	<0,001	66	Снижение
O ₂ , %	93,27	1,10	90,65	0,63	2,247057	<0,05	66	Снижение
LOC, мг/л	0,88	0,42	0,33	0,06	2,795776	<0,05	24	Снижение

Примечание: обозначения статистических показателей см. Табл. 5; обозначения – в разделе «Материал и методы».

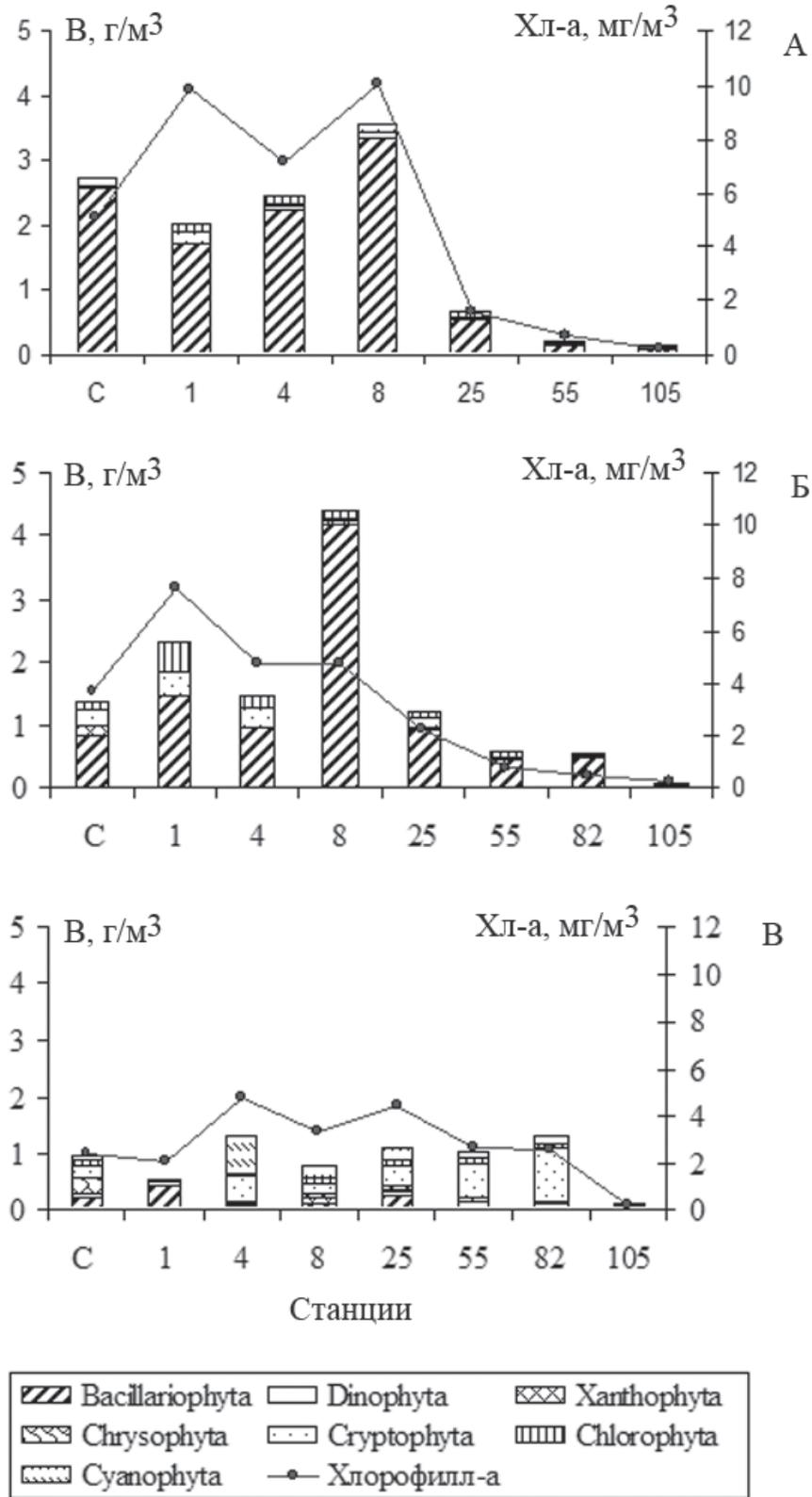


Рис. 9. Биомасса фитопланктона (В, г/м³), концентрация хлорофилла-а (Хл-а, мг/м³) в разные фазы весеннего периода: А – 3–6 мая 2007 г.; Б – 28–31 мая 2008 г.; В – 25–29 июня 2009 г.

В конце лимнологической весны обычно наблюдается выравнивание показателей количественного развития фитопланктона в озере (рис. 9 В).

На рис. 10 представлены примеры результатов оценки состояния фитопланктона в раннелетнюю, летнюю и позднелетнюю фазы вегетационного сезона. В конце июля и первую половину августа абсолютными доминантами обычно являются синезеленые водоросли с вкладом в общую биомассу от 35% на севере и до 84% на юге. На основной акватории доминантами являются *Anabaena spiroides* Kleb., *Anabaena flos-aquae* (Lyngb.) Breb., *Anabaena circinalis* (Kutz.) Hansg., *Aphanizomenon flos-aquae* (L) Ralfs, *Gomphosphaeria naegeliana* (Unger) Lemm. Содоминантами синезеленых являются криптофитовые водоросли. Их вклад в биомассу в районе средних и больших глубин колеблется от 20 до 30%. На южных мелководьях их значение меньше. Среди этой группы преобладали *Cryptomonas erosa* Ehrenberg, *Cryptomonas sp.*, *Rhodomonas lacustris*.

Сравнение наших данных по состоянию летнего фитопланктона с соответствующими результатами из литературных источников (табл. 9) показало, что, несмотря на межгодовую динамику условий среды в водоеме, продуктивность фитопланктона достаточно стабильна.

Являясь крупным глубоководным водоемом с замедленным водообменом, озеро изначально обладает

высокой устойчивостью к внешним воздействиям, а внутриводоемные процессы играют доминирующую роль в функционировании экосистемы. Структурные перестройки, которые произошли в сообществе лидирующих видов водорослей, а именно массовое развитие криптононад, также способствовали поддержанию гомеостаза системы достаточно длительное время.

Исследования 2016–2017 гг.

Более подробно будут представлены данные за 2016 г. и, частично, за 2017 г. Всего в 2016 г. в исследованных пробах было обнаружено 97 видов водорослей, относящихся к 7 отделам: синезеленые – 16, криптофитовые – 7, динофитовые – 6, золотистые – 9, диатомовые – 24, желтозеленые – 1 и зеленые – 34. Наибольшим разнообразием, как и обычно, в Ладожском озере отличались зеленые, диатомовые и синезеленые водоросли (соответственно 35, 25 и 17% общего числа видов), остальные группы составляли менее 10% общего числа видов. Из табл. 10 видно, что наибольшее таксономическое разнообразие фитопланктона наблюдалось на ст. 1 в Волховской губе, а наименьшее – на ст. 38 в бухте Петрокрепость.

В июне 2017 г. в фитопланктоне Ладожского озера было обнаружено 65 видов водорослей, относящихся к 8 отделам: зеленых – 14, диатомовых – 22, синезеленых – 6, криптофитовых – 6, динофитовых – 5,

Табл. 9

Средние (медиана) и максимальные значения биомассы (В), содержания хлорофилла-а (Chl-a) в поверхностном слое и эпилимнионе Ладожского озера (июль-август 1973–2009 гг.)

Год	Поверхность					0–10 м			Источник	
	В, г/м ³		Chl-a, мг/м ³		В	Chl-a	В, г/м ³	Chl-a, мг/м ³		Число измерений
	Средн.	Макс.	Средн.	Макс.	Число измерений	Средневзвеш.	Средневзвеш.			
1973	2,1	8,2	4,6	10,0	10	10	–	–	–	[47]
1976–1979	–	–	2,8	38,9	–	–	0,6	2,6	–	[72]
1987	1,1	3,1	5,5	39,5	14	38	0,8	4,5	37	[14]
1990	1,7	2,9	5,6	10,2	6	98	–	–	–	[67, 70]
1992–1995	1,6	6,6	6,8	18,6	79	79	0,9	5,3	63	[66]
1996–1997	1,1	3,0	5,0	10,3	23	23	0,8	4,5	39	[36]
1998–1999	1,6	5,1	6,0	11,8	24	24	1,0	4,7	39	[36]
2000–2009	1,8	12,6	5,1	22,6	151	151	1,2	4,2	87	Наши данные

Примечание: «–» – данные отсутствуют.

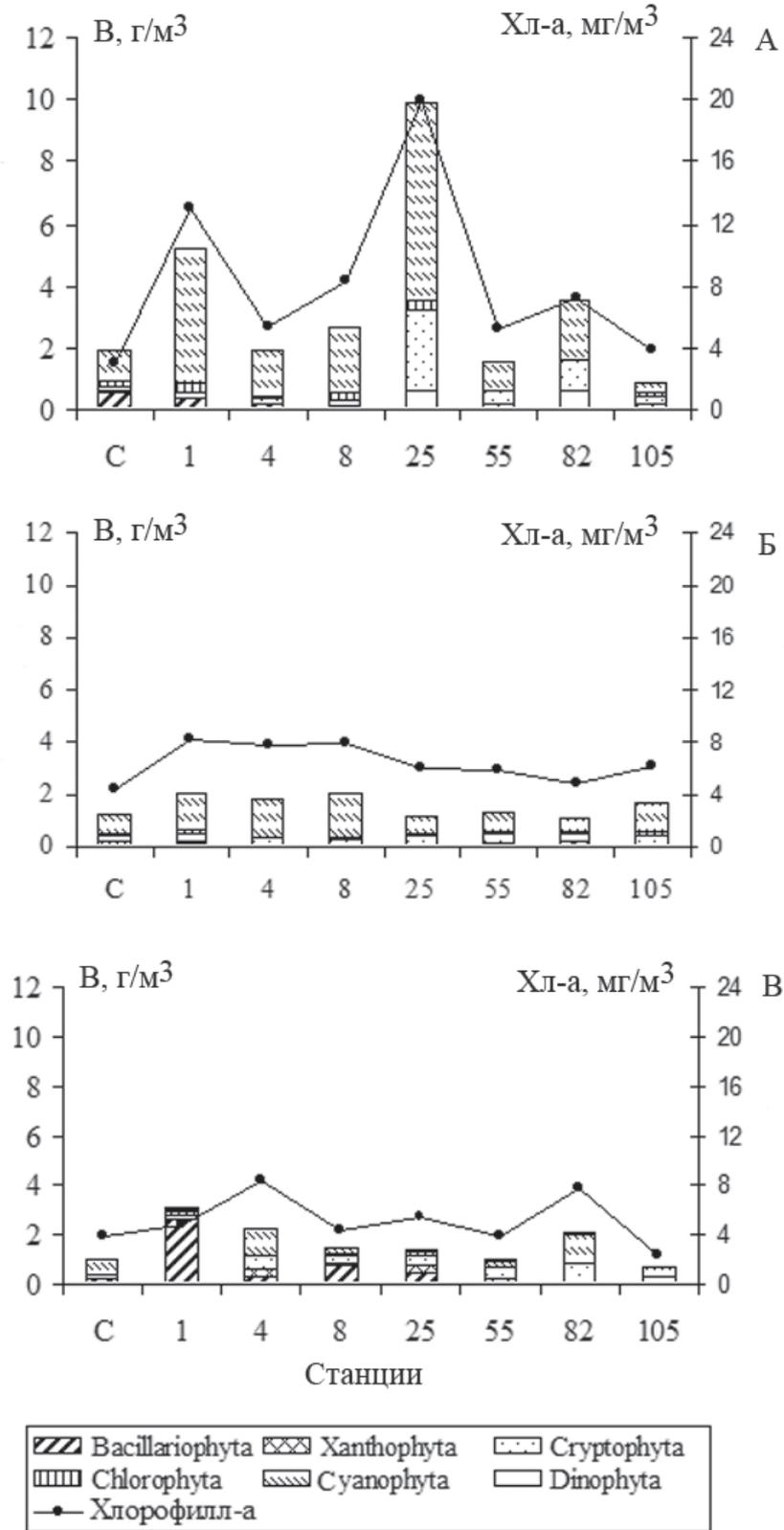


Рис. 10. Биомасса фитопланктона, концентрация хлорофилла-а в разные фазы летнего периода: а – 31 июля–3 августа 2006 г.; б – 11–20 августа 2008 г.; в – 27 августа–3 сентября 2005 г.

Табл. 10

Число видов основных отделов водорослей в составе фитопланктона в Ладожском озере в 2016 г.

Станция	Отделы водорослей								Всего видов
	Сине-зеленые	Криптофитовые	Динофитовые	Золотистые	Диатомовые	Желто-зеленые	Эвгленовые	Зеленые	
Е	2	5	2	3	3	1	0	5	21
С	5	4	3	2	2	1	0	8	25
38	3	4	1	2	0	1	0	1	12
1	11	4	1	2	8	1	0	21	48
4	4	5	3	2	1	1	0	7	23
8	5	4	0	1	3	1	0	7	21
G	5	4	1	2	5	1	0	7	25
17	3	5	1	4	7	1	0	9	30
36	3	4	2	4	5	0	0	5	23
60	3	5	1	2	6	1	0	4	22
61	3	4	0	1	4	0	0	2	14
62	4	6	1	5	11	0	0	3	30
86	2	4	0	8	6	1	0	5	26
222	2	4	3	6	12	1	0	3	31
14	3	5	3	1	1	1	0	4	18
76	3	5	1	3	5	1	0	2	20
96	3	5	3	4	6	1	0	2	24
П1	4	5	2	3	5	1	0	1	21
25	4	4	3	3	3	1	0	2	20
55	1	4	4	2	1	1	0	1	14
82	1	5	2	2	2	0	0	2	14
105	2	5	2	4	7	1	0	3	24

желтозеленых – 1, золотистых – 10 и эвгленовых – 1. Наибольшим разнообразием, как и в июне 2013 г., отличались диатомовые, зеленые и золотистые водоросли (соответственно 34, 22 и 15% общего числа таксонов), остальные группы составляли менее 10% общего числа таксонов. Максимальное число видов (30) было обнаружено в Волховской губе (ст. 1), а минимальное (4 вида) – на ст. 105.

В конце июня 2016 г. температура воды на станциях Ладожского озера изменялась от 10 (ст. 105 и 222) до

22 °С (ст. 1). То есть благодаря ранней и теплой весне в конце июня на озере уже не было зоны термобара, что обычно происходит примерно на месяц позже. Таким образом, поздневесенний комплекс фитопланктона (*Asterionella formosa* Hassall и криптомонады) существовал только на двух исследованных станциях (105 и 222), а на остальной исследованной части озера развивались водоросли, характерные для летнего периода.

Основную роль в фитопланктоне играли 18 видов водорослей из 7 отделов, то есть они были доминантами

или субдоминантами на какой-либо из исследованных станций. Из синезеленых водорослей это *Anabaena flos-aquae*, *Anabaena circinalis*, *Aphanizomenon flos-aquae*, *Woronichinia naegeliana* (Unger) Elenkin, *Planktothrix agardhii* (Gomont) Anagnostidis & Komárek, *Microcystis wesenbergii* (Kom.) Starmach, *Microcystis viridis* (A. Braun) Lemmermann и *Microcystis reinboldii* (Richter) Forti. *Aphanizomenon flos-aquae* – они доминировали на большинстве исследованных станциях, за исключением ст. 1 и станций, где температура воды была менее 13 °С (это ст. 222, 86, 82 и 105). Виды рода *Anabaena* были обильны в Волховской губе и на ст. 25. Вид *Woronichinia naegeliana* доминировал в губе Петрокрепость. *Planktothrix agardhii* входил в доминантный комплекс фитопланктона на отдельных станциях вдоль западного (ст. 60) и восточного (ст. П1) берегов. Виды рода *Microcystis* наибольшего развития достигали в районе Волховской губы (ст. 1). Как обычно, летом в Ладоге массово вегетировали криптофитовые водоросли – виды рода *Cryptomonas* (*Cryptomonas* sp. # 10–13×17–25µm, *Cryptomonas* sp. # 14–17×26–33µm) и *Rhodomonas lacustris*. Эти водоросли являлись доминантами практически на всех исследованных станциях (кроме ст. Е и 8). В районе бухты Петрокрепость, как и в прошлом году, в доминирующий комплекс фитопланктона входил крупный представитель динофитовых водорослей *Ceratium hirundinella* (O.F. Müller) Dujardin. Из золотистых водорослей в районе восточного берега и на северо-западе преобладал вид *Uroglena americana* G.N. Calkins. Среди диатомовых водорослей наибольшего развития достигали виды *Aulacoseira islandica*, *Aulacoseira formosa* и *Tabellaria fenestrata* (Lyngbye) Kützing. В основном диатомеи были обильны вдоль западного берега и в районе северной глубоководной части озера. Желтозеленая водоросль *Tribonema affine* (Kützing) G.S. West входила в доминантный комплекс фитопланктона в бухте Петрокрепость, в Волховской и в Свирской губах. На многих исследованных станциях в качестве субдоминанта выступала крупная хлорококковая водоросль *Botryococcus braunii* Kützing.

Вклад основных систематических групп водорослей в общую численность фитопланктона исследуемых станций представлен на рис. 11. Как обычно, летом по численности преобладали синезеленые (до 87% общей численности фитопланктона) и криптофитовые (до 80%) водоросли. Золотистые водоросли достигали 52% общей численности фитопланктона на северо-западе озера. В районе западного берега были также многочисленны диатомовые водоросли. Общая численность водорослей по станциям различалась на порядок, от 1815 до 18014 тыс. кл./л.

Максимальная численность водорослей отмечена в Волховской губе (ст. 1) за счет вклада в сообщество мелкоячеичных колониальных синезеленых водоро-

слей (табл. 11), видов *Microcystis wesenbergii* (Komárek) Komárek, *Microcystis aeruginosa* (Kützing) Kützing, *Microcystis grevillei* (Berkeley) Elenkin и *Microcystis viridis*. Минимальная численность фитопланктона была обнаружена в бухте Петрокрепость (ст. Е).

Вклад основных систематических групп водорослей в общую биомассу фитопланктона исследуемых станций представлен на рис. 12.

По биомассе на всех исследованных станциях, за исключением ст. 8, доминировали криптофитовые водоросли (15–82% общей биомассы фитопланктона) с характерными для летнего ладожского планктона видами рода *Cryptomonas* (*Cryptomonas* sp. # 10–13×17–25µm, *Cryptomonas* sp. # 14–17×26–33µm) и *Rhodomonas lacustris*. Синезеленые водоросли входили в доминантный комплекс фитопланктона в бухте Петрокрепость (30–62% общей биомассы), в Волховской губе (32–64%), в Свирской губе (35%), в районе восточного берега (36–61%), на отдельных станциях западного берега и на некоторых глубоководных центральных станциях (до 49%). Почти на всех станциях доминировал вид *Aphanizomenon flos-aquae*. В бухте Петрокрепость кодоминантом была *Woronichinia naegeliana*. В Волховской губе основную роль играли виды рода *Microcystis* и *Anabaena* (*A. circinalis*, *A. flos-aquae*). Золотистые водоросли (14–24%) преобладали в районе восточного берега, на ст. Е и 86. Доминировал вид *Uroglena americana*. На многих станциях озера обильно развивалась характерная для Ладожского озера желтозеленая водоросль *Tribonema affine*, составляя до 35% общей биомассы фитопланктона. Диатомеи преобладали преимущественно вдоль западного берега, достигая 49% общей биомассы фитопланктона, и в северной глубоководной части озера. Вдоль западного берега доминировали *Tabellaria fenestrata* и *Aulacoseira islandica*. На ст. 105 в доминантный комплекс фитопланктона входила поздне-весенняя диатомея *Aulacoseira formosa*. Динофитовые водоросли играли значительную роль в бухте Петрокрепость на ст. Е. Доминировал крупный вид *Ceratium hirundinella*. Зеленые водоросли доминировали на некоторых станциях бухты Петрокрепость, Волховской губы и вдоль западного берега. Преобладал, как и обычно, вид *Botryococcus braunii*.

Биомасса фитопланктона в 2016 г. изменялась от 0,43 до 2,95 мг/л. Максимальная биомасса наблюдалась на ст. 105 (северная глубоководная часть озера), а минимальная – в бухте Петрокрепость на ст. Е (табл. 11). В среднем для озера биомасса составила $1,32 \pm 0,15$ мг/л (число станций $n = 22$).

В июне 2017 г. в озере еще существовал термобар, и температура воды в этот период изменялась от 2,6 до 14 °С. Минимальная температура воды наблюдалась в глубоководном северном районе озера (ст. 105), а максимальная – на юге, в Волховской губе (ст. 1).

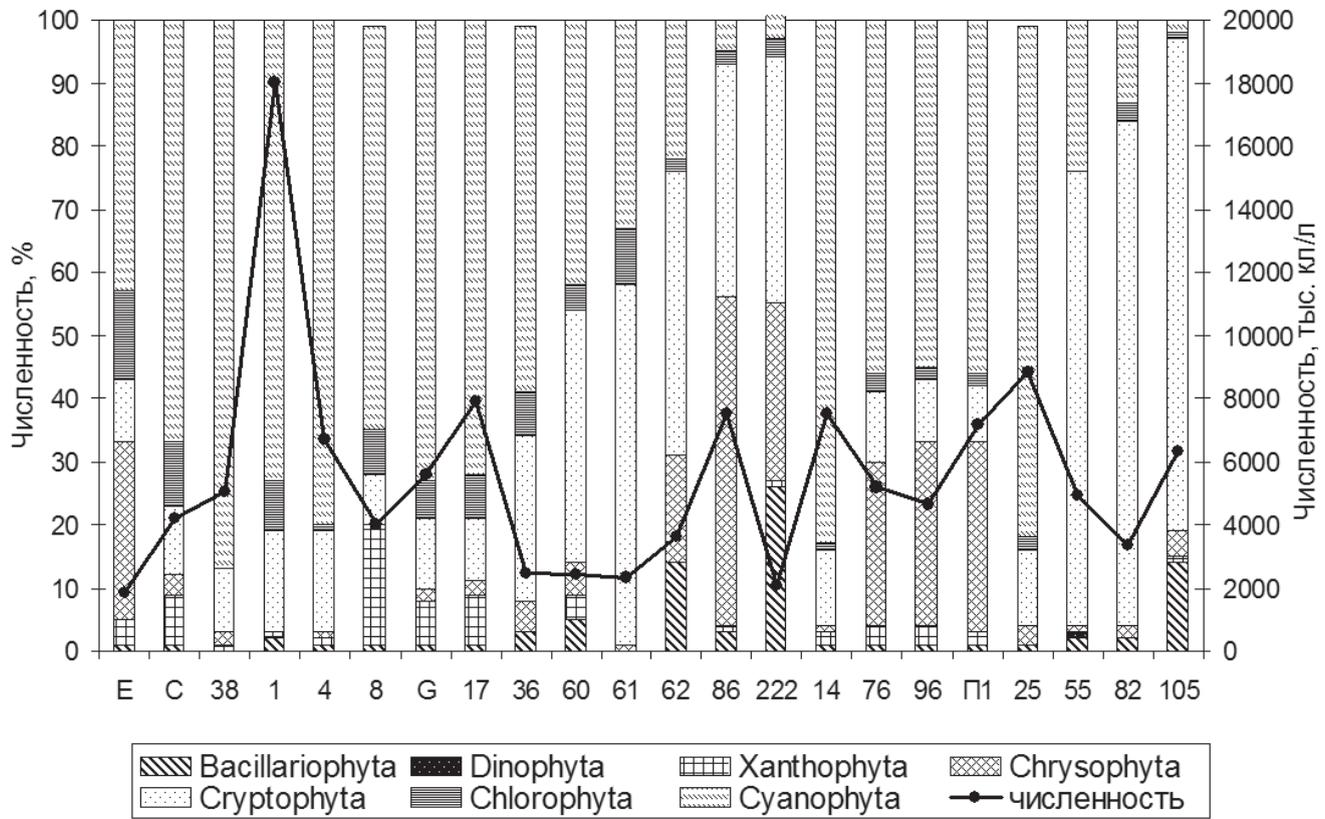


Рис. 11. Структура фитопланктона по численности на исследованных станциях Ладожского озера в 2016 г.

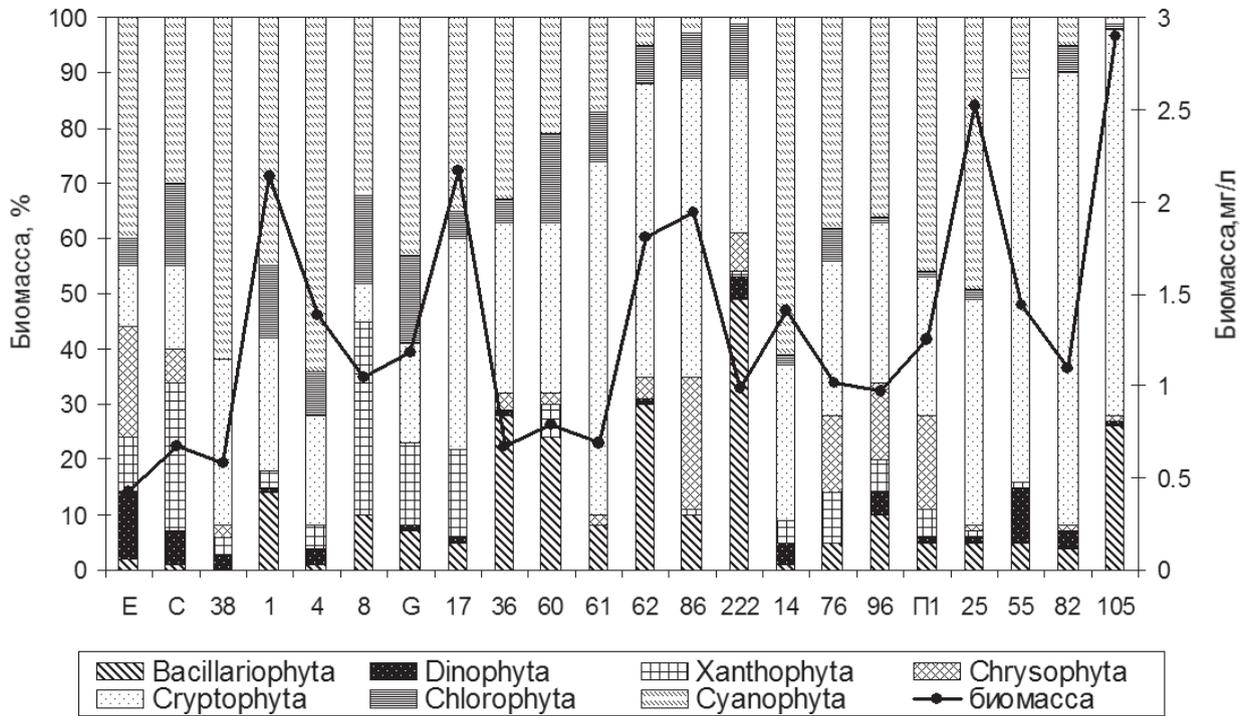


Рис. 12. Структура фитопланктона по биомассе на исследованных станциях Ладожского озера в 2016 г.

Численность (тыс. кл./л) и биомасса (мг/л) основных систематических групп водорослей на станциях Ладожского озера в июне (24–30) 2016 г.*

Станция	Сине-зеленые	Крипто-фитовые	Диа-томовые	Зеленые	Золотистые	Желто-зеленые	Дино-фитовые	Сумма
Е	786	182	8	254	502	80	6	1815
	0,172	0,048	0,008	0,023	0,086	0,040	0,086	0,427
С	2802	468	6	406	150	360	10	4202
	0,206	0,100	0,006	0,100	0,039	0,180	0,044	0,675
38	4368	502	0	4	120	40	2	5036
	0,359	0,173	0	0,008	0,012	0,020	0,008	0,580
1	13240	2822	282	1536	12	120	2	18014
	0,962	0,508	0,310	0,285	0,009	0,060	0,008	2,142
4	5360	1094	10	94	48	100	10	6716
	0,891	0,281	0,007	0,116	0,008	0,050	0,038	1,391
8	2550	336	58	294	4	740	0	3980
	0,342	0,070	0,101	0,165	0,002	0,370	0	1,050
G	4096	642	72	334	82	364	2	5592
	0,505	0,209	0,082	0,187	0,009	0,182	0,002	1,176
17	5698	776	72	544	128	680	2	7900
	0,778	0,819	0,104	0,101	0,018	0,340	0,008	2,168
36	1436	638	80	172	130	0	4	2460
	0,222	0,209	0,186	0,031	0,017	0	0,010	0,675
60	1020	960	124	106	124	90	2	2426
	0,169	0,242	0,194	0,124	0,014	0,045	0,002	0,790
61	734	1304	30	202	32	0	0	2302
	0,117	0,439	0,055	0,060	0,016	0	0	0,687
62	784	1610	500	74	618	0	8	3594
	0,096	0,964	0,553	0,118	0,071	0	0,012	1,814
86	412	2764	250	160	3910	20	0	7516
	0,058	1,046	0,187	0,160	0,476	0,010	0	1,937
222	78	802	526	50	580	10	8	2054
	0,012	0,277	0,484	0,104	0,066	0,005	0,042	0,990
14	6248	916	40	106	82	112	8	7512
	0,868	0,389	0,008	0,021	0,013	0,056	0,056	1,411
76	2858	568	68	162	1364	180	2	5202
	0,387	0,288	0,053	0,058	0,140	0,090	0,008	1,024
96	2534	478	40	88	1366	120	6	4632
	0,350	0,279	0,096	0,009	0,140	0,060	0,033	0,967
П1	4044	644	34	160	2164	130	8	7184
	0,575	0,317	0,052	0,008	0,218	0,065	0,012	1,247
25	7180	1100	90	202	248	32	6	8858
	1,238	1,040	0,115	0,060	0,028	0,016	0,018	2,515
55	1188	3572	102	0	44	20	28	4954
	0,158	1,043	0,076	0	0,006	0,010	0,144	1,437
82	432	2680	70	82	80	0	8	3352
	0,058	0,899	0,047	0,054	0,008	0	0,030	1,096
105	132	4984	866	104	230	16	10	6342
	0,021	2,080	0,758	0,021	0,034	0,008	0,032	2,954

Примечание: * Первая строчка – численность, вторая строчка – биомасса.

Биомасса фитопланктона на исследованных станциях изменялась от 0,01 до 2,6 мг/л. Минимальные значения биомассы наблюдались в северной холодной глубоководной части озера (ст. 105), а максимальные – в районе восточного берега (ст. 49). Средние величины биомассы для теплоинертной области озера составляли $0,24 \pm 0,14$ мг/л ($n = 4$), а для теплоактивной области озера – $1,0 \pm 0,11$ мг/л ($n = 19$).

В летний период (июль-август) биомасса фитопланктона на исследованных станциях в 2017 г. изменялась от 0,3 до 2,3 мг/л. Минимальное значение биомассы наблюдалось в районе Волховской губы (ст. 8), а максимальное – в районе восточного берега (ст. 21) и на северо-западе озера (ст. 109). Средняя величина биомассы для озера составила $1,00 \pm 0,15$ мг/л ($n = 21$).

Полученные средние для озера величины биомассы фитопланктона укладываются в пределы многолетних колебаний этого параметра для летнего периода (обычно это конец июля – начало августа) [37].

На рис. 13 показано распределение хлорофилла-а и биомассы фитопланктона в 2016 г. Концентрация хлорофилла-а изменялась от 1,42 до 8,33 мкг/л. Максимальное значение наблюдалось на ст. 86 (северо-запад озера), а минимальное – на ст. Е (бухта Петрокрепость). Среднее значение хлорофилла-а (Chl-a) для

озера составило $3,96 \pm 0,42$ мкг/л ($n = 22$). Как видно из рисунка, биомасса в целом изменялась параллельно концентрации хлорофилла-а, коэффициент корреляции: $r = 0,87, p \leq 0,01$.

В 2017 г. в июне концентрация хлорофилла-а на исследованных станциях изменялась от 0,08 до 5,6 мкг/л. Минимальное значение концентрации хлорофилла-а, как и биомассы, отмечены на ст. 105, а максимальное – на ст. 49. Средние величины концентрации хлорофилла-а для теплоинертной области озера составляли $0,47 \pm 0,24$ мкг/л ($n = 4$), а для теплоактивной области озера – $3,2 \pm 0,27$ мкг/л ($n = 19$).

В июле-августе 2017 г. концентрация хлорофилла-а на исследованных станциях изменялась от 0,83 до 7,6 мкг/л. Минимальное значение концентрации хлорофилла-а, так же как и биомассы, наблюдалось на ст. 8, а максимальное – на ст. 109. Средняя для озера величина концентрации хлорофилла-а составила $3,2 \pm 0,42$ мкг/л ($n = 21$).

Средние величины биомассы и хлорофилла-а позволяют охарактеризовать Ладожское озеро как мезотрофный водоем [6, 16, 17]. В целом в настоящее время можно говорить о стабильности Ладожского озера по показателям фитопланктона.

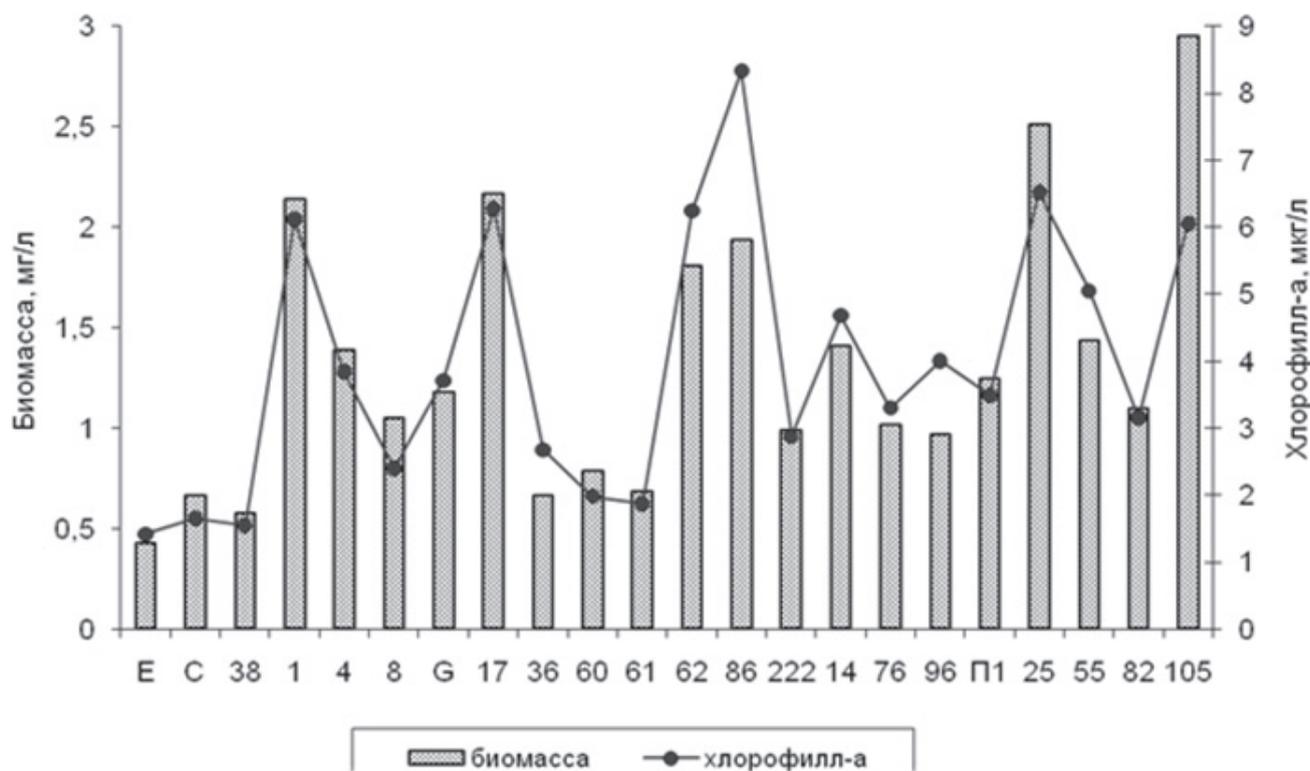


Рис. 13. Распределение биомассы фитопланктона и хлорофилла-а на станциях Ладожского озера в конце июня 2016 г.

В соответствии с ГОСТ 2761-84³ по показателю биомассы большая часть исследованных станций относится к 1-му классу качества воды, а меньшая часть – ко 2-му классу.

Бактериопланктон

Величины микробиологических параметров, полученные для Ладожского озера до 2017 г., отражают характерный уровень развития бактериального сообщества, свойственный этому водоему, – естественно, с определенными межгодовыми колебаниями (рис. 14). Межгодовые изменения среднелетних показателей общей численности бактериопланктона с 2000 г. по настоящее время менее значительны по сравнению с предшествующим периодом исследований, особенно в гипolimнионе. Максимальный разброс величин за этот период в эпи- и гипolimнионе составлял 1,7 и 1,6 раз соответственно, тогда как в 1994–1999 гг. в эпи- и гипolimнионе максимальные величины превышали минимальные в 2 и 3 раза соответственно. Еще более существенные колебания отмечались до 1994 г. Характер пространственно-временного распределения

³ ГОСТ 2761-84. Источники централизованного хозяйственно-питьевого водоснабжения Гигиенические, технические требования и правила выбора. М.: Стандартинформ; 2006.

микробиологических параметров в последние годы также характеризуется определенной стабильностью и определяется, в основном, особенностями гидрофизического режима и развития фитопланктона Ладожского озера. Судя по величинам общей численности бактериопланктона, характерной для озера в последние годы, Ладога не выходит за границу мезотрофного состояния.

Благодаря широкому диапазону адаптационных возможностей и высоким скоростям роста микроорганизмы являются одним из наиболее информативных компонентов экосистем, способным реагировать на малейшие изменения экологических условий. Микроорганизмы участвуют в круговороте биогенных элементов и играют важную роль в процессах самоочищения водоемов. За счет деструкционной деятельности микрофлоры происходит трансформация большей части энергии, поступающей в водные экосистемы с автохтонным и аллохтонным органическим веществом. Еще в середине прошлого века была выявлена тесная связь между концентрацией бактериопланктона и продуктивностью водоемов, что позволяет по уровню количественного развития этого сообщества судить о трофическом статусе водоема [22, 61].

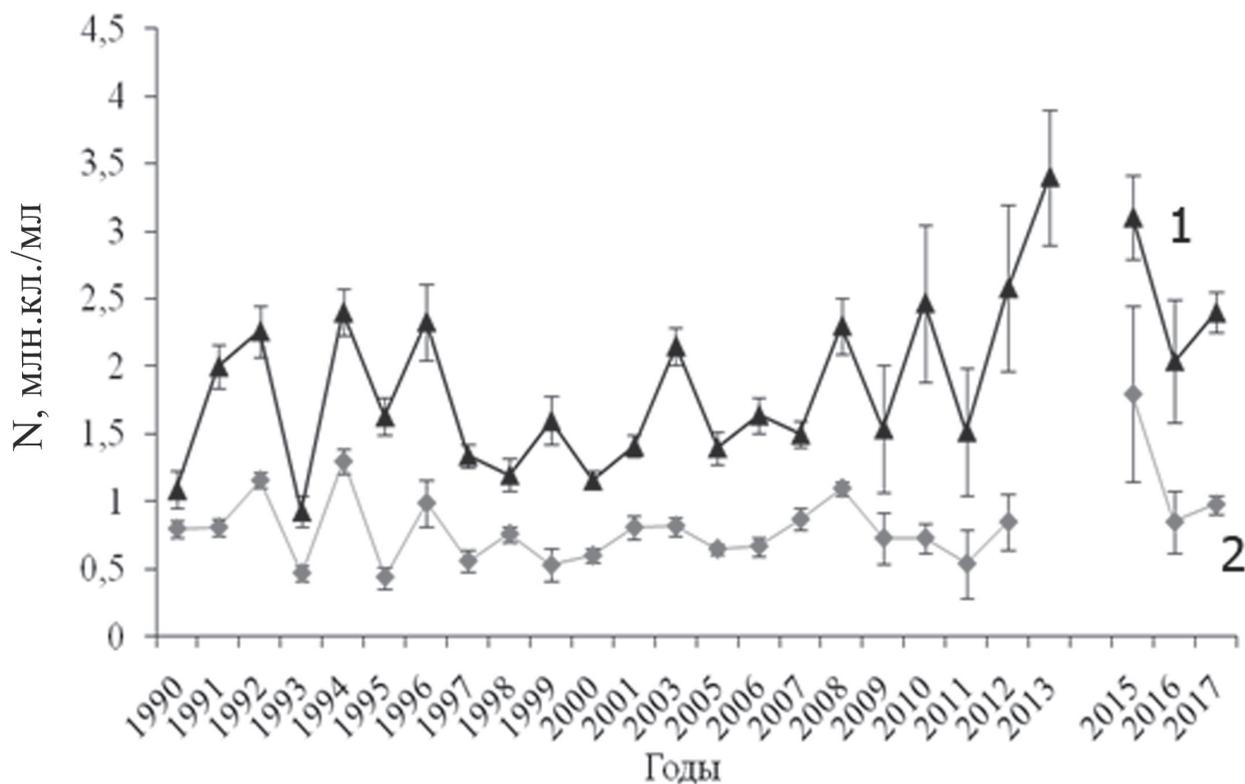


Рис. 14. Динамика общей численности бактериопланктона (N, среднелетние величины, млн кл./мл) в эпилимнионе (1) и гипolimнионе (2) Ладожского озера

Общая численность бактерий в воде является одним из основных показателей чистоты вод и трофического статуса водоемов, а также в большой степени характеризует интенсивность процессов самоочищения вод. Были установлены пределы колебаний численности бактерий, характерные для водоемов различного трофического статуса. В результате обнаружено, что среднее за вегетационный сезон количество бактериопланктона (млн кл./мл) составляет 0,2–1,4 в олиготрофных водоемах, 0,9–5,9 – в мезотрофных, 4,2–12,9 – в эвтрофных и 8,4–26,5 – в гиперэвтрофных [19]. Эти данные хорошо согласуются с величинами численности бактерий, рассчитанными по уравнению зависимости между концентрациями бактериопланктона и хлорофилла [63]. Однако нужно заметить, что определение трофического уровня водоемов производится в первую очередь по количеству фосфора и уровню развития фитопланктона, и результаты могут не всегда совпадать с таковыми по микробиологическим параметрам. Концентрация бактериопланктона, как правило, подвержена значительным сезонным колебаниям, поэтому при оценке степени эвтрофирования водоемов по общему количеству бактериопланктона лучше учитывать его сезонную динамику. Однако средние значения концентрации бактериопланктона за год или вегетационный период в стабильных водных экосистемах достаточно постоянны. Поэтому наибольшей надежностью обладают средние за вегетационный сезон величины общей численности микроорганизмов. При отсутствии систематических наблюдений на протяжении всего вегетационного сезона можно использовать данные, полученные во время наиболее показательного периода годового цикла – летней стагнации. В это время, чаще всего в июле – начале августа, в условиях максимального прогрева воды и пика развития фитопланктона обычно наблюдается и самый высокий уровень развития бактериопланктона. Поэтому наиболее репрезентативными при выявлении тенденций развития бактериального сообщества мы считаем данные, полученные в летний период при максимальных температурах воды и при наличии устойчивой температурной стратификации. Наиболее интенсивный уровень развития бактериопланктона в Ладожском озере по всем показателям за весь период исследований наблюдался в летний период.

Общая численность микроорганизмов в конце июня 2016 г. колебалась от 0,70 млн кл./мл в гипolimнионе глубоководной части озера до 4,6 млн кл./мл в поверхностном слое воды прибрежного района Ладоги (Свирская губа) (табл. 12).

Поздней весной и ранним летом общее количество бактерий в эпилимнионе наиболее мелководных районов – прибрежного и деklinального – обычно

превышает таковую в глубоководной части озера, что иллюстрируется, например, данными за 2011 и 2016 гг. (табл. 13). Как видно из табл. 13, средние величины общей численности микроорганизмов в прибрежном и деklinальном районах превышают аналогичные величины в глубоководной части озера в 1,2–3,2 раза.

В 2015 г. в гипolimнионе Ладожского озера наблюдались необычно высокие величины общей численности бактерий (рис. 14), максимальные за весь срок наблюдений, хотя и в некоторые предыдущие годы концентрация микроорганизмов в гипolimнионе была велика, особенно в 1990-е гг., в период особенно интенсивных колебаний численности бактериопланктона. В последний раз вышеуказанная величина существенно повышалась в 2008 г. Поскольку по объективным причинам мы не располагаем данными за 2014 г., невозможно определить, являлись ли данные 2015 г. отражением продолжения поступательного роста численности бактерий в гипolimнионе с 2013 г., или же речь шла лишь об особенностях этого года. В 2016 и 2017 гг. общая численность бактерий снижалась по сравнению с 2015 г. и приближалась к таковой в 2008, 2010 и 2012 гг. В 2017 г. концентрация микроорганизмов несколько повысилась по сравнению с 2016 г. как в эпи-, так и в гипolimнионе, но это повышение укладывается в пределы нормальных межгодовых колебаний. Кроме того, это может объясняться тем, что в 2017 г. пробы отбирались в период максимальных температур воды и интенсивности развития фитопланктона (конец июля – начало августа), тогда как в 2016 г. – в начале лета (конец июня). Судя по результатам исследований 2016–2017 гг., высокие величины общей численности микроорганизмов в 2015 г. не являлись продолжением роста численности бактерий в гипolimнионе с 2013 г., а свидетельствовали об особенностях 2015 г.

Средние величины общей численности микроорганизмов в отдельных районах Ладоги представлены в табл. 13. Пробы в 2011 г. отбирались в середине июня, когда в озере еще существовал термический бар и концентрация бактериопланктона в глубоководных районах была низка (в 2–3 раза ниже, чем в 2010 и 2012 гг.). В 2016 г. пробы отбирались в конце июня, при этом стояла необычно теплая погода, и температура воды была достаточно высокой, поэтому концентрация микроорганизмов во всех районах была несколько выше, чем в 2011 г., хотя и не существенно. Тем не менее, общая численность бактериопланктона в 2016 г. во всех районах была ниже таковой в те годы, когда пробы отбирались в начале августа, особенно в глубоководной части озера (табл. 13).

Судя по величинам общей численности бактериопланктона в последние годы, Ладожское озеро, в целом, является мезотрофным водоемом.

Общая численность бактериопланктона (N) в Ладожском озере в июне 2016 г.

Станция	Глубина на станции, м	Горизонт	N, млн кл./мл
С	9,5	—*	2,81
Е	5,5	—	2,10
Г	8,6	—	3,80
1	6	—	3,80
4	12	—	3,30
8	8	—	2,40
17	5,5	—	4,60
14	29,5	—	2,60
25	32	—	2,30
		Дно	0,88
36	17,6	—	2,01
		Дно	1,61
38	22	—	1,80
		Дно	1,42
60	10,5	—	1,34
		Дно	0,98
61	9,5	—	2,00
		Дно	1,10
62	30	—	2,33
		Дно	0,84
55	70	—	1,61
		10 м	1,27
		Дно	0,72
76	15	—	2,70
		Дно	1,60
82	68	—	1,53
		10 м	1,28
		Дно	0,98
86	94	—	1,95
		Дно	0,86
222	35–40	—	1,66
		Дно	0,67
96	85	—	2,13
		10	2,16
105	220	Дно	0,85
		—	1,81
		10 м	1,20
		25 м	—
		100 м	0,77
Дно	0,70		

Примечание: * – = поверхность.

Средние величины общей численности бактериопланктона (млн кл./мл)
в различных зонах Ладожского озера в летний период

Дата	Прибрежная	Деклиналиная	Профундальная	Ультрапрофундальная
2010 г. (начало августа)	2,6 ± 0,57	1,5 ± 0,60	2,3 ± 0,58	2,7 ± 0,40
2011 г. (июнь)	2,0 ± 0,56	1,40 ± 0,10	0,90 ± 0,16	0,62*
2012 г. (начало августа)	2,7 ± 0,85	2,1 ± 0,38	2,6 ± 0,31	3,4 ± 0,67
2013 г. (начало августа)	3,6 ± 1,20	3,0 ± 0,80	3,1 ± 1,00	4,1 ± 0,81
2015 г. (начало августа)	2,9 ± 0,91	2,4 ± 0,76	2,0 ± 0,98	2,1 ± 1,27
2016 г. (июнь)	2,60 ± 1,20	1,72 ± 0,66	1,40 ± 0,52	1,22 ± 0,54
2017 г. (июль-август)	2,50 ± 0,83	2,27 ± 0,50	2,46 ± 0,61	2,62 ± 0,81

Примечание: * Определено по одной станции.

Микопланктон

Все водные грибы являются гетеротрофными организмами. Они участвуют в минерализации органических субстратов, а уровень заспоренности воды их пропадаулами (грибные зародыши гиф и споры различных типов) является показателем трофности водоема. В условиях антропогенного воздействия на водоем они могут быть использованы в качестве индикаторов загрязнения водоема. Их интенсивное развитие характерно для водоемов, подвергающихся антропогенному эвтрофированию. Микопланктон может влиять на активность и развитие других гидробионтов. Пути воздействия могут быть различными – от прямого паразитирования до опосредованного влияния путем выделения биологически активных метаболитов [55].

Исследования водной микофлоры Ладожского озера показали, что для всех районов озера характерны относительно низкие значения численности водных грибов. С 2001 г. средняя численность микопланктона по акватории озера колебалась от 500 до 900 пропадаул/л.

Качественный анализ микофлоры показал, что состав водных грибов в настоящее время представлен *Hyphochytridiomycetes*, *Chytridiomycetes*, *Zigomycetes*, *Deuteromycetes* (Fungi), *Oomycetes* (Chromista), которые характеризуются различной встречаемостью (рис. 15). Доминировали виды оомицетов, зигомицетов и несовершенных грибов. Из класса *Oomycetes* (Chromista) наиболее распространенными являются *Saprolegnia ferax* (Gruith.) Kütz. и *Leptomytus lacteus* Agardh. Из класса *Zygomycetes* периодически отмечалась высокая встречаемость грибов рода *Mucor*; представители остальных родов встречались редко. Класс *Deuteromycetes* широко представлен родами *Penicillium*, *Trichoderma*, *Candida* и *Rhodotorula*. Отмечается изменение качественного состава микопланктона в сторону увеличения численности

дрожжевых грибов, которые образуют в последние годы доминирующий комплекс, вытесняя виды других таксономических групп. При антропогенном воздействии отмечается повышение популяции дрожжевых клеток [53]. Видовой состав в исследованные периоды был одинаков.

Анализ частоты встречаемости микопланктона показал, что выделенные виды можно условно разделить на три группы: постоянные, периодические и редкие виды [50]. Группа постоянных обитателей представлена видами, чье развитие было стабильным на протяжении многолетних наблюдений, колебалась лишь численность того или иного вида (родов *Mucor*, *Trichoderma*, *Penicillium*). Вторая группа – виды, встречающиеся периодически по всей акватории или в отдельных районах озера. К этой группе относятся виды родов *Achlya*, *Chytridium*, *Aspergillus*. Третья группа – виды, встречающиеся эпизодически и имеющие очень низкую численность. Это представители родов *Fusidium*, *Rhizophidium*, *Woronina* и др. Они не могут оказывать существенного влияния на процессы, происходящие в озере. Таким образом, можно отметить, что первые две группы составляют стабильный комплекс мицелиальных грибов, участвующий в деструкционных процессах.

Исследования 2016 г. выявили повышение численности микопланктона по сравнению с 2015 г., при этом сохранилась тенденция видовой перестройки доминирующего комплекса, возможно, вызванная ростом объема новообразованного органического вещества. Высокие значения микопланктона были характерны для 1980-х гг. (максимум отмечался в 1986 г. и составлял 7500 п/л), что объяснялось последствиями антропогенного эвтрофирования. Снижение численности стало наблюдаться с 1991 г., когда антропогенная нагрузка на озеро упала (рис. 16). С 2001 г. средняя численность микопланктона по акватории озера колебалась от 500 до 900 пропадаул/л.

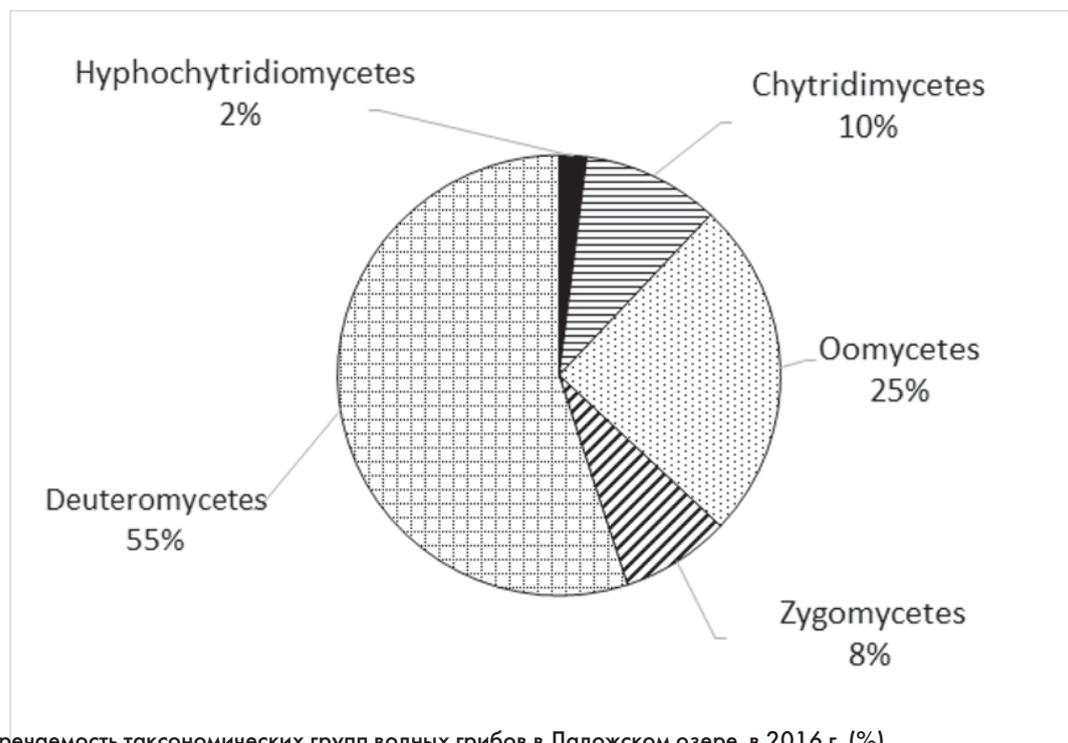


Рис. 15. Встречаемость таксономических групп водных грибов в Ладожском озере в 2016 г. (%)

С 2009 г. отмечался рост численности водных грибов с достижением наибольшего значения в 2013 г. (7000 пропагул/л). Наиболее интенсивно развит микопланктон в прибрежном районе (рис. 17).

Именно здесь были выделены виды, развитие которых связано с повышенным содержанием органического вещества и антропогенного загрязнения – *Saprolegnia ferax* и *Leptomytus lacteus* [18, 57]. Причем на грибах рода *Saprolegnia* был обнаружен паразитирующий *Woronina polycystis* Cornu. В Волховской губе выделялись дрожжевые грибы *Rhodotorula rubra* (Schimon) F.C. Harrison, Nouveau Traité Méd. и *Torulopsis candida* (Saito) Lodder, что указывает на локальное техногенное воздействие [56]. В профундальном районе отмечались единичные экземпляры *Rhizophidium planctonicum* Canter, паразитирующие на *Aulacoseira formosa*.

Надо отметить, что полученные данные не показали наличия грибов в таких объемах, которые могли бы привести к ухудшению качества воды. Интерес представляет изменение качественного состава микопланктона в сторону увеличения численности дрожжевых грибов, которые и входят в доминирующий комплекс, вытеснив виды других таксономических групп.

Зоопланктон

Сообщество зоопланктона является одним из основных планктонных сообществ, обладающих высокой

скоростью размножения, что определяет его значительную численность, а интенсивная фильтрационная активность зоопланктона, большое количество видов которого являются фильтраторами и седиментаторами, обуславливает ведущую роль зоопланктона в самоочищении вод и формировании качества воды. Ниже мы рассмотрим основные характеристики развития этого сообщества в различных районах Ладожского озера, включая последние годы.

Бухта Петрокрепость

За период наблюдений в последнее десятилетие число видов зоопланктона, обнаруженных в бухте, варьировало от 19 до 30 и было максимальным в 2007 г., а минимальным – в 2008 г. (табл. 14, 15).

В 2017 г. в летнем планктоне бухты Петрокрепость обнаружено 24 вида из четырех основных структурообразующих групп: Rotifera – 11, Cladocera – 11, Calanoida – 3, Cyclopoida – 3. В июле 2017 г. до 67% численности зоопланктона составляли коловратки (рис. 18), среди которых 43% приходилось на долю *Conochilus hippocrepsis* (Schrank) и 56% – на долю *Kellicottia longispina* (Kellicott).

Наиболее часто в зоопланктоне бухты доминировали коловратки (рис. 18): *C. hippocrepsis* в 2007, 2008 и 2017 гг.; *Kellicottia longispina* – в 2007 и 2017 гг.; *Polyarthra dolichoptera* Idelson – в 2012 г. В 2010 г., самом жарком году за весь период наблюдений (температура воды достигала 25 °С), массовым видом в бухте

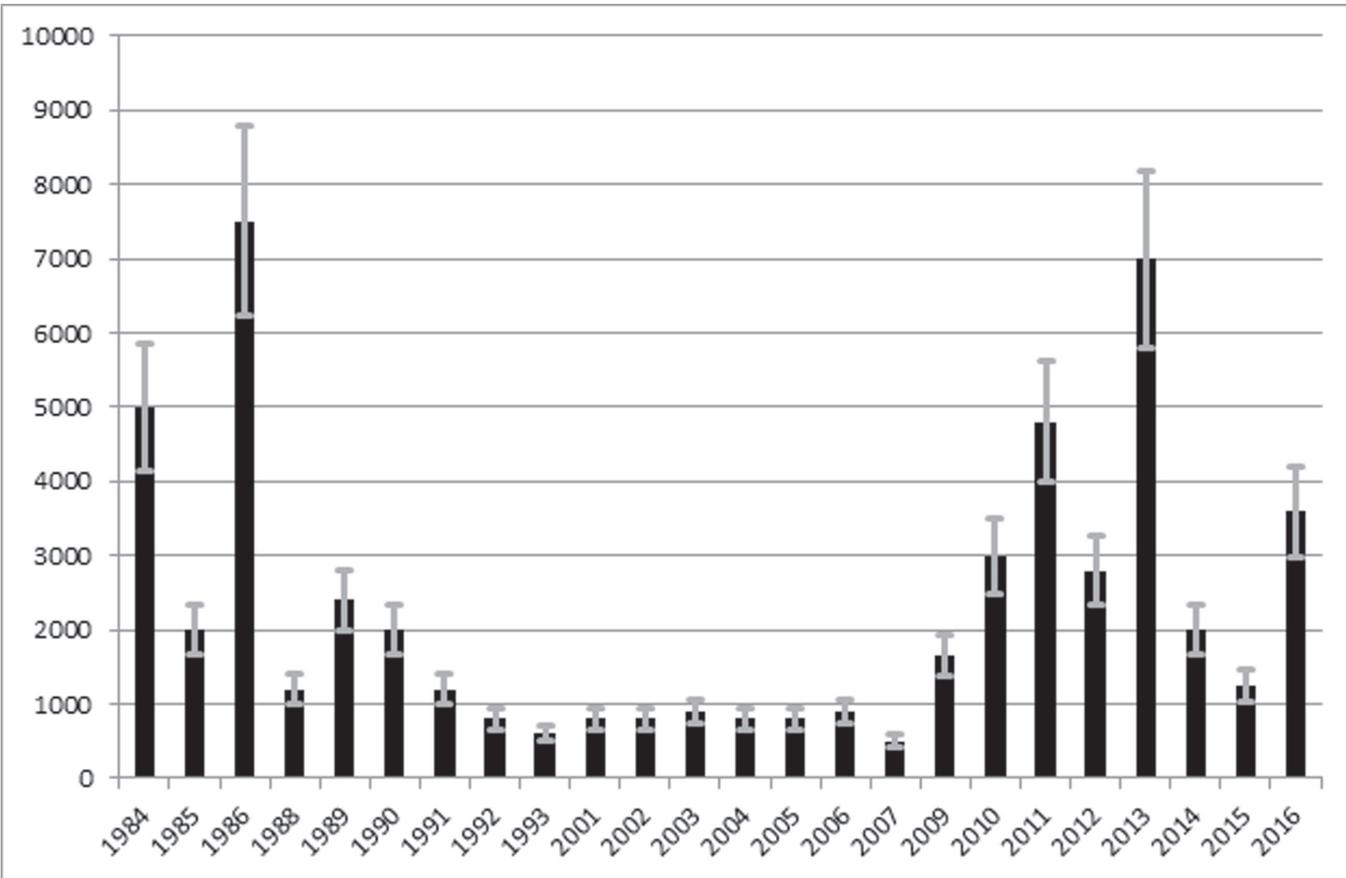


Рис. 16. Численность водных грибов в различные годы в Ладожском озере

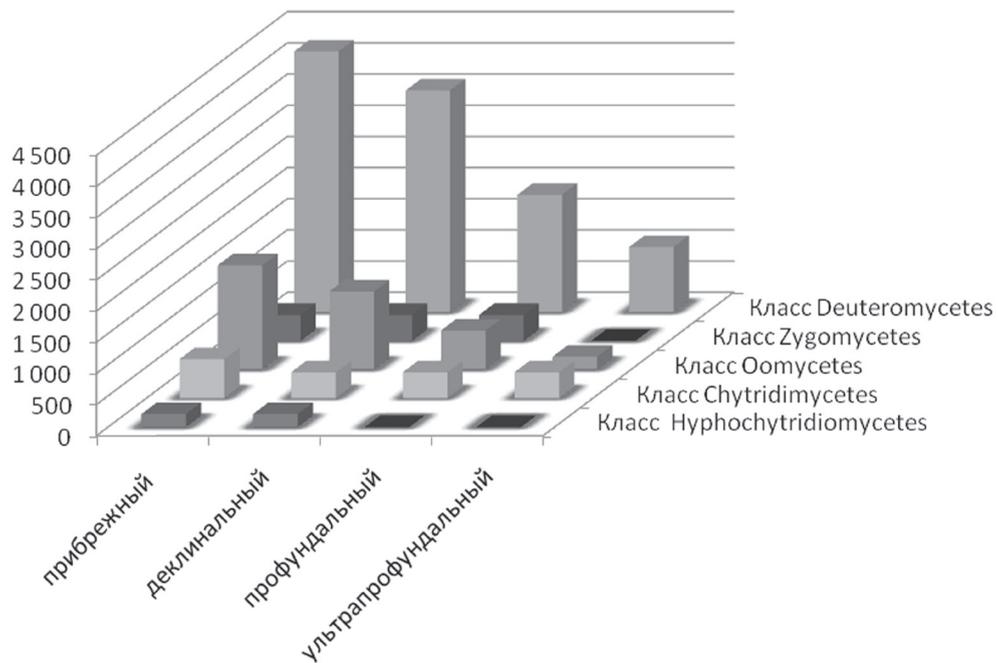


Рис. 17. Распределение микопланктона по районам Ладожского озера (пропагул/л)

Петрокрепость был циклоп *Thermocyclops oithonoides* Sars, многочисленны также были науплии циклопов. Аномально высокие температуры в 2010 г. определили лидирующее развитие веслоногих рачков и угнетение развития коловраток, адаптированных обычно к более низким температурам в Ладожском озере.

Диапазон численности зоопланктона в бухте составлял 8,6–190,3 тыс. экз./м³. Ее минимальные и максимальные величины наблюдались на ст. С, соответственно в 2008 и в 2012 гг. В целом величины численности и биомассы находились в пределах межгодовых колебаний (табл. 12, 13).

В 2017 г. основу биомассы зоопланктона в равных долях формировали ветвистоусые и веслоногие рачки, незначительно меньшей была доля коловраток (38 : 36 : 26). За весь период наблюдений вклад ветвисто-

усых в биомассу изменялся от 32 до 85% и, как правило, превышал суммарный вклад всех веслоногих. Биомасса в 2017 г. была невысокой и составляла в среднем 0,30 г/м³ и укладывалась в ее межгодовые колебания от 0,14 до 1,68 г/м³ (табл. 14, 15). Высокие уровни биомассы в 2010 г. связаны с высокой температурой воды, результатом чего стало возможным развитие в планктоне крупных форм ветвистоусых и веслоногих рачков. В 2012 г. отмечена значительная разница в количественных показателях на ст. С и Е. Ветровой нагон или изменения в направлении течений явились возможной причиной этого явления.

Во все годы на обеих станциях в бухте отмечены высокие показатели индекса Шеннона, диапазон которых составлял по численности 1,56–3,59 бит/экз. и по биомассе 2,07–3,81 бит/г. Низкие значения

Табл. 14

Значения структурных показателей зоопланктона на ст. Е в бухте Петрокрепость по годам

Год	Число видов	N	B	Доля (%) основных групп по N				Hn	Hb
				Rotifera	Cladocera	Calanoida	Cyclopoida		
2007	30	21,1	0,30	61	10	7	22	2,45	3,68
2008	20	13,2	0,26	50	19	15	16	3,28	3,22
2010	29	89,3	0,72	42	7	22	30	3,59	3,41
2012	25	94,0	1,56	41	38	7	14	3,28	2,07
2017	24	39,6	0,35	63	2	26	9	2,45	3,68
VAR	0,16	0,74	0,86	0,20	0,93	0,56	0,44	0,17	0,21

Примечание: N – численность, тыс. экз./м³; B – биомасса, г/м³; Hn – индекс Шеннона по численности, бит/экз.; Hb – индекс Шеннона по биомассе, бит/г.; VAR – коэффициент вариации.

Табл. 15

Значения структурных показателей зоопланктона на ст. С в бухте Петрокрепость по годам

Год	Число видов	N	B	Соотношение (%) основных групп по N				Hn	Hb
				Rotifera	Cladocera	Calanoida	Cyclopoida		
2007	26	20,0	0,33	59	8	11	22	3,09	3,65
2008	19	8,6	0,14	43	14	15	28	2,96	3,38
2010	29	151,8	1,69	31	13	14	12	3,54	3,56
2012	22	190,3	0,50	95	3	1	1	1,93	3,44
2013	21	110,5	1,25	35	3	25	37	3,32	2,45
2017	22	26,0	0,24	67	3	17	13	3,41	3,81
VAR	0,16	0,98	0,96	0,44	0,70	0,57	0,68	0,19	0,14

Примечание: Обозначения – как в табл. 14.

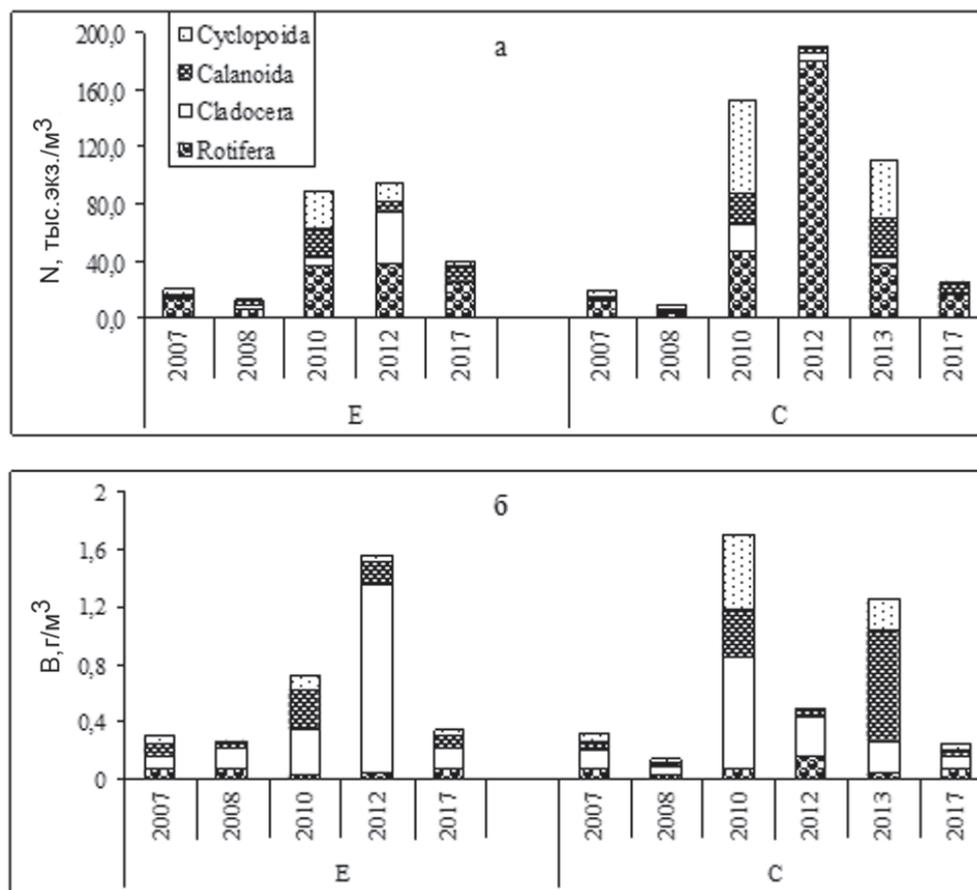


Рис. 18. Средние значения (медиана) численности (а) и биомассы (б) основных групп зоопланктона в бухте Петрокрепость на ст. Е и С в июле-августе по годам

коэффициента вариации числа видов и индекса Шеннона (табл. 14, 15) указывают на высокую стабильность зоопланктонного сообщества.

Волховская губа и прибрежная зона

В устье р. Волхов (ст. 1) в 2017 г. в летнем планктоне отмечено 14 видов: Rotifera – 3, Cladocera – 6, Calanoida – 3, Cyclopoida – 2. Доминировал один вид – *Conochilus hippocrepis*. Число видов зоопланктона на этой станции изменялось от 14 в 2017 г. до 25 в 2010 г. (табл. 16). Комплекс доминант был не постоянным и не ярко выраженным. Так, в 2007 г. доля входящих в доминантную группу *Conochilus hippocrepis* и *Mesocyclops leuckarti* (Claus) составляла всего 19 и 21%. Наиболее выраженным было доминирование *Bosmina crassicornis* Sars в 2008 (47%) и *Conochilus hippocrepis* в 2017 г. (86%).

Структуру численности зоопланктона в большей или меньшей степени формировали все его группы, только в 2008 г. 70% численности составляли ветвистоусые рачки, а в 2013 и 2017 гг 65 и 94% приходилось на долю коловраток, из которых в 2013 г. 38% составляли

коловратки рода *Polyarthra*, а в 2017 г. 86% составлял *Conochilus hippocrepis* (табл. 16, рис. 19).

Основной вклад в биомассу (от 72 до 88%) вносили ветвистоусые, за исключением 2007 г., когда их доля в общей биомассе была равна суммарной биомассе всех веслоногих (соотношение 48 : 47), и 2017 г., когда 30% общей биомассы составляли коловратки (рис. 19).

Максимальные численности (84,7 и 77,4 тыс. экз./м³) и биомассы (1,20 и 1,75 г/м³) наблюдались в 2010 и 2012 гг. В остальные годы диапазон численностей составлял 15,3–19,8 тыс. экз./м³. Минимальная биомасса (0,11 г/м³) отмечена в 2017 г. (табл. 16, рис. 19).

В 2017 г. очень низкий индекс Шеннона по численности (0,93) связан с доминированием *Conochilus hippocrepis*. В остальные годы диапазон изменений индекса Шеннона составлял по численности 2,71–3,34 бит/экз., а по биомассе – 2,49–3,01 бит/экз., что наряду с низкими показателями коэффициента вариации числа видов и индекса Шеннона по биомассе характеризовали зоопланктонное сообщество как стабильное.

Табл. 16

Значения структурных показателей зоопланктона на ст. 1 Волховской губы по годам

Год	Число видов	N	B	Соотношение (%) основных групп по N				Hn	Hb
				Rotifera	Cladocera	Calanoida	Cyclopoida		
2007	21	15,3	0,45	33	8	23	37	3,23	2,87
2008	18	19,7	0,63	4	70	12	13	2,77	2,91
2010	25	84,7	1,23	23	27	38	13	3,17	3,01
2012	23	77,3	1,75	11	28	22	38	3,34	2,49
2013	19	25,9	0,30	65	8	8	19	3,48	3,46
2017	14	17,90	0,10	94	3	1	3	0,93	2,1
VAR	0,19	0,80	0,84	0,91	1,04	0,76	0,69	0,34	0,17

Примечание: Обозначения – как в табл. 14.

Табл. 17

Значения структурных показателей зоопланктона на ст. 4 (Волховская губа) и ст. 8 (прибрежная зона) по годам

Год	Число видов	N	B	Соотношение (%) основных групп по N				Hn	Hb
				Rotifera	Cladocera	Calanoida	Cyclopoida		
Ст. 4									
2007	29	14,0	0,36	41	9	21	29	3,24	3,56
2008	24	26,0	0,23	50	7	21	22	2,95	3,54
2010	21	235,0	1,54	80	3	7	10	3,0	2,50
2012	33	128,6	1,92	21	19	28	32	3,38	2,98
2013	20	56,5	0,71	34	7	10	49	3,41	3,06
2017	23	55,7	0,56	80	4	9	7	2,71	3,27
VAR	0,20	0,83	0,77	0,48	0,67	0,53	0,62	0,09	0,13
Ст. 8									
2008	29	23,2	0,25	72	7	7	14	2,40	3,64
2010	29	124,0	1,31	47	8	7	38	3,51	3,23
2012	32	123,5	1,65	32	9	21	38	3,51	3,35
2013	24	50,4	0,85	34	27	10	28	3,59	1,22
2017	22	268,4	1,02	95	1	2	2	0,65	2,68
VAR	0,15	0,58	0,27	0,47	0,99	0,71	0,66	0,44	0,32

Примечание: Обозначения, как в табл. 14.

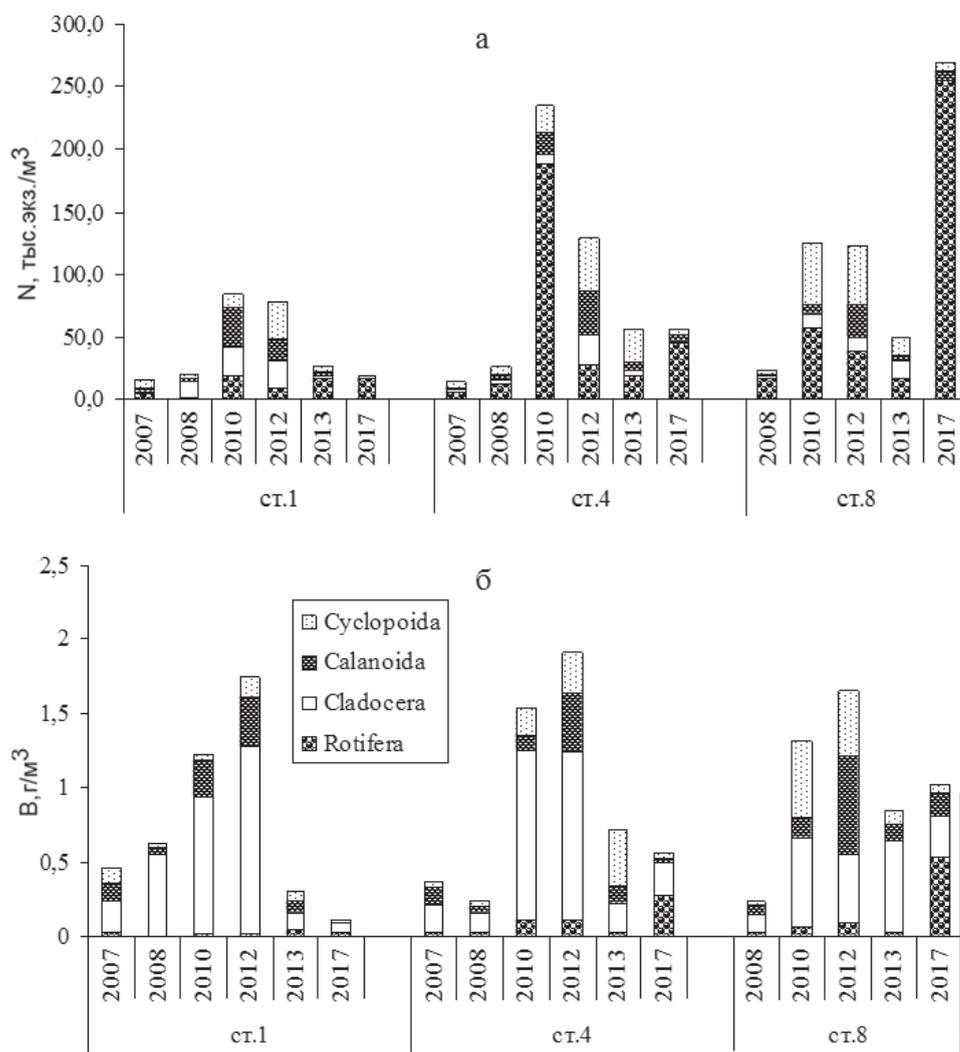


Рис. 19. Численность (а) и биомасса (б) основных групп зоопланктона на станциях Волховской губы (ст. 1, 4) и прибрежной зоны (ст. 8) в июле-августе по годам

На ст. 4 и 8, расположенных ближе к открытому озеру, но также подверженных влиянию вод реки Волхов, в 2017 г. обнаружен 31 вид зоопланктона: Rotifera – 11, Cladocera – 13, Calanoida – 4, Cyclopoida – 2. Число видов на обеих станциях было почти равным – 23 и 22 таксона. На ст. 4 не встречен крупный лимнический вид *Limnocalanus macrurus* Sars. Доминировали *Conochilus hippocrepis* и *Kellicottia longispina*.

По годам число видов изменялось от 21 до 33 и было минимальным в 2010 г. на ст. 4 и максимальным на этой же станции в 2012 г. (табл. 17). Массовыми формами зоопланктона здесь были *Conochilus hippocrepis*, *Kellicottia longispina*, *Polyarthra dolichoptera*, коловратки группы Synchaeta, *Thermocyclops oithonoides* и науплии калянид.

Основу зоопланктона по численности составляли коловратки и веслоногие – каляниды и циклопы.

Соотношение этих групп менялось по годам (рис. 19).

Численность зоопланктона на обеих станциях могла на порядок различаться по годам (табл. 17). Максимальные численности зарегистрированы на ст. 4 в 2010 г. и на ст. 8 в 2008 и 2017 гг. – 235,0, 128,6 и 268,4 тыс. экз./м³ соответственно.

На ст. 4 основу биомассы, как правило, составляли ветвистоусые рачки, за исключением 2013 г. (рис. 19). На ст. 8 половина, а в 2012 г. 66% общей биомассы приходилось на веслоногих рачков, причем в последние годы в этой части Ладожского озера каляниды преобладали над циклопами (рис. 19). Коловратки вносили существенный вклад в биомассу зоопланктона только в 2017 г. Если на ст. 4 биомасса имела значительные колебания, и диапазон ее величин составлял 0,23–1,91 г/м³, а коэффициент вариации – 0,82, то на ст. 8 изменчивость данного показателя была

невелика (коэффициент вариации 0,24), а значения биомассы были выше, чем на ст. 4 (табл. 15, рис. 19). Возможно, большая озерность, глубина и меньшее влияние волховских вод определяют более высокие численность и биомассу зоопланктона на ст. 8.

Диапазон изменения индексов Шеннона был небольшим, а его невысокая вариабельность, так же как и вариабельность числа видов, указывает на высокую стабильность зоопланктонного сообщества Волховской губы.

Деклинальная зона

В эпилимнионе мелководного района (ст. 25) в 2017 г. обнаружено 18 видов, из них Rotifera – 8, Cladocera – 5, Calanoida – 3, Cyclopoida – 2. Доминировал *Conochilus hippocrepis*. По годам число видов изменялось от 16 до 23 (табл. 18). Массовыми формами здесь были *Conochilus hippocrepis*, *Kellicottia longispina*, *Thermocyclops oithonoides* и науплии циклопов.

Основу численности составляли либо коловратки, либо коловратки и веслоногие рачки, среди последних основная доля принадлежала циклопам (рис. 20). В 2008 г. 34% численности формировала *Kellicottia longispina* и 19% – *Conochilus hippocrepis*. В 2017 г. зоопланктон на 88% состоял из *Conochilus hippocrepis*, а в 2007 и 2010 гг. численность зоопланктона почти в равных долях формировали коловратки и веслоногие рачки. Среди коловраток не было доминант, а у копепоид доминировал *Thermocyclops oithonoides*. В формировании численности зоопланктона во все сроки наблюдений отмечалась незначительная роль ветвистоусых рачков.

В данном районе озера наблюдались значительные колебания численности зоопланктона по годам – от 11,0 до 176,2 тыс. экз./м³ (табл. 16).

В биомассе зоопланктона доля ветвистоусых была более заметной, особенно в 2007 г. (41%), однако, как и в численности, основная роль в ее формировании принадлежала коловраткам и веслоногим рачкам (рис. 20). Диапазон изменений биомассы был не резко выражен, в сравнении с численностью, и составлял 0,20–0,89 г/м³ (табл. 18).

В 2017 г. низкий индекс Шеннона (0,95) здесь, как и в других районах Ладоги, связан с доминированием одного вида. В целом для эпилимниона мелководного района отмечается устойчивое равномерное распределение видов внутри сообщества.

Профундальная зона (центральный район)

В центре озера (ст. 55) в 2017 г. в эпилимнионе найдено 17 видов зоопланктона Rotifera – 9, Cladocera – 3, Calanoida – 3, Cyclopoida – 2. Доминировал *Conochilus hippocrepis*. Максимальное видовое разнообразие наблюдалось здесь в год максимального прогрева воды (2010 г.) и в 2013 г., в остальные годы диапазон видового разнообразия был незначительным и составлял 17–19 видов (табл. 19). Массовыми видами были: *Conochilus hippocrepis*, *Kellicottia longispina*, коловратки группы *Synchaeta*, *Thermocyclops oithonoides*.

В 2017 г. в эпилимнионе центра озера, как и во всех ранее описанных районах, основу численности зоопланктона составляли коловратки, среди которых 79% приходилось на *Conochilus hippocrepis*. Коловратки формировали численность зоопланктона во все годы наблюдений, составляя в ней от 49 до 86% , за исключением 2012 г., когда 73% общей численности было сформировано веслоногими рачками (рис. 21).

Максимальные численности зоопланктона – 121,1 и 128,2 тыс. экз./м³ – зарегистрированы в 2010 и 2017 гг.,

Табл. 18

Значения структурных показателей зоопланктона в эпилимнионе оз. Ладожского в деклинальной зоне (ст. 25) по годам

Год	Число видов	N	B	Соотношение (%) основных групп по N				Hn	Hb
				Rotifera	Cladocera	Calanoida	Cyclopoida		
2007	17	11,0	0,19	43	3	11	43	2,86	2,68
2008	16	23,6	0,40	74	3	5	18	3,02	2,04
2010	23	98,4	0,81	35	3	15	47	3,40	3,23
2012	22	90,5	0,63	81	4	7	8	3,18	3,49
2013	20	96,2	0,84	40	3	14	43	3,25	2,70
2017	18	176,3	0,60	93	1	4	2	0,92	2,53
VAR	0,15	0,72	0,43	0,40	0,35	0,50	0,74	0,33	0,19

Примечание: Обозначения, как в табл. 14.

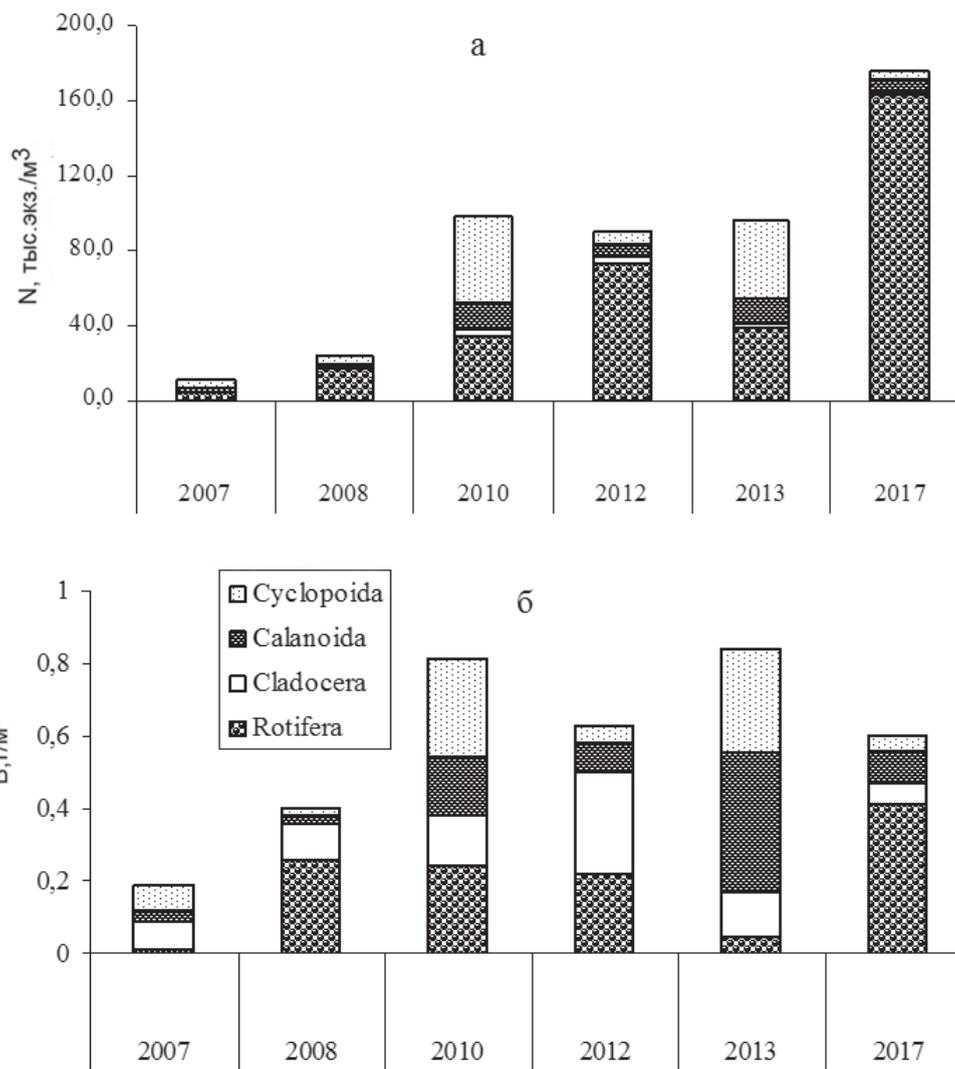


Рис. 20. Численность (а) и биомасса (б) основных групп зоопланктона в эпилимнионе (0–10 м) деklinальной зоны в июле-августе по годам

причем в оба года главной составляющей был вид *Conochilus hippocrepis*.

В биомассе доля ветвистоусых составляла до 43% и была сопоставима в 2008 и 2010 гг. с долей веслоногих, в равной степени состоящих из калянид и циклопов, а в 2007 г. – с долей коловраток (59 и 39% соответственно). В 2017 г. ветвистоусые не имели значимой доли в общей биомассе зоопланктона, которая была сформирована на 59% коловратками и на 39% веслоногими рачками (рис. 21). В 2017 г., несмотря на высокую численность, биомасса зоопланктона была незначительно больше, чем в годы с более низкой численностью (ее диапазон по годам составлял 0,26–0,70 г/м³). Это связано с тем, что в годы с небольшой численностью планктона в нем присутствовали крупные хищники *Bythotrephes cederstroemi* Schoedler, *Leptodora kindti* Lilljeborg,

Asplanchna priodonta Gosse и крупный фильтратор *Bosmina longispina* Leydig.

Индексы Шеннона были более низкими, чем в ранее описанных районах Ладожского озера. Их вариабельность была невысока, что свидетельствует о достаточной межгодовой стабильности сообщества. Невысокий индекс ($H_n = 1,41$) в 2017 г. также связан с доминированием одного вида (*Conochilus hippocrepis*).

Ультрапрофундальная зона (глубоководный район)

В эпилимнионе глубоководного района в 2017 г. найден 21 вид зоопланктона, из них Rotifera – 8, Cladocera – 5, Calanoida – 4, Cyclopoida – 4. Доминировали *Kellicottia longispina* и науплии калянид. За период исследований количество видов оставалось практически неизменным и было максимальным в 2012 г. (табл. 20). В группу доминант в разные годы входили *Conochilus hippocrepis*, *Filinia longisaeta*

Значения структурных показателей зоопланктона в эпилимнионе профундальной зоны Ладожского озера на ст. 55 по годам

Годы	Число видов	N, тыс. экз./м ³	B, г/м ³	Соотношение (%) основных групп по N				Hн	Hб
				Rotifera	Cladocera	Calanoida	Cyclopoida		
2007	17	34,1	0,33	85	1	5	9	2,47	2,25
2008	19	22,5	0,25	49	3	10	38	2,83	2,91
2010	25	121,2	0,70	74	6	9	11	2,30	3,24
2012	18	45,8	0,29	25	2	34	39	2,84	3,04
2013	27	50,7	0,34	80	1	9	10	3,42	3,78
2017	17	128,2	0,50	86	0,1	4	10	1,41	2,71
VAR	0,21	0,68	0,42	0,37	0,97	0,94	0,76	0,27	0,17

Примечание: Обозначения, как в табл. 14.

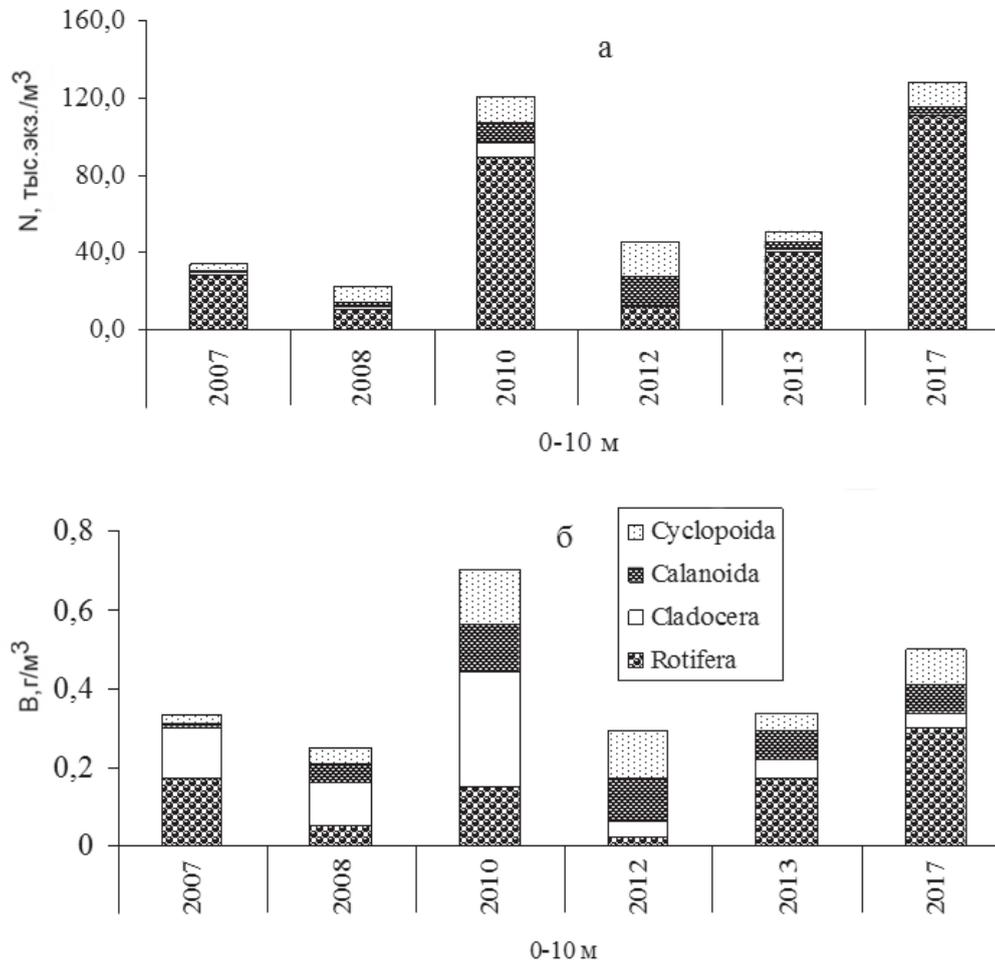


Рис. 21. Численность (а) и биомасса (б) основных групп зоопланктона в эпилимнионе профундальной зоны Ладоги в июле-августе по годам

(Ehrenberg), *Kellicottia longispina*, *Thermocyclops oithonoides* и науплии калянид.

Коловратки вносили в численность зоопланктона существенный вклад (от 26 до 45%), а в 2007 и 2013 гг. составляли ее основу (рис. 22). Доля ветвистоусых в формировании численности была несущественной на протяжении всего периода наблюдений. Диапазон численности изменялся от 17,2 до 110,0 тыс. экз./м³ (табл. 20). В год максимальной численности зоопланктон на 46% состоял из *Conochilus hippocrepis*.

Биомассу зоопланктона в эпилимнионе глубоководного района в первые три года исследований почти в равных долях формировали ветвистоусые и веслоногие рачки (рис. 22). В 2013 г. 52% общей биомассы составляли коловратки, за счет крупной коловратки *A. priodonta* (25%), а в 2017 г. 55% общей биомассы составляли веслоногие рачки, среди которых основной вклад вносили старшие копеподиты *Cyclops lacustris* Sars (19%) и *L. macrurus* (20%). Преобладание в эпилимнионе глубоководных рачков является особенностью 2017 г. Как правило, здесь биомассу формируют науплии, копеподиты и взрослые *Thermocyclops oithonoides* и *M. leuckarti*, копеподиты *Eudiaptomus gracilis* (Sars).

Диапазон изменения биомасс составлял 0,11–1,30 г/м³ и в целом соответствовал диапазону изменения численностей, за исключением 2013 г., когда численность и биомасса зоопланктона были сформированы коловратками, и 2017 г., когда количественное развитие зоопланктона определяли веслоногие рачки (рис. 22).

Индексы Шеннона были высокими и сравнимы с индексами в бухтах и мелководном районе. Их вариабельность была незначительной, что свидетельствует о межгодовой стабильности сообщества зоопланктона в этой части озера.

Рис. 23 показывает, что в 2007–2017 гг. прибрежная зона Ладоги характеризовалась наибольшим уровнем количественного развития летнего зоопланктона. Наименьшая численность сообщества характерна для губ Петрокрепость и Волховская, что возможно связано с влиянием вод реки Волхов и особенностями повышенной динамики водных масс. При этом уровень биомасс зоопланктона в губе Петрокрепость был сопоставим с таковым в профундальной зоне, а в Волховской губе – с деklinальной и ультрапрофундальной зонах и не превышал 0,6 г/м³.

Сравнение структуры и количественного развития зоопланктона по годам показало довольно устойчивую картину распределения основных групп зоопланктона и относительно равномерное распределение численностей и биомасс зоопланктона на исследованной акватории озера. Стабильные высокие значения индекса Шеннона и их низкая вариабельность свидетельствуют о высокой стабильности зоопланктонного сообщества озера. Низкие среднегодовые значения биомассы зоопланктона в исследованных губах, а также в деklinальной, профундальной и ультрапрофундальной зонах по классификации С.П. Китаева [16, 17] соответствуют олиготрофному статусу озерной экосистемы, наиболее продуктивная прибрежная зона относится к α-мезотрофному типу шкалы трофности озер по биомассе зоопланктона.

Макрозообентос

Для описания современного состояния макрозообентоса Ладожского озера мы подробно представим данные за 2017 г., в котором были получены детальные данные о состоянии макрозообентоса на всей акватории озера (всего 42 станции) (рис. 3).

Табл. 20

Значения структурных показателей зоопланктона в эпилимнионе ультрапрофундальной зоны оз. Ладожского по годам

Год	Число видов	N	B	Соотношение (%) основных групп по N				Hn	Hb
				Rotifera	Cladocera	Calanoida	Cyclopoida		
2007	21	17,2	0,11	77	11	7	5	2,32	3,17
2010	22	62,2	0,78	41	16	15	28	3,76	3,54
2012	24	38,5	0,46	26	10	24	40	3,31	3,14
2013	21	110,0	0,54	79	3	9	9	2,82	3,38
2017	21	56,9	1,30	45	3	35	17	3,23	2,82
VAR	0,06	0,61	0,69	0,44	0,65	0,64	0,72	0,18	0,08

Примечание: Обозначения, как в табл. 14.

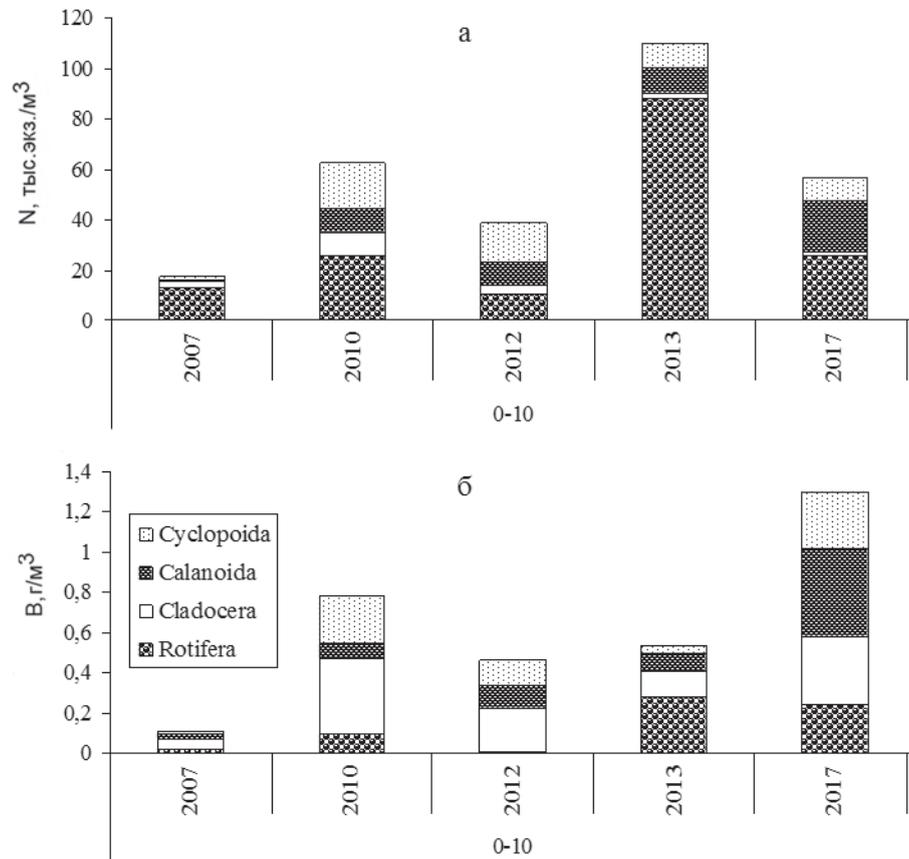


Рис. 22. Численность (а) и биомасса (б) основных групп зоопланктона в эпилимнионе ультрапрофундальной зоны Ладоги в июле-августе по годам

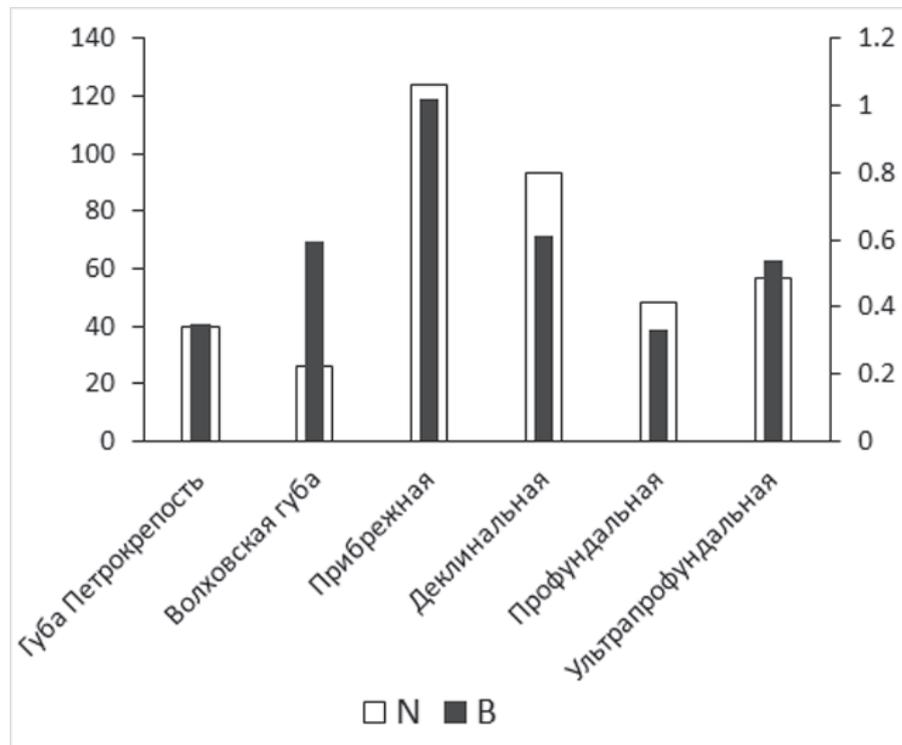


Рис. 23. Средние (медиана) межгодовые значения численности (N, тыс. экз./м³) и биомассы (B, г/м³) зоопланктона в различных зонах Ладожского озера в 2007–2017 гг.

На рис. 24 и 25 представлены количественные показатели развития и соотношение основных групп макрозообентоса на исследованных станциях Ладожского озера (станции расположены с севера на юг). В 2017 г. в открытых районах озера основу фауны макробеспозвоночных составляли представители четырех таксономических групп – Oligochaeta, Chironomidae, Amphipoda и Mollusca. Среди остальных групп зообентоса единично отмечались

Mermithidae (ст. 58 и 80), Turbellaria (ст. 61, 62, 17 ГМ, 28 ГМ, 21, G, 1, 29), Hydridae (ст. 17), Trichoptera (ст. 114) и Ceratopogonidae (ст. 17 ГМ).

В июне 2017 г. численность бентоса варьировала от 40 до 3400 экз./м², а биомасса – от 0,07 до 8,00 г/м². Максимальная биомасса наблюдалась в глубоководной части озера на ст. 95 на глубине 95 м, минимальная – в бухте Петрокрепость на ст. 112. В июле-августе пределы изменения численности составили

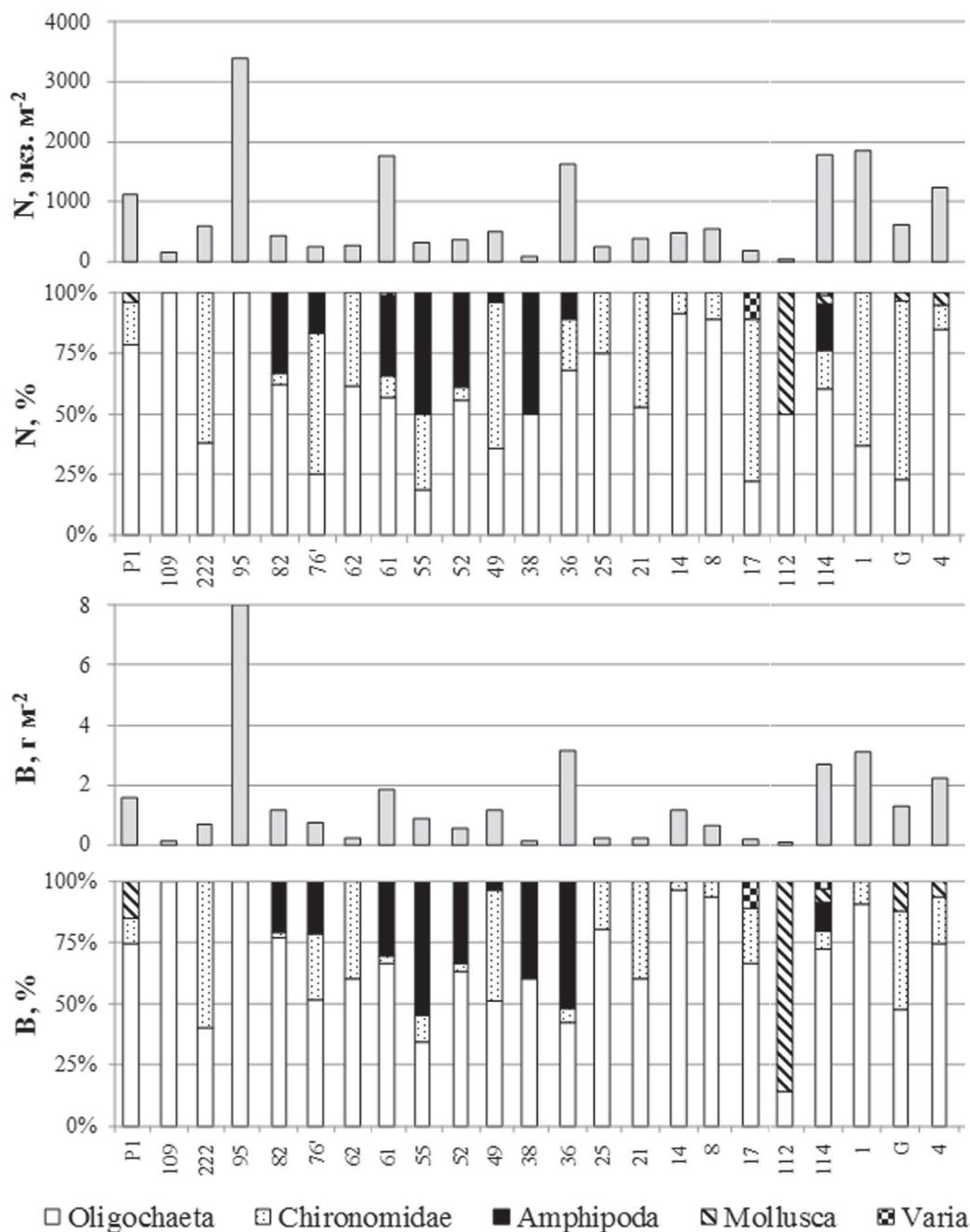


Рис. 24. Количественные показатели и соотношение основных групп макрозообентоса по численности (N) и биомассе (B) на исследованных станциях Ладожского озера в июне 2017 г.

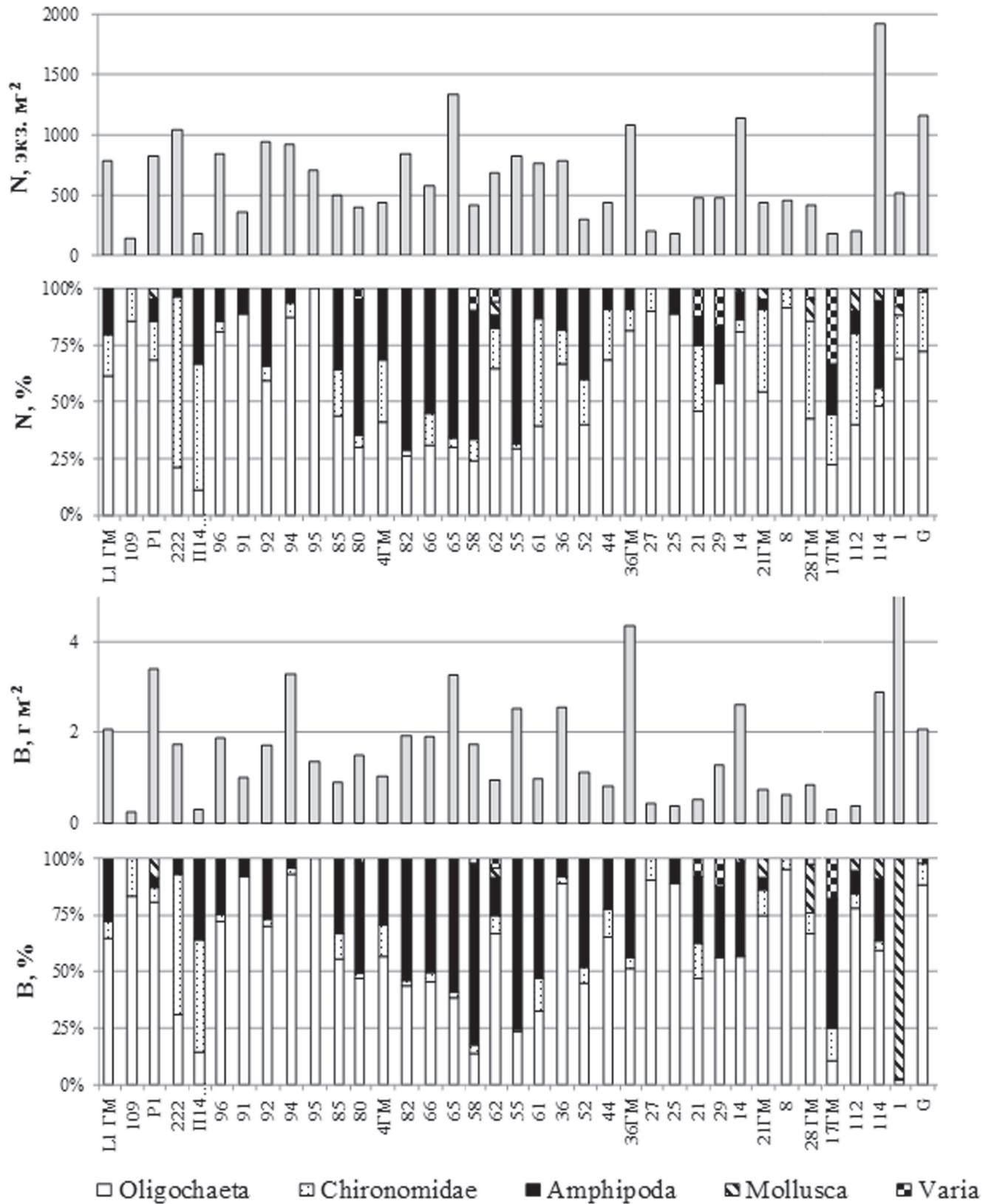


Рис. 25. Количественные показатели и соотношение основных групп макрозообентоса по численности (N) и биомассе (B) на исследованных станциях Ладожского озера в июле-августе 2017 г.

140–1920 экз./м², а биомассы – 0,24–23,23 г/м². Наибольшая биомасса отмечалась в Волховской губе в приустьевом участке р. Волхов (ст. 1), наименьшая – во впадинах на ст. 109 на глубине 210 м.

В северном глубоководном районе (ст. 109, 96, 95, 94, 92, 91, 85, Л1ГМ, П14 ГМ) на глубинах 85–210 м, без учета данных на ст. 95 в июне, регистрировались небольшие количественные показатели бентоса (140–940 экз./м²; 0,10–3,30 г/м²). Как по численности (44–100%), так и по биомассе (55–100%) преобладали олигохеты (рис. 24, 25). Только на ст. П14ГМ в районе пос. Моторное основу биомассы (0,28 г/м²) зообентоса определяли хирономиды (50%) и амфиподы (36%), на долю олигохет приходилось всего лишь 14%. Обращают на себя внимание максимальные значения численности (3400 экз./м²) и биомассы (8 г/м²) олигохет на ст. 95 за весь период наших наблюдений в этом районе озера с 1994 г. В июле-августе эти показатели были уже значительно ниже (700 экз./м², 1,36 г/м²). Такие большие количественные показатели малощетинковых червей регистрировались здесь и ранее. Из литературных источников известно, что в 1992–1996 гг. на глубинах 90 м биомасса донных животных в отдельные годы достигала 9 г/м² [45]. Высокий уровень развития олигохет отмечался также на ст. 94 в августе 2009 г. (4,18 г/м²), а на ст. 96 – в июне и сентябре 2016 г. (4,18–4,80 г/м²).

В центральной части озера (ст. 4 ГМ, 55, 65, 66, 80, 82) на глубинах 62–80 м значения численности (320–1340 экз./м²) и биомассы (0,88–3,28 г/м²) были невысоки. В биомассе бентоса доля олигохет в среднем составляла 46%, хирономид – 5, амфипод – 49%. В профундали озера среди олигохет наиболее многочисленны *Lamprodrilus isoporus* Svetlov, *Stylodrilus heringianus* Clap, *Spirosperma ferox* Eisen; хирономид – *Trissocladius parataticus* (Tschern.); амфипод – *Monoporeia affinis*.

В деklinальной зоне в районе г. Приозерск (ст. 222) основу биомассы (0,7–1,74 г/м²) в среднем определяли хирономиды (61%) и олигохеты (35%). В районе г. Питкяранта (ст. P1) биомасса макрозообентоса выше – 1,56–3,42 г/м². Здесь ведущее место в биоценозе занимали олигохеты (62–75% численности, 60–62% биомассы). У западного берега в районе р. Бурная (ст. 62) основной вклад в биомассу вносили олигохеты (49%), хирономиды (32%) и амфиподы (19%), а на ст. 58 доминировали амфиподы (80% биомассы всего бентоса).

В южной открытой части озера (ст. 14, 25, 27, 29, 44, 52) численность организмов изменялась от 180 до 1140 экз./м², биомасса – от 0,2 до 2,62 г/м² (рис. 24). На песчаных илах донные беспозвоночные были представлены в основном олигохетами, хирономидами и амфиподами, доля которых в биомассе зообенто-

са составляла в среднем 76, 7 и 15% соответственно. На илистых грунтах (ст. 52) в биомассе бентоса значителен вклад амфипод (48%) и олигохет (44%).

В прибрежной зоне вдоль западного побережья (ст. 17ГМ, 61, 38, 36, 36ГМ) численность зообентоса варьировала от 80 до 1760 экз./м², биомасса – от 0,1 до 4,36 г/м². На долю амфипод в среднем приходилось 22% численности и 41% биомассы. Вдоль восточного побережья (ст. 76, 49, 21) на песках различной крупности значения биомассы малы (0,2–1,14 г/м²). Доля олигохет, хирономид и амфипод в среднем составляла 52, 32 и 13% соответственно.

В бухте Петрокрепость (ст. 112, 114) численность колебалась от 40 до 1920 экз./м², а биомасса – от 0,07 до 2,90 г/м². Более высокие количественные показатели наблюдались на ст. 114, где биомассу бентоса определяли олигохеты (14–78%), хирономиды (4–7%), амфиподы (11–28%) и моллюски (5–8%). На ст. 112 в июне встречались только олигохеты (14% биомассы) и моллюски (86% биомассы), а в июле-августе – все основные группы бентоса, но наиболее существенный вклад в биомассу вносили олигохеты (78%) (рис. 25). Данные 2017 г. еще раз подтверждают ранее высказанное предположение о связи низкого уровня развития бентоса на ст. 112 с проводимыми в этом районе озера дноуглубительными работами для расчистки и углубления судоходного фарватера, который проходит в бухте Петрокрепость. Низкие показатели развития макрозообентоса на других исследованных станциях в открытых районах Ладоги, например, ст. 109, 62, 25, 21, 38, 17, объясняются природными особенностями конкретных донных биотопов (типом грунта, характером осадконакопления, водной динамикой).

Характерной особенностью Волховской губы является мозаичность распределения бентоса. Более высокие величины биомассы донных беспозвоночных обычно отмечались в приустьевых участках рек Волхов и Сясь, куда поступает значительное количество взвеси и биогенных элементов [4]. В 2017 г. в Волховской губе (ст. G, 1, 4, 8, 21ГМ) пределы колебания численности составили 440–1840 экз./м², биомассы – 0,61–23,23 г/м². Наибольшая биомасса зообентоса, основу которой составляли брюхоногие моллюски (98%), наблюдалась в июле на ст. 1. На остальных станциях как в приустьевых участках рек, так и в открытой части залива преобладали олигохеты (48–95% биомассы) и хирономиды (5–40% биомассы).

В Свирской губе (ст. 17, 28 ГМ) количественные показатели зообентоса низки (180–420 экз./м², 0,18–0,84 г/м²). В июне биомассу бентоса определяли олигохеты (67%) и хирономиды (22%), а в июле-августе – олигохеты (67%) и двустворчатые моллюски (21%).

В 2017 г. как в июне, так и в июле-августе отмечался невысокий уровень развития амфипод, кото-

рые были представлены реликтовыми ракообразными *Monoporeia affinis*, *Pallaseopsis quadrispinosa* (Sars) и байкальским вселенцем *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing). Первый из них был более массовым. Встречаемость видов *M. affinis*, *P. quadrispinosa* и *G. fasciatus* в июне составила 30, 17 и 4%, а в июле–августе – 75, 22 и 3% соответственно. Бокоплав *M. affinis* встречался в широком диапазоне глубин от 6 до 135 м, но его количественные показатели изменялись в небольших пределах: численность – от 20 до 880 экз./м², биомасса – от 0,03 до 1,94 г/м². Максимальное развитие *M. affinis* наблюдалось в центре озера на глубине 68 м на ст. 65 в июле 2017 г. *P. quadrispinosa* регистрировался вдоль западного берега, в южной открытой части озера и вдоль восточного побережья на глубинах 15–38 м, его численность варьировала от 20 до 120 экз./м², биомасса – от 0,06 до 1,58 г/м². *G. fasciatus* был обнаружен только в бухте Петрокрепость на ст. 114, где его численность изменялась от 20 до 680 экз./м², биомасса – от 0,08 до 0,72 г/м². При этом в литоральной зоне данный вид обитает практически повсеместно, являясь доминантом во многих литоральных биотопах. Схожий уровень развития амфипод наблюдался также в 2013 [4] и 2016 гг.

Представляет интерес проанализировать, как изменялось количественное развитие макрозообентоса в лимнических зонах Ладоги в различные временные периоды (рис. 26).

Согласно данным, представленным в [52, 54], в более ранние годы (1957–1963), когда озеро находилось в олиготрофном состоянии, биомасса макрозообентоса в целом была невысока и равномерно снижалась с глубиной (рис. 26). В 1970-х и 1980-х гг. в результате антропогенного эвтрофирования биомасса бентоса значительно увеличилась в прибрежной и деклинальной зонах, несколько менее – в профундальной, и не изменилась в ультрапрофундальной [52]. При этом наблюдалось сходное распределение биомасс макрозообентоса по лимническим зонам с максимальным развитием сообщества в деклинальной зоне (рис. 26), наиболее оптимальной для формирования массовых скоплений макрофауны, в основном за счет *Monoporeia affinis* [51].

В 1990-х гг. происходит изменение распределения биомассы макрозообентоса как закономерная реакция на процесс антропогенного эвтрофирования 1970–1980-х гг. Эти изменения выразились в увеличении средней биомассы бентоса (медиана) в прибрежной

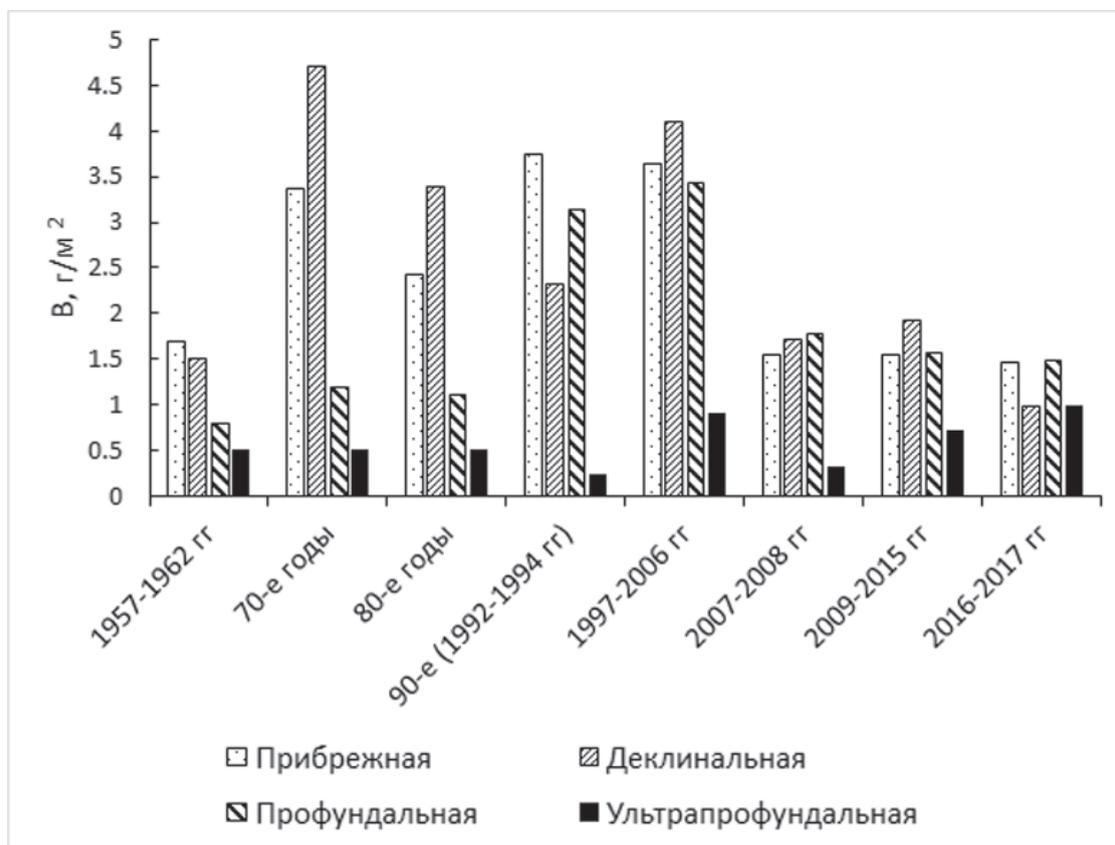


Рис. 26. Биомасса (медиана) макрозообентоса (В, г/м²) в лимнических зонах Ладожского озера в различные временные периоды

зоне и, особенно, в профундальной (рис. 26). Наиболее значительное увеличение количественного развития макробентоса в профундальной и ультрапрофундальной зонах отмечается в период (1997–2006 гг.), когда в озере в этих зонах стали формироваться скопления диапаузирующих копепоидов планктонных циклопов, которые, очевидно, существенно увеличили трофические ресурсы для макрозообентоса, прежде всего для амфипод.

С началом постмезотрофного периода [44] (примерно с 2007 г.) развития озера, маркируемого прекращением образования скоплений диапаузирующих копепоидов планктонных циклопов в донных биотопах профундали, произошли и значительные изменения в распределении биомассы макробентоса, которое сохраняется до настоящего времени. Так, в прибрежной, деклинальной и профундальной зонах биомасса сократилась более чем вдвое и находится примерно на одном уровне. В то же время наблюдается рост средней величины биомассы в ультрапрофундальной зоне (рис. 26), которая в 2016–2017 гг. оказалась такой же, как в деклинальной, и практически такой же, как в период (1997–2006 гг.) максимального развития макробентоса в озере.

Если сравнить средние значения макробентоса для всего озера (табл. 21), то период экосистемной дестабилизации (1997–2006 гг.) озера также характеризуется наибольшим развитием макробентоса. Для этого же периода отмечена максимальная биомасса макробентоса. В дальнейшем произошло значительное сокращение макробентоса, оцененное как по средней арифметической, так и по медиане (табл. 21).

Следует отметить достаточно высокие показатели коэффициента вариации биомассы макрозообентоса, обусловленные разнообразием природных условий в различных частях акватории озера и различным уровнем антропогенной нагрузки в отдельных районах. Результаты исследования 2017 г. показали, что в видовом составе донных биоценозов их доминирующий комплекс, соотношение основных групп, остается достаточно стабильным на протяжении последнего десятилетия. При этом отмечается тенденция увеличения средних значений биомассы в ультрапрофундальной зоне.

Мейзообентос

Характер изменения мейзообентоса в озере был подробно описан выше. Оценка изменений структуры и продукционных характеристик сообщества мейобентоса на прибрежных и глубоководных станциях с 2007 г. показала отсутствие нарушений и стабильное функционирование донных сообществ. Уровень количественного развития мейобентоса (особенно в профундальной и ультрапрофундальной зонах) (рис. 27) стал близок к тому, который был характерен для олиготрофного периода экологического состояния озера, описанного в [24].

Необходимо отметить довольно высокий уровень изменчивости развития сообщества (численность и биомасса) в отдельных зонах озера в разные годы (рис. 28).

Наблюдения за динамикой изменения структуры мейобентосного сообщества в центральной акватории озера за последнее десятилетие показали тен-

Табл. 21

Средние значения биомассы макрозообентоса (г/м²) и показатели их варьирования в Ладожском озере в различные временные периоды

Период, гг.	Среднее	Ошибка среднего	VAR	MAX	MIN	Медиана
1957–1963*	2,05	?	?	3,5	0,5	?
1970-е	2,44	1,12	0,79	4,70	0,50	2,28
1980-е	3,65	0,50	1,57	28,84	0,08	1,36
1990-е (1992–1994)	3,92	0,44	0,95	16,82	0,00	2,94
1997–2006	4,80	0,34	1,06	31,38	0,01	3,37
2007–2008	2,71	0,48	1,37	17,95	0,01	1,65
2009–2015	1,50	0,23	2,00	24,94	0,003	0,78
2016–2017	1,74	0,97	1,48	23,23	0,03	1,20

Примечание: * по [54].

денцию к улучшению состояния экосистемы озера, что проявляется в исчезновении скоплений диапаузирующих циклопов. По-видимому, до последних лет продолжающийся постмезотрофный период развития Ладожского озера характеризуется тем, что эволюция экосистемы приобрела «гистерезисный» характер [44], а возвращение экосистемы в менее трофное состояние сопровождается возвращением многих параметров развития различных сообществ гидробионтов к значениям, близким к уровням, которые характерны для природного состояния озера.

В 2017 г. отмечено значительное снижение количественных показателей и обеднение таксономического состава мейобентоса по сравнению с предыдущими годами, что особенно сильно проявилось на станциях прибрежной и деklinальной зон Ладожского озера (рис. 28). Лишь в профундальной зоне в численности и биомассе за последние 10 лет не происходило существенных изменений. Начиная с 2007 г. здесь наблюдаются стабильно невысокие численность и биомасса по сравнению с предыдущим периодом, когда на дне отмечались скопления диапаузирующих циклопов.

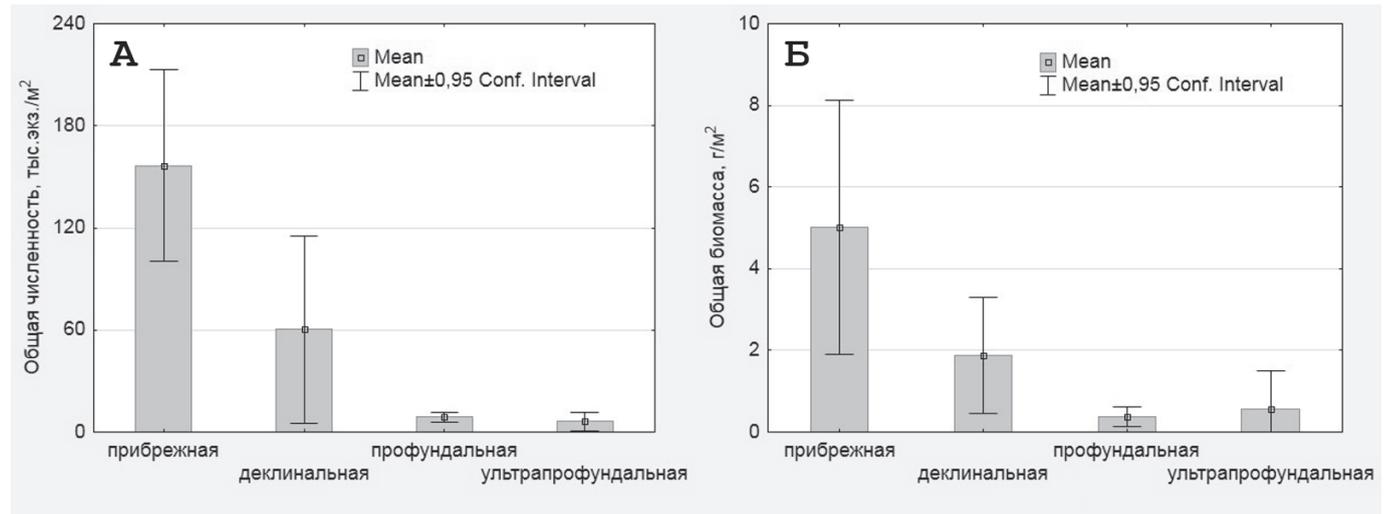


Рис. 27. Средние значения количественных показателей мейобентоса (А – численность, Б – биомасса) в разных зонах Ладожского озера в период после 2007 г.

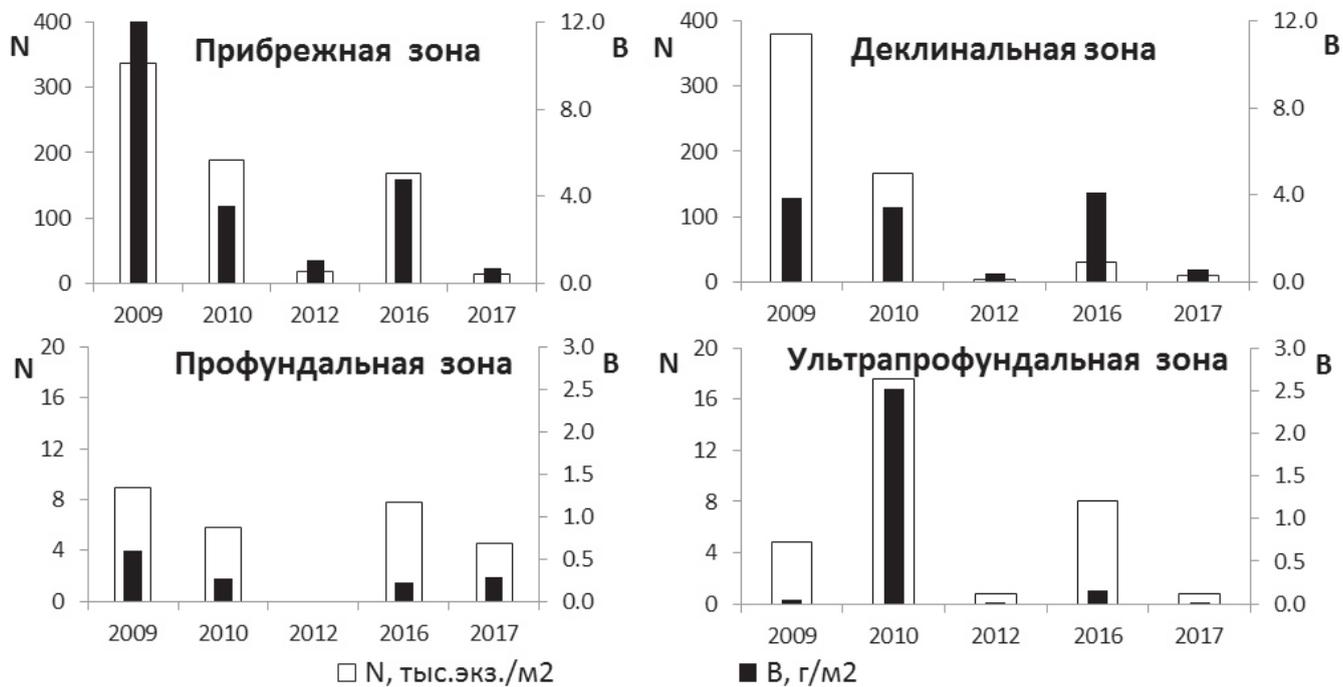


Рис. 28. Изменение численности и биомассы мейобентоса в период с 2009 по 2017 г. в разных зонах Ладожского озера

Имеющиеся данные по ст. 82, расположенной в про-
фундальной зоне, позволяют проследить динамику
изменения абсолютных значений и структуры
мейобентоса за последнее десятилетие (рис. 29). Как
показывают данные 2007 г. и последующих годов,
там произошло снижение численности и биомассы
мейобентоса в целом и исчезновение скоплений
диапаузирующих циклопов, тогда как еще, например,
в 2003 и 2004 гг. численность мейобентоса составляла
128,5 и 95,5 тыс. экз./м², а биомасса – 2,63 и 1,68 г/м².
Высокая биомасса сообщества на этой станции в
2009 г. (1,94 г/м²) была обусловлена развитием таких
групп, как Cladocera и Turbellaria. В 2017 г. на ст. 82
отмечено самое низкое количественное развитие
мейобентоса за последние годы (рис. 29). В составе

сообщества были обнаружены только нематоды,
олигохеты и турбеллярии.

По результатам проведенных в 2016–2017 гг.
работ было выявлено, что в целом нарушений
экологического состояния открытых акваторий
Ладоги в связи с антропогенным влиянием не
обнаружено. В биотопах двух зон риска (в районе
Щучьего залива северо-западнее г. Приозерск
(ст. 222), участок вблизи г. Питкяранта (ст. П1))
(рис. 3) отмечено слабое развитие мейобентоса и
низкое видовое разнообразие (2–4 вида), что, возмож-
но, является следствием повышенного антропоген-
ного воздействия в этих зонах – в настоящем (стоки
Питкярантского ЦБК) и в прошлом (загрязненные
грунты в районе сброса Приозерского ЦБК).

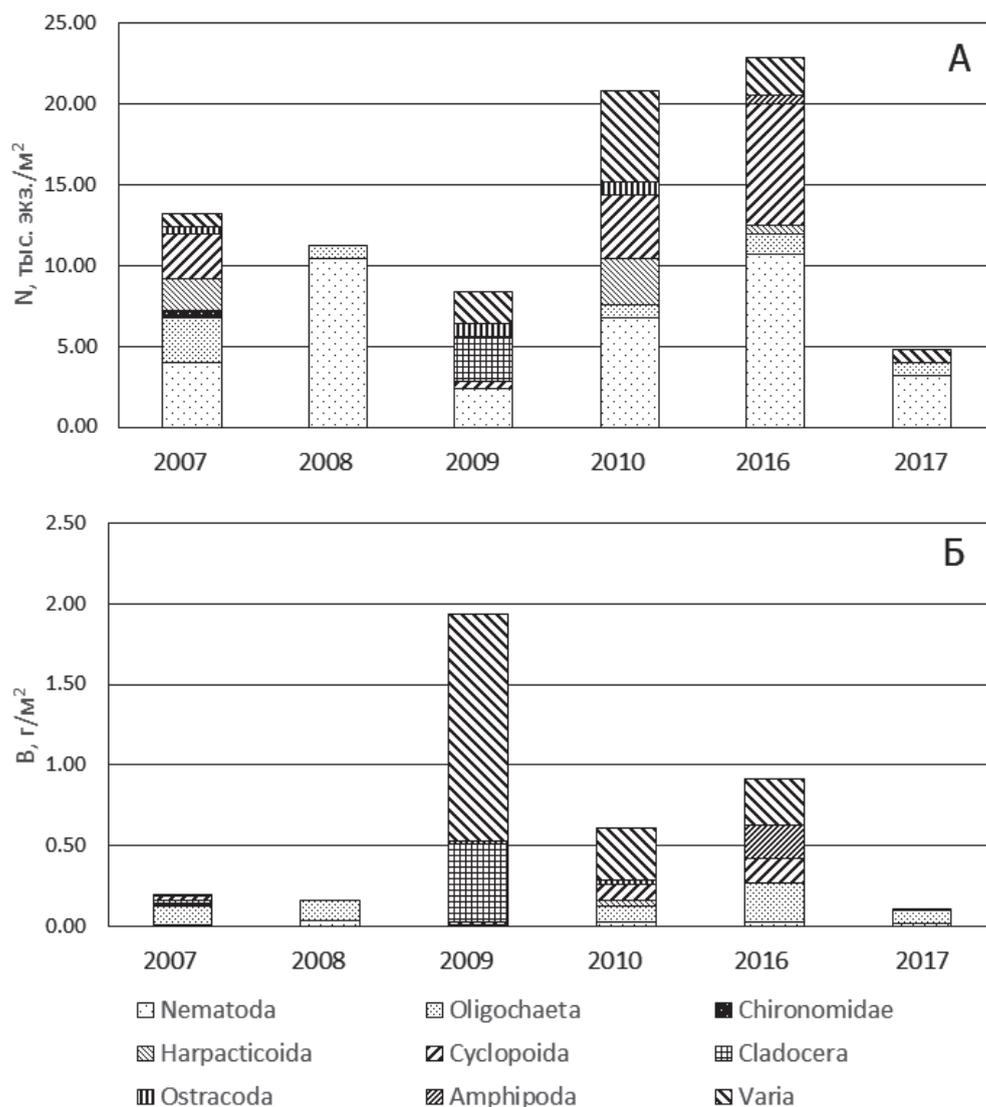


Рис. 29. Изменение численности (А) и биомассы (Б) мейобентоса и его структура на ст. 82 за десятилетний период

Литоральная зона: проблема чужеродных видов

Из большого числа вопросов, связанных с изучением литоральной зоны, в данной публикации мы остановимся только на одной проблеме, которая, по нашему мнению, является одной из самых актуальных для формирования и функционирования литоральной зоны Ладоги в настоящее время, а именно – на проблеме чужеродных видов. Несомненно, достаточно подробно вопросы экологии литоральной зоны Ладоги можно описать только в отдельной специальной публикации, подобно тому, как это сделано в [23].

Биологическое загрязнение является серьезной угрозой экологической безопасности Северо-Запада РФ. Отмечено [30], что вселение чужеродных видов является одним из основных факторов, воздействующих на структурно-функциональную организацию водных экосистем данного региона. При этом очевидно, что значение этого фактора будет возрастать по мере вселения новых видов и увеличения численности уже вселившихся видов. Проблема инвазивных видов носит глобальный характер, и, в частности, считается, что инвазивные виды-вселенцы представляют собой значительную угрозу биоразнообразию⁴.

До недавнего времени Ладожское озеро из-за своей холодноводности и низкой минерализации воды оставалось устойчивым в отношении инвазий видов беспозвоночных. Для восточной части Финского залива и эстуария р. Невы к 2015 г. было известно 45 чужеродных видов⁵, многие из которых могли бы теоретически проникнуть в Ладожское озеро. Однако в озеро смогли вселиться лишь некоторые потенциальные инвайдеры. Несмотря на небольшое общее число чужеродных видов в Ладоге в настоящее время, чрезвычайно велика, прежде всего, из-за ракообразных. Так в Ладоге к настоящему времени зафиксированы 4 вида ракообразных, проникших сюда из Финского залива: *Pontogammarus robustoides* (Sars), *Chelicorophium curvispinum* (Sars) (понто-каспийские амфиподы), *Eriocheir sinensis* H. Milne-Edwards (китайский мохнаторукий краб) и *Nitocra spinipes* Boeck (солонатоводный вид) [14, 35], а также понто-каспийский циклоп *Paraegasilus rylovi* Markewitsch. Шестым видом-вселенцем (а по времени проникновения в озеро – первым) является *Gmelinoides fasciatus*, благодаря, в основном, которому экосистема Ладоги претерпела серьезные изменения в литоральной зоне [35].

По оценкам [23], основанным на экспериментальных и полевых исследованиях, в среднем около 10%

⁴ CBD: Invasive Alien Species. 2017. URL: <https://www.cbd.int/invasive> (дата обращения: 27.03.2018).

⁵ В Финском заливе обнаружены новые виды чужеродных организмов. 2015. URL: <http://www.infoeco.ru/index.php?id=1636> (дата обращения: 09.02.2018).

годовой продукции макрофитов в литоральной зоне Ладоги может потребляться популяцией *G. fasciatus*. При этом одним из результатов жизнедеятельности гмелиноидеса в литоральной зоне стал своеобразный мелиоративный эффект: численность остального макробентоса не только не уменьшилась, но увеличилась в литоральных биотопах, тогда как в некоторых из них до инвазии *G. fasciatus* бентосные макробеспозвоночные практически отсутствовали [25]. Возросли также суммарные показатели развития мейобентоса в различных растительных ассоциациях (численность – в 1,5–2,5 раза, биомасса – примерно в 2 раза) по сравнению с концом 1980-х и началом 1990-х годов, когда *G. fasciatus* еще отсутствовал во многих литоральных местообитаниях (рис. 30).

При этом численность многих групп в ассоциациях макрофитов увеличилась, но при этом сократилась их биомасса (рис. 30), что свидетельствует о том, что хищничество *G. fasciatus* привело к выеданию более крупных форм из состава мейобентоса. Так, например, из состава сообщества литорали практически исчезла крупная гарпактицида *Canthocamptus staphylinus* (Jurine), ранее обычный вид литорального мейобентоса [67].

В августе 2012 г. в Щучьем заливе Ладожского озера (рис. 2) была обнаружена амфипода *Micruropus possolskii* Sowinsky [3]. Несомненно, что *M. possolskii* был занесен в бассейн Ладожского озера в результате непреднамеренной интродукции вместе с *G. fasciatus*. Однако остается труднообъяснимым, почему он был обнаружен в Ладоге только в 2012 г. (через 27 лет после обнаружения гмелиноидеса) при достаточно подробных исследованиях литоральной зоны.

В настоящее время идет процесс активного распространения *M. possolskii* по литоральной зоне озера. Так, в 2013 г. кроме Щучьего залива данный вид был найден в устье р. Вуоксы в Приозерске, в 2014 г. – вдоль западного побережья в бухтах Владимирская и Далекая [30].

В августе 2014 г. численность и биомасса макробентоса в литорали этих бухт составили соответственно 4400 и 10340 экз./м², 16,69 и 22,42 г/м². Доминировали амфиподы (72–86% общей численности, 68–73% общей биомассы). При этом в бухте Владимирской вклад *M. possolskii* и *G. fasciatus* в биомассу амфипод был близким – 55,6 и 43,6%, а в бухте Далекой по биомассе доминировал *G. fasciatus* (66,5%). В 2017 г. вид был обнаружен в губе Петрокрепость (численность пока невысока – 40 экз./м²).

Исследования 2012–2017 гг. показывают, что в Щучьем заливе *M. possolskii* стабильно сосуществует совместно с *G. fasciatus*. Уровень количественного развития обоих видов достаточно высокий: биомасса *M. possolskii* может превышать 25 г/м², а биомасса *G. fasciatus* – более 63 г/м². При этом выявляется опре-

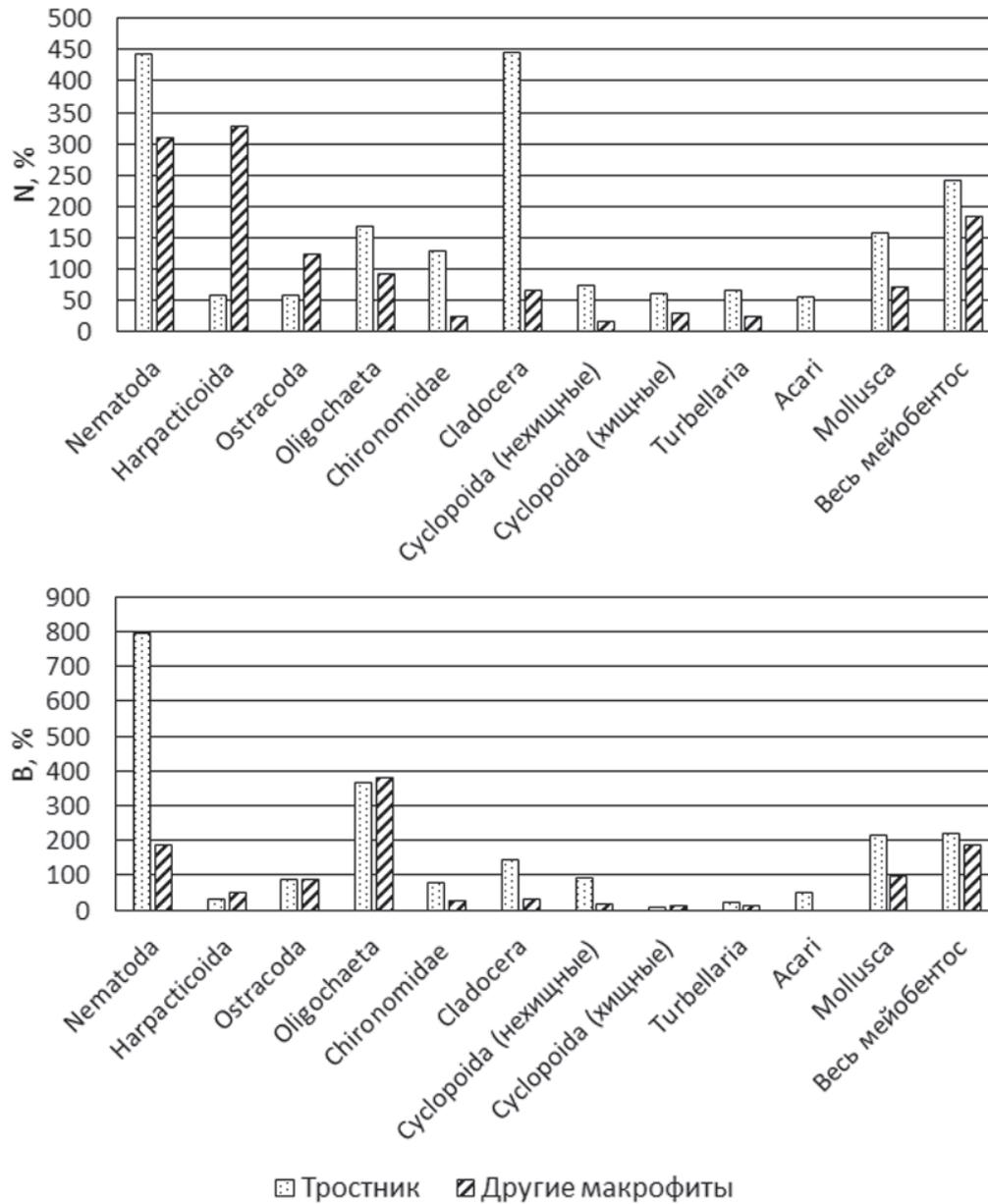


Рис. 30. Изменение средних значений численности (А) и биомассы (Б) основных групп и всего мейобентоса в 2006 г. по сравнению с 1990 г. (2006/1990 г., %) в ассоциациях тростника и других макрофитов

деленная дифференциация в распределении этих видов по биотопам. *G. fasciatus* предпочитает заросли тростника, где его доля в биомассе составляет 86–100% биомассы амфипод, а *M. possolskii* предпочитает песчаную или заиленную литораль (заиленный песок с растительными остатками), где его доля в биомассе амфипод может достигать 81%.

С 2016 г. отмечено увеличение роли амфипод в биотопах Щучьего залива, их численность в сообществе макрозообентоса в среднем выросла с 13 (2013 г.) до 27% (2016 г.) [30]. Причем на долю *M. possolskii*

приходилось до 50% численности и до 60% биомассы ракообразных. Значительные колебания в уровне количественного развития видов-вселенцев в заливе свидетельствуют о различной реакции видов на условия обитания в каждом конкретном году и о неустоявшихся взаимоотношениях между ними, указывая на продолжающиеся процессы трансформации экосистемы Щучьего залива, в том числе происходящие под воздействием инвазивных амфипод [30].

Таким образом, результаты исследований 2013–2017 гг. подтвердили факт натурализации байкальской

амфиподы *M. possolskii* в Ладожском озере, а также его активное распространение на юг. Открытым остается вопрос о его распространении к северу от Щучьего залива. Так, например, в 2017 г. вид не был найден в четырех обследованных разнотипных литоральных местообитаниях на о. Путсаари (61°30'25" с. ш.; 30°33'50" в. д.).

В озеро проникли также и указанные выше представители амфипод понто-каспийского комплекса, чему, вероятно, способствовал ряд причин: интенсификация судоходства, климатические изменения, повышенная минерализация воды в Волховской губе [29]. *Pontogammarus robustoides* был встречен в нескольких биотопах в губе в 2006 г. [68], а в 2009 г. был обнаружен *Chelicorophium curvispinum* [32]. Успешная натурализация данных видов в Ладожском озере была зафиксирована в ходе последующих исследований, но при этом не было выявлено их распространение за пределы Волховской губы, которые ограничивают зону обитания этих чужеродных амфипод в озере. Уже отмечалось [23, 30], что уровень количественного развития этих видов достаточно высок: численность – от 13 до 11640 экз./м² у *C. curvispinum* и от 2580 до 11240 экз./м² у *P. robustoides*, а биомасса соответственно – от 0,01 до 12,21 г/м² и от 35,71 до 82,56 г/м². Совместно с этими видами в Волховской губе обитает и *G. fasciatus*. Показатели его количественного развития также высоки (численность – 147–10860 экз./м² и биомасса – 0,16–26,41 г/м²), что, возможно, говорит о незначительном перекрывании их экологических ниш. В то же время *G. fasciatus* входит в состав рациона более крупного *P. robustoides* [5]. Современное распространение чужеродных амфипод в Ладожском озере представлено на рис. 31.

Кроме амфипод среди вселенцев-ракообразных примечательно вселение в Ладогу солоноватоводной гарпактициды *Nitocra spinipes*, которая обнаруживается в озере начиная с 2003 г. [13]. Интересным является тот факт, что ранее не было ни одного свидетельства того, что *N. spinipes* встречается в пресных водоемах, то есть вселение данного вида в Ладогу – это первый подобный зарегистрированный факт, который объясняется генетически закрепленной устойчивостью нитокры к резким колебаниям солености [13], что позволило виду адаптироваться к условиям низкоминерализованного Ладожского озера.

Исследования 2013–2014 гг. показали, что *N. spinipes* не встречается в условиях открытой скалистой литорали в заливах шхерного района. В 2014 г. данная гарпактицида не была обнаружена в составе мейобентоса у о. Мантинсаари, тогда как в 2006–2009 гг. вид был постоянным компонентом сообщества. В то же время с 2013 г. вид начал обнаруживаться в составе гарпактицид Щучьего залива, где раньше

он не встречался. В южной части озера *N. spinipes* в последние десять лет он отмечается стабильно. Таким образом, имеющиеся данные по перераспределению мест обитания вселенца (появление его в западной и исчезновение в восточной частях озера) говорят о продолжающемся активном внедрении данного вида в аборигенные сообщества озера. Одним из предпочтительных мест обитания вида являются ассоциации рдеста пронзеннолистного, где его доля в сообществе гарпактицид в летний период может достигать 33%. Распространению нитокры по озеру может благоприятствовать способность вида к миграциям в толщу воды. За все годы наблюдения над новой гарпактицидой в составе мейобентоса озера не отмечено его отрицательного влияния на аборигенные виды гарпактицид. *N. spinipes*, как правило, встречается одновременно с другими представителями местной фауны гарпактицид (часто с широко распространенными по всему озеру видами *Attheyella crassa* (Sars G.O.) и *Paracampytus schmeili* (Mrazek)). Более того, проигрывая конкуренцию аборигенным видам, вид-вселенец вытесняется из определенных мест обитания, как это наблюдалось, например, у о. Мантинсаари.

В составе зоопланктона Ладожского озера и его притоков выявлено два инвазивных вида: коловратка *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet), имеющая происхождение из водоемов Северной Америки, и упоминавшийся выше циклоп *Paraegasilus rylovi* из Северного Каспия. Также данная коловратка регистрировалась нами в Охтинском водохранилище, на 17 станциях в озерах Ладожском и Онежском и в 6 реках (Свирь, Вуокса, Морье, Тулокса, Вытегра, Нева). Вид встречается как в прибрежной зоне водоемов, так и в пелагиали на разных горизонтах. Обнаружение коловратки в столь разнотипных по условиям обитания (в том числе различающихся по степени минерализации и качеству вод) водоемах подтверждает информацию о виде как организме с высокой экологической пластичностью, способствующей его активному расселению [60].

В 2011 и 2012 гг. *K. bostoniensis* регистрировалась на всей акватории Волховской губы, а в 2013 г. она отмечена в центральной части Ладожского озера. Незначительные показатели количественного развития коловратки в планктоне (0,1–34 тыс. экз./м³) свидетельствует о неустойчивом положении данного чужеродного вида в Ладожском озере. В то же время, в таких реках, как Морье, Тулема, Вуокса, Свирь, вид является постоянным, но не доминирующим элементом зоопланктона. В теплые время года *K. bostoniensis* имеет устойчивые популяции в литоральной зоне Ладоги, но в силу невысоких количественных характеристик развития роль коловратки в зоопланктоне невелика [30].

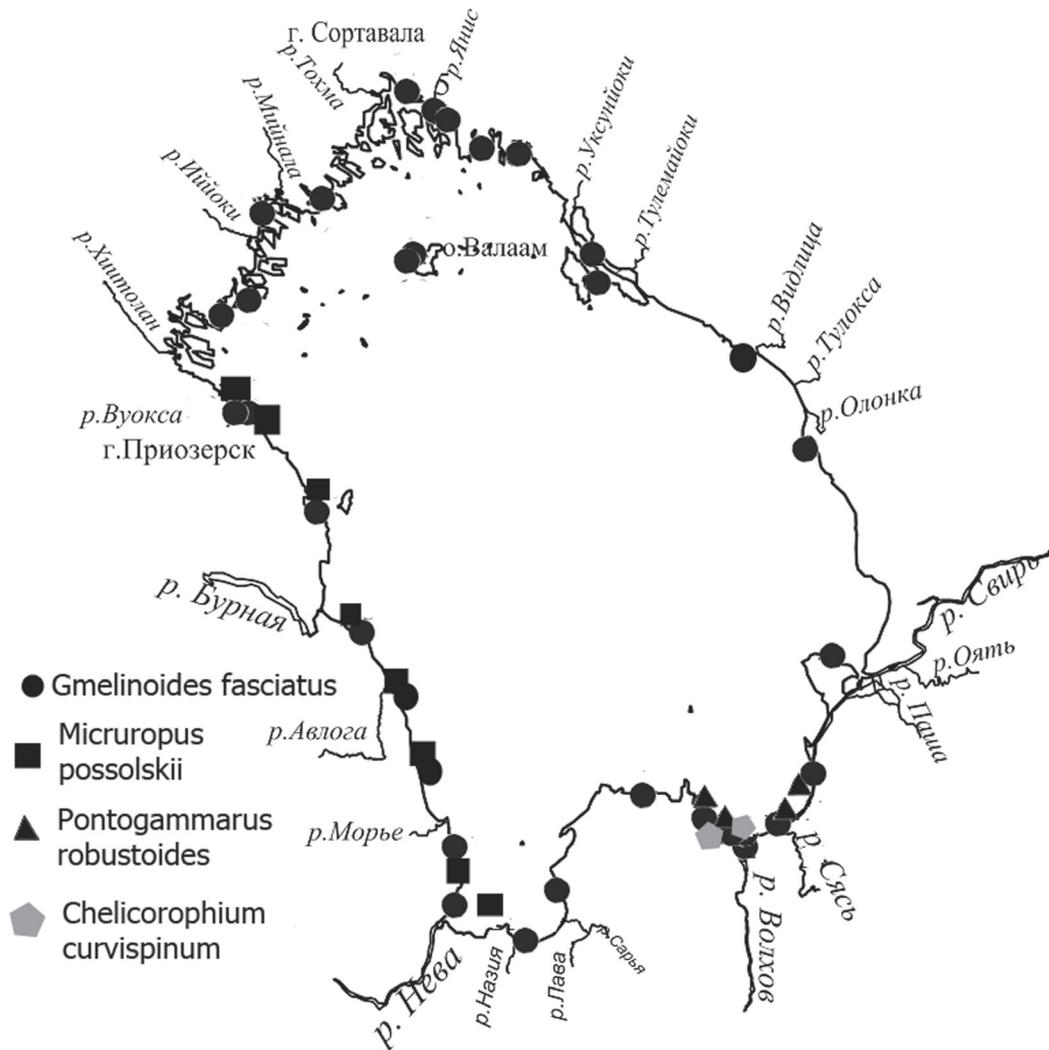


Рис. 31. Современное распространение чужеродных амфипод в Ладожском озере

Продолжающееся расселение вида в водоемах Европейской части России происходит, в основном, за счет водного транспорта [15, 60].

Второй зоопланктонный вселенец в Ладожском озере – циклоп *Paraegasilus rylovi* – был впервые обнаружен на прибрежном мелководье Волховской губы в июле 2011 г. Его присутствие и натурализация были подтверждены июльскими пробами 2012 и 2013 гг. Численность популяции, по-видимому, очень невелика, так как в пробах вид был представлен копеподами и самцами (20 экз./м³).

В ходе изучения перифитона озера выявлено 22 ранее обнаруженных вида диатомовых водорослей [30]: *Amphora fagediana* Krammer, *Aneumastus minor* Lange-Bertalot, *A. tusculus* (Ehrenb.) Mann & Stickle in Round, Crawford & Mann, *Stenophora pulchella* (Ralfs ex Kützing) D.M. Williams & Round, *Encyonopsis sub-*

minuta Krammer & Reichardt, *Gomphonema minutum* (Ag.) Ag., *Karayevia clevei* (Grunow) Round et Bukhtiyarova, *Luticola mutica* (Kützing) Mann, *Navicula tri-punctata* (O.F. Müller) Bory, *Nitzschia acicularis* (Kützing) W.Smith, *N. clausii* Hantzsch, *N. paleacea* Grunow, *N. pusilla* Grunow, *Placoneis clementis* (Grunow) Cox, *Plagiotropis lepidoptera* (Greg.) Kuntze, *Planothidium dubium* (Grunow) Round et Bukhtiyarova, *P. frequentissimum* (Lange-Bertalot) Round et Bukhtiyarova, *Psammothidium bioretii* (Germain) Round et Bukhtiyarova, *Pseudostaurosira parasitica* (W.Smith) Morales, *Tabularia fasciculata* (Agardh) Williams & Round и *Tryblionella levidensis* W. Smith. Многие из обнаруженных видов характеризуются повышенными требованиями к минерализации воды и приводятся в списках диатомей Балтийского моря [73]. Данные виды могут считаться инвазивными видами. Наиболее обильны

и часто встречаются среди инвазивных диатомей Ладоги три вида – *Didymosphenia geminata* (Lyngb.) Schmidt, *G. minutum* и *P. lepidoptera*.

Среди высшей водной растительности озера наибольшее значение имеют следующие чужеродные виды: элодея канадская (*Elodea canadensis* Michx.) и рдест гребенчатый (*Potamogeton pectinatus* L.). Элодея канадская имеет наиболее широкое распространение в озере (включая Валаамский архипелаг). Типичными биотопами произрастания элодеи являются илистые и мелкопесчаные литоральные местообитания в скрытых от волнобоя заливах и бухтах, где вид может формировать как монодоминантные, так и смешанные растительные ассоциации. Часто *E. canadensis* произрастает совместно с рдестом травянистым, урутью очередноцветковой и урутью колосистой. Фитомасса элодеи канадской может достигать 32 г сух. в./м² (бухта Владимирская) [30], а относительное участие в проективном покрытии литорали составляет 4–15%. Регулярные наблюдения в озере показывают, что элодея канадская не оказывает выраженного негативного влияния на аборигенную растительность, более того, в зарослях элодеи создаются условия для интенсивного развития бентосной и фитофильной фауны.

Результаты рассмотрения межгодовой динамики структуры сообщества водных растений в Волховской губе показывают увеличение обилия и распространения инвазивных видов макрофитов, таких как рдест гребенчатый (*P. pectinatus*) и рогоз узколистый (*Tupha angustifolia* L.).

Имеющиеся факты свидетельствуют, что инвазия чужеродных видов-гидробионтов в водные экосистемы Северо-Запада Европейской части РФ, в том числе в крупнейшее европейское озеро Ладожское, в настоящее время протекает интенсивно. В ближайшие годы не исключены серьезные экосистемные трансформации, например, в Ладожском озере.

Как показали наши исследования на Ладожском озере, некоторые из проникающих в озеро видов-вселенцев способны натурализоваться в новых для них местообитаниях. Однако не все из этих видов оказывают значимое влияние на аборигенные сообщества, трансформируя экосистемные потоки вещества и энергии (как, например, инвазивные амфиподы). Также можно сказать, что натурализовавшиеся виды-вселенцы в Ладожском озере вошли в состав гидробиоценозов, во многом осваивая новые экологические ниши и формируя новые трофические взаимосвязи между отдельными компонентами биоценозов. Наиболее значимое влияние в этом отношении демонстрируют чужеродные виды амфипод, функционирование популяций которых и распространения по новым

биотопам в озере, а также за его пределы, как в случае с *Gmelinoides fasciatus*, приводит к существенным экосистемным трансформациям.

В то же время, в случае с Ладожским озером, полученные результаты не позволяют говорить о том, что вселение в озеро новых видов привело к существенным отрицательным последствиям для аборигенных сообществ гидробионтов озера в целом. Скорее можно говорить об обогащении биоразнообразия за счет вселившихся видов, которые иногда могут оказывать даже мелиоративный эффект, повышая разнообразие и количественное развитие литоральных сообществ. Имеющиеся факты позволяют говорить о том, что вселившиеся в Ладогу виды занимают (данный процесс продолжается) экологические ниши, в незначительной степени перекрывающиеся с таковыми аборигенных видов, например, по трофическим ресурсам. Оценка реальных последствий биологических инвазий в Ладоге и близком по генезису Онежском озере должна быть индивидуальна для каждого водоема с обязательным изучением биологии и экологии вселившихся видов.

Практические мероприятия по предупреждению и контролю биологического загрязнения водных экосистем Северо-Запада Европейской части РФ в условиях глобализации экономики и изменений климата могут носить только превентивный характер и требуют принятия срочных, обязательных и согласованных мер как на национальном, так и международном уровне.

Заключение

Объединяя данные по всем основным гидробиологическим сообществам на основании исследований последнего десятилетия (2007–2017 гг.), можно заключить, что трофический статус центральной части акватории Ладожского озера оценивается как слабomezотрофный (при олиготрофном характере гипolimниона), северной – как олиготрофный, западной – как мезотрофный, южной части (Свирская и Волховская губы) – как слабоэвтрофный. Средние величины биомассы фитопланктона и хлорофилла-а позволяют охарактеризовать Ладожское озеро в целом как мезотрофный водоем. Состояние биотической компоненты экосистемы озера может быть охарактеризовано как пост-мезотрофное с формированием новых специфических черт и характеристик основных сообществ водоема, что определяет совершенно новый этап в развитии экосистемы Ладоги.

Воды Ладожского озера могут быть охарактеризованы как «чистые» и «очень чистые», за исключением отдельных акваторий в прибрежной зоне в районе «горячих точек» [23], где загрязнение и эвтро-

фирование могут вызывать определенные локальные нарушения состояния озерной среды. Эти процессы подлежат обязательному тщательному контролю, так как они по-прежнему несут угрозу всей экосистеме озера. При этом в настоящее время вектор ее развития определяется, в основном, естественными факторами природной среды в конкретных климатических условиях.

Для литоральной зоны озера наиболее значимой является трансформация биоценозов, вызываемая популяциями видов-вселенцев.

Следует особо отметить, что ни в коем случае нельзя допускать увеличения антропогенной нагрузки на озеро, его загрязнения, поскольку этот огромный водоем имеет большую *инерционность*, и если произойдет сдвиг в его экологическом состоянии в худшую сторону, то возврат озера в благоприятное состояние при принятии даже всех необходимых мер займет не менее 2–3 десятилетий.

Работа выполнена в рамках государственного задания ИНОЗ РАН по теме № 0154-2018-0001.

Литература

Список русскоязычной литературы

1. Алексеев ВР. Диапауза ракообразных: Эколого-физиологические аспекты. М.: Наука; 1990.
2. Балущкина ЕВ, Винберг ГГ. Зависимость между массой и длиной тела у планктонных животных. В кн.: Винберг ГГ, редактор. Общие основы изучения водных экосистем. Л.: Наука; 1979, с. 169-72.
3. Барбашова МА, Малявин СА, Курашов ЕА. Находка байкальской амфиподы *Micruropus possolskii* Sowinsky, 1915 (Amphipoda, Crustacea) в Ладожском озере. Росс журн биол инвазий. 2013;(3):16-23.
4. Барбашова МА. Оценка количественного развития сообществ макрозообентоса открытых районов Ладожского озера. В кн.: Румянцев ВА, Поздняков ШР, редакторы. Всероссийская конференция по крупным внутренним водоемам (V Ладожский симпозиум). Сборник научных трудов конференции. СПб.: Лема; 2016. с. 74–80.
5. Березина НА, Максимов АА. Количественные характеристики и пищевые предпочтения бокоплавов (Crustacea: Amphipoda) в восточной части Финского залива Балтийского моря. Журн Сибирского федерального университета. Сер. Биол 2016;9(4):409-26.
6. Бульон ВВ. Первичная продукция планктона внутренних водоемов. Л.: Наука; 1983.
7. Васильков ГВ, Грищенко ЛИ, Енгашев ВГ. Болезни рыб. Справочник. М.: Агропромиздат; 1989.
8. Винберг ГГ, Лаврентьева ГМ, ред. Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Зоопланктон и его продукция. Л.: ГосНИОРХ, ЗИН АН СССР; 1984.
9. Винберг ГГ, Лаврентьева ГМ, науч. ред. Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Фитопланктон и его продукция. Л.: ГосНИОРХ, ЗИН АН СССР; 1981.
10. Гусаков БЛ, Тержевик АЮ. Лимническое районирование и особенности озерных процессов в лимнических зонах. В кн.: Петрова НА, Тержевик АЮ, ред. Ладожское озеро – критерии состояния экосистемы. СПб.: Наука; 1992. с. 21-6.
11. Гусева КА. К методике учета фитопланктона. Тр Ин-та биол вдхр. 1959;2:44-51.
12. Давыдова ОА, Климов ЕС, Ваганова ЕС, Ваганов АС. Влияние физико-химических факторов на содержание тяжелых металлов в водных экосистемах. Ульяновск: УлГТУ; 2014. 167 с.
13. Дудакова ДС. Инвазия солоноватоводной гарпактициды *Nitocra spinipes* (Boeck, 1865) (Crustacea: Soperoda: Harpacticoida) в Ладожское озеро. Росс журн биол инвазий. 2011;(4):2-16.
14. Ежегодник качества поверхностных вод суши по гидробиологическим показателям на территории деятельности СЗУГКС в 1987 году. Л.: Гидрометеиздат; 1988.
15. Жданова СМ, Лазарева ВИ, Баянов НГ, Лобуничева ЕВ, Родионова НВ, Шурганова ГВ, Кулаков ДВ, Ильин МЮ. Распространение и пути расселения американской коловратки *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) (Rotifera: Brachionidae) в водоемах европейской России. Росс журн биол инвазий. 2016;9(3):8-22.
16. Китаев СП. Экологические основы биопродуктивности озер различных природных зон. М.: Наука; 1984.
17. Китаев СП. Основы лимнологии для гидробиологов и ихтиологов. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН; 2007.
18. Коколия ТГ. О развитии водного гриба Лептомитуса и других компонентов биологических обрастаний в р. Неве. В кн.: Федоров НФ, ред. Санитарное состояние реки Невы. Л.: ЛИСИ;

- 1967, с. 110-26.
19. Копылов АИ, Косолапов ДБ. Микробиологические индикаторы эвтрофирования пресных водоемов. В кн.: Румянцев ВА, Трифонова ИС, ред. Биоиндикация в мониторинге пресноводных экосистем; 2006 (23-27 октября); СПб.: ЛЕМА; 2007. с. 176-81.
 20. Коркишко НН, Кулиш ТП, Петрова ТН, Черных ОН. Водное гуминовое вещество в воде озера и процесс его трансформации. В кн.: Румянцев ВА, Драбкова ВГ, ред. Ладожское озеро – прошлое, настоящее, будущее. СПб.: Наука; 2002. с. 111-7.
 21. Кочарян АГ. Особенности трансформации форм существования тяжелых металлов в системе р. Волга – Северный Каспий (по материалам натуральных исследований). Вода: химия и экология. 2012;12(54):16-25.
 22. Кузнецов СИ. Роль микроорганизмов в круговороте веществ в озерах. М.: Наука; 1952.
 23. Курашов ЕА, редактор. Литоральная зона Ладожского озера. СПб.: Нестор-История; 2011.
 24. Курашов ЕА. Мейобентос как компонент озерной экосистемы. СПб.: Алга-Фонд; 1994.
 25. Курашов ЕА. Результаты исследования мейобентоса больших озер. Значение мейобентоса для мониторинга. В кн.: Филатов НН, ред. Ладожское озеро. Мониторинг, исследование современного состояния и проблемы управления Ладожским озером и другими большими озерами. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН; 2000. с. 223-30.
 26. Курашов ЕА. Мейобентос профундали и закономерности его изменения. В кн.: Румянцев ВА, Драбкова ВГ, ред. Ладожское озеро – прошлое, настоящее, будущее. СПб.: Наука; 2002. с. 211-24.
 27. Курашов ЕА. Мейобентос озера Констанц: структура сообщества, выделение групп сходных биотопов и оценка последствий эвтрофирования. Биол внутр вод. 2004;4:69-78.
 28. Курашов ЕА. Методы и подходы для количественного изучения пресноводного мейобентоса. В кн.: Гусаков ВА, ред. Актуальные вопросы изучения микро-, мейозообентоса и фауны зарослей пресноводных водоемов. Тематические лекции и материалы I Международной школы-конференции; 2007 окт 2-7; Россия, Борок; Нижний Новгород: Вектор ТиС; 2007. с. 5-35.
 29. Курашов ЕА, Авинский ВА, Летанская ГИ, Капустина ЛЛ, Барбашова МА. Современное состояние экосистемы Ладожского озера. В кн.: VI Всероссийский гидрологический съезд; 2004 сент-окт 28-1; Санкт-Петербург. СПб.: Гидрометеиздат; 2004. с. 206-7.
 30. Курашов ЕА., Барбашова МА, Русанов АГ, Дудакова ДС, Трифонова МС, Родионова НВ, Алешина ДГ. Роль чужеродных видов в трансформации экосистемы Ладожского озера. Материалы 1-й международной конференции «Озера Евразии: проблемы и пути их решения» (11–15 сент 2017). Петрозаводск; 2017. с. 535-42.
 31. Курашов ЕА, Беляков ВП. Роль мейофауны в бентосном сообществе разнотипных озер Латгалии. Гидробиол журн. 1987;23(2):46-50.
 32. Курашов ЕА, Дудакова ДС. Деэвтрофирование Ладожского озера: свидетельство структурной организации и количественного развития мейобентоса. В кн.: Экология водных беспозвоночных. Сборник материалов Международной конференции, посвященной 100-летию со дня рождения Ф.Д. Мордухай-Болтовского; 2010 окт-нояб 30-2; Ярославль: Принтхаус; 2010. с. 163-7.
 33. Курашов ЕА, Барбашова МА, Панов ВЕ. Первое обнаружение понто-каспийской инвазивной амфиподы *Chelicorophium curvispinum* (G.O. Sars, 1895) (Amphipoda, Crustacea) в Ладожском озере. Росс журн биол инвазий. 2010;(3):62-72.
 34. Курашов ЕА, Барбашова МА, Барков ДВ, Русанов АГ, Лаврова МС. Инвазивные амфиподы как фактор трансформации экосистемы Ладожского озера. Росс журн биол инвазий. 2012;(2):87-104.
 35. Лакин ГФ. Биометрия. Учеб. пособие для биол. спец. вузов. 4-е изд. М.: Высшая школа; 1990.
 36. Летанская ГИ. Мониторинг фитопланктона Ладожского озера. В кн.: Филатов НН, ред. Ладожское озеро. Мониторинг исследования современного состояния и проблемы управления Ладожским озером и другими большими озерами. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2000; с. 168-78.
 37. Летанская ГИ. Протопопова ЕВ. Современное состояние фитопланктона Ладожского озера (2005–2009 гг.) Биол внутр вод. 2012;4:17-24.
 38. Линник ПН, Васильчук ТА. Роль гумусовых веществ в процессах комплексообразования и детоксикации (на примере водохранилищ Днепра). Гидробиол журн. 2001;37(4):98-112.
 39. Литвинов МА, Дудка ИА. Методы исследования микроскопических грибов пресных и соленых (морских) водоемов. Л.: Наука; 1977.
 40. Панов ВЕ, Павлов АМ. Методика количественного учета водных беспозвоночных в зарослях камыша и тростника. Гидробиол журн. 1986;22(6):87-8.

41. Петрова НА, Иофина ИВ, Капустина ЛЛ, Кулиш ТП, Петрова ТН, Расплетина ГФ. Антропогенное эвтрофирование Ладожского озера (этапы трансформации экосистемы, 1975–2004 гг.). Экол химия. 2005;14(4):209-34.
 42. Петрова НА, Петрова ТН, Сусарева ОМ, Иофина ИВ. Особенности эволюции экосистемы Ладожского озера под влиянием антропогенного эвтрофирования. Водные ресурсы. 2010;37(5):580-9.
 43. Пидопличко НМ. Атлас мукоральных грибов. Киев: Наукова думка; 1975.
 44. Поздняков ДВ, Коросов АА, Петрова НА, Петтерссон ЛХ, Грассл Х. Исследование «гистерезисного» характера возвращения Ладожского озера из мезотрофного состояния. Исследование Земли из космоса. 2009;1:45-59.
 45. Полякова ТН. Макрозообентос. В кн.: Филатов НН, Куликова ТП, Лозовик ПА, ред. Современное состояние водных объектов Республики Карелия. По результатам мониторинга 1992–1997 гг. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН; 1998. с. 94-6.
 46. Попов АИ. Гуминовые вещества: свойства, строение, образование. СПб.: Изд-во СПбГУ; 2004.
 47. Пырина ИЛ, Трифонова ИС. Исследования продуктивности фитопланктона Ладожского озера. Гидробиол журн. 1979;4:26-31.
 48. Романенко ВИ, Кузнецов СИ. Экология микроорганизмов пресных водоемов. Л.: Наука; 1974.
 49. Румянцев ВА, Кондратьев СА, ред. Ладога. СПб.: Нестор-История; 2013.
 50. Семенова ТА. Антропогенная изменчивость микроскопических грибов в водных экосистемах (на примере водоемов Среднего Поволжья). Тольятти: ИЭВБ РАН; 1994.
 51. Слепухина ТД. Особенности развития макрозообентоса в разных озерных зонах. В кн.: Петрова НА, Тержевик АЮ, ред. Ладожское озеро – критерии состояния экосистемы. СПб.: Наука; 1992. с. 214-8.
 52. Слепухина ТД, Алексеева НА. Донные беспозвоночные. В кн.: Петрова НА, ред. Антропогенное эвтрофирование Ладожского озера. Л.: Наука; 1982. с. 181-90.
 53. Солнцева НП. Общие закономерности трансформации почв в районах добычи нефти (формы проявления, основные процессы, модели). В кн.: Глазовская МА, ред. Восстановление нефтезагрязненных почвенных экосистем. М.: Наука; 1988, с. 23-41.
 54. Стальмакова ГА. Зообентос Ладожского озера. Биологические ресурсы (зоология) Ладожского озера. Л.: Наука; 1968. с. 4-70.
 55. Терехова ВА. Микобиота в мониторинге водных экосистем. Микол и фитопатол. 1995; 29(1):36-40.
 56. Терехова ВА. Микромитеты в экологической оценке водных и наземных экосистем. М.: Наука; 2007.
 57. Терехова ВА, Швед ЛГ. Численность и биомасса микроскопических грибов в малых реках Среднего Поволжья. Биол внутр вод. 1992;95:21-5.
 58. Уломский СН. Мезобентос пелогена уральских озер. Изв Всесоюз научн.-исслед ин-та озерного и речного рыбного хоз. 1957;39:133-45.
 59. Черных ОА, Петрова ТН. Металлы. В кн.: Румянцев ВА, Драбкова ВГ, ред. Ладожское озеро – прошлое, настоящее, будущее. СПб.: Наука; 2002. с. 86-93.
 60. Шурганова ГВ, Гаврилко ДЕ, Ильин МЮ, Кудрин ИА, Макеев ИС, Золотарёва ТВ, Жихарев ВС, Голубева ДО, Горьков АС. Распространение коловратки *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) (Rotifera: Brachionidae) в водоемах и водотоках Нижегородской области. Росс журн биол инвазий. 2017;10(3):122-35.
- Общий список литературы/Reference List**
1. Alekseyev VR. Diapauza Rakoobraznykh: Ekologo-Fiziologicheskiye Aspekty. [Diapause of Crustaceans: Ecological and physiological aspects]. Moscow: Nauka; 1990. (In Russ.)
 2. Balushkina YeV, Vinberg GG. [Correlation between body mass and length in planktonic animals]. In: Vinberg GG, ed. Obshchie Osnovy Izucheniya Vodnykh Ekhosistem. Leningrad: Nauka; 1979. p. 169-72. (In Russ.)
 3. Barbashova MA, Malyavin SA, Kurashov YeA. [The first finding of a Baykal amphipod *Micrurus possolskii* Sowinsky, 1915 (Amphipoda, Crustacea) in the lake Ladoga]. Rossiyskiy Zhurnal Biologicheskikh Invaziy. 2013;(3):16-23. (In Russ.)
 4. Barbashova MA. [Assessment of the quantitative development of macrozoobenthos communities in the open regions of the lake Ladoga]. In: Rumyantsev BA, Posdnyakov ShR, eds. Vserossiyskaya Konferentsiya po Krupnym Vnutrennim Vodoyemam (V Ladozhskiy Simpozium). Sbornik Nauchnykh Trudov Konferentsii. Saint Petersburg: Lema; 2016. p. 74-80. (In Russ.)
 5. Berezina NA, Maksimov AA. [Abundance and food preferences of amphipods (Crustacea: Amphipoda) in the Eastern Gulf of Finland, Baltic Sea]. Zhurnal Sibirskogo Federalnogo Universiteta Seriya Biologiya. 2016; 9(4):409-26. (In Russ.)
 6. Bul'on VV. Pervichnaya Produktsiya Planktona Vnutrennikh Vodoyemov. [The Primary Produc-

- tion of Plankton in Inland Water Bodies]. Leningrad: Nauka; 1983. (In Russ.)
7. Vasilkov GV, Grishchenko LI, Yengashev VG. Bolezni Ryb Spravochnik. [Fish Diseases. Reference Manual]. Moscow: Agropromizdat; 1989. (In Russ.)
 8. Vinberg GG, Lavrentyeva GM, eds. Metodicheskiye Rekomendatsii po Sboru i Obrabotke Materialov pri Gidrobiologicheskikh Issledovaniyakh na Presnovodnykh Vodoemakh. Zooplankton i Yego Produktiya. [Methods of Collection and Processing of Materials upon Hydrobiological Studies of Freshwater Bodies. Zooplankton and its Production]. Leningrad: GosNIORKh, ZIN RAN. 1984. (In Russ.)
 9. Vinberg GG, Lavrentyeva GM, eds. Metodicheskiye Rekomendatsii po Sboru i Obrabotke Materialov pri Gidrobiologicheskikh Issledovaniyakh na Presnovodnykh Vodoyemakh. Fitoplankton i Yego Produktiya. [Methods of Collection and Processing of Materials upon Hydrobiological Studies of Freshwater Bodies. Phytoplankton and its Production]. Leningrad: GosNIORKh, ZIN RAN. 1981. (In Russ.)
 10. Gusakov BL, Terzhevik AYu. [Liminal zoning and the features of lake processes in liminal zones]. In: Petrova NA, Terzhevik AYu, eds. Ladozhskoe Ozero Kriterii Sostoyaniya Ekosistemy. Saint Petersburg: Nauka; 1992. p. 21-6. (In Russ.)
 11. Guseva KA. [The methodology of phytoplankton accounting]. Trudy Instituta Biologii Vodokhranilisch. 1959;2:44-51. (In Russ.)
 12. Davydova OA, Klimov YeS, Vaganova YeS, Vaganov AS. Vliyaniye Fiziko-Khimicheskikh Faktorov na Soderzhaniye Tiyazhelykh Metallov v Vodnykh Ekosistemakh. [The Influence of Physicochemical Factors on the Content of Heavy Metals in Aquatic Ecosystems]. Ulyanovsk: UIGTU; 2014. (In Russ.)
 13. Dudakova DS. [Invasion of brackish water harpacticoid *Nitocra spinipes* (Boeck, 1865) (Crustacea: Copepoda: Harpacticoida) into lake Ladoga]. Rossiyskiy Zhurnal Biologicheskikh Invaziy. 2011;(4):2-16. (In Russ.)
 14. Anonymous. Yezhegodnik Kachestva Poverkhnostnykh Vod Sushi po Gidrobiologicheskim Pokazateliam na Territorii Deyatelnosti SZUGKS v 1987 Godu. Leningrad: Gidrometeoizdat; 1988. (In Russ.)
 15. Zhdanova SM, Lazareva VI, Bayanov NG, Lobnicheva EV, Rodionova NV, Shurganova GV, Kulakov DV, Il'in MYu. [Distribution and ways of dispersion of the American rotifer *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) (Rotifera: Brachionidae) in water bodies of European Russia]. Rossiyskiy Zhurnal Biologicheskikh Invaziy. 2016; 9(3):8-22. (In Russ.)
 16. Kitayev SP. Ekologicheskkiye Osnovy Bioproduktivnosti Ozer Razlichnykh Prirodnykh Zon. [The Ecological Bases of Bioproductivity in Lakes Attributed to Different Natural Zones]. Moscow: Nauka; 1984. (In Russ.)
 17. Kitayev SP. Osnovy Limnologii dlia Gidrobiologov i Ikhtiologov. [Fundamentals of Limnology for Hydrobiologists and Ichthyologists]. Petrozavodsk: Karelskiy Nauchnyi Tsentr RAN; 2007. (In Russ.)
 18. Kokoliya TG. [The development of the aqueous fungus *Leptomytus* and other components of biological fouling in the river Neva]. In: Sanitarnoye Sostoyaniye Reki Nevy. Leningrad: LISI; 1967. p. 110-26. (In Russ.)
 19. Kopylov AI, Kosolapov DB. [Microbial indicators of eutrophication of freshwater ecosystems]. In: Rumyantsev VA, Trifonova IS, eds. Bioindikatsiya v Monitoringe Presnovodnykh Ekosistem. Saint Petersburg: LEMA; 2007. p. 176-81. (In Russ.)
 20. Korkishko NN, Kulish TP, Petrova TN, Chernykh ON. [Aqueous humic substance and its transformation in lake water]. In: Rumyantsev VA, Drabkova VG, eds. Ladozhskoye Ozero – Proshlote, Nastoyashcheye, Budushcheye. Saint Petersburg: Nauka; 2002. p. 111-7. (In Russ.)
 21. Kocharyan AG. [Specific features of transformation of heavy-metal forms in the river system Volga – North Caspian (field data)]. Voda Khimiya i Ekologiya. 2012;12(54):16-25. (In Russ.)
 22. Kuznetsov SI. Rol Mikroorganizmov v Krugovoroote Veschestv v Ozerakh. [The Role of Microorganisms in Substance Turnover in Lakes]. Moscow: Nauka; 1952. (In Russ.)
 23. Kurashov YeA, ed. Litoralnaya Zona Ladozhskogo Ozera. [The Littoral Zone of Ladoga Lake]. Saint Petersburg: Nestor-Istoriya; 2011. (In Russ.)
 24. Kurashov YeA. Meyobentos Kak Komponent Ozernoy Ekosistemy. [Meiobenthos as a Component of Lake Ecosystems]. Saint Petersburg: Alga-Fond; 1994. (In Russ.)
 25. Kurashov YeA. [The results of studying the meiobenthos of large lakes. The importance of meiobenthos for monitoring]. In: Ladozhskoe Ozero. Monitoring, Issledovaniye Sovremennogo Sostoyaniya i Problemy Upravleniya Ladozhskim Ozerom i Drugimi Bolshimi Ozerami. Petrozavodsk: Karelskiy Nauchniy Tsentr RAN; 2000. p. 223-30. (In Russ.)
 26. Kurashov YeA. [The profundal meiobenthos and the patterns of it changes]. In: Ladozhskoye Ozero – Proshloe, Nastoyashcheye, Budushcheye. Saint Petersburg: Nauka; 2002. p. 211-24. (In Russ.)
 27. Kurashov YeA. [Meiobenthos of the lake Constance: Community structure, discrimination of

- clusters of similar biotopes and assessment of the consequences of eutrophication]. *Biologiya Vnutrennikh Vod.* 2004; 4:69-78. (In Russ.)
28. Kurashov YeA. [Methods for and approaches to quantitative studies of freshwater meiobenthos]. In.: *Aktualnye Voprosyi Izucheniya Mikro-, Mezo- i Fauny Zarosley Presnovodnykh Vodoyemov. Tematicheskiye Lektsii i Materialy Mezhdunarodnoy Shkoly-Konferentsii. Nizhniy Novgorod: Vektor TiS; 2007. p. 5-35. (In Russ.)*
 29. Kurashov YeA, Avinskiy VA, Letanskaya GI, Kapustina LL, Barbashova MA. [Current state of Ladoga Lake ecosystem]. In.: *VI Vserossiyskiy Gidrologicheskiy Zvezd. Saint Peterburg: Gidrometeoizdat; 2004. p. 206-7. (In Russ.)*
 30. Kurashov YeA, Barbashova MA, Rusanov AG, Dudakova DS, Trifonova MS, Rodionova NV, Aleshina DG. [The role of alien species in the transformation of Lake Ladoga ecosystem]. In: *Materialy 1 Mezhdunarodnoy Konferentsii "Ozera Yevrazii: Problemy i Puti Ikh Resheniya". Petrozavodsk; 2017. p. 535-42. (In Russ.)*
 31. Kurashov YeA, Belyakov VP. [The role of meiofauna in the benthic communities of different lakes in Latgale]. *Gidrobiologicheskiy Zhurnal.* 1987;23(2):46-50. (In Russ.)
 32. Kurashov YeA, Dudakova DS. [De-eutrophication of the lake Ladoga: Evidence of the structural organization and quantitative development of meiobenthos]. In: *Ekologiya Vodnykh Bespozvonochnykh. Sbornik Materialov Mezhdunarodnoy Konferentsii, Posvyaschennoy 100-letiyu so Dnya Rozhdeniya F.D. Mordukhaya-Boltovskogo. Yaroslavl: Printkhaus; 2010. p. 163-7. (In Russ.)*
 33. Kurashov YeA, Barbashova MA, Panov VYe. [The first finding of a Ponto-Caspian amphipod *Chelicorophium curvispinum* (G. O. Sars, 1895) (Amphipoda, Crustacea) in Ladoga]. *Rossiyskiy Zhurnal Biologicheskikh Invaziy.* 2010;(3):62-72. (In Russ.)
 34. Kurashov YeA, Barbashova MA, Barkov DV, Rusanov AG, Lavrova MS. [Invasive amphipods as a factor of Ladoga Lake ecosystem transformation]. *Rossiyskiy Zhurnal Biologicheskikh Invaziy.* 2012;(2):87-104. (In Russ.)
 35. Lakin GF. *Biometriya Uchebnoye Posobiye.* Moscow: Vysshaya Shkola; 1990. (In Russ.)
 36. Letanskaya GI. [Monitoring of phytoplankton in the lake Ladoga]. In: *Filatov NN, ed. Ladozhskoye Ozero. Monitoring Issledovaniya Sovremennogo Sostoyaniya i Problemyi Upravleniya Ladozhskim Ozerom i Drugimi Bolshimi Ozerami. Petrozavodsk: KarNTs RAN, 2000; p. 168-78. (In Russ.)*
 37. Letanskaya GI, Protopopova YeV. [The current state of phytoplankton in the lake Ladoga (2005-2009)]. *Biologiya Vnutrennikh Vod.* 2012;5(4):310-6. (In Russ.)
 38. Linnik PN, Vasilchuk TA. [The role of humic substances in complexation and detoxification processes (as exemplified with Dnieper reservoirs)]. *Gidrobiologicheskiy Zhurnal.* 2001;37(5):98-112. (In Russ.)
 39. Litvinov MA, Dudka IA. *Metody Issledovaniya Mikroskopicheskikh Gribov Presnykh i Solenykh (Morskikh) Vodoyemov. [Methods for Studying Microscopic Fungus in Fresh and Marine waters.]. Leningrad: Nauka; 1977. (In Russ.)*
 40. Panov VYe, Pavlov AM. [Quantitative monitoring of aquatic invertebrates in reed beds]. *Gidrobiologicheskiy Zhurnal.* 1986;22(6):87-8. (In Russ.)
 41. Petrova NA, Iofina IV, Kapustina LL, Kulish TP, Petrova TN, Raspletina GF. [Anthropogenic eutrophication of the lake Ladoga: The of ecosystem transformation in 1975–2004]. *Ekologicheskaya Khimiya.* 2005;14(4):209-34. (In Russ.)
 42. Petrova NA, Petrova TN, Susareva OM, Iofina IV. [Specific features of Ladoga Lake ecosystem under anthropogenic eutrophication]. *Vodnye Resursy.* 2010;37(5):674-83. (In Russ.)
 43. Pidoplichko NM. *Atlas Mukoralnykh Gribov. [Atlas of Mucor Fungi]. Kiev: Naukova Dumka; 1975. (In Russ.)*
 44. Pozdnyakov DV, Korosov AA, Petrova NA, Pettersson LKh, Grassl Kh. [Studies of a "hysteretic" nature of Lake Ladoga coming back from its mesotrophic state]. *Issledovaniye Zemli iz Kosmosa.* 2009;1:45-59. (In Russ.)
 45. Polyakova TN. *Makrozoobentos.* In: *Filatov NN, Kulikova TP, Lozovik PA, eds. Sovremennoye Sostoyaniye Vodnykh Obyektov Respubliki Kareliya po Rezultatam Monitoringa 1992–1997 gg. Petrozavodsk: Karelskiy Nauchnyy Tsentr RAN; 1998. p. 94-6. (In Russ.)*
 46. Popov AI. *Guminovye Veshchestva: Svoystva, Stroyeniye, Obrazovaniye. [Humic Substances: Properties, Structure, and Formation]. Saint Petersburg: Izdatel'stvo SPbGU; 2004. (In Russ.)*
 47. Pyrina IL, Trifonova IS. [Studies of phytoplankton productivity in the lake Ladoga]. *Gidrobiologicheskiy Zhurnal.* 1979;4:26-31. (In Russ.)
 48. Romanenko VI, Kuznetsov SI. *Ekologiya Mikroorganizmov Presnykh Vodoyemov. [Ecology of Freshwaters Microorganisms]. Leningrad: Nauka; 1974. (In Russ.)*
 49. Rummyantsev VA, Kondratev SA, eds. *Ladoga. St. Petersburg: Nestor-istoriya; 2013. (In Russ.)*
 50. Semenova TA. *Antropogennaya Izmenchivost Mikroskopicheskikh Gribov v Vodnykh Ekosisteh-*

- makh (na Primere Vodoyemov Srednego Povolzhya). [Anthropogenic Variability of Microscopic Fungi in Aqueous Ecosystems (as Exemplified with Mid-Volga Region Reservoirs)]. Tolyatti: IEVB RAN; 1994. (In Russ.)
51. Slepukhina TD. [The specific features of macrozoobenthos development in different lacustrine zones]. In: Petrova NA, Terzhevnik AYU, ed. Ladozhskoe Ozero – Kriterii Sostoyaniya Ekosistemy. Saint Petersburg: Nauka; 1992. p. 214-8. (In Russ.)
 52. Slepukhina TD, Alekseyeva NA. [Benthic invertebrates]. In: Petrova NA, ed. Antropogennoye Evtrofirovaniye Ladozhskogo Ozera. Leningrad: Nauka, 1982. p. 181-90. (In Russ.)
 53. Solntseva NP. [General patterns of soils transformation in oil production areas (manifestation forms, basic processes, models)]. In: Glazovskaya MA, ed. Vosstanovleniye Neftezagriaznennykh Pochvennykh Ekosistem. Moscow: Nauka; 1988. p. 23-41. (In Russ.)
 54. Stalmakova GA. [Zoobenthos of Ladoga Lake]. In: Biologicheskkiye Resursy (Zoologiya) Ladozhskogo Ozera. Leningrad: Nauka, 1968. p. 4-70. (In Russ.)
 55. Terekhova VA. [Fungi in monitoring of aquatic ecosystems]. Mikologiya i Fitopatologiya. 1995; 29(1):36-40. (In Russ.)
 56. Terekhova VA. Mikromitsety v Ekologicheskoy Otsenke Vodnykh i Nazemnykh Ekosistem. [Micromycetes in ecological evaluation of aquatic and terrestrial ecosystems]. Moscow: Nauka; 2007. (In Russ.)
 57. Terekhova VA, Shved LG. [Abundance and biomass of microscopic fungi in small rivers of Middle Volga]. Biologiya Vnutrennikh Vod. 1992;95:21-5. (In Russ.)
 58. Ulomskiy SN. [Mesobenthos of the pelogene of Ural lakes]. Izvestiya Vsesoyuznogo Nauchno-Issledovatel'skogo Instituta Ozer'nogo i Rechnogo Rybnogo Khozyaystva; 1957;39:133-45. (In Russ.)
 59. Chernykh OA, Petrova TN. [Metals]. In: Rummyantsev VA, Drabkova VG, eds. Ladozhskoye Ozero – Proshloe, Nastoyashchee, Budushchee. Saint Petersburg: Nauka; 2002. p. 86-93. (In Russ.)
 60. Shurganova GV, Gavrilko DYe, Il'in MYu, Kudrin IA, Makeyev IS, Zolotareva TV, Zhikharev VS, Golubeva DO, Gor'kov AS. [Distribution of the rotifer *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) (rotifera: brachionidae) in reservoirs and streams of Nizhniy Novgorod region]. Rossiyskiy Zhurnal Biologicheskikh Invaziy. 2017;10(3):122-35. (In Russ.)
 61. Bird DF, Kallf J. Empirical relationships between bacterial abundance and chlorophyll concentration in fresh and marine waters. Can J Fish Aquat Sci. 1984;41(7):1015-23.
 62. Baudoin MF, Scoppa P. Acute toxicity of various metals to freshwater zooplankton. Bull Environ Contain Toxicol. 1974;12:745-75.
 63. Bouillion VV, Hakanson LA. A new general dynamic model to predict biomass and production of bacterioplankton in lakes. Ecol Model 2003;160:91-114.
 64. Florence TM, Batley GE. Chemical speciation in natural waters. CRC Critical Rev Anal Chem.1980;9(3):219-96.
 65. Hobbie LE, Daley RI, Jasper S. Use of nucleopore filters for counting bacteria by fluorescence microscopy. Appl Environ Microbiol. 1977;33(5):1225-8.
 66. Holopainen AL, Letanskaya GI. Effects of nutrient load on species composition and productivity of phytoplankton in Lake Ladoga. Boreal Env Res. 1999;4:215-27.
 67. Kovalenko V. Chlorophyll-a studies. In: Filatov N, Heinonen P, eds. Results of the Finnish-Russian Joint Study of the Lakes Onega, Ladoga and Saimaa Conducted in the Summer of 1990. Helsinki; 1997. p. 25-9.
 68. Kurashov YeA. Distribution and summer diapause of *Canthocamptus staphylinus* (Jurine) (Copepoda: Harpacticoida) in Lake Ladoga. Hydrobiologia. 1996;320(1-3):191-6.
 69. Kurashov YeA, Barbashova MA. First record of the invasive Ponto-Caspian amphipod *Pontogammarus robustoides* G.O. Sars, 1894 from Lake Ladoga, Russia. Aquatic Invasions. 2008;3(2):253-6.
 70. Lepisto L. Phytoplankton studies. In: Filatov N, Heinonen P, eds. Results of the Finnish-Russian Joint Study of the Lakes Onega, Ladoga and Saimaa Conducted in the Summer of 1990. Helsinki; 1997. p. 34-42.
 71. Lodder J. The Yeast. A Taxonomic Study. Amsterdam-London; 1970.
 72. Petrova N. The phytoplankton of Ladoga and Onega lakes and its recent successional changes. Arch Hydrobiol Beih Ergebn Limnol. 1987;25:11-8.
 73. Snoeijls P, Potapova M. Intercalibration and distribution of diatom species in the Baltic Sea. The Baltic Marine Biologist Publication 3. Uppsala: Opulus Press; 1995.
 74. United Nations Educational, Scientific and Cultural Organization. Determination of photosynthetic pigments in sea water. Monographs on Oceanographic Methodology. Paris: Imprimerie Rolland-Paris; 1966.

УДК: 576.371

УЛЬТРАСТРУКТУРНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ВНУТРИКЛЕТОЧНЫХ ОРГАНЕЛЛ ПРИ АПОПТОЗЕ

Е.С. Снигиревская*, Я.Ю. Комиссарчик

Институт цитологии РАН, Санкт-Петербург, Россия

* Эл. почта: snigir@incras.ru

Статья поступила в редакцию 26.04.2018; принята к печати 20.06.2018

Гибель клеток в результате генетически запрограммированных процессов апоптоза принимает участие не только в эмбриогенезе и гистогенезе, но также является фактором патогенеза многих заболеваний, в том числе вызываемых факторами окружающей среды, и может индуцироваться ими. В последнее время на первый план вышли исследования молекулярных механизмов апоптоза. В настоящем обзоре основное внимание уделено современным данным об ультраструктурных особенностях основных клеточных органелл и об их изменениях в процессе апоптоза, в том числе перестройкам компонентов интерхроматинового пространства ядра, а также участию убиквитин-протеасомной системы в апоптозе.

Ключевые слова: апоптоз, внутриклеточные органеллы, ультраструктура, хроматин, электронная микроскопия, убиквитин-протеасомная система.

ULTRASTRUCTURAL CHANGED OF INTRACELLULAR ORGANELLES UPON APOPTOSIS

E.S. Snigirevskaya*, Ya. Yu. Komissarchik

Institute of Cytology, the Russian Academy of Sciences, Saint Petersburg, Russia

* E-mail: snigir@incras.ru

Cell death caused by the genetically determined processes known as apoptosis is implicated not only in embryogenesis and cell and tissue turnover but also in the pathogenesis of many diseases including those induced by environmental factors and may be directly induced by some of the latter. In recent years, the elucidation of the molecular mechanisms of apoptosis was taking the central stage as reflected in a numerous reviews. The present review is focused on recent data about the ultrastructural features of cellular organelles upon apoptosis, including first of all the rearrangements of the interchromatin intranuclear space and the involvement of the ubiquitin-proteasome system in apoptosis.

Keywords: apoptosis, intracellular organelles, ultrastructure, chromatin, electron microscopy, ubiquitin-proteasome system.

Введение

Концепция апоптоза – клеточной смерти, механизм которой запрограммирован на генетическом уровне, – была сформулирована в 1972 г. [72], хотя уже в середине XIX столетия явление локальной физиологической смерти клеток в ходе эмбриогенеза и метаморфоза у Metazoa было отмечено на гистологическом уровне такими известными учеными, как Фогт, Вейсман и Флеминг (см. обзор [95]).

Процесс апоптоза характеризуется высокой эволюционной консервативностью и наблюдается у всех эукариот, от простейших до высших организмов.

В любом многоклеточном организме поддерживаются строго сбалансированные процессы пролиферации одних клеток и смерти других. В организме человека ежедневно возникают и гибнут десятки миллиардов клеток. За год общий вес обновляемых клеток достигает веса тела.

Роль апоптоза чрезвычайно важна в период эмбрионального развития организма, а также в ходе диффе-

ренцировки и морфогенеза тканей. Известно, что в результате апоптоза полностью удаляются некоторые эмбриональные ткани, чтобы могли сформироваться новые, обеспечиваются важные аспекты развития и функционирования внутренних органов, в частности, иммунной системы. На более поздних стадиях развития апоптоз необходим как защитный механизм для элиминации дефектных (мутантных, инфицированных или поврежденных) клеток. В результате строго регулируемого процесса апоптоза клетка распадается на фрагменты, которые фагоцитируются макрофагами или соседними клетками [83]. Так как нарушения целостности мембраны клетки и ее фрагментов в ходе апоптоза не происходит, в этом месте не возникает воспалительная реакция, в отличие от того, что происходит при некрозе.

Нарушения процессов апоптоза лежат в основе различных патологических изменений организма. Так, снижение способности клеток претерпевать апоптоз может привести к развитию злокачественных опухо-

лей, вирусных инфекций, аутоиммунных заболеваний [7, 56, 70, 134], в то время как излишняя активизация апоптоза приводит к болезням Хантингтона, Паркинсона и Альцгеймера [51].

Возможен апоптоз, индуцированный внешними факторами: ультрафиолетовым или гамма-излучением, вирусной инфекцией, гипо- и гипертермией, токсическими веществами. Известно огромное количество экологических факторов, обуславливающих развитие многих заболеваний человека [1]. Накопление промышленных отходов приняло характер «токсической агрессии» [161]. Эти факторы способны вызывать отдаленные последствия, проявляющиеся в нарушении репродуктивной функции, развитии злокачественных опухолей, инфаркта миокарда, мозгового инсульта, нейродегенеративных и других заболеваний [14]. При этом увеличение дозы соответствующего вредного агента, индуцирующего апоптоз, в конце концов приводит к развитию некроза клетки, то есть нерегулируемого типа клеточной смерти. При некрозе клетка разрушается, и гидролитические ферменты, вышедшие из клеток, вызывают дальнейшее повреждение ткани и воспалительный процесс. Поэтому необходимо развивать методы ранней регистрации апоптоза при различных воздействиях среды и заболеваниях, включая морфологические методы с прижизненной окраской тканей и исследование их в световом микроскопе, а также методы электронной микроскопии [13].

Успехи в изучении апоптоза нашли отражение в целом ряде обзоров [33, 38, 40, 42, 43, 89, 90, 104, 134–136, 149, 166]. Установлены основные механизмы реализации апоптоза в эукариотических клетках, разработаны молекулярные и морфологические критерии апоптозной клеточной смерти, исследуются биохимические и молекулярные механизмы активации и регуляции апоптоза, идентифицированы сотни генов, которые контролируют инициацию, осуществление и терминальную фазу апоптоза. Использование модельных объектов (бесклеточные системы, различные клеточные культуры, нематода *Caenorhabditis elegans*) позволяет изучать различные стадии апоптоза в эксперименте. За открытия генетической регуляции развития нематоды *C. elegans* и программируемой клеточной смерти в этом процессе S. Brenner, R. Horvitz и J. Sulston в 2002 г. стали лауреатами Нобелевской премии в области физиологии или медицины [4].

В настоящем обзоре особое внимание будет уделено вкладу электронной микроскопии в изучение ультраструктурных изменений внутриклеточных оргanelл в процессе апоптоза.

Механизмы апоптоза

При физиологических условиях найти апоптозирующую клетку в ткани *in situ* довольно трудно, так

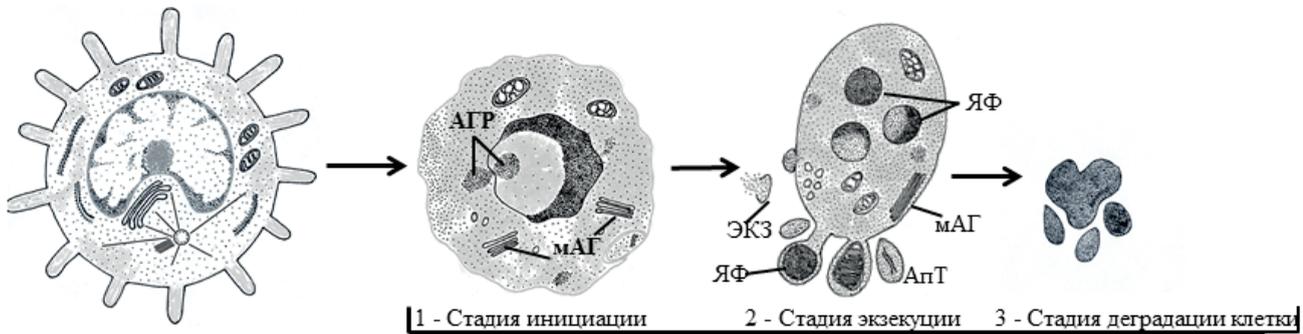
как гибель клетки происходит очень быстро. В связи с этим для изучения особенностей апоптоза в эксперименте широко используются модельные объекты, в частности, клеточные культуры, в которых можно индуцировать апоптоз, синхронизировать его и исследовать процессы затухания клеточных функций. Классическим модельным объектом стала мелкая нематода *Caenorhabditis elegans*, изучение которой привело к выводу о генетической природе и высокой консервативности путей программируемой клеточной смерти от нематоды до человека [35].

Известно, что апоптоз регулируется комплексом биохимических, молекулярных и генетических факторов, число которых увеличивается по мере их изучения современными методами исследования. К наиболее важным регуляторам этого процесса относят рецепторы клеточной смерти (death receptors) и их лиганды, каспазы, митохондрии, протоонкогены семейства Bcl-2, некоторые отдельные супрессоры канцерогенеза, такие как белок p53 и др. [174].

Полученные в последние годы данные позволяют выделить два механизма запуска апоптоза: один – внешний («extrinsic»), опосредованный рецепторами смерти (death receptors), которые локализованы в плазматической мембране (ПМ); второй – внутренний («intrinsic»), вызванный некоторыми внутриклеточными причинами. Наиболее распространенные из них связаны с окислительным стрессом, а также стрессом, который вызывает накопление неправильно свернутых белков в ЭР, приводящее к нарушению гомеостаза ионов кальция в ЭР. В свою очередь нарушения внутриклеточного гомеостаза ионов кальция (Ca^{2+}) обуславливают высвобождение и активацию прокаспазы-12, локализованной в ЭР, являясь еще одним способом инициации апоптоза [59, 134, 145].

Весь процесс программированной клеточной гибели условно можно подразделить на 3 фазы: 1 – инициация, 2 – осуществление апоптоза, или экзекуции, и 3 – терминальная стадия (схема 1).

В фазе инициации, при которой проапоптозный стимул запускает активацию ряда молекулярных механизмов, изменения морфологии клетки крайне слабые. В случае запуска апоптоза внешним лигандом «рецептора смерти» на этом этапе происходит транслокация фосфатидилсерина с внутренней стороны ПМ на клеточную поверхность (появление фосфатидилсерина на наружной стороне клетки может служить индикатором апоптоза) [141]. Затем происходит снижение трансмембранного потенциала митохондрий и экспрессии белков семейства Bcl-2, активация специфических инициаторных каспаз (каспазы 8 в случае рецептор-опосредованного апоптоза и каспазы 9 при митохондриальном пути), причем оба пути сходятся на уровне активации каспазы 3. Это сопровождается уменьшением клеточного объема и увеличе-



Нормальная клетка U-937

Клетки U-937 в состоянии апоптоза

Схема 1. Схема апоптоза, индуцированного в клетках U-937 внешними агентами (гипертонический шок, этопозид). Для нормальной клетки характерно большое количество микроворсинок на поверхности, крупное ядро с одним-двумя ядрышками, примембранным распределением гетерохроматина, хорошо развитым аппаратом Гольджи (АГ), отдельными цистернами ЭР и группами небольших митохондрий (МИ). В апоптотических клетках изображены агрегаты электронно-плотных частиц в ядрах и цитоплазме (Агр), фрагменты АГ (министопки – мАГ), экзосомы (ЭКЗ), апоптотические тела (АпТ), ядерные фрагменты (ЯФ). На терминальной стадии выявляются продукты деградации клетки



Схема 2. Схема путей апоптоза в клетке (объяснения в тексте). Модифицировано из [43]

нием клеточной поверхности. Затем клетки переходят в фазу осуществления апоптоза (execution), которая характеризуется вовлечением в процесс активации все большего количества каспаз и появлением заметных морфологических изменений ядер: конденсация хроматина, приводящая к формированию серповидных ядер, и последующая фрагментация ядра, сопровождающаяся деградацией ДНК. Расщепление каспазами белка, удерживающего деградирующую ДНК эндонуклеазу в неактивной форме, приводит к ее активации и фрагментации ДНК в клеточном ядре. При использовании метода TUNEL (TdT-mediated dUTP nick end labeling) концы ДНК, образовавшиеся при ее расщеплении, выявляются флуоресцентной микроскопией. Кроме того, на этой стадии апоптоза происходит образование множества «волдырей» (blebs) на плазматической мембране и формирование апоптозных тел, содержащих внутриклеточные органеллы и фрагменты ядра. Третья фаза – фаза деградации (терминальная стадия) – сопровождается серьезными морфологическими перестройками, окончательной фрагментацией ядер и цитоплазмы клеток и распадом клеток на апоптозные тела (схема 2). Апоптозная смерть наступает в разное время после запуска сигнала (от 6 до 24 час) в зависимости от типа клеток [143].

Если эти события происходят в ткани, фрагменты клетки фагоцитируются макрофагами или соседними клетками. В клеточной же культуре они накапливаются в среде [81, 145]. Все эти события происходят без возникновения воспаления, которое бывает при некрозе и некоторых других типах клеточной смерти в результате выхода клеточных гидролитических ферментов во внеклеточное пространство.

Внешний путь апоптоза

Основная роль в запуске апоптоза по внешнему сигнальному пути принадлежит «рецепторам смерти», локализованным на плазматической мембране клеток. Эти белки относятся к суперсемейству рецепторов TNF (tumor necrosis factor) [88]. Их цитоплазматические домены содержат участки, состоящие из 80 аминокислот, так называемые «домены смерти» («death domain») [18]. Именно они играют критическую роль в передаче сигнала смерти от клеточной поверхности к внутриклеточным сигнальным путям. В настоящее время лучше всего охарактеризованы следующие рецепторы и их лиганды: TNFL/TNFR1, FasL/FasR, Apo3L/DR3, Apo2L/DR4 and Apo2L/DR5 [18, 131]. Последовательность событий внешнего пути можно рассмотреть на примере моделей FasL/FasR и TNF/TNFR1. В этих моделях наблюдается кластеризация рецепторов при связывании с тримерным лигандом. Соединение Fas-L (лиганда) с FasR (рецептором) приводит к связыванию адаптерного белка FADD,

а соединение TNF-L с TNF-R приводит к связыванию адаптерного белка TRADD и рекрутированию адаптерного белка FADD вместе со взаимодействующей с рецепторами протеин-киназой RIP (схема 2). На этом этапе образуется индуцирующий смерть сигнальный комплекс (death-inducing signal complex, DISC), приводящий к активации прокаспазы 8 [73]. Как только каспаза-8 активируется, запускается фаза осуществления апоптоза.

Внутренний путь апоптоза

Кардинальное событие внутреннего пути апоптоза – повышение проницаемости наружной мембраны митохондрий – MOMP (Mitochondrial Outer Membrane Permeabilization), основными регуляторами которого являются белки, относящиеся к семейству Bcl-2 [32, 39]. Важно подчеркнуть, что эти белки в зависимости от условий могут быть как проапоптозными (Bim, Bid, Bax, Bak), так и антиапоптозными (Bcl-2, Bcl-x, Mcl-1) регуляторами [102]. Для белков Bax и Bak предполагается следующий путь действия (схема 2) [66]. Они встраиваются в наружную мембрану митохондрий и олигомеризуются. Этот сигнал способствует деполяризации наружной мембраны митохондрий и высвобождению в цитоплазму из пространства митохондрий растворимых белков, участвующих в апоптозе: цитохром C; прокаспазы 2, 3 и 9; флавопротеин AIF (apoptosis inducing factor). В цитозоле цитохром C формирует комплекс с APAF1 (apoptotic inactive initiator caspase activating factor-1), АТФ и неактивной прокаспазой 9, так называемую «апоптосому» [63, 100, 151]. Внутри апоптосомы каспаза 9 активируется и в свою очередь активирует прокаспазу 3 до каспазы 3. Активация каспаз совершается каскадом, который приводит к активации каспаз 3, 6 и 7 путем протеолиза [101]. Эффекторные каспазы расщепляют друг друга, что усиливает и распространяет каспазный каскад.

Таким образом, каспазы могут считаться центральными медиаторами апоптоза в цитоплазме. Каспазы – это цистеиновые протеазы, которые активируются и осуществляют апоптозную деградацию, включая деградацию ДНК и перестройку морфологии клеток. Имеются два типа каспаз: инициаторные и эффекторные. Активированные инициаторные каспазы активируют эффекторные, которые и обеспечивают расщепление клеточных белков и ДНК. При этом клетки зачастую приобретают фантастические формы. Это может быть связано со сверхэкспрессией каспаз, нарушающих формирование связанного с мембраной актинового цитоскелета, который в норме важен для сохранения формы клетки. Более того, каспазы расщепляют и другие цитоскелетные протеины, в частности, плексин и гельзолин, белки ядерной ламины, белки, регулирующие клеточную адгезию [135]. Таким образом, одна из функций эффекторных

каспаз – это прямое и опосредованное разрушение клеточных структур. Другой важной функцией эффекторных каспаз является инактивация белков, блокирующих апоптоз. В частности, разрушению подвергаются антиапоптозные белки семейства Bcl-2; при участии каспаз расщепляется ингибитор белка DFF (DNA fragmentation factor – «фактор фрагментации ДНК»), препятствующий активации апоптозной ДНКазы CAD (caspase-activated DNAase). Наконец, в результате действия эффекторных каспаз происходит диссоциация регуляторных и эффекторных доменов, участвующих в репарации ДНК, сплайсинге мРНК и репликации ДНК.

Следует отметить, что одним из ключевых регуляторов апоптоза является белок p53, активация которого происходит в ответ на повреждения ДНК [3, 119]. В норме белок p53 находится в неактивной, латентной форме. В случае необратимых повреждений ДНК или нарушений регуляции клеточного цикла белок p53 принимает участие в запуске апоптоза путем взаимодействия с промотором гена белка Вах, а также путем активации модулятора апоптоза PUMA (p53 upregulated modulator of apoptosis), который блокирует действие антиапоптотического Bcl-2. Повышение уровня p53 в ответ на повреждения ДНК вызывает апоптоз, например, в клетках кожи, в тимоцитах, в клетках кишечного эпителия.

Многочисленные исследования с помощью световой и электронной микроскопии позволили разработать критерии морфологических изменений при входе клеток в апоптоз и подтвердили идею эволюционной консервативности пути осуществления программируемой клеточной смерти.

В настоящем обзоре мы рассмотрим вклад электронной микроскопии в изучение регуляции процесса апоптоза внутриклеточных органелл и продемонстрируем происходящие с ними ультраструктурные изменения, выявляемые с помощью различных методов электронной микроскопии.

Следует отметить, что внутриклеточные органеллы являются не только источниками регуляторных молекул, создающих сигнальные пути апоптоза, но и сами представляют собой мишени для воздействия регуляторных факторов. Важно, что при апоптозе, который является энергозависимым процессом, функции клеточных органелл затухают, в основном, на терминальных этапах апоптоза, тогда как на стадиях инициации и осуществления апоптоза многие ключевые ферментные системы активизируются, способствуя поддержанию высокоэнергетического состояния клетки.

Апоптоз и ядро

Наиболее характерные морфологические перестройки при инициации апоптоза наблюдаются в

клеточном ядре [2, 23, 27–31, 33, 47, 48]. Рассмотрим ультраструктуру ядра клетки на примере клеток культуры человеческой гистиоцитарной лимфомы U-937 [8, 9, 154–156]. Эти клетки имеют все признаки культивируемых лимфоцитов, а именно – сферическую форму и большое количество микроворсинок на поверхности (схема 1; рис. 1а). Они содержат крупное ядро, часто двухлопастное, занимающее центральную часть клетки. Между лопастями ядра обычно располагается аппарат Гольджи (АГ), удерживающий свое центральное положение в клетке посредством микротрубочек (МТ), отходящих от центриолей (рис. 1б). Ядро содержит одно или два ядрышка и гетерохроматин, распределенный вдоль ядерной оболочки. Ядерная оболочка состоит из двух мембран, пронизанных ядерными порами, и подстилается так называемой ядерной ламиной, состоящей из промежуточных филаментов – ламинов 1, 2 и 3. Ядерная ламина поддерживает ядерную оболочку и контактирует с хроматином и ядерными РНК [15]. При индукции апоптоза внешними агентами (гипертонический шок, этопозид) в ядрах клеток U-937 появляются ультраструктурные перестройки, аналогичные тем, которые описаны на стадии инициации и осуществления апоптоза на других клетках [31, 33, 69, 80, 82, 87, 106, 128, 143, 154, 155, 165]. Одной из ранних реакций ядра является сильная конденсация хроматина и его дислокация на одном из полюсов ядра в виде полумесяца или серпа (схема 1; рис. 1в). Часть ядер фрагментируется, ядрышки исчезают, интерхроматиновые компоненты ядра перераспределяются (схема 3; рис. 1г, д, е). К ним относятся ответственные за транскрипцию и сплайсинг мРНК агрегаты интерхроматиновых гранул (speckles), первичные транскрипты мРНК – перихроматиновые фибриллы (PFs) и перихроматиновые гранулы (запасная форма мРНК) (PGs) (схема 3).

Перечисленные интерхроматиновые компоненты формируют агрегаты, свободно лежащие в нуклеоплазме, часто вблизи ядерной оболочки. Аналогичные агрегаты, лишённые ограничивающей мембраны, наблюдаются и в цитоплазме апоптозных клеток (схема 3; рис. 1д, е; рис. 2а, б). При этом в ряде случаев ядерные и цитоплазматические агрегаты связаны друг с другом в области ядерных пор, что указывает на переход ядерных компонентов в цитоплазму. Эти агрегаты можно отнести к типу так называемых гетерогенных эктопических РНП-содержащих структур HERDS (heterogeneous ectopic RNP-derived structures), описанных при конститутивном апоптозе клеток различных органов грызунов, находящихся в спячке [24, 25, 27, 30]. И ядерные, и цитоплазматические агрегаты, содержащие различного рода белковые частицы ядерного происхождения, не ограничены мембраной и рассматриваются в литературе как морфологические маркеры ослабления транскрипционных процес-

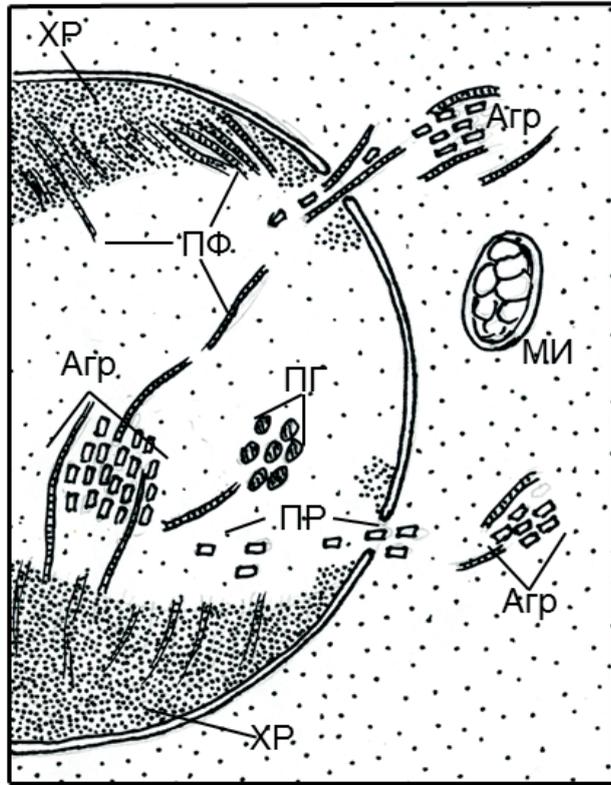


Схема 3. Схематически изображено апоптозное ядро клетки на этапе осуществления апоптоза. Показаны два участка конденсированного гетерохроматина (ХР), по периферии которого формируются первичные транскрипты мРНК – перихроматиновые фибриллы (ПФ). В интерхроматиновом пространстве образуются агрегаты, состоящие из ПФ и протеасом (Агр), а также из перихроматиновых гранул (ПГ). Аналогичные агрегаты наблюдаются и в цитоплазме клеток, что говорит о миграции их компонентов через ядерные поры

сов в клетке [26, 27, 57, 60, 91, 110, 148, 155, 167]. Следует отметить, что при физиологической модуляции транскрипции, как в случае спячки у грызунов, потенциально функциональные мРНК аккумулируются в ядерных агрегатах апоптозных клеток, но когда транскрипция восстанавливается, они начинают нормально функционировать [21, 24, 25, 27]. При индуцированном апоптозе эти изменения необратимы.

Таким образом, в состав ядерных агрегатов входят интерхроматиновые гранулы, первичные пре-мРНК, РНП и протеасомы, выявляемые иммунологическими методами при использовании световой и электронной микроскопии (рис. 2а, б; рис. 4а, б). Предполагается, что протеасомы осуществляют протеолитическую деградацию компонентов агрегатов как в ядре, так и в цитоплазме. Имеющиеся в литературе данные указывают на то, что в ядре протеасомная активность 20S локализуется в области крапинок «speckles» и про-

миелоидных лейкоэмических тел (PMLs) [20, 139, 172]. При переходе протеасом в цитоплазму они продолжают функционировать как протеолитические органеллы 26S в составе убиквитин-протеасомной системы (УПС) [20, 144, 146, 176].

Кроме протеасом в цитоплазму транспортируются и перихроматиновые фибриллы (ПФ), где они из пре-мРНК созревают в мРНК и, соединяясь с белками, образуют мРНК. Предполагается, что переход ПФ, так же как и протеасом, в цитоплазму происходит через ядерные поры [44, 45, 156, 157]. Это подтверждается исследованием ультратонких срезов, на которых видно, что исчерченные ПФ располагаются в области пор ядерной мембраны клеток, выявляясь со стороны как нуклеоплазмы, так и цитоплазмы (схема 3). В некоторых случаях можно наблюдать сечения ПФ, которые локализованы на выходе из порового комплекса в цитоплазму (не показано). Размер поровых комплексов достаточно большой (300–500 нм), чтобы эти структуры могли быть перенесены через них. Однако механизмы переноса протеасом и ПФ по нуклеоплазме и их переход в цитоплазму до сих пор до конца неясны.

Ядерные и цитоплазматические агрегаты существуют в апоптозных клетках вплоть до последней, терминальной, стадии апоптоза, на которой они выводятся во внеклеточное пространство с помощью довольно крупных (от 500 нм до 3–4 мкм) экзосом или вместе с апоптозными телами (схема 1) [154, 167].

В некоторых клетках в деградацию белковых компонентов включаются лизосомы. В этих случаях говорят о вторичном некрозе, при котором агрегаты заключаются в большие аутофагосомы, которые выделяются во внешнюю среду посредством разрушения клеток. Такие картины являются свидетельством существования кооперации между двумя способами протеолиза в клетке: посредством УПС и лизосом [12, 17, 112, 152].

В последние годы проблема агрегации протеинов и РНП в эукариотических клетках привлекает большое внимание в связи с интересом к молекулярным механизмам клеточного ответа на стресс, болезни и индуцированный апоптоз. В цитоплазме описано несколько типов агрегатов, лишенных ограничивающей мембраны: агросомы, процессинг-тельца (PBs), стресс-гранулы, PACS – particle-rich structures и только один тип описан в ядре – HERDS (heterogeneous ectopic RNP-derived structures), эти агрегаты возникают в ядре и затем переходят в цитоплазму [21, 23, 27, 30, 156, 157]. Следует отметить, что цитоплазматические агрегаты, которые содержат чрезмерно экспрессированные, неправильно сложенные или мутантные белки с ненормальной конфигурацией, накапливаясь в цитоплазме, оказывают токсичное действие на клетку. Тогда на помощь клетке приходит убиквитин-протеасомная система (см. ниже).

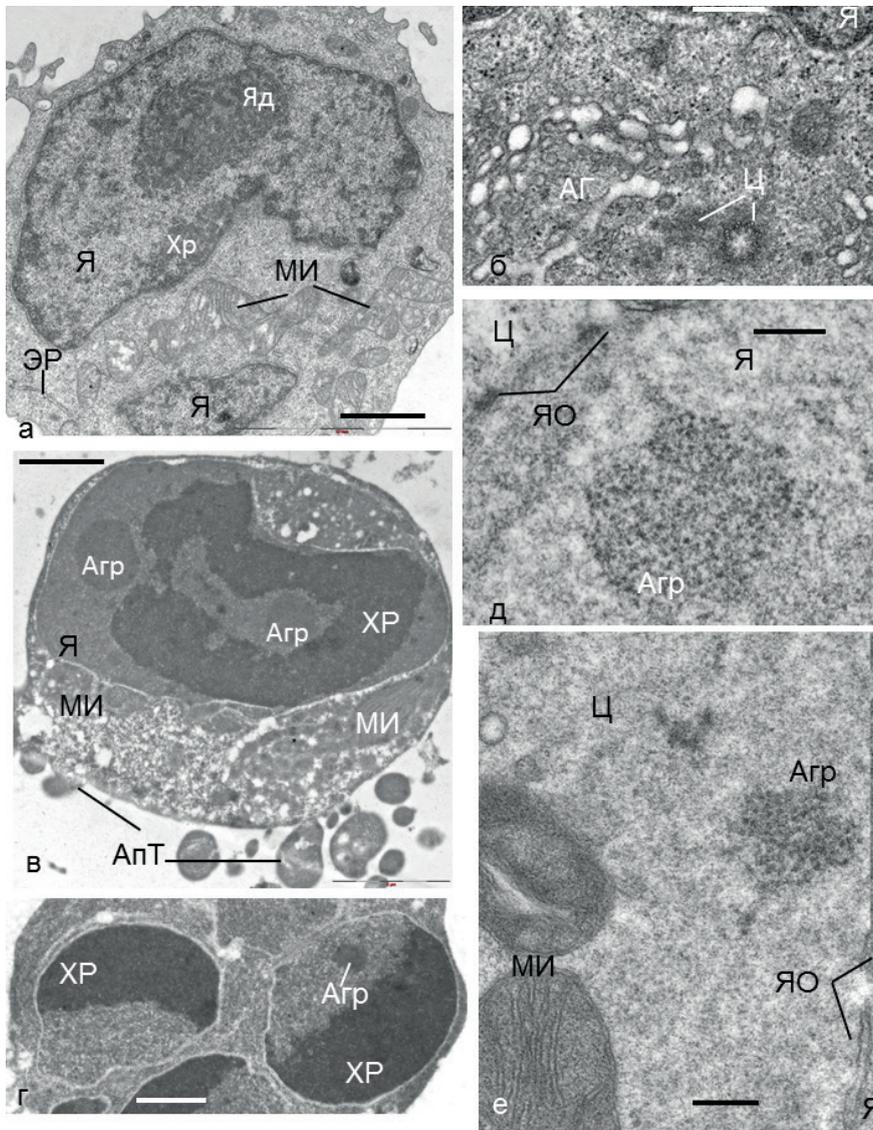


Рис. 1. Участки клеток U-937 в норме и при апоптозе: а – контрольная клетка содержит крупное ядро (Я), большое ядрышко (Яд). Митохондрии (МИ) распределены в цитоплазме группами; б – в околоядерной зоне локализуются аппарат Гольджи (АГ) и центриоли; в – апоптотная клетка на стадии экзекуции: хроматин конденсируется, в интерхроматиновом пространстве появляются агрегаты; на поверхности клеток формируются апоптотные тела; г – часть ядер фрагментируется, формирование в ядре (д) и в цитоплазме агрегатов, не ограниченных мембраной. Масштаб: а, в, г – 500 нм; б, д, е – 200 нм

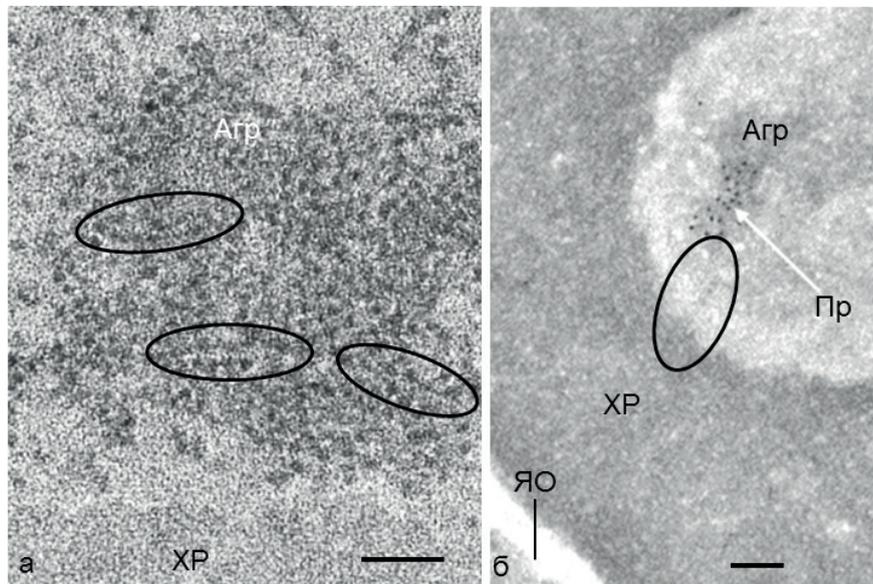


Рис. 2. Агрегаты в интерхроматиновом пространстве ядра, содержащие протеасомы и перихроматиновые фибриллы (ПФ). ПФ отмечены овальной линией, протеасомы содержат иммунную метку, конъюгированную с частицами золота 10 нм. Масштаб: 200 нм

Рис. 1 и 2 произведены из статьи [154] с разрешения издательства Elsevier.

Апоптоз и митохондрии

Митохондрии (МИ), наряду с каспазами и протеасомами, относятся к числу основных участников клеточных событий во время апоптоза. Они интегрируют многочисленные проапоптотные стимулы, инициируют апоптоз и реализуют основной сигнальный путь апоптоза независимо от того, каков был запуск этого процесса: внешний (рецептор-опосредованный) или внутренний (митохондриальный). Известно, что сигналы, исходящие от рецепторов смерти, связавшихся с соответствующим лигандом, стимулируют повышение проницаемости наружной мембраны митохондрий (MOMP – Mitochondrial Outer Membrane Permeabilization) и способствуют высвобождению цитохрома С из межмембранного пространства. Цитохром С инициирует апоптоз как компонент апоптосомы, которая активирует каспазу 9. Последняя затем активирует другие эффекторные каспазы. В инициацию высвобождения цитохрома С наряду с проапоптотными белками включаются также различные сигналы от окислителей, церамида, высоких концентраций Ca^{2+} [78]. Однако вопросы, связанные с механизмами высвобождения цитохрома С и растворимых белков из митохондрий, до сих пор не решены окончательно. В литературе имеется несколько гипотез, объ-

ясняющих механизмы высвобождения цитохрома С и других растворимых белков из митохондрий.

Наиболее надежные ответы на эти вопросы может дать применение электронной микроскопии высокого разрешения. Прежде чем перейти к описанию результатов тонкого метода электронно-микроскопической томографии (ЭМТ), рассмотрим структуру митохондрий, описанную стандартными методами электронной микроскопии.

Митохондрии имеются во всех эукариотических клетках, занимая значительную часть цитоплазмы. Их главной функцией является сопряжение синтеза АТФ из АДФ и неорганического фосфата с аэробным окислением [107]. К тому же у митохондрий есть своя система синтеза белка, включая ДНК, РНК и рибосомы [46].

Начиная с 50-х годов прошлого века, когда были разработаны методы выделения митохондрий из клеток, начались интенсивные исследования этой органеллы биохимическими и морфологическими методами [121–123, 153]. Было показано, что митохондрии очень динамичные органеллы, изменяющие свою структуру в зависимости от физиологического статуса клетки. На ультраструктурном уровне были выделены две основные конформации МИ: ортодок-

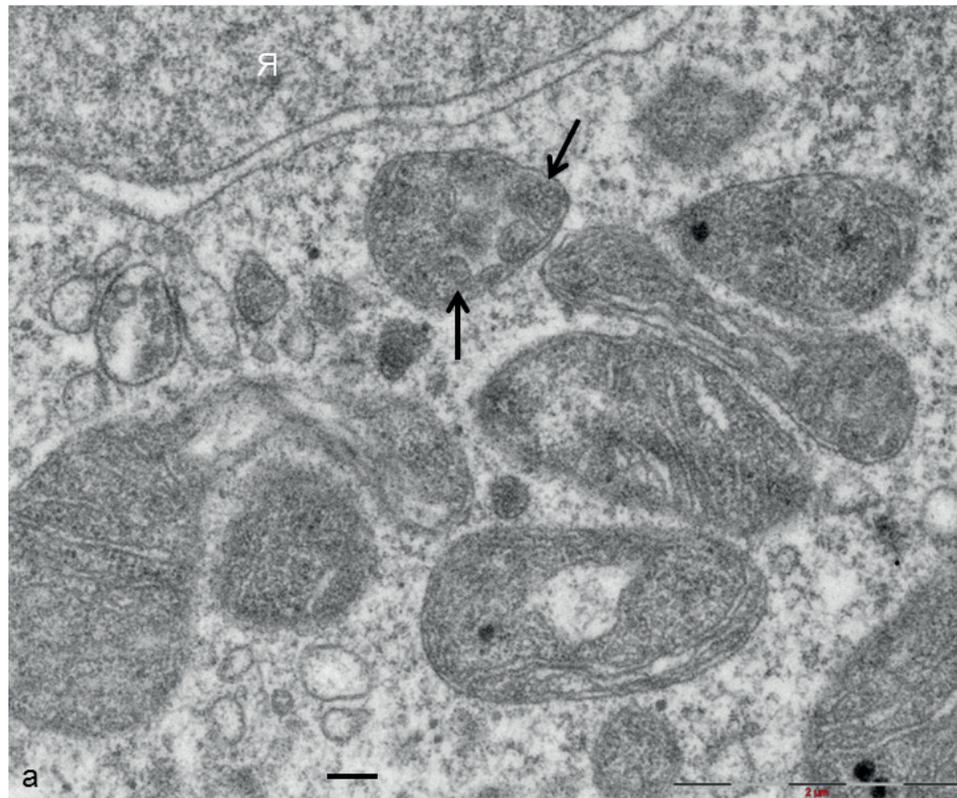


Рис. 3. Митохондрии апоптотной клетки имеют митохондрии смешанного типа. Типичная конденсированная митохондрия отмечена стрелками. Масштаб: – 200 нм. Воспроизведено из статьи [154] с разрешения издательства Elsevier.

сальная (нормальная) и конденсированная (в ответ на различные воздействия). Митохондрии ортодоксальной формы содержат длинные узкие и регулярно расположенные кристы и большой объем матрикса, тогда как в конденсированных МИ кристы расширяются, матрикс конденсируется (рис. 3).

На основании электронно-микроскопических работ были построены модели структуры МИ. До конца XX в. доминировала так называемая модель перегородок (baffle model) – модель, предложенная американским ученым Паладе, согласно которой в состав митохондрий входят две мембраны, из которых наружная мембрана окружает органеллу, отделяя ее от цитоплазмы, а внутренняя мембрана образует складки, называемые кристами, значительно увеличивающими ее поверхность [121]. Согласно Шестранду, существуют три мембраны: внешняя, внутренняя и мембрана септ [153]. Мембраны, матрикс и межмембранное пространство содержат огромное количество белков и липидов, играющих кардинальную роль в осуществлении функций МИ.

В последние годы представления о структуре МИ претерпели существенные изменения. Использование криометодов, методов электронно-микроскопической томографии и коррелятивной микроскопии позволило исключить ряд артефактов, связанных с химической фиксацией, получить изображение митохондрии, наиболее близкое к ее нативной структуре, и построить ее трехмерное изображение. Оказалось, что внутренняя мембрана митохондрий состоит из двух субкомпарментов: пограничная мембрана, располагающаяся на определенном расстоянии от наружной мембраны и повторяющая ее контуры, и связанная с ней мембрана, формирующая кристы [55, 84, 175].

Самое поразительное то, что обнаружены совершенно новые структуры во внутренней мембране митохондрий, так называемые «кристные контакты» – КК (cristae junctions), представляющие собой узкие каналы (30–50 нм в длину и диаметром от 12 до 40 нм), пронизывающие кристы и соединяющие их с пограничной мембраной [98, 175]. По мнению ряда авторов, эти структуры могут участвовать в регуляции скорости синтеза АТФ ограничением потоков АДФ [175]. Кроме того, предполагается, что эти «кристные контакты» могут регулировать диффузию больших протеиновых комплексов в липидном бислое внутренней мембраны, которые перераспределяются в плоскости внутренней мембраны при изменении функционального состояния митохондрий.

Однако существует и другая точка зрения в отношении функции этих каналов, связанная с ключевой ролью митохондрий в апоптозе. Согласно данным Скоррано и соавт. [147], во время апоптоза происходит перестройка внутренней мембраны митохондрий и, соответственно, кристных контактов, сопровожда-

ющаяся увеличением высвобождения цитохрома С из матриксного пространства. Вполне возможно, что молекулы цитохрома С размером 3 нм могут пересечь пограничную мембрану и оказаться в межмембранном пространстве митохондрии. Однако механизмы выхода этого и других растворимых белков (Вах и Вак) через наружную мембрану митохондрий до сих пор не получили достоверного объяснения.

В настоящее время существуют три гипотезы, объясняющие механизмы выхода цитохрома С из митохондрий [55]. При исследовании изолированных митохондрий было показано, что определенные стимулы, такие как высокие концентрации Ca^{2+} и/или окислителей, могут вызывать открытие высокопроводящего канала во внутренней мембране (кристные контакты), что приводит к потере электрохимического протонного градиента, и возникшая гиперосмолярность матрикса вызывает его расширение до такой степени, что это может разорвать внешнюю мембрану, через которую и происходит утечка цитохрома С.

Второй механизм предполагает формирование достаточно большой поры во внешней мембране, позволяющей выйти цитохрому С в цитозоль [55] [схема 4]. Исследуя структуру контрольных и апоптотных митохондрий в бесклеточной системе из Хепорус с помощью методов электронной микроскопии и электронно-микроскопической томографии, фон Азен и Фрей и соавт. продемонстрировали неповрежденную наружную мембрану, без разрывов, несмотря на потерю практически всего цитохрома С из митохондрий [16, 55]. В этих работах на реконструированных трехмерных картинах митохондрий четко выявляются выходы трубчатых КК в цитозоль. Эти результаты согласуются с идеей о том, что при высвобождении цитохрома С митохондрии, по-видимому, не теряют свой трансмембранный потенциал и продолжают импортировать белок, для чего требуются как трансмембранный потенциал, так и АТФ, а следовательно, и целостность мембраны [173].

Как было показано в работе Павлова и др. (2001), измерения проводимости наружной мембраны митохондрий согласуются с образованием поры диаметром 4 нм, что коррелирует с размером молекулы цитохрома и началом апоптоза [125].

Третья предполагаемая возможность объяснить выход цитохрома С – это влияние процессов деления и слияния митохондрий на апоптоз [5, 54, 85]. Известно, что проапоптотные белки Вах и Вак нарушают проницаемость наружной мембраны митохондрий и облегчают высвобождение цитохрома С. Обнаружен интересный факт: во время апоптоза белки Вах и Вак способствуют фрагментации митохондрий, возможно, путем активации механизма деления. В связи с этими данными было высказано предположение, что для выделения цитохрома С из митохондриального

межмембранного пространства требуется индуцированное этими белками митохондриальное деление. Этот вопрос до сих пор является предметом обсуждения. Шеридан и соавт. [150] показали, что белок Bcl-xL, так же как и другие члены семейства Bcl-2, ингибирующего апоптоз, противодействуют выходу цитохрома С, индуцированному Вах и/или Вак, но не блокируют фрагментацию митохондрий, связанную с активацией белков Вах и Вак. Эти данные свидетельствуют о том, что индуцированная Вах/Вак перестройка митохондрий и выход цитохрома С являются различными событиями и что белки семейства Bcl-2 могут влиять на динамику слияния митохондрий, не зависящую от апоптоза.

Апоптоз и протеасомы

Внутриклеточные органеллы протеасомы были открыты всего лишь 50 лет тому назад [36, 60], причем, в отличие от остальных внутриклеточных органелл, протеасомы не сразу были визуализированы микроскопически. Однако косвенные данные четко указывали на то, что органеллы с подобной функцией должны быть в клетке. Действительно, оказалось, что лизосомы, которым отводилась основная роль в гидролизе внутриклеточных белков, не являются единственными органеллами, способными удовлетворить все потребности клетки по расщеплению белков. И в 1978 г. Голдберг на примере ретикулоцитов, лишенных лизосом, доказал существование другого пути деградации белков в клетке, а именно, АТФ-зависимой системы переваривания белка, отличной от лизосом. Это так называемая убиквитин-протеасомная система (УПС), основным участником которой и является протеасома [36, 60].

В последние годы показано, что основной объем клеточного белка деградирует именно с помощью УПС, тогда как лизосомная деградация белков составляет 10–20% всех перевариваемых клеткой белков. Белок убиквитин (от ubiquitous – вездесущий) широко распространен во всех клетках эукариот. Это небольшой белок (8,6 кДа), способный присоединяться к белкам-субстратам, предназначенным для переваривания протеасомой, и способствует доставке этих белков к ней [130].

Регуляторные молекулы, которые участвуют в программируемой клеточной смерти, идентифицированы как субстраты протеасом [91]. Среди первых обнаруженных субстратов оказались протеины с ядерными функциями, такие как циклины, ингибиторы циклин-зависимых киназ, факторы транскрипции (NF-κB, IκB, p53) [44, 45, 74].

Протеасомы – очень мелкие внутриклеточные органеллы, до недавнего времени не описанные на срезах материала, подготовленного для исследования в ЭМ стандартными и иммуноцитохимическими методами. И только с 2011 г. такие данные стали появляться в литературе [8, 116, 154, 157–159].

В ядрах в большинстве случаев протеасомы находятся в агрегатах, содержащих и другие частицы ядерного происхождения: интерхроматиновые гранулы (ИГ) и перихроматиновые фибриллы (ПФ) (схема 3; рис. 2б; рис. 4а, б). В цитоплазме апоптотных клеток наряду с агрегатами, содержащими протеасомы и ПФ, выявляются зоны, занятые свободно лежащими протеасомами [157]. Использование антител к белкам протеасомы (TSR2) демонстрирует принадлежность мелких палочковидных структур к этим органеллам (рис. 2б; рис. 4а, б) [8, 155, 157]. На терминальной

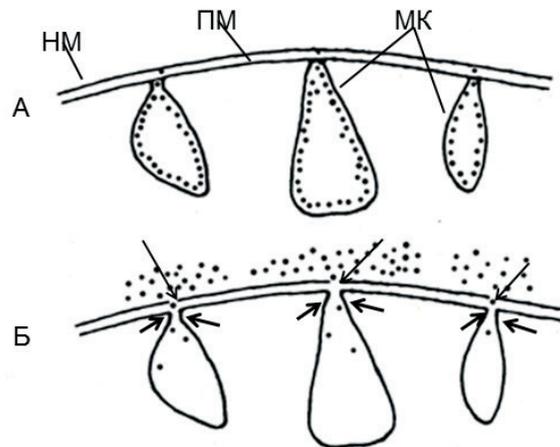


Схема 4. Схематическое изображение выхода цитохрома С из внутрикристного пространства митохондрий при индукции апоптоза различными агентами (А – клетка в норме, Б – апоптотная клетка). Предполагается, что при перекисном окислении липидов из внутренней мембраны митохондрий выходит кардиолипин, что способствует раскрытию «кристных контактов» (толстые стрелки) и высвобождению цитохрома С. Цит. С выходит в межмембранное пространство митохондрии и пересекает наружную мембрану через сформированные с участием Вак/Вах поры (тонкие стрелки) (модифицировано из [173])

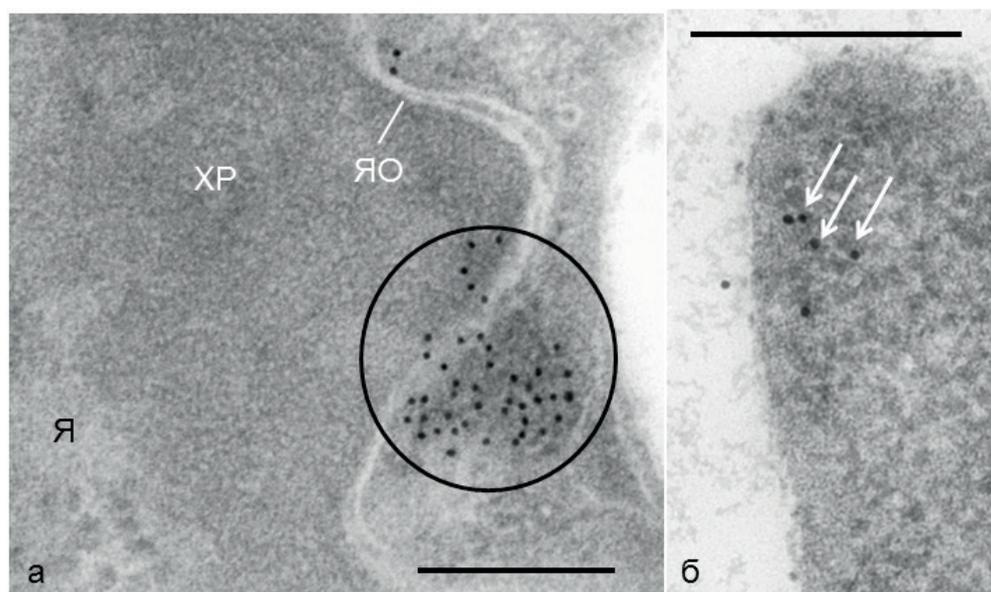


Рис. 4. Протеасомы, помеченные антителами к их белкам (TSR2) и вторичными антителами, конъюгированными с коллоидным золотом, локализуются как в ядре апоптозной клетки, так и в ее цитоплазме (а), а также в цитоплазме апоптозных тел (б). Масштаб: – 200 нм. Воспроизведено из статьи [11] с разрешения редакции журнала Цитология.

стадии апоптоза протеасомы высвобождаются из клеток посредством экзосом размером до 3–5 мкм [155, 157, 167] и могут попадать во внеклеточное пространство как свободные протеасомы, формируя в организме так называемый пул циркулирующих протеасом [7, 12, 176]. Исследования человеческой крови на предмет содержания в ней протеасом показывает, что их количество зависит от состояния здоровья людей. Количество циркулирующих протеасом в плазме здоровых людей намного ниже, чем при ряде заболеваний, таких как рак, различные аутоиммунные заболевания, метастазирующая меланома или острый псориаз и т. д. [176].

Обнаружено 2 типа протеасом: протеасома 20S, так называемая сердцевинная (core) частица, и протеасома 26S, содержащая в своем составе две регуляторные частицы 19S [169]. Именно эта увеличенная структура быстро разрушает белки, которые помечены для деградации убиквитином [36, 67, 91].

Большой интерес представляют собой так называемые деубиквитирующие белки (DUBs), которые способствуют круговороту убиквитина, а в некоторых случаях даже снятию убиквитинового сигнала с белка [137].

Для того чтобы понять механизмы функционирования внутриклеточной органеллы, совершенно необходимо знать ее тонкую организацию. Такие работы в отношении выделенных из клеток или плазмы крови протеасом стали проводиться с середины 1990-х гг. Основной вклад в построение структурной модели протеасом был внесен с помощью методов негативного контрастирования и высокоразрешающей криоэлек-

тронной микроскопии, а также рентгеноструктурного анализа и ряда биохимических и молекулярно-биологических методов исследования. Для построения модели использовались результаты изучения выделенных протеасом из представителей примитивных организмов архей, а позже и эукариот – от дрожжей до высших позвоночных [19, 61, 62, 70, 93, 176].

Итак, протеасома 20S – это полая цилиндрическая частица, состоящая из семи различных внешних α -субъединиц (α -кольцо) и из 7 различных β -субъединиц (β -кольцо). Каждое β -кольцо содержит три различных протеолитических сайта (на субъединицах $\beta 1$, $\beta 2$ и $\beta 5$) [61, 109]. Все эти активные сайты направлены во внутреннюю камеру цилиндра, и субстраты попадают в нее только через воротные каналы в α -кольцах, которые слишком узки, чтобы через них переносились плотно упакованные глобулярные белки [53, 91]. Таким образом, в отличие от цитоплазматических протеаз, которые имеют легкодоступные активные сайты, протеасомы имеют активные сайты, которые заключены во внутренней полости сердцевинной частицы 20S, чем предотвращается неконтролируемая деструкция клеточных белков.

Эукариотические сердцевинные частицы содержат 6 активных сайтов, по три на каждом из двух центральных β -колец, и эти протеолитические сайты различаются по своей специфичности. Два из них, называемые «химотрипсиноподобными», разрезают белки преимущественно по гидрофобным остаткам и имеют свои каталитические остатки, локализованные на субъединице $\beta 5$. Два сайта, локализованные на субъединице $\beta 2$, являются «трипсиноподобными». Они

участвуют в расщеплении по основным аминокислотам. Два остальных сайта, локализованных на субъединице $\beta 1$, расщепляют пептидные связи, в основном, по кислым остаткам [11, 91]. Предполагается, что эти сайты – каспазоподобные.

Регуляторные комплексы 19S контролируют доступ субстратов в протеолитическую сердцевину. И эти две части рассматриваются как промежуточные элементы при формировании большой протеасомы 26S. Регуляторные частицы 19S содержат рецепторы для убиквитина и таким образом способствуют узнаванию субстрата. Убиквитин пришивается к рецептору, и прикрепленный к нему субстрат перемещается внутрь сердцевины. Каждая частица 19S состоит из основания и крышки [11]. Крышка, которая содержит, по крайней мере, 9 полипептидов, связывает полиубиквитиновую цепь с высоким сродством и отщепляет ее от субстрата. Основание, которое связано с частицей 20S, состоит из 8 полипептидов, включая 6 гомологичных АТФ-аз семейства AAA (ATPases Associated with a variety of cellular Activities) [86, 118]. Эти АТФ-азы взаимодействуют прямо с α -кольцами коровой частицы 20S, приводя к АТФ-зависимому открыванию канала в α -кольцах, что позволяет входу полипептидов в протеолитическую камеру частицы 20S [164].

АТФ-азы комплексов 19S, по-видимому, разворачивают полипептиды и катализируют их перенос в протеасому 20S. Протеасомы режут полипептиды во многих сайтах без высвобождения промежуточных полипептидов, генерируя таким образом пептиды от 3 до 22 остатков длины со средним размером до 6 пептидов [91]. Во время этого процесса недеградировавшие убиквитиновые молекулы высвобождаются частицами 19S для повторного использования в деградации других белков.

У высших позвоночных еще описаны так называемые неканонические протеасомы, у которых с коровой частицей связываются регуляторные субъединицы 11S [58], которые способствуют генерации наиболее коротких пептидов, и гибридные протеасомы, у которых могут присутствовать частицы и 11S, и 19S [75]. И те, и другие протеасомы участвуют в клеточном иммунном ответе.

В последние годы считается общепризнанной ключевая роль УПС в предотвращении злокачественного перерождения клеток. Оказалось, что компоненты УПС могут быть использованы как мишени при применении некоторых лекарственных веществ. В частности, учитывая возможность протеасомной деградации белка p53 (супрессора опухолей), которая индуцирует канцерогенез, можно использовать ингибиторы протеасом, которые могут задержать развитие опухоли. В качестве такого ингибитора был использован бортезомиб, который стал в последнее время одним из признанных лекарственных средств в борьбе с раком [138, 115].

Апоптоз и эндоплазматический ретикулум

Огромную роль в апоптозе играют и везикулярные элементы клетки, такие как эндоплазматический ретикулум (ЭР) и аппарат Гольджи (АГ). В многочисленных работах показано, что некоторые компоненты апоптозной «кухни» (death machinery), включая каспазу-2, каспазу-12, рецепторы смерти (DRs, Death Receptors) и члены семейства Bcl-2 локализуются на мембранах секреторного пути, включающего ЭР и АГ.

ЭР представлен системой каналов и цистерн, связанных между собой и с ядерной мембраной. Огромная мембранная поверхность ЭР в клетке обеспечивает ему выполнение ряда важнейших клеточных функций: синтез, запасание и транспорт синтезированных веществ. ЭР разделяется на два типа мембранных систем: шероховатый ЭР (шЭР) и гладкий ЭР (гЭР). В шЭР происходит синтез и модификация белков. Белок синтезируется на рибосоме и затем входит в полость ЭР, где происходит его модификация, а именно, гликозилирование. Синтезированный белок в везикуле направляется к следующему пункту процессинга, аппарату Гольджи (АГ). гЭР синтезирует фосфолипиды и стероидные гормоны, а также регулирует концентрацию внутриклеточного кальция и разрушает некоторые токсины [160].

Хорошо известно, что ЭР – это основное место свертывания (folding) незрелых белков, а также запасания кальция [22]. Аккумуляция несвернутых белков, которые агрегируют внутри просвета ЭР, индуцирует известное в литературе явление ЭР-стресса. На этапе «осуществления» апоптоза цистерны ЭР разбухают и везикулируются [91].

Агрегация неправильно свернутых белков приводит к формированию нерастворимых структур более высокого порядка, которые могут быть неупорядоченными, как, например, в случае родопсина в пигментной области аутосомного ретинита, или упорядоченными, как амилоидные фибриллы в случае болезни Альцгеймера или неамилоидные фибриллы в случае дефицита $\alpha 1$ -антитрипсина. Показано, что аккумуляция неправильных белков и/или неправильных белковых агрегатов связана с многочисленными нейродегенеративными заболеваниями человека [133].

Чтобы выдержать ЭР-стресс, клетка активирует ответ типа UPR («unfolded protein response»), который включает повышение уровня белков-шаперонов, способствующих правильному фолдингу. Если этого оказывается недостаточно, UPR запускает внутренний путь инициации апоптоза клетки [33, 34, 68]. В том случае, когда ЭР выводится из стресса с помощью шаперонов, количество белков в ЭР уменьшается, а неправильно свернутые белки завершают правильный процесс фолдинга, выводя ЭР из стресса.

Апоптоз и аппарат Гольджи

Аппарат Гольджи (АГ) играет центральную роль в обработке (processing) и сортировке (sorting) синтезированных клеткой белков и липидов и их доставке к местам назначения. Он был обнаружен при световой микроскопии итальянским ученым Камилло Гольджи в клетках Пуркинье в 1898 г. Современный этап в изучении морфологии АГ с помощью электронной микроскопии (ЭМ) начинается с 1950-х гг. Были изучены детали ультраструктуры АГ, обнаружен векторный транспорт секреторных продуктов (антеро- и ретроградный), изучена его роль в гликозилировании веществ, секреторируемых клеткой, предложены модели его структуры и функции [49, 92, 105, 117, 123, 171].

Установлено, что АГ состоит из набора уплощенных мембранных цистерн, так называемых стопок (stacks), объединенных в ленту, окружающую часть ядра (схема 5а; рис. 5а) [6, 10, 49, 76, 77]. Структурная и функциональная целостность АГ поддерживается цитоскелетными элементами: микротрубочками (МТ) и микрофиламентами (МФ) и ассоциированными с ними макромолекулярными моторными белками. Цистерны удерживаются вместе на близком расстоянии (15 нм) структурными белками АГ: GRASP (Golgi Reassembly and Stacking Proteins) и гольджинами (Gol-

gins) вместе с их регуляторными ГТФ-азами, такими как ARF, ARL и семейство Rab. Кроме того, мембраны Гольджи содержат белки, регулирующие транспорт везикул к нужным компартментам, такие как ГТФ-связывающие белки и белки SNARE [124, 127].

АГ – очень динамичная структура, распадающаяся на фрагменты во время митоза в результате обратимого фосфорилирования его белков. По окончании митоза АГ снова быстро собирается [94, 170].

Но так же, как и другие внутриклеточные органеллы, АГ может быть подвержен и необратимой разборке. Среди факторов стресса, вызывающих необратимую разборку АГ, могут быть названы следующие: фармакологический и окислительный стресс, ингибирование О-гликозилирования, нарушение структуры МТ, фосфорилирование или расщепление структурных белков, повреждение ДНК, нейродегенеративные болезни, апоптоз.

Наиболее часто к апоптозу приводит окислительный стресс в ЭР, который вызывает необратимую опосредованную каспазами деградацию гольджинов [71]. В литературе есть данные о том, что на цитоплазматической поверхности АГ локализуется про-каспаза-2 [37, 92, 97], субстратом которой является гольджин-160. Расщепление этого гольджина приво-

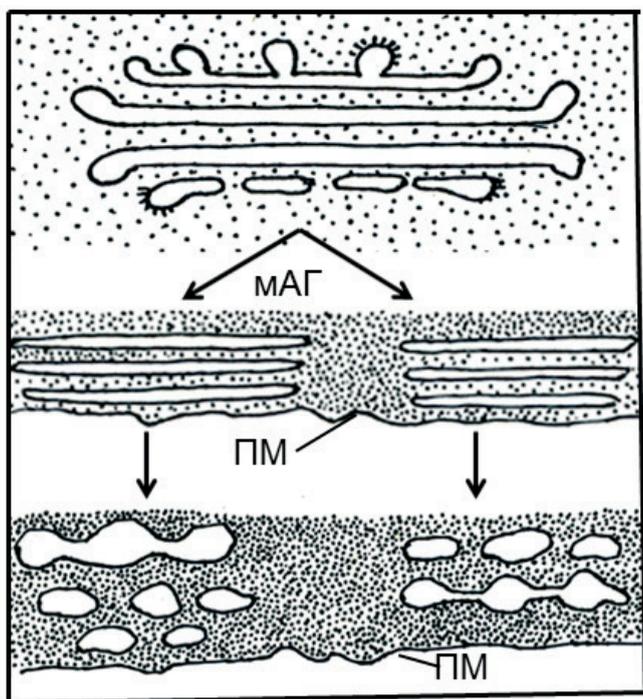


Схема 5. Схема изменений АГ в процессе апоптоза, индуцированного внешними агентами. На стадии осуществления апоптоза АГ распадается на мини-стопки (МАГ), которые мигрируют к клеточной поверхности. На терминальной стадии аппарат Гольджи необратимо везикулируется вблизи плазматической мембраны (ПМ)

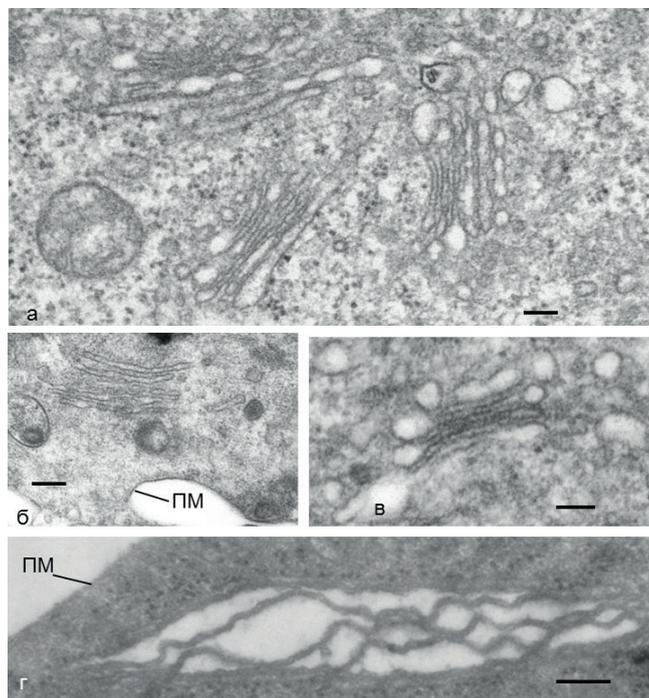


Рис. 5. а – Аппарат Гольджи клеток U-937 хорошо развит, располагается в околоядерной зоне. При входе клеток в апоптоз АГ мигрирует к клеточной поверхности, где распадается на отдельные мини-стопки (б, в) и везикулируется (г). Масштаб: 200 нм. Воспроизведено из статьи [11] с разрешения редакции журнала Цитология.

дит к ингибированию его транспортной функции [50]. Кроме того, показано, что происходит расщепление гольджиной GM130 и GRASP. При расщеплении их к-пазами также ингибируется их участие в транспорте переносимых ими белков. При этом происходит необратимая разборка АГ. Сначала стопки АГ распадаются на мини-стопки, а позже они везикулируются и распространяются по цитоплазме (схема 5; рис. 5а, б) [113, 157].

Другим стрессом, действующим на комплекс Гольджи, является ингибирование О-гликозилирования. Было показано, что оно индуцирует повышение активности белка теплового шока HSP47, выполняющего функции шаперона в ЭР [108]. HSP47, по-видимому, защищает клетки как от фрагментации АГ, так и от смерти, когда блокируется О-гликозилирование. Механизм, по которому HSP47 ведет к защите от стресса, неизвестен, но известно, что HSP47 является шапероном для коллагена [96]. HSP47 может регулировать количество этого секреторного белка, поступающего в АГ, тогда как в его отсутствие не О-гликозилированный коллаген может накапливаться в АГ, что приводит к его структурным нарушениям и апоптозу.

Кроме того, при серьезных нарушениях процессов гликозилирования многочисленные гликозилтрансферазы формируют специфические гликозилированные эпитопы, которые ассоциируются с прогрессией рака и метастатическим фенотипом клеток [52, 129, 132, 162, 163].

Цитоскелет

Цитоскелет присутствует во всех эукариотических клетках и является весьма динамичной структурой, меняющейся в зависимости от состояния клеток и условий, в которых они находятся. Цитоскелет представлен следующими элементами: актиновые микрофиламенты (АМ), промежуточные филаменты (ПФ) и микротрубочки (МТ) (рис. 6а, б).

Все эти три типа фибрилл вместе с ассоциированными с ними белками создают в клетке взаимосвязанные сети, которые не только участвуют в поддержании формы клеток и стабильного положения в цитоплазме некоторых внутриклеточных органелл, но важны для миграции клеток, а также для транспорта внутриклеточных органелл и везикул в пределах клетки. Актиновые микрофиламенты и промежуточные фила-

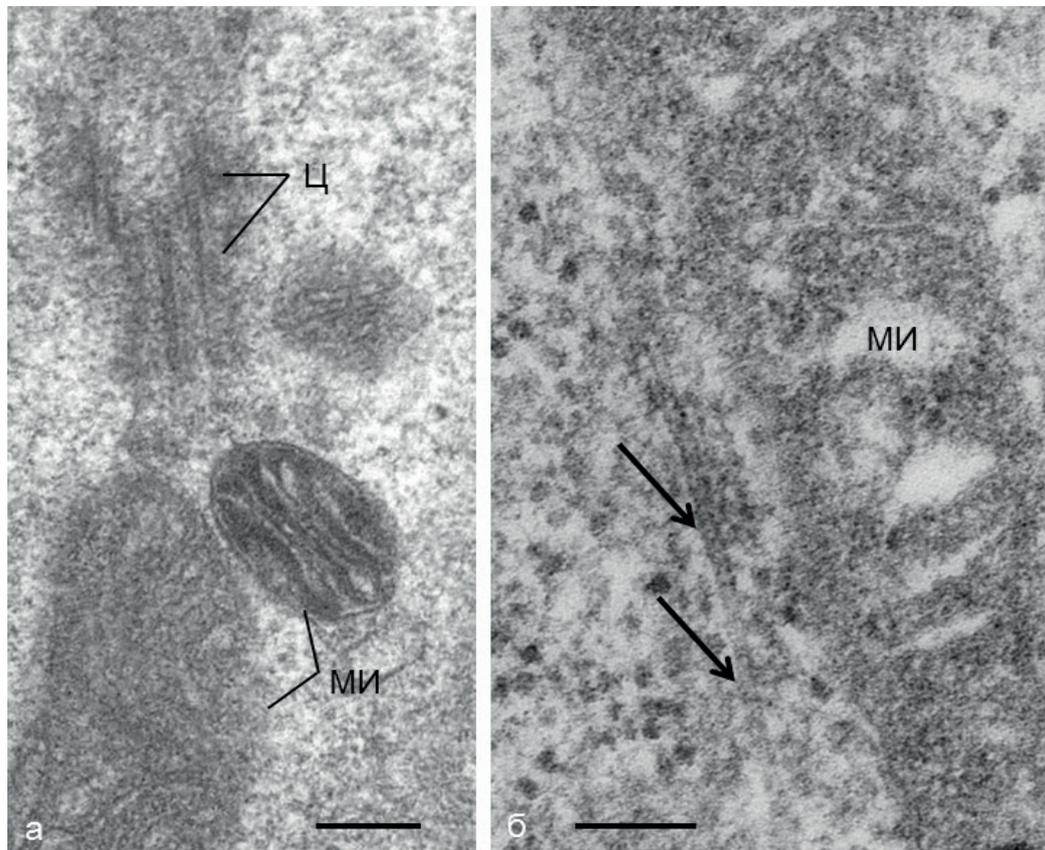


Рис. 6. Участки клеток, находящихся на стадии раннего апоптоза, когда микротрубочки и центриоли еще сохраняют свою целостность, тогда как митохондрии уже имеют конденсированную структуру. Масштаб: – 200 нм. Воспроизведено из статьи [154] с разрешения издательства Elsevier.

менты участвуют в межклеточных взаимодействиях, служа во многих случаях для передачи сигналов. При апоптозе цитоскелет быстро реагирует на изменившиеся физиологические условия. В первую очередь происходит реорганизация актинового цитоскелета, микрофиламентов. Уже на ранних этапах фазы осуществления апоптоза в клетках образуется актомиозинное сократительное кольцо, но вскоре МФ, так же как и ПФ, формирующие ядерную ламину, деполимеризуются [41, 99]. МТ разбираются несколько позже, но к концу фазы осуществления апоптоза МТ вновь собираются в цитоплазме апоптозных клеток и формируют плотные и толстые пучки под ПМ, так называемые AMN (apoptotic microtubule network) [120]. Относительно механизмов сборки МТ в апоптозной клетке пока не получено конкретных данных, однако можно предположить, что нуклеация МТ происходит на каких-то периферических внутриклеточных структурах [111]. Такие реполимеризованные МТ описаны в ряде клеточных линий при действии разных индукторов [111]. Эти пучки МТ образуют довольно плотную кортикальную структуру, окутывающую клетку под ПМ как «кокон». С учетом пространственной организации этой системы МТ можно полагать, что она образует структурный барьер, ограничивающий реакции деградации в клетке, и защищает целостность ПМ [120, 126]. Формирование этой структуры во время апоптоза, индуцированного антираковой терапией, гарантирует клетки от дополнительного повреждения и воспаления. Большой интерес представляет собой применение в целях лечения рака самих апоптозных клеток [64, 142]. Разработан метод стабилизации апоптозных клеток с помощью смеси стабилизатора МТ – таксола, ингибитора каспазы [Zn^{2+}] и антиоксиданта (коэнзим Q_{10} – CoQ).

Апоптоз и плазматическая мембрана

Роль плазматической мембраны (ПМ) в жизнедеятельности клетки невозможно переоценить. Среди множества белков и липидов, выполняющих различ-

ные функции, в ПМ могут присутствовать, как это было отмечено выше, специфические рецепторы смерти, относящиеся к семействам TNF и FAS и участвующие в реализации апоптоза: TNFRs и FASRa. Но этим роль ПМ в апоптозе не ограничивается. Фосфолипиды клеточных мембран могут действовать как модуляторы сигнальных путей, связанных с регуляцией таких клеточных процессов, как рост, адгезия, миграция, старение и клеточная смерть в форме апоптоза, аутофагии и некроза [40, 59, 65, 103, 140]. Показано, что сложные гликофинголипиды кластеризуются в липидных агрегатах (рафтах) ПМ, где они взаимодействуют с рецепторами факторов роста, «рецепторами смерти», интегринами и ключевыми молекулами, такими как тетраспанины, кавиолины, и, следовательно, участвуют во внутриклеточном сигналинге и взаимодействиях клетка-клетка и клетка-матрикс.

Заключение

В обзоре представлены современные данные об ультраструктурных особенностях основных клеточных органелл в процессе апоптоза, рассмотрены как теоретические вопросы структурно функциональной организации клетки, переходящей в апоптоз, так и некоторые аспекты практического использования полученных данных.

Будущие исследования должны быть направлены главным образом на молекулярные механизмы, участвующие в регуляции взаимоотношений между клеточными органеллами – ядром, аппаратом Гольджи, эндоплазматическим ретикуломом, цитоскелетом, плазматической мембраной – при апоптозе. Адекватная интерпретация результатов таких исследований возможна только в контексте ультраструктурных данных об изменениях в этих органеллах. Поэтому необходимо и дальше развивать морфологические методы с прижизненной окраской тканей и исследования их в световом микроскопе, а также методы электронной микроскопии. Эти же методы могут быть полезными для регистрации апоптоза при различных заболеваниях и воздействиях среды.

Литература

Список русскоязычной литературы

1. Блинов ЛН, Перфилова ИЛ, Юмашева ЛВ. Экологическая обстановка и здоровье человека. В кн.: Всероссийский форум «Пироговская хирургическая неделя» к 200-летию Н.И. Пирогова. СПб.; 2010. с. 143-8.
2. Боголюбов ДС. Перихроматиновый компартмент клеточного ядра. Цитология. 2014;56:399-409.
3. Зайкова ЮЯ, Евтеева ИН, Цимоха АС. Протеасомы и их возможная роль во внеклеточном пространстве. Цитология, 2013;55:753-60.

4. Залесский ВН, Великая НВ. Методы ранней диагностики апоптоза *in vitro* и *in vivo* для оценки хронических эффектов токсикантов. Совр пробл токсикол. 2006;1:78-82.
5. Залесский ВН, Гавриленко ТИ. Апоптоз при ишемии и реперфузии миокарда. Врач дело. 2002;(1):815-6.
6. Збарский ИБ, Кузьмина СВ. Скелетные структуры клеточного ядра. М.: Наука; 1991.
7. Минуллина РТ, Фахруллин РФ, Ишмухаметова ДГ. *Caenorhabditis elegans* в токсикологии и нанотоксикологии. Вестник ВГУ, Сер Хим биол фармац. 2012;2:172-82.
8. Орлова ДД, Трибулович ВГ, Гарабаджиу АВ и др. Роль митохондриального морфогенеза в регуляции апоптоза. Цитология, 2015;57(3):184-91.
9. Соколова ЮЯ, Снигиревская ЕС, Комиссарчик ЯЮ. Аппарат Гольджи паразитических простейших (Обзор литературы). Цитология, 2007;49(3):163-81.
10. Снигиревская ЕС, Комиссарчик ЯЮ. Электронно-микроскопическое выявление протеасом в апоптотических клетках U-937. ДАН. 2014;454:733-6.
11. Снигиревская ЕС, Мошков АВ, Юринская ВЕ и др. Ультроструктурный и рентгеновский микроанализ клеток U937 при апоптозе, индуцированном гипертензией. Cell Tiss Biol, 2015; 9(2):96-109.
12. Снигиревская ЕС, Соколова ЮЯ, Комиссарчик ЯЮ. Структурно-функциональная организация аппарата Гольджи. Цитология. 2006;48(4):283-307.
13. Цимоха АС. Протеасомы: участие в клеточных процессах. Цитология. 2010;52(4):277-300.
14. Чумаков ПМ. Белок p53 и его универсальные функции в многоклеточных организмах. Успехи биологической химии. 2007;47:3-52.
15. Шашова ЕЕ, Колегова ЕС, Кондакова ИВ, Завьялов АА. Внутриклеточный и циркулирующий пулы протеасом: значение при злокачественных новообразованиях различных локализаций. Сиб онкол журн. 2015;(6):76-82.
4. Zalessky VN, Velikaya NV. [Methods of early diagnosis of apoptosis *in vitro* and *in vivo* for evaluation of chronic effects of toxicants]. *Sovremennye Problemy Toksikologii*. 2006;1:78-82. (In Russ.)
5. Zalessky VN, Gavrilenko TI. [Apoptosis at ischemia and myocardial reperfusion]. *Vrachebnoye Delo*, 2002(1):815-6. (In Russ.)
6. Zbarsky IB, Kuzmina SV. *Skeletnye Struktury Kletochnogo Yadra*. [Skeletal Structures of Cell Nucleus]. M.: Nauka; 1991. (In Russ.)
7. Minullina RT, Fakhrullin RF, Ishmukhametova DG. [*Caenorhabditis elegans* in toxicology and nanotoxicology]. *Vestnik VGU Ser. Khim Biol Pharm*. 2012;2:172-82. (In Russ.)
8. Orlova DD, Tribulovich VG, Garabadzhiu AV et al. [The role of mitochondrial dynamics in regulation of apoptosis]. *Tsitologiya*. 2015;57(3):184-191. (In Russ.)
9. Sokolova YuYa, Snigirevskaya YeS, Komissarchik YaYu. [Golgi apparatus in parasitic protozoa: A Review]. *Tsitologiya*. 2007;49(3):163-81. (In Russ.)
10. Snigirevskaya YeS, Komissarchik YaYu. [Electron microscopic detection of proteasomes in apoptotic U-937 cells]. *Dokl Ross Akad Nauk*. 2014;454:733-6. (In Russ.)
11. Snigirevskaya YeS, Moshkov AV, Yurinskaya VYe et al. [Ultrastructural and X-ray analysis of U937 cells upon hypertension-induced apoptosis]. *Cell and Tissue Biology*, 2015;9(2):96-109. (In Russ.)
12. Snigirevskaya YeS, Sokolova YuYa, Komissarchik YaYu. [Structural and functional organization of Golgi apparatus]. *Tsitologiya*. 2006;48(4):283-307. (In Russ.)
13. Tsimokha AS. [Proteasomes: Their role in cellular processes]. *Tsitologiya*. 2010;52(4):277-300. (In Russ.)
14. Chumakov PM. [p53 protein and its versatile functions in multicellular organisms]. *Uspekhi Biologicheskoy Khimii*, 2007;47:3-52. (In Russ.)
15. Shashova YeYe, Kollegova YeS, Kondakova IV, Zavyalov AA. [The intracellular and circulating pools of proteasomes: Their significance in neoplasms having different locations]. *Sibirskiy Onkologicheskii Zhurnal*. 2015;6:76-82. (In Russ.)
16. Ahsen von O, Renken C, Perkins G et al. Preservation of mitochondrial structure and function after Bid- or Bax-mediated cytochrome c release. *J Cell Biol*. 2000;150:1027-36.
17. Arden N, Betenbaugh MJ. Life and death in mammalian cell culture: strategies for apoptosis inhibition. *Trends Biotechnol*. 2004;22:174-80.
18. Ashkenazi A, Dixit VM. Death receptors: signaling and modulation. *Science*. 1998;281:1305-8.

Общий список литературы/Reference List

1. Blinov LN, Perfilova IL, Yumasheva LV. [Ecological conditions and human health]. In: *Vserossiyskiy Forum "Pirogovskaya Khirurgicheskaya Nedelia"* k 200-Letiyu N.I. Pirogova. Saint Petersburg; 2010. p 143-8. (In Russ.)
2. Bogoliubov DS. [The perichromatin compartment of the cell nucleus]. *Tsitologiya* 2014;56:399-409. (In Russ.)
3. Zaykova YuYa, Yevteyeva IN, Tsymokha AS. [Proteasomes and their possible role in the extracellular space]. *Tsitologiya*, 2013;55:753-60. (In Russ.)

19. Babbit SE, Kiss A, Deffenbaugh AE et al. ATP hydrolysis-dependent disassembly of the 26S proteasome is a part of the catalytic cycle. *Cell*. 2005;121:663-5.
20. Baldin V, Militello M, Thomas Y et al. A novel role for PA28g proteasome in nuclear speckle organization and SR protein trafficking. *Mol Biol*. 2008;19:1706-16.
21. Basello D, Cisterna B, Galimberti V et al. Ultrastructural cytochemistry as a tool for studying transcriptional mechanisms. In: Pellicciari C, de Bernardi F, de Carli L (eds.). *The Genome and Its Expression through the Microscope. The Legacy of Maria Gabriella Manfredi Romanini*. 2015; p. 35-44.
22. Bassik MC, Scorrano L, Oakes SA et al. Phosphorylation of Bcl-2 regulates ER Ca²⁺ homeostasis and apoptosis. *EMBO J*. 2004;23:1207-16.
23. Biggiogera M, Bottone MG, Pellicciari C. Nuclear ribonucleoprotein-containing structures undergo severe rearrangement during spontaneous thymocyte apoptosis. A morphological study by electron microscopy. *Histochem Cell Biol*. 1997;107:331-6.
24. Biggiogera M, Bottone MG, Scovassi AI et al. Rearrangement of nuclear ribonucleoprotein (RNP)-containing structures during apoptosis and transcriptional arrest. *Biol Cell*. 2004; 96:603-15.
25. Biggiogera M, Cisterna B, Bottone MG et al. Nuclear RNP and nucleolar-associated proteins during apoptosis: A politically correct form of segregation? *Dyn Cell Biol*. 2007;1:65-71.
26. Biggiogera M, Cisterna B, Spedito A et al. Perichromatin fibrils as early markers of transcriptional alterations. *Differentiation* 2008;76:57-65.
27. Biggiogera M, Bottone MG, Pellicciari C. Nuclear RNA is extruded from apoptotic cells. *J Histochem Cytochem*. 1998;46:999-1005.
28. Biggiogera M, Fakan S. Fine structural specific visualization of RNA on ultrathin 24, 25, sections. *J Histochem Cytochem*. 1998;46:389-95.
29. Biggiogera M, Fakan S. Visualization of nuclear organization by ultrastructural cytochemistry. *Meth Cell Biol*. 2008;88:431-49.
30. Biggiogera M, Pellicciari C. Heterogeneous ectopic RNP-derived structures (HERDS) are markers of transcriptional arrest. *FASEB J*. 2000;14:828-34.
31. Bonnano E, Tagliaferro G, Carlà EC et al. Synchronized onset of nuclear and cell surface modifications in U937 cells during apoptosis. *Eur J Histochem*. 2002;46:61-74.
32. Borner C. The Bcl-2 protein family: Sensors and checkpoints for life-or-death decisions. *Mol Immunol*. 2003;39:615-47.
33. Bottone MG, Santin G, Aredia F et al. Morphological features of organelles during apoptosis: an overview. *Cells*. 2013;2:294-305.
34. Boya P, Cohen I, Zamzami N et al. Endoplasmic reticulum stress-induced cell death requires mitochondrial membrane permeabilization. *Cell Death Differ*. 2002;9:465-67.
35. Brenner S. The genetics of *Caenorhabditis elegans*. *Genetics*. 1974;77:71-94.
36. Ciechanover A, Hod Y, Hershko A. A heat-stable polypeptide component of an ATP-dependent proteolytic system from reticulocytes. *Biochem Biophys Res Commun*. 1978;81:1100-05.
37. Chiu R, Novikov L, Mukherjee S, Shields D. A caspase cleavage fragment of p115 induces fragmentation of the Golgi apparatus and apoptosis. *J Cell Biol*. 2002;159(4):349-57.
38. Cohen-Kaplan V, Livneh I, Avnil N et al. The ubiquitin-proteasome system and autophagy: Coordinated and independent activities. *Int J Biochem Cell Biol*. 2016;79:403-18.
39. Cory S, Huang DC, Adams JM. The Bcl-2 family: Roles in cell survival and oncogenesis. *Oncogene* 2003;22:8590-607.
40. Delbridge A, Strasser A. The Bcl-2 protein family, BH3-mimetics and cancer therapy. *Cell Death Different*. 2015;22:1071-80.
41. Desouza M, Gunning PW, Stehn JR. The actin cytoskeleton as a sensor and mediator of apoptosis. *Bioarchitecture*. 2012;2:75-87.
42. Dewson G, Kluck RM. Bcl-2 family-regulated apoptosis in health and disease. *Cell Health Cytoskelet*. 2010;2:9-22.
43. Elmore S. Apoptosis: A review of programmed cell death. *Toxicol Pathol*. 2007;35(4):495-516.
44. Enenkel C. Proteasome dynamics. *Biochim Biophys Acta*. 2014;1843:39-46.
45. Enenkel C. Proteasome dynamics: Will the territory of proteasomes be claimed by mitochondrial proteases under stress conditions? *Biochem Mol Biol J*. 2017;3:2-3.
46. Ernster L, Schatz G. Mitochondria: A historical review. *J Cell Biol*. 1981;91:227s-55s.
47. Fakan S. Perichromatin fibrils are in situ forms of nascent transcripts. *Trends Cell Biol*. 1994;4:86-90.
48. Fakan S. The functional architecture of the nucleus as analysed by ultrastructural cytochemistry. *Histochem Cell Biol*. 2004;122:83-93.
49. Farquhar G, Palade G. The Golgi apparatus (complex): From artifact to center stage. *J Cell Biol*. 1981;91:77-103.
50. Fava LL, Bock FJ, Geley S, Villunger A. Caspase-2 at a glance. *J Cell Sci*. 2012;125:5911-15.
51. Favalaro B, Allocati N, Graziano V et al. Role of apoptosis in disease, Aging. 2012;4:330-49.
52. Fernald K, Kurokawa M. Evading apoptosis in cancer. *Trends Cell Biol*. 2013;23:620-33.

53. Finley D. Recognition and processing of ubiquitin-protein conjugates by the proteasome. *Annu Rev Biochem.* 2009;78:477-513.
54. Frank S, Gaume B, Bergmann-Leitner ES, Leitner WW et al. The role of dynamin-related protein 1, a mediator of mitochondrial fission, in apoptosis. *Develop Cell.* 2001;1:515-25.
55. Frey TG, Renken CW, Perkins GA. Insight into mitochondrial structure and function from electron tomography. *Biochim Biophys Acta.* 2002;1555:196-203.
56. Fulda S. Tumor resistance to apoptosis. *Int J Cancer.* 2009;124:511-5.
57. Gallo C, Munro E, Rasoloson D et al. Processing bodies and germ granules are distinct RNA granules that interact in *C. elegans* embryos. *Dev Biol.* 2008;323:76-87.
58. Gao X, Li J, Pratt G et al. Purification procedures determine the proteasome activation properties of REGg (PA28g). *Arch Biochem Biophys.* 2004;425:158-64.
59. Giussani P, Tringali C, Riboni L et al. Sphingolipids: Key regulators of apoptosis and pivotal players in cancer drug resistance. *Int J Mol Sci.* 2014;15:4356-92.
60. Goldberg AL. Protein degradation and protection against misfolded or damaged proteins. *Nature.* 2003;426:895-99.
61. Groll M, Ditzel L, Löwe J et al. Crystallization and preliminary X-ray analysis of the *Thermoplasma acidophilum* 20S proteasome in complex with protein substrates. *Nature.* 1997;386:463-71.
62. Groll M, Bochtler M, Brandstetter H et al. Molecular machines for protein degradation. *Chem Biochem.* 2005;6(2):222-56.
63. Hakem R, Hakem A, Duncan GS et al. Differential requirement for caspase 9 in apoptotic pathways in vivo. *Cell.* 1998;94(3):339-52.
64. Hannani D. Extracorporeal photopheresis: Tolerogenic or immunogenic cell death? Beyond current dogma. *Front Immunol.* 2015;6:349.
65. Hannun YA, Obeid LM. Principles of bioactive Lipid signalling: Lessons from sphingolipids. *Nat Rev Mol Cell Biol.* 2008;9:139-50.
66. Heath-Engel HM, Shore GC. Regulated targeting of Bax and Bak to intracellular membranes during apoptosis. *Cell Death Differ.* 2006;13:1277-80.
67. Hershko A, Ciechanover A, Varshavsky A. Basic medical research award: The ubiquitin system. *Nat Med.* 2000;6:1073-81.
68. Hiramatsu N, Chiang W-C, Kurt T et al. Multiple mechanisms of unfolded protein response induced cell death. *Am J Pathol.* 2015;185:1800e-08e.
69. Hu R, Ma S, Li H et al. Effect of magnetic fluid hyperthermia on lung cancer nodules in a murine model. *Oncol Lett.* 2011;2:1161-4.
70. Huber EM, Basler M, Schwab R et al. Immun- and constitutive proteasome crystal structures reveal differences in substrate and inhibitor specificity. *Cell* 2012;148(4):727-38.
71. Jiang Z, Hu Z, Zeng L, Lu W, Zhang H, Li T, Xiao H. The role of the Golgi apparatus in oxidative Stress: Is this organelle less significant than mitochondria? *Free Rad Biol Med.* 2011;50:907-17.
72. Kerr JFR, Wyllie AH, Currie AR. Apoptosis: A basic biological phenomenon with wide-ranging implications in tissue kinetics. *Br J Cancer.* 1972;26:239-57.
73. Kischkel FC, Hellbardt S, Behrmann I, Germer M, Pawlita M, Krammer PH, Peter ME. Cytotoxicity dependent with the receptor. *EMBO J* 1995;14:5579-88.
74. Kisselev AF, Garcia-Calvo M, Overkleeft HS et al. The caspase-like sites of proteasomes, their substrate specificity, new inhibitors and substrates, and allosteric interactions with the trypsin-like sites. *J Biol Chem.* 2003;278(38):35869-77.
75. Kloetzel PM, Souza A, Stohwasser R. The role of the proteasome system and the proteasome activator PA28 complex in the cellular immune response. *Biol Chem.* 1999;380:293-97.
76. Klumperman J. Transport between ER and Golgi. *Curr Opin Cell Biol.* 2000;12:445-9.
77. Klumperman J. Architecture of the mammalian Golgi. *Cold Spring Harb Perspect. Biol.* 2011;3:a005181.
78. Korsmeyer SJ. A distinct pathway remodels mitochondrial cristae and mobilizes cytochrome C during apoptosis *Dev Cell* 2002;2:55-67.
79. Kotaja N, Sassone-Corsi P. The chromatoid body: A germ-cell-specific RNA processing centre. *Nat Rev Mol Cell Biol.* 2007;8:85-90.
80. Koyama T, Oike M, Ito Y. Involvement of Rho-kinase and tyrosine kinase in hypotonic stress-induced ATP release in bovine aortic endothelial cells. *J Physiol.* 2001;532 (3):759-69.
81. Krammer PH. CD95(APO-1/Fas)-mediated apoptosis: Live and let die. *Adv Immunol.* 1999;71:163-210.
82. Lamparska-Przybysz B, Gajkowska B, Motyl T. Cathepsins and Big are involved in the molecular switch between apoptosis and autophagy in breast cancer MCF-7 cells exposed to Camptothecin. *J Physiol Pharmacol.* 2005;56:159-79.
83. Lane JD, Allan VJ, Woodman PG. Active relocation of chromatin and endoplasmic reticulum into blebs in late apoptotic cells. *J Cell Sci.* 2005;118:4059-71.



84. Lapajne J. Detailed Structure of Mitochondrion. Ljubljana; 2015.
85. Lee YJ, Jeong SY, Karbowski M, Smith CL, Youle RJ. Roles of the mammalian mitochondrial fission and fusion mediators Fis1, Drp1, and Opal in apoptosis. *Mol Biol Cell*. 2004;15:5001-11.
86. Leev C. ATP-dependent proteases degrade their substrates unraveling them from the degradation Signal. *Mol Cell* 2001;7:627-37.
87. Li H, Zhu H, Xu CJ, Yuan J. Cleavage of Bid by caspase 8 mediates the mitochondrial damage in the Fas pathway of apoptosis. *Cell*. 1998;94:491-501.
88. Locksley RM, Killeen N, Lenardo MJ. The TNF and TNF receptor superfamilies: Integrating mammalian biology. *Cell* 2001;104:487-501.
89. Lockshin RA, Zakeri Z. Cell death in health and disease. *J Cell Mol Med*. 2007;11:1214-24.
90. Lopez J, Tait SWG. Mitochondrial apoptosis: Killing cancer using the enemy within. *Brit J Cancer*. 2015;112:957-62.
91. Low P. The role of proteasome in apoptosis. In: Srivastava R (ed.). *Apoptosis, Cell Signaling, and Human Diseases: Molecular Mechanisms*. Vol 2. Totowa, NJ: Humana Press Inc.: 2007.
92. Lowe M, Lane JD, Woodman PG, Allan VJ. Caspase-mediated cleavage of syntaxin 5 and giantin accompanies inhibition of secretory traffic during apoptosis. *J Cell Sci*. 2004;117:1139-50.
93. Löwe J, Stock D, Jap B, Zwickl P, Baumeister W, Huber R. Crystal structure of the 20S proteasome from the Archaeon *T. acidophilum* at 3.4 Å resolution. *Science*. 1995;268:533-39.
94. Machamer CE. The Golgi complex in stress and death. *Frontiers Neurosci*. 2015;9:421-5.
95. Maghsoudi N, Zakeri Z, Lockshin RA. Programmed cell death and apoptosis—where it came from and where it is going. From Elie Metchnikoff to the control of caspases. *Exp Oncol*. 2012;34:146-52.
96. Mala JG, Rose C. Interactions of heat shock protein 47 with collagen and the stress response: An unconventional chaperone model? *Life Sci*. 2010;87:579-86.
97. Mancini M, Machamer CE, Roy S, Nicholson DW, Thornberry NA, et al. Caspase-2 is localized at the Golgi complex and cleaves Golgin-160 during apoptosis. *J Cell Biol*. 2000;149:603-12.
98. Mannella CA, Pfeiffer DR, Bradshaw PC et al. Topology of the mitochondrial inner membrane: Dynamics and bioenergetic implications. *IUBMB Life* 2001;52:93-100.
99. Marceau N, Schutte B, Gilbert S et al. Dual roles of intermediate filaments in apoptosis. *Exp Cell Res*. 2007;313:2265-81.
100. Marsden VS, O'Connor L, O'Reilly LA et al. Apoptosis initiated by Bcl-2-regulated caspase activation independently of the cytochrome C/Apaf-1/caspase-9 apoptosome. *Nature*. 2002;419:634-7.
101. Martinou JC, Green DR. Breaking the mitochondrial barrier. *Nat Rev Mol Cell Biol*. 2001;2:63-7.
102. Martinou JC, Youle RJ. Which came first, the cytochrome C release or the mitochondrial fission? *Cell Death Differ*. 2006;3:1291-95.
103. Maurer BJ, Metelitsa LS, Seeger RC et al. Increase of ceramide and induction of mixed apoptosis/necrosis by N-(4-hydroxyphenyl)-retinamide in neuroblastoma cell lines. *J Natl Cancer Inst*. 2009;91:1138-46.
104. Meier P, Finch A, Evan G. Apoptosis in development. *Nature* 2000;407:796-801.
105. Mironov AA, Beznoussenko GV, Polishchuk RS, Trucco A. Intra-Golgi transport: A way to a new paradigm? *Biochim Biophys Acta* 2005;1744:340-50.
106. Mita P, de Luca A, Abbro I, Dini, L. Ultrastructural analysis of apoptosis of U-937 cells conditioned medium. *Ital J Zool*. 2003;70:141-6.
107. Mitchell P. Coupling of phosphorylation to electron and hydrogen transfer by a chemiosmotic type of mechanism. *Nature*. 1961;191:144-8.
108. Miyata S, Mizuno T, Koyama Y et al. The endoplasmic reticulum-resident chaperone heat shock protein 47 protects the Golgi apparatus from the effects of O-glycosylation inhibition. *PLoS One*. 2013;8:e69732.
109. Morris EP, da Fonesca PCA. High-resolution cryo-EM proteasome structures in drug development. *Acta Cryst*. 2017;D73:522-33.
110. Mosevitsky MI, Snigirevskaya ES., Komissarchik YaYu. Immunoelectronmicroscopic study of BASP1 and MARCKS location in the early and late spermatids. *Acta Histochem*. 2012;114:237-43.
111. Moss DK, Lane JD. Microtubules: forgotten players in the apoptotic execution phase. *Trends Cell Biol*. 2006;16:330-8.
112. Mueller O, Anlasik T, Wiedeman J et al. Circulating extracellular proteasome in the cerebrospinal fluid: A study on concentration and proteolytic activity. *J Mol Neurosci*. 2012;46:509-15.
113. Mukherjee S, Chiu R, Leung SM, Shields D. Fragmentation of the Golgi apparatus: An early apoptotic event independent of the cytoskeleton. *Traffic*. 2007;8(4):369-78.
114. Nawrocki ST, Carew JS, Dunner K et al. Bortezomib inhibits PKR-like endoplasmic reticulum (ER) kinase and induces apoptosis via ER stress in human pancreatic cancer cells. *Cancer Res* 2005;65:11510-9.
115. Nawrocki ST, Carew JS, Pino MS et al. Bortezomib sensitizes pancreatic cancer cells to endoplasmic

- reticulum stress-mediated apoptosis. *Cancer Res.* 2005;65(24):11658-67.
116. Necchi V, Sommi P, Vanoli A et al. Proteasome particle-rich structures are widely present in human epithelial neoplasm: Correlative light, confocal and electron microscopy study. *PLoS One* 2011;6:e21.
 117. Neutra M, Leblond CP. Synthesis of the carbohydrate of mucus in the Golgi complex as shown by electron microscope radioautography of goblet cells from rats injected with glucose- H^3 . *J Cell Biol.* 1966;30:137-50.
 118. Nyquist K, Martin A. Marching to the beat of the ring: Polypeptide translocation by AAA+ proteases. *Trends Biochem Sci.* 2014;39:53-60.
 119. Oda E, Ohki R, Murasawa H et al. A Bcl-2 family C and candidate mediator of p53-induced apoptosis. *Science.* 2000;12:1053-8.
 120. Oropeso-Avila M, Vega AF, Maraver JG et al. Emerging roles of apoptotic microtubules during the execution phase of apoptosis. *Cytoskeleton.* 2015;72:435-46.
 121. Palade G. The fine Structure of mitochondria. *Anat Record.* 1952;114:427-51.
 122. Palade G. An electron microscope study of the mitochondrial structure. *J Histochem Cytochem.* 1953;1:188-211.
 123. Palade GE. Intercellular aspects of the process of protein synthesis. *Science.* 1975;189:347-54.
 124. Paumet F, Brugger B, Parlati F et al. A t-SNARE of the endocytic pathway must be activated for fusion. *J Cell Biol.* 2001;155:961-68.
 125. Pavlov EV, Priault M, Pietkiewicz D et al. A novel, high conductance channel of mitochondria linked to apoptosis in mammalian cells and Bax expression in yeast. *J Cell Biol.* 2001;155:725-31.
 126. Pavon D, Cordoba MA, Cotan D et al. Emerging roles of apoptotic microtubules during the execution phase of apoptosis. *Cytoskeleton.* 2015;72:435-46.
 127. Pelham HR, Rothman JE. The debate about transport in the Golgi: Two sides of the same coin? *Cell.* 2000;74:71-82.
 128. Pellicciari C, Bottone MG, Scovassi AL et al. Rearrangement of nuclear ribonucleoproteins and extrusion of nucleolus-like bodies during apoptosis induced by hypertonic stress. *Eur J Histochem.* 2000;44:247-54.
 129. Petrosyan A. Onco-Golgi: Is fragmentation a gate to cancer progression? *Biochem Mol Biol J.* 2015;1:6-11.
 130. Pickart CM. Back to the future with ubiquitin. *Cell* 2004;116:181-90.
 131. Pinkel D, Dyer MJ, Martinez-Climent JA. Characterization of 8p21.3 chromosomal deletions in B cell. *Blood* 2005;106:3214-22.
 132. Rajamahanty S, Alonzo C, Aynehchi S et al. Growth inhibition of androgen-responsive prostate cancer cells with Brefeldin A targeting cell cycle and androgen receptor. *J Biomed Sci.* 2010;17:5.
 133. Rasheva VI, Domingos PM. Cellular responses to endoplasmic reticulum stress and apoptosis. *Apoptosis.* 2009;4:996-1007.
 134. Rastogi PR, Sinha RP. Apoptosis: Molecular mechanisms and pathogenicity. *EXCLI J.* 2009; 8:155-181.
 135. Rathmell JC, Thompson CB. The central effectors of cell death in the immune system. *Annu Rev Immunol.* 1999;17:781-828.
 136. Reece SE, Pollitt LC, Colegrave N, Gardner A. The meaning of death: Evolution and ecology of apoptosis in protozoan parasites. *PLoS Pathogens.* 2011;7(12):e1002320.
 137. Reyes-Turcu FE, Ventii KH, Wilkinson KD. Regulation and cellular roles of ubiquitin-specific deubiquitinating enzymes. *Annu Rev Biochem.* 2009;78:363-97.
 138. Richardson PG, Barlogie B, Berenson J et al. A Phase 2 study of bortezomib in relapsed, refractory myeloma. *N Engl J Med.* 2003;348:2609-17.
 139. Rockel TD, Stuhlmann D, Von Mikesz A. Proteasomes degrade proteins in focal subdomains of the human cell nucleus. *J Cell Sci.* 2005;118:5231-42.
 140. Ryland LK, Fox TE, Liu X et al. Dysregulation of sphingolipid metabolism in cancer. *Cancer Biol Ther.* 2011;11:138-49.
 141. Rysavy NM, Shimoda LMN, Dixon AM et al. Beyond apoptosis: The mechanism and function of phosphatidyl serine asymmetry in the membrane of activated mast cells. *BioArchitecture.* 2014;4:4-5.
 142. Saas P, Kaminski S, Perruche S. Prospects of apoptotic cell based therapies for transplantation and inflammatory diseases. *Immunotherapy.* 2013; 5:1055-73.
 143. Saraste A, Pulkki K. Morphological and biochemical hallmarks of apoptosis. *Cardiovasc Res.* 2000;45:528-37.
 144. Savulescu AF, Glickman MH. Proteasome activator 200: the heat is on. *Mol Cell Proteomics.* 2011;10:1-8.
 145. Schmitz I, Kirchhoff S, Krammer PH. Regulation of death receptor-mediated apoptosis pathways. *Int J Biochem Cell Biol.* 2000;32:1123-36.
 146. Schreiber A, Peter M. Substrate recognition in selective autophagy and the ubiquitin-proteasome system. *Biochem Biophys Acta.* 2014;1843:163-81.

147. Scorrano L, Ashiya M, Buttle K et al. A distinct pathway remodels mitochondrial cristae and mobilizes cytochrome C during apoptosis. *Dev Cell*. 2002;2:55-67.
148. Scovassi AI, Torriglia A. Activation of DNA-degrading enzymes during apoptosis. *Eur J Histochem*. 2003;47:185-94.
149. Shalini S, Dorstyn L, Dawar S, Kumar S. Old, new and emerging functions of caspases. *Cell Death Differ*. 2015;22:526-39.
150. Sheridan C, Delivani P, Cullen SP, Martin SJ. Bax or Bak-induced mitochondrial fission can be uncoupled from cytochrome C release. *Mol Cell*. 2008;31:570-85.
151. Shiraishi H, Okamoto H, Yoshimura A, Yoshida H. ER stress-induced apoptosis and caspase-12 activation occurs downstream of mitochondrial apoptosis involving Apaf-1. *J Cell Sci*. 2006;119:3958-66.
152. Sixt SU, Peters J. Extracellular alveolar proteasomes: Possible role in lung injury and repair. *Proc Am Thorac Soc*. 2010;7:91-6.
153. Sjöstrand FS. The ultrastructure of cells as revealed by the electron microscope. *Int Rev Cytol*. 1956;5:455-533.
154. Snigirevskaya ES, Komissarchik YaYu. Ultrastructural analysis of human leukemia U-937 cells after apoptosis induction: Localization of proteasomes and perichromatin fibers. *Acta Histochem*. 2017;119:471-80.
155. Snigirevskaya ES, Mosevitsky MI, Komissarchik YaYu. The role of chromatoid bodies and cytoskeleton in differentiation of rat spermatozooids. *Cell Tissue Biol*. 2012;6(3):254-67.
156. Snigirevskaya ES, Moshkov AV, Komissarchik YaYu. Ultrastructural study and X-ray microanalysis of apoptotic lymphoma cells U-937. *Biochem Mol Biol J*. 2017;3(3):1-2.
157. Snigirevskaya ES, Moshkov AV, Yurinskaya VE et al. Ultrastructural and X-ray analysis of U937 cells in hypertension induced apoptosis. *Cell Tissue Biol*. 2015;9(2):96-109.
158. Solcia P, Sommi P, Necchi V et al. Particle-rich cytoplasmic structure (PaCS): Identification, natural history, role in cell biology and pathology. *Biomolecules* 2014;4:848-61.
159. Sommi P, Necchi V, Vitali A et al. PaCS is a novel cytoplasmic structure containing functional proteasome and inducible by cytokines/trophic factors. *PLoS One* 2013;8:e82560.
160. Szegezdi E, MacDonald DC, Ni CT, Gupta S, Samali A. Bcl-2 family on guard at the ER. *Am J Physiol Cell Physiol*. 2009;296:C941-53.
161. Suess MJ, Huismaus JW (Eds.) Management of Hazardous Waste. Copenhagen: WHO Regional Publication. European Series; 1993.
162. Sun JY, Yang H, Miao S, Li JP, Wang SW et al. Suppressive effects of swainsonine on C6 glioma cell in vitro and in vivo. *Phytomedicine*. 2009;16:1070-4.
163. Sun JY, Zhu MZ, Wang SW, Miao S, Xie YH et al. Inhibition of the growth of human gastric carcinoma in vivo and in vitro by swainsonine. *Phytomedicine*. 2007;14:353-9.
164. Tomko RJ, Jr, Hochstrasser M. Molecular architecture and assembly of the eucaryotic proteasome. *Annu Rev Biochem*. 2013;82:415-45.
165. Tu J-B, Ma R-Z, Dong Q, Jiang F, Hu X-Y et al. Induction of Apoptosis in Infantile Hemangioma Endothelial Cells by Propranolol. *Exp Ther Med* 2013; 6: 574-8
166. Urra H, Dufey E, Lisbona F, Rojas-Rivera D, Hetz C. When ER Stress reaches a dead end. *Biochim Biophys Acta* 2013;1833:3507-17.
167. Van der Pol E, Boing AN, Harrison P et al. Classification, functions, and clinical relevance of extracellular vesicles. *Pharmacol*. 2012;64:676-705.
168. Vasileva A, Tiedau D, Firooznia AM et al. Tdrd6 is required for spermiogenesis, chromatoid body architecture, and regulation of miRNA expression. *Curr Biol*. 2009;19:630-9.
169. Voges D, Zwickl P, Baumeister W. The 26S proteasome: A molecular machine designed for controlled proteolysis. *Ann Rev Biochem* 1999;68:1015-68.
170. Wang Y, Seemann J. Golgi biogenesis. *Cold Spring Harb Perspect Biol*. 2011;3:a005330.
171. Witkos TM, Lowe M. Recognition and tethering of transport vesicles at the Golgi apparatus. *Curr Opin Cell Biol*. 2017;47:16-23.
172. Wojcik C, DeMartino GN. Intracellular localization of proteasomes. *Int J Biochem Cell Biol*. 2003;35:579-89.
173. Yamaguchi R, Perkins G. Dynamics of mitochondrial structure during apoptosis and the enigma of Opa. *Biochim Biophys Acta*. 2009;1787(8):963-72.
174. Yang YL, Li CCH, Weissman AM. Regulating the p53 system through ubiquitination. *Oncogene*. 2004;23:2096-106.
175. Zick M, Rabl R, Reichert AS. Cristae formation – linking ultrastructure and function of mitochondria. *Biochim Biophys Acta* 2009;1793:5-19.
176. Zoeger A, Blau M, Egerer K, Feist E, Dahlmann B. Circulating proteasomes are functional and have a subtype pattern distinct from 20S proteasomes in major blood cells. *Clin Chem*. 2006;52:2079-86.

УДК 504.064.3

СОВРЕМЕННАЯ КОНЦЕПЦИЯ И МЕТОДЫ НОРМИРОВАНИЯ ТЕХНОГЕННОЙ НАГРУЗКИ НА ВОДНЫЕ ОБЪЕКТЫ И ПРЕДОТВРАЩЕНИЯ ПОДТОПЛЕНИЯ

И.А. Шишкин¹, А.И. Шишкин², Н.А. Жильникова³

^{1,3} Санкт-Петербургский государственный университет аэрокосмического приборостроения
и ² Высшая школа технологии и энергетики Санкт-Петербургского государственного университета
промышленных технологий и дизайна; Санкт-Петербург, Россия

Эл. почта: ¹ ilya@mail.ru; ² aishishkin@yandex.ru; ³ nataliazhilnikova@gmail.com

Статья поступила в редакцию 23.02.2018; принята к печати 25.06.2018

Рассмотрены принципы, методы и средства реализации современной концепции эколого-технологического нормирования техногенной нагрузки на водные объекты и их экологические системы, а также алгоритмы оценки уровней безопасности и ущерба от подтопления градопромышленных территорий и хозяйственных объектов. Особое внимание уделено экологическому управлению территориальными природно-техническими комплексами на основе межотраслевого подхода с учетом большого многообразия и сложности разнородных определяющих факторов, а также учету труднопредсказуемых событий, основанному на математическом геоинформационном моделировании. Приняты во внимание наиболее важные параметры водного режима, в том числе его распределение во времени и пространстве, скорость продукционных процессов, деструкция органического вещества, флоры и фауны гидробионтов и, как следствие, общее состояние качества воды и биопродуктивность водных экосистем. Их оценка с применением математических моделей конвективно-диффузионного переноса и превращения веществ позволяет определить их непосредственное или опосредованное, быстрое или отсроченное влияние на абиотические и биотические компоненты водных экосистем.

Ключевые слова: эколого-технологическое нормирование, геоинформационная система, межотраслевое нормирование, мониторинг, экспертная оценка.

AN UP-TO-DATE CONCEPT OF AND METHODS FOR RATE SETTING OF ANTHROPOGENIC LOADS ON WATER BODIES AND FOR PREVENTION OF IMPOUNDMENTS

I.A. Shishkin¹, A.I. Shishkin², N.A. Zhilnikova³

^{1,3} Saint-Petersburg State University of Aerospace Instrument Engineering and ² School of Technology and Energetics
of Saint-Petersburg State University of Industrial Technologies and Design, Saint Petersburg, Russia

E-mail: ¹ ilya@mail.ru; ² aishishkin@yandex.ru; ³ nataliazhilnikova@gmail.com

The paper addresses the principles, methods and means of implementation of a concept of environmental rate setting of anthropogenic load on water bodies and related ecological systems and the algorithms of assessing the safety of urbanized industrial areas and economic objects. The main emphasis is put on the environmental management of territorial techno-natural complexes based on intersectoral approach with account for the vast diversity and complexity of their natural determinants and on mathematical GIS modeling-based forecasting of poorly predictable events. Taken into consideration are the most important parameters of water regime, including its spatiotemporal distribution, production rates, aqueous flora and fauna and other organic matter decay, and, as a result, of the general conditions of water and of aqueous ecosystem bioproductivity. Treating these parameters using mathematical models of convection-diffusion transfer and transformation of substances makes it possible to determine their direct and indirect as well as immediate and delayed impacts on the abiotic and biotic components of aqueous ecosystems.

Keywords: environmental and technological rate setting, geoinformation system, intersectoral rate setting, monitoring, expert judgment.

Сокращения:

БГД	– база геоданных
ВН	– выше нормы
ГИС	– геоинформационная система
ЗВ	– значительно выше нормы
ЗН	– значительно ниже нормы
ИИС	– информационно-измерительная система
ИС	– инженерная система
КДП и ПВ	– конвективно-диффузионный перенос и превращения веществ
ЛПВ	– лимитирующий показатель вредности
Н	– норма
НДВ	– норма допустимого воздействия на водные объекты
НДС	– норма допустимых сбросов веществ и микроорганизмов в водные объекты
НДТ	– наилучшие доступные технологии
НН	– ниже нормы
ОБУВ	– ориентировочный безопасный уровень воздействия
ОДУ	– ориентировочно допустимый уровень
ПДК	– предельно допустимая концентрация
РИС СО	– ранжирование ИС по степени опасности
СЗТП	– система защиты территории от подтопления
СКИОВО	– схема комплексного использования и охраны водных объектов
ТПТК	– территориальный природно-технический комплекс
ТС	– техническая система
ФМ	– функциональная модель
ЧВ	– чрезвычайно выше нормы

Введение

Реализуемая в России концепция устойчивого развития в последнее десятилетие привела к изменениям водного законодательства. Это, в свою очередь, предопределило концептуальные изменения как методов, так и средств оценки всех видов техногенного воздействия на водные объекты, а также вредного воздействия вод. В основу современной концепции устойчивого водопользования с поддержанием экологически безопасного состояния водных объектов положена модель комплексного управления устойчивостью речного бассейна. Научно-обоснованная водохозяйственная политика и стратегия развития водного хозяйства, в первую очередь, связаны с необходимостью учета особенностей отраслевых направлений водопользования и возможностями природных экологических систем. С этой целью необходимо реализовать новые принципы эколого-технологического межотраслевого нормирования техногенной нагрузки для бассейна или отдельной его части¹ [17, 29, 31]. В настоящей работе авторы применяют регионально-бассейновый

¹ Водная стратегия РФ на период до 2020 г. Распоряжение Правительства РФ; 27.08.2009 № 1235-р. URL: http://www.consultant.ru/document/cons_doc_LAW_91329/

подход и межотраслевой принцип нормирования техногенного воздействия.

При реализации бассейнового принципа эколого-технологического нормирования нагрузки на водные объекты на основе действующих указаний по разработке проектов «Норм допустимого воздействия на водные объекты» (НДВ) и «Схем комплексного использования и охраны водных объектов» (СКИОВО), а также «Нормативов допустимых сбросов веществ и микроорганизмов в водные объекты для водопользователей» (НДС) необходимо совершенствовать и поэтапно внедрять научное, законодательное, нормативно-методическое, информационное, программное и проектное обеспечение функционирования территориальных природно-технических комплексов (ТПТК), включающих водные объекты (водохозяйственный комплекс), промышленные предприятия, жилищно-коммунальные хозяйства, сельскохозяйственные производства, гидротехнические сооружения и хозяйственные объекты [3, 8, 18, 21].

Бассейновым комитетом для ТПТК формируются цели и задачи управления водными ресурсами, а также оценивается по интегральным или комплексным показателям состояние водных объектов (водный кадастр), определяется и формулируется целевая функция – каким должен стать водный объект, – и на основании этого определяется комплекс мероприятий для достижения поставленных целей. В рамках проекта (СКИОВО) для предотвращения негативных воздействий разрабатываются фундаментальные (базисные) мероприятия, институциональные мероприятия, мероприятия по улучшению оперативного управления, структурные мероприятия (по строительству и реконструкции сооружений).

На бассейновом уровне могут быть реализованы мероприятия по:

- бассейновому планированию и координации водохозяйственной деятельности;
- организации работ по реализации бассейновых программ и схем комплексного использования и охраны водных ресурсов;
- предупреждению и ликвидации последствий вредного воздействия вод;
- координации работ по ведению мониторинга водных объектов, гидротехнических сооружений и паводкосносных территорий, водного реестра, регистра гидротехнических сооружений, контроля и надзора за использованием и охраной водных объектов;
- стимулированию рационального использования и охраны водных ресурсов, наземных и водных экосистем.

Ликвидация имеющихся разрывов между обширной законодательной базой нормирования и техногенным воздействием на водные объекты и информационно-техническим и программным обеспечением этой базы при

решении практических задач требует новых методов и соответствующих методик для поддержки принятия управляющих решений. Это особенно четко проявилось при экспертной оценке результатов государственной экологической экспертизы множества региональных проектов НДВ и СКИОВО за последние 4 года. Указанные выше проблемы в той или иной степени были отмечены государственной комиссией практически в каждом проекте. Отмечено, что в отдельных проектах нереальные нормы и цели приводят к нереализуемым программам и проектам. Это показывает необходимость развития регионально-бассейновых межотраслевых, информационно-аналитических центров, которые обеспечили бы сопровождение дорогостоящих бассейновых проектов НДВ и СКИОВО на стадии разработки технических заданий на реальной информационной основе, непосредственно при разработке проектов; а для СКИОВО особенно важно выполнить сравнительную социально-экономическую оценку вариантов программ мероприятий, в том числе реальную оценку финансовых затрат, объемов экономии водных ресурсов, объемов предотвращенных ущербов и других выгод, и улучшения качества жизни в рассматриваемом бассейне, экологическую и социальную приемлемость каждого из вариантов программы мероприятий и мероприятий в основе программы. При этом комплексная (интегральная) оценка каждого варианта программы мероприятий осуществляется с учетом финансово-экономических, экологических и социальных факторов. Особое внимание должно быть уделено обоснованию реальности их поэтапной реализации в установленные сроки на основании оценок имеющихся водных ресурсов, финансовых ресурсов, промышленного, интеллектуального, социального, культурного и кадрового потенциала, территории рассматриваемого бассейна.

На основе имеющейся базы данных и базы знаний по бассейну разрабатываемая система индикаторов достижения устанавливаемых целевых показателей должна учитывать объективную временную задержку эффекта от реализации водохозяйственных и водоохраных мероприятий.

В соответствии с предлагаемой концепцией разработана категорийно-понятийная матрица функционирования территориального природно-технического комплекса (табл. 1).

Обеспечение единства измерений при формировании оценок состояния природных объектов

Заведующий кафедрой информационно-измерительных систем Санкт-Петербургского государственного электротехнического университета ЛЭТИ профессор В.В. Алексеев основал научную школу, одно из научных направлений которой связано с проблемой измерений в экологии [1–3].

В современных информационно-измерительных системах (ИИС), контролирующих состояние природных объектов, важной задачей является получение достоверных характеристик. Разнообразие природных объектов определяет сложность контроля и оценки их состояния. Исходной информацией для формирования оценок являются результаты контроля характеристик в различных средах (результаты измерения уровня радиации, концентрации примеси вредных веществ, площади загрязнения и др.).

Для обеспечения метрологической сопоставимости результатов контроля различными средствами измерений их свойства принято выражать в виде неопределенности, которая представляет собой интервальную оценку. Особое внимание автор со своими учениками уделяет вопросу получения достоверных оценок состояния природных объектов на основе контрольных измерений физических величин, предлагая алгоритмы построения шкал на единой метрологической основе для простых, интегральных и сложных оценок [8].

В качестве простой оценки рассматривается результат измерения, который представляет собой числовое значение контролируемого параметра в единицах представления физической величины. Степень достоверности (неопределенности) полученного результата зависит от: погрешностей средств измерений, используемого измерения, принятой модели процесса (погрешность неадекватности модели). Суммарная погрешность полученной оценки характеризуется математическим ожиданием (в случае смещенной оценки) и законом распределения случайной составляющей $p(x^*)$.

Качественные отношения представлены в виде нормированной шкалы с равными отрезками и условными отношениями: 0–1 – нет, 1–2 – значительно ниже нормы (ЗН), 2–3 – ниже нормы (НН), 3–4 – норма (Н), 4–5 – выше нормы (ВН), 5–6 – значительно выше нормы (ЗВ), 6–7 – чрезвычайно выше нормы (ЧВ) [1, 8].

Интегральная оценка имеет несколько подходов объединения простых оценок в интегральный показатель оценки качества или состояния объекта. Все они применяют операцию нормирования для обеспечения возможности объединения результатов контрольных измерений.

Сложная оценка формируется с помощью стандартизированных методик объединения наиболее важных характеристик экосистем или природных объектов. Методики позволяют получить значение показателя качества на основании контрольных измерений. Как правило, шкалы этих оценок носят специфический характер и не нормированы. Это затрудняет применение этих оценок для более сложного анализа и получения интегральных показателей качества [6].

Рассмотренные алгоритмы являются метрологической основой для современных ИИС мониторинга природных объектов. Важнейшим при получении оценок

**Категорийно-понятийная матрица функционирования
территориального природно-технического комплекса**

Объект воздействия	Результат (объект)			
	Вещественно-энергетический			Экономический
	Водный режим	Санитарно-химический режим	Гидробиологический режим	
Среда: социальная, техническая, экономическая	Влияние социальной, технической и экономической сред на процесс формирования качества водной среды с учетом конвективно-диффузионного переноса и превращения веществ для ТПТК			
гидрологическая, биологическая, санитарно-химическая	Процесс КДП и ПВ, банк гидрологических, гидрохимических, гидробиологических данных на основе ГИС		Прогноз водности рек и качества воды в меженные периоды. Алгоритм анализа ситуации	Комплексное водообеспечение ТПТК
Человек, принимающий управленческие решения	Роль человека в регулировании вещественно-энергетическими и биологическими процессами на основе имитационного моделирования ТПТК с учетом природных и техногенных факторов		Роль человека в природоохранных мероприятиях (ПОМ) регионального межотраслевого уровня	Роль человека в эколого-экономической оптимизации природопользования
Материал	Влияние ресурсов на вещественно-энергетический режим и на рыбное хозяйство, биотический баланс водной экосистемы и ее аккумулирующая емкость		Влияние ресурсов на сохранение экологического равновесия и механизмов саморегуляции	Роль ресурсов в экономике природопользования
Информация	Банк данных о гидрологическом, санитарно-химическом и гидробиологическом режимах водного объекта (ВО) на основе систематических наблюдений и экспериментов		Информация о состоянии водного объекта и отраслевых технологических стандартов	Информация об эколого-экономической оптимизации «ТПТК-ВО»
Модель	Уравнения математической физики (КДП и ПВ), теория оптимизации принятия решений, математическая статистика		Нормирование НДС стоков и НДС на водный объект	Экономико-математическое и геоинформационное моделирование
Время	Неустановившийся процесс КДП и ПВ с учетом характерного масштаба времени		Реальные или синтезированные данные о параметрах СКИОВО	Эволюция технологических и экономических решений

Объект воздействия	Результат (объект)				
	Вещественно-энергетический			Экономический	
	Водный режим	Санитарно-химический режим	Гидробиологический режим		Природоохранные мероприятия
Управление	Детерминированные, стохастические и динамические модели			Управление ПОМ с минимальным числом альтернативных решений и максимальным количеством учитываемых показателей	Экономическая оптимизация
Система водоотведения: регулируемая	Изменение массы вещества в стоках за счет изменения эффекта очистки и режима сброса			Влияние типа и режима водоотведения на обеспечение технологических норм	Потенциально оптимальные капиталовложения
нерегулируемая	Водоотведение стоков с заданной степенью очистки			На основе модели стационарного режима	Амортизация капитальных затрат
Природоохранный комплекс	Процесс взаимодействия системы «предприятие-водный объект» в рамках ТПТК			Влияние параметров стоков и водного объекта на режим водоотведения	Оптимальные капиталовложения для достижения бассейновых НДС и индивидуальных НДС

является их достоверность. Поэтому в ИИС основное внимание уделяется алгоритмам получения результатов контроля, вопросам надежности определения оценок объектов, идентификации нештатных, предаварийных и аварийных ситуаций, вопросам получения простых и сложных оценок как основы предупреждения чрезвычайных ситуаций в природных экологических системах.

В работах проф. В.В. Алексева и его учеников широко представлены алгоритмы построения нормированных шкал для простых, интегральных и сложных оценок природных объектов [4, 5, 7, 8, 11, 12], часть из которых использована в настоящей работе в разделе защиты территорий от подтопления.

В соответствии с Водным кодексом РФ и внесенными в него изменениями в 2015 г., а также отдельными законодательными актами Российской Федерации для основных водных бассейнов предусматривается совершенствование и внедрение системы нормирования сброса сточных вод, основанной на нормативах допустимых воздействий (НДВ) на водные объекты, учитывающих региональные (природные) особенности формирования качества вод, их целевое использование и текущую совокупную антропогенную нагрузку.

Кроме того, приоритетным направлением Водной стратегии РФ по развитию водохозяйственных комплексов (ВХК) является совершенствование системы государственного управления ВХК, включая совершенствование нормативной, правовой базы, а также программных средств и новых методов в сфере использования и охраны водных объектов. В первую очередь это относится к разработке НДС на поверхностные водные объекты и в определении допустимых сбросов (НДС) загрязняющих веществ в водные объекты для водопользователей, то есть в определении условий отведения сточных вод.

Нормирование качества воды заключается в установлении совокупности допустимых значений показателей состава и свойств воды водных объектов, в пределах которых надежно обеспечиваются здоровье населения, благоприятные условия водопользования и экологическое благополучие водного объекта.

Нормирование условий отведения сточных вод для каждого водопользователя сводится к расчету величины НДС, которая является определяющим фактором экономического воздействия на водопользователей в целях повышения эффективности использования

водных ресурсов и степени очистки сточных вод. Их разработка в настоящее время осуществляется на основании «Методики разработки НДС веществ и микроорганизмов в водные объекты для водопользователей» [21, 33–35].

Согласно п. 20 указанной Методики НДС должны разрабатываться на основе и в соответствии с НДС на водные объекты, подготовленными на основании «Методических указаний по разработке нормативов допустимого воздействия на водные объекты» [25].

Однако применение указанных нормативных документов при реализации проектов нормативов допустимых воздействий и схем комплексного использования и охраны водных объектов (СКИОВО) на уровне государственной экологической экспертизы выявило ряд существенных недостатков, связанных с их недоработкой и неоднозначным толкованием отдельных положений водного законодательства, правовых и нормативно-методических документов, регламентирующих разработку указанных проектов.

В табл. 2 и 3 в соответствии с категорией-понятийной матрицей таблицы 1 авторами структурированы определения технологического нормирования для производств и экологического нормирования для окружающей среды.

Анализ разработанных в настоящее время проектов НДС и СКИОВО для водных объектов различных регионов показал необходимость дополнительно к действующим методикам разработать:

критерии и порядок определения категории водного объекта по степени трансформации от естественных условий (природный, сильно измененный, искусственный водный объект);

методику по установлению регионального гидрохимического фона для различных типов водных объектов;

методику по выбору перечня приоритетных нормируемых показателей качества воды водных объектов, учитывающих природные особенности водных объектов;

методику перехода от НДС к НДС на основе установленных квот для отдельных выпусков сточных вод при использовании регионально-бассейнового межотраслевого принципа расчета нормативов сброса.

Наряду с перечисленными проблемами системы нормирования сбросов предписывается устанавливать НДС на водные объекты и НДС для водопользователей в соответствии с действующими методиками исходя из общефедеральных нормативов качества воды (ПДК, ОДУ или ОБУВ химических веществ [24]), зависящих только от вида водопользования и не учитывающих региональные природно-географические условия их формирования и фактическое состояние (антропогенное загрязнение).

При нормировании сбросов в водные объекты нескольких веществ с одним лимитирующим показателем вредности (ЛПВ) достаточно часто допустимые к сбросу концентрации загрязняющих веществ в сточных водах оказываются на порядок ниже ПДК, предъявляемых к качеству воды водных объектов рыбохозяйственного назначения.

Для того чтобы действующая система нормирования сбросов сточных вод в водные объекты в полной мере решала поставленные перед ней задачи и соответствовала законодательной базе, необходимо усовершенствовать действующие нормативно-методические документы, касающиеся разработки НДС на водные объекты и НДС для водопользователей. Предлагаемая авторами для территориального природно-технического комплекса (ТПТК) математическая модель конвективно-диффузионного переноса и превращения веществ (КДПиПВ) и ее модификации для конкретных водоемов [21, 33] с целью расчета НДС учитывает аккумулирующую емкость водных объектов, а также совокупное воздействие всех сосредоточенных и распределенных источников загрязнения, включая диффузные, на формирование качества поверхностных вод [32, 34, 35].

Применение геоинформационных технологий и систем позволяет перейти к региональному нормированию качества поверхностных вод в зависимости от физико-географических условий их формирования и к разработке НДС на основе бассейнового принципа расчета. Это, в свою очередь, позволит каждому водопользователю использовать определенную долю аккумулирующей емкости и самоочищающей способности водного объекта. До настоящего времени водопользователи, расположенные ниже по течению, несут, как правило, больше финансовых затрат на очистку как сточных, так и природных вод, чем водопользователи, расположенные выше по течению реки.

Реализация новой методики квотирования нагрузки для каждого субъекта территориального природно-технического комплекса позволяет комплексно учесть эколого-технологические критерии нормирования и реализации принципа наилучших доступных технологий (НДТ) для основных технологических и вспомогательных производств [36].

Однако в соответствии с расчетными квотами нагрузки на водный объект в рамках НДС каждый водопользователь должен платить только за собственное загрязнение водных объектов.

Опыт разработки проектов бассейновых НДС для различных регионов России показал необходимость разработки специальной методики выбора перечня приоритетных нормируемых целевых показателей качества воды водных объектов, учитывающей природные особенности водных объектов и все виды водопользования.

Основные характеристики экологического стандарта технологического процесса производства для отдельного вида продукции и норматива качества окружающей среды

«Технологическое нормирование» – экологический стандарт технологического процесса	Нормирование окружающей среды
Предмет нормирования	
Количество вредных веществ, которые могут быть допущены к попаданию в водную среду от данного технологического процесса производства определенного вида продукции, вследствие использования апробированных в мировой практике инженерных технических и технологических решений	Структурные гидрохимические и гидробиологические показатели качества природных вод и донных отложений, а также интегральная оценка токсичности воды
Количество нормируемых показателей	
Должно быть достаточным для оценки уровня прогрессивности, принятого водопользователем технологического процесса, соответствующего с точки зрения загрязнения окружающей среды определению «наилучшей доступной технологии»	Должно быть достаточным для того, чтобы отследить процессы, происходящие в водном бассейне, как по гидрохимическим, так и по гидробиологическим показателям с целью обеспечения устойчивости гидроэкосистемы
Номенклатура нормируемых показателей	
Должны использоваться интегральные показатели, характеризующие тенденцию сокращения сброса вредных веществ путем внедрения водопользователем новых прогрессивных технологических процессов с наименьшими потерями в водную среду используемых в технологическом процессе сырья, химикатов, продуктов переработки	<p>1. По гидрохимическому блоку:</p> <ul style="list-style-type: none"> – общезифические показатели и показатели неорганических веществ; – общие показатели органических веществ; – показатели неорганических промышленных загрязняющих веществ. <p>2. По гидробиологическому блоку:</p> <ul style="list-style-type: none"> – показатели обилия организмов; – характеристики качественного состава; – пространственно-временное распределение; – биотические взаимодействия; – структура популяций. <p>(Полная программа контроля по гидробиологическим показателям предусматривает следующие определения: фитопланктон, зоопланктон, зообентос, перифитон, макрофиты.)</p> <p>3. Интегральный показатель токсичности</p>
Цель установления норматива	
Побудить водопользователя к внедрению прогрессивных технологических процессов с минимальным загрязнением окружающей среды, соответствующих определению «наилучших доступных технологий»	Обеспечение устойчивости гидроэкосистемы и сохранение способности ее саморегуляции за счет компенсационных механизмов. Оптимальное использование экологической емкости гидроэкосистемы и ее экологического потенциала. Поддержание самоочищающей способности гидроэкосистемы
Для чего нормативы используются	
Для управления качественными характеристиками водного объекта и прогнозирования его состояния. В перспективе нормативы должны использоваться как экономический рычаг государственного регулирования качества водных объектов, реализуемый путем взимания платежей за загрязнение окружающей среды	Для обеспечения заданных стандартов качества поверхностных вод в створах в соответствии с категорией водопользования и поддержания гидроэкосистемы на гомеостатическом плато. Для распределения квот нагрузки между всеми водопользователями и для регулирования сброса загрязняющих веществ с целью эффективного использования биологических, химических и физических процессов самоочищения. Сегодня нормативы используются для осуществления механизма платежей за загрязнение поверхностных вод



Уровни экологического стандарта

Экологический стандарт технологии*		
Текущий		Перспективный
Существующий	Возможный	
Количество загрязнений, поступающих в окружающую среду, соответствует фактическому состоянию производства	Количество загрязнений, поступающих в окружающую среду, соответствует техническому уровню оборудования, установленному на производстве	Количество загрязнений, поступающих в окружающую среду, соответствует техническому уровню оборудования, отвечающему понятию «наилучшей доступной технологии»
Норматив качества окружающей среды		
Текущий		Целевой
Существующий	Возможный	
Временно сформировавшийся норматив качества окружающей среды под воздействием водопользователей, работающих при несоблюдении технических условий работы установленного на предприятии оборудования	Временно установленный норматив качества окружающей среды, формирующийся под воздействием водопользователей, работающих при соблюдении технических условий работы установленного на предприятии оборудования	Временно установленный норматив качества окружающей среды, формирующийся под воздействием водопользователей, использующих оборудование и технологии, отвечающие «наилучшим доступным технологиям»
<p>* Следует различать три уровня экологических нормативов технологий:</p> <p>«текущий существующий» соответствует удельному количеству загрязнений на единицу вырабатываемой продукции, попадающих в окружающую среду, при фактическом состоянии производства;</p> <p>«текущий возможный» соответствует удельному количеству загрязнений, попадающих в окружающую среду на единицу вырабатываемой продукции, который определяют исходя из технического уровня оборудования, установленного на существующем производстве;</p> <p>«перспективный» соответствует удельному количеству загрязнений, попадающих в окружающую среду на единицу выпускаемой продукции, который определяют исходя из технического уровня оборудования, отвечающего понятию «наилучшей доступной технологии».</p>		

В работе предложена структура функциональной модели (рис. 1) для определения бассейновых норм допустимого воздействия (НДВ) и индивидуальных норм допустимых сбросов (НДС) на основе частного моделирования для конечных участков и видов воздействия с применением геоинформационного комплекса («ГИМС – река»)², позволяющих для различных сценариев развития гидрометеорологической и водохозяйственной обстановки моделировать: гидрологические процессы формирования речного стока; функционирование водохозяйственных систем; изменение количественных и качественных показателей состояния водных объектов, затопления и подтопления территорий.

² Свидетельство государственной регистрации программы для ЭВМ 2009615259, Российская Федерация. REG_SOST / Шишкин АИ, Елифанов АВ, Антонов ИВ, Алексеев ВВ, Куракина НИ, Желтов ЕВ. Правообладатель: Санкт-Петербургский государственный электротехнический университет. № 2009615259; дата поступления: 07.08.2009; дата регистрации: 23.09.2009.

Функциональная модель (ФМ) территориального природно-технического комплекса позволяет взаимно увязать интересы всех субъектов ТПТК на единой законодательной базе по всему речному бассейну или его участку в соответствии с гидрографическим и водохозяйственным районированием. В рамках ФМ обеспечивается устойчивое функционирование естественных или сложившихся экологических систем, при минимизации последствий антропогенных воздействий, с учетом природно-климатических особенностей водных объектов данного региона. ФМ позволяет регламентировать в пределах отдельных водохозяйственных участков изменения хозяйственной деятельности и соответственно природно-техногенной обстановки с заданным временным шагом. На рис. 2 приведена более детальная геоинформационная структура взаимодействия основных элементов территориально-бассейновой системы. Техническое и программное обеспечение этой системы позволяет на бассейновом уровне с современным межотрасле-

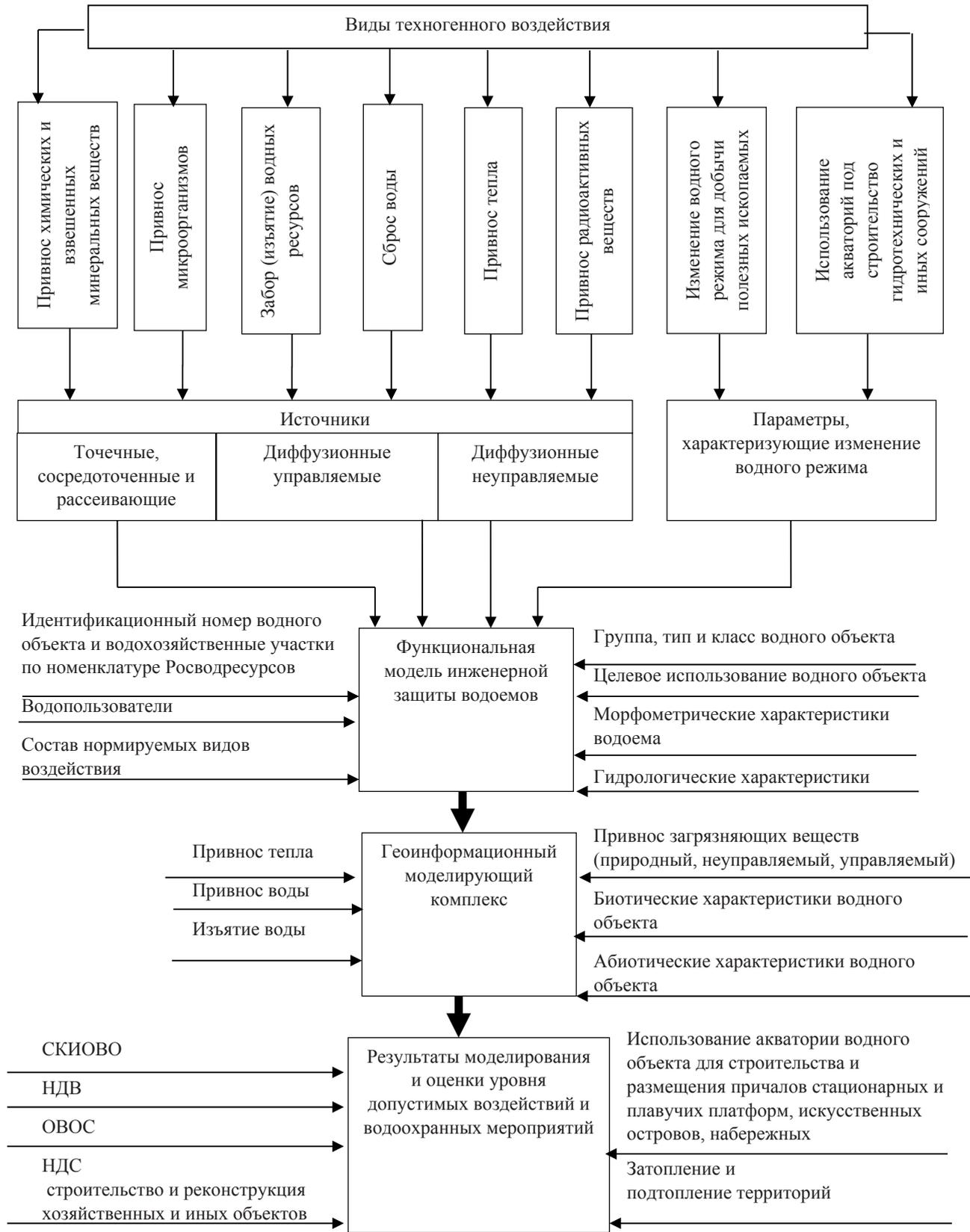


Рис. 1. Схема функциональной модели защиты водных объектов от техногенных воздействий

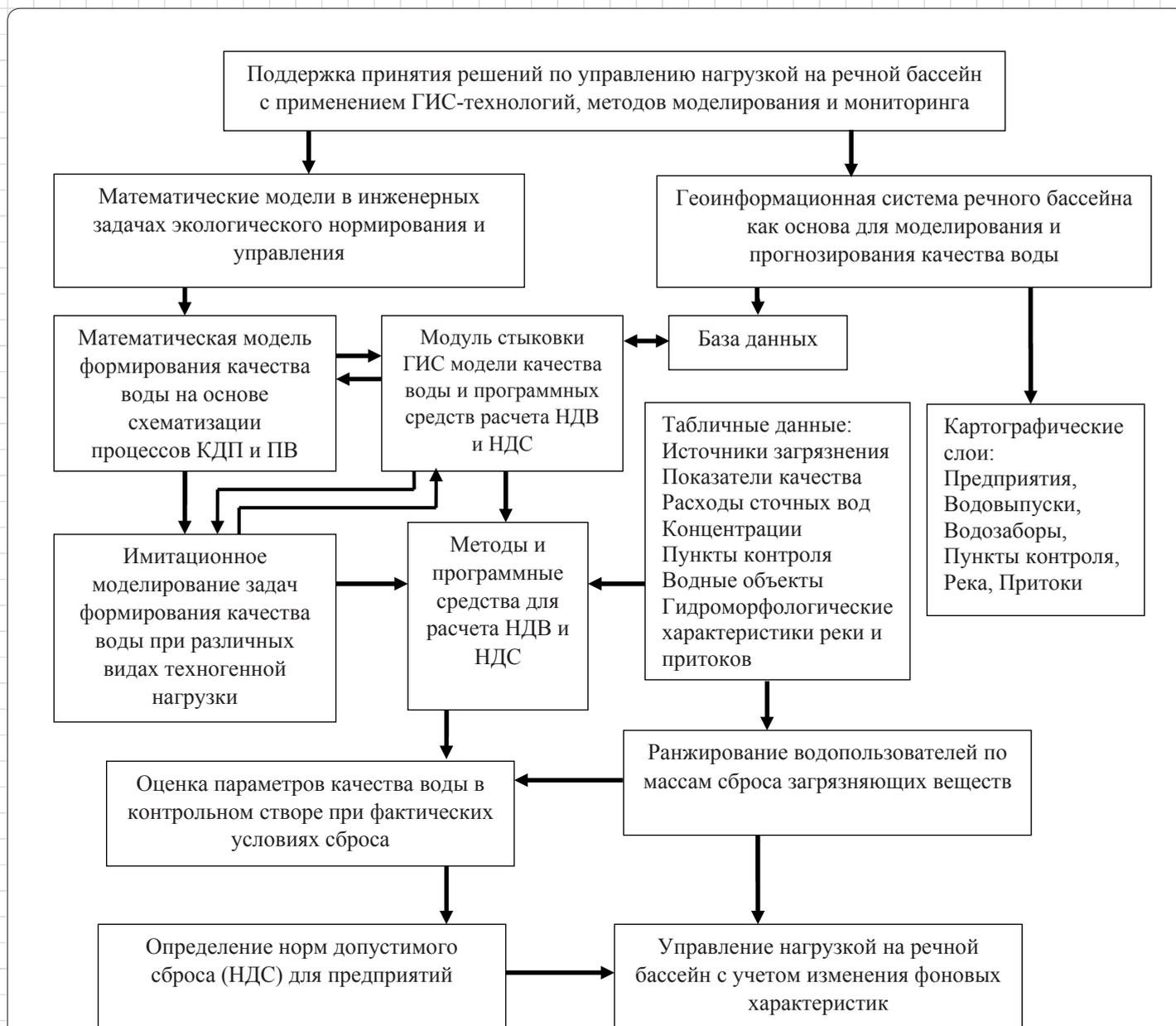


Рис. 2. Геоинформационная структура взаимодействия территориально-бассейновой системы «водный объект – производственно-технический комплекс» для нормирования допустимого уровня воздействия

вым подходом квотировать нормативы допустимых сбросов в рамках схемы комплексного использования и охраны водных объектов. Имитационное моделирование на геоинформационной основе позволяет оценивать влияние на состояние водных объектов проектов размещения, строительства и реконструкции хозяйственных и иных объектов на перспективу развития хозяйствования и текущий период времени в современных условиях. Далее будет более детально рассмотрена проблема подтопления или затопления хозяйственных объектов.

Защита территорий от подтопления

В соответствии с действующими нормативно правовыми документами и статьями 65 и 117 Водного кодекса и статьями 10, 14, 23, 42, 48 Градостроительного кодекса РФ необходимо предупреждение и ликвидация последствий вредного воздействия вод, вызванных, в частности, подтоплением градпромышленных территорий, хозяйственных объектов и сельскохозяйственных угодий, включая заболачивание. Для обоснования проведения защитных мероприятий, сроков и очередности их строительства, а также для опре-

деления эффективности инвестиций, направленных на финансирование работ по защите территорий от негативных воздействий, связанных с подтоплением территорий, в дополнении к действующим «Методическим рекомендациям по оценке уровней безопасности, риска и ущерба от подтопления градопромышленных территорий» [26, 39] разработана «Методика формирования геоинформационных проектов оценки состояния инженерных сооружений, защиты территорий от подтопления и поддержки принятия управленческих решений» [9, 13, 22]. Она позволяет создать модель представления результатов инвентаризации для получения оценок состояния инженерных сооружений системы защиты территорий от подтопления (ИС СЗТП), включая результаты контроля и значенные неопределенности, координаты точек контроля в пространстве и времени, расчетную и контрольно-методическую информацию, атрибутивную геоинформацию, и обеспечивает получение достоверных результатов анализа в автоматическом режиме. Разработаны алгоритмы формирования простых и сложных нормированных оценок по результатам измерений и экспертных оценок, методика формирования комплексной оценки на основе ГИС, а также методика ранжирования ИС СЗТП по степени опасности затопления территорий и возможному ущербу.

Алгоритмическое обеспечение задач формирования оценок состояния территорий и ИС СЗТП в ГИС-технологии

Оценка состояния ИС СЗТП может быть сформирована на основании прямых характеристик (измерений) состояния инженерных сооружений (мелиоративная сеть, каналы, колодцы, переезды и др.) и косвенных характеристик (измерений) состояния (степени подтопления) территорий и экологического состояния территорий.

Анализируемые объекты – ТС и ИС СЗТП – являются сложными и многофункциональными, а их характеристики, связанные с целевым применением территории, многопараметрическими. Рассмотрим алгоритмы получения простых и сложных оценок на базе нормированных шкал на основе ГИС.

Одним из основных показателей ТС является водный баланс, который определяет условия существования и развития системы. Водный баланс подразумевает сложную оценку, которая включает характеристики всех источников поступления воды в ТС, характеристики всех отводящих воду систем, характеристики всех систем потребления воды, а также структуры взаимодействия этих систем (подводящих, отводящих, потребления). Все перечисленные характеристики определяются состоянием ИС СЗТП, которое описывается многими параметрами. Важным показателем для ТС является ее экологическое состояние.

Для оценки состояния ТС и ИС СЗТП, как правило, используются результаты их обследований (инвентаризации):

- результаты измерений (простые оценки);
- результаты экспертных оценок;
- результаты анализа измерений нескольких оценок (сложные оценки);
- результаты анализа совокупности измеренных оценок и экспертных оценок (комплексные оценки).

Для получения простых и сложных оценок на единой метрологической основе в виде нормированного пространства оценок в ГИС-технологии необходимо соответствующее методическое и алгоритмическое обеспечение.

Получение оценок физического и экологического состояния территорий и ИС СЗТП по результатам контрольных измерений на основе ГИС

Реальные характеристики территорий и ИС СЗТП устанавливаются в результате инвентаризации территории, проведения контрольных измерений. Виды реальных характеристик соответствуют видам естественных (географических) и расчетных (идеальных). Они направлены на оценивание состояния территории и как следствие состояния ИС СЗТП. Оценка состояния инженерных сооружений связана с получением достоверной информации на основании контрольных измерений и экспертных оценок состояния канала как основного элемента системы. Результат измерения представляет собой числовое значение контролируемого параметра в единицах представления физической величины. Для получения достоверных характеристик на базе различных оценок все результаты приводятся к нормированной шкале [10, 13, 14, 16, 37, 38].

Получение оценок физического состояния территорий по результатам контрольных измерений

Оценка состояния территории ω_6^* формируется на базе измерений и экспертных оценок (обследований):

- ω_{61}^* – осушено, км²;
- ω_{62}^* – подтоплено, км²;
- ω_{63}^* – заболочено, км²;
- ω_{64}^* – поле, км²;
- ω_{65}^* – кустарники, км²;
- ω_{66}^* – лес, км²;
- ω_{67}^* – прочие.

Оценка носит вероятностный характер. Пример оценки приведен на рис. 3.

Необходимое условие при формировании оценки:

$$\sum_1^j \omega_{6j}^* = 100\%$$

Состояние территории

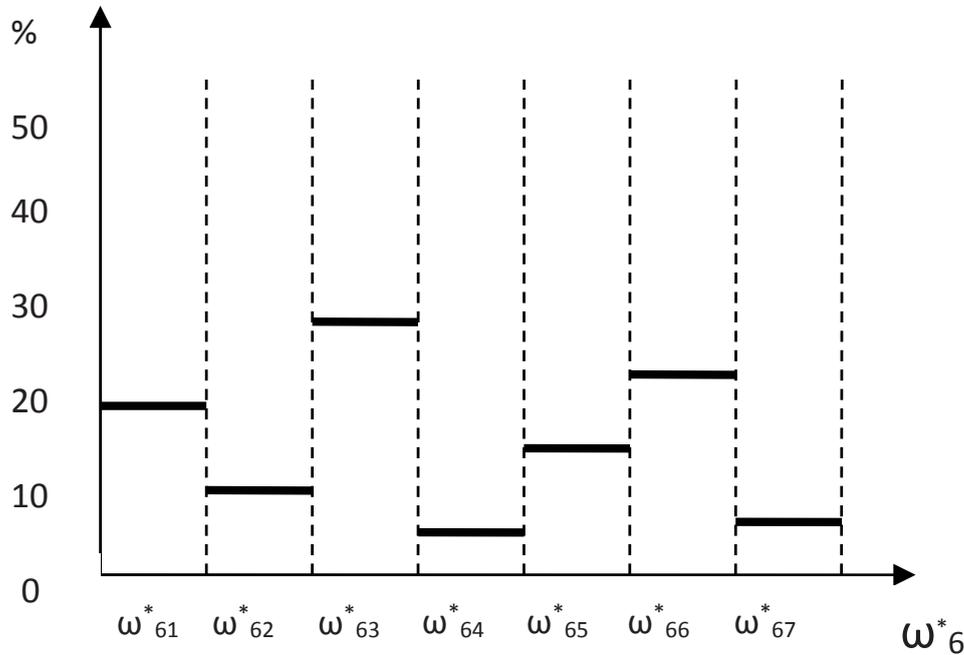


Рис. 3. Оценка состояния ТС

Приведенная на рис. 3 оценка не имеет явно выраженного значения. Она требует дополнительных исследований.

Оценка уровня урбанизации территории

$$\omega_7^* = \frac{S_y}{S_G^*}$$

определяется с помощью экспертных оценок и результатов измерений в ГИС после нанесения информации на карту. На рис. 4 приведен пример оценки уровня урбанизации двух территорий G_1 и G_2 .

Оценка уровня подтопления определяется для каждого класса территории (связаны с классификацией) $\omega_8^* - h_{нт}$, м;

h – нормальный уровень воды, м.

Реальное значение оценки степени подтопления ω_8^* :

ω_{81}^* – значительно ниже (ЗН) нормы h , м;

ω_{82}^* – ниже нормы (НН) h , м;

ω_{83}^* – норма (Н) h , м;

ω_{84}^* – выше нормы (ВН) h , м;

ω_{85}^* – значительно выше (ЗВ) нормы h , м.

Она формируется на базе серии измерений с определенной точностью и поэтому носит вероятностный характер.

При этом для определения состояния подтопленной территории выбрана нормированная шкала, в основе которой лежат качественные понятия (значения).

На рис. 5 показана схема формирования оценки уровня подтопления территории на основании ряда контрольных измерений.

На рисунке: h_i^* – i -й результат контрольных измерений уровня подтопления, $p(h)$ – плотность распределения вероятностей погрешностей измерений, проводимых с заданной точностью; $\omega_{8норм}^*$ – ось нормативных значений уровня воды для конкретной ТС; $\omega_{8норм}^*$ – ось качественных нормированных значений с равными коридорами; $p(\omega_8^*)$ – значения вероятностей, с которыми результаты измерений попадают в соответствующий коридор качественной нормированной шкалы,

$$p(\omega_8^*) = \int_{h_{i-1}}^{h_i} \alpha \cdot f(h_i^*) dh, i = 1 \div 5, \sum_i p(\omega_{8i}) = 1,0; (1)$$

α – коэффициент пересчета нормативных значений шкалы измерений в нормированную качественную шкалу оценки ω_8 .

Аналогичным способом могут быть получены нормированные значения других характеристик ТС. В результате будет получено множество оценок контрольных измерений параметров состояния территории – $\Omega = \{\omega_{\theta}^*\}$. Для удобства описания и анализа всего множества контролируемых параметров территорий и ИС обозначим эти оценки как: $X_T = \{x_{T1}^*, x_{T2}^*, \dots, x_{T\theta}^*, \dots, x_{T\theta}^*\}$, где $\theta = 1, \theta$ – индексы контролируемых параметров.

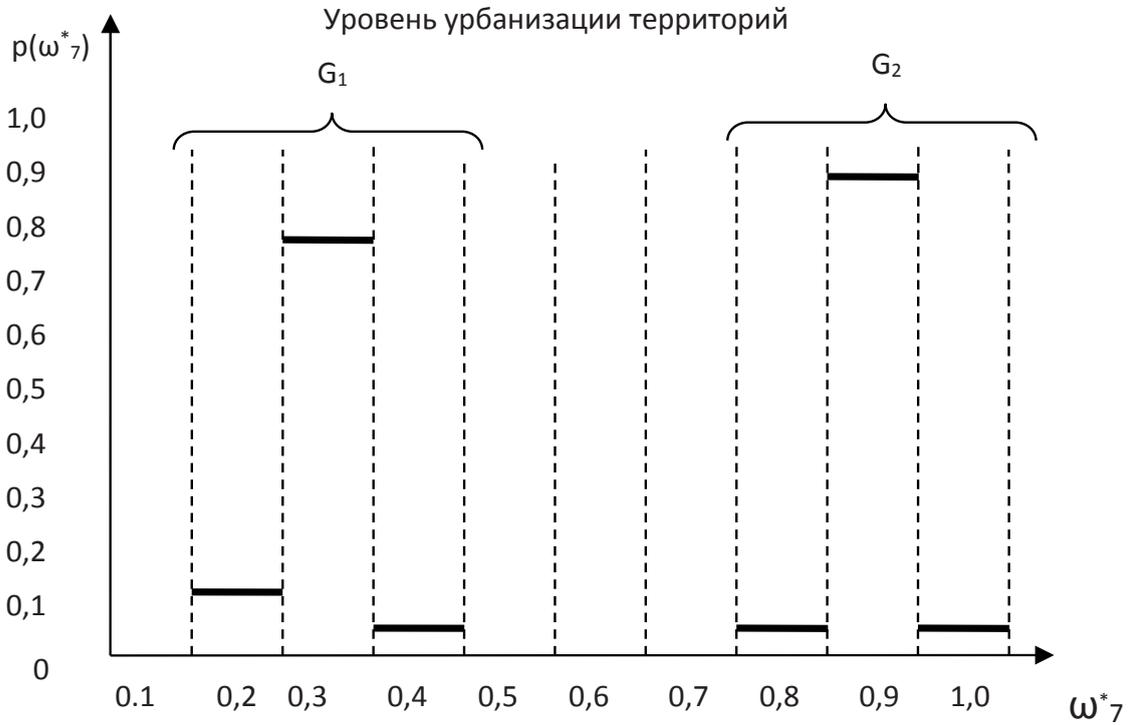


Рис. 4. Пример оценок уровня урбанизации территорий G_1 и G_2

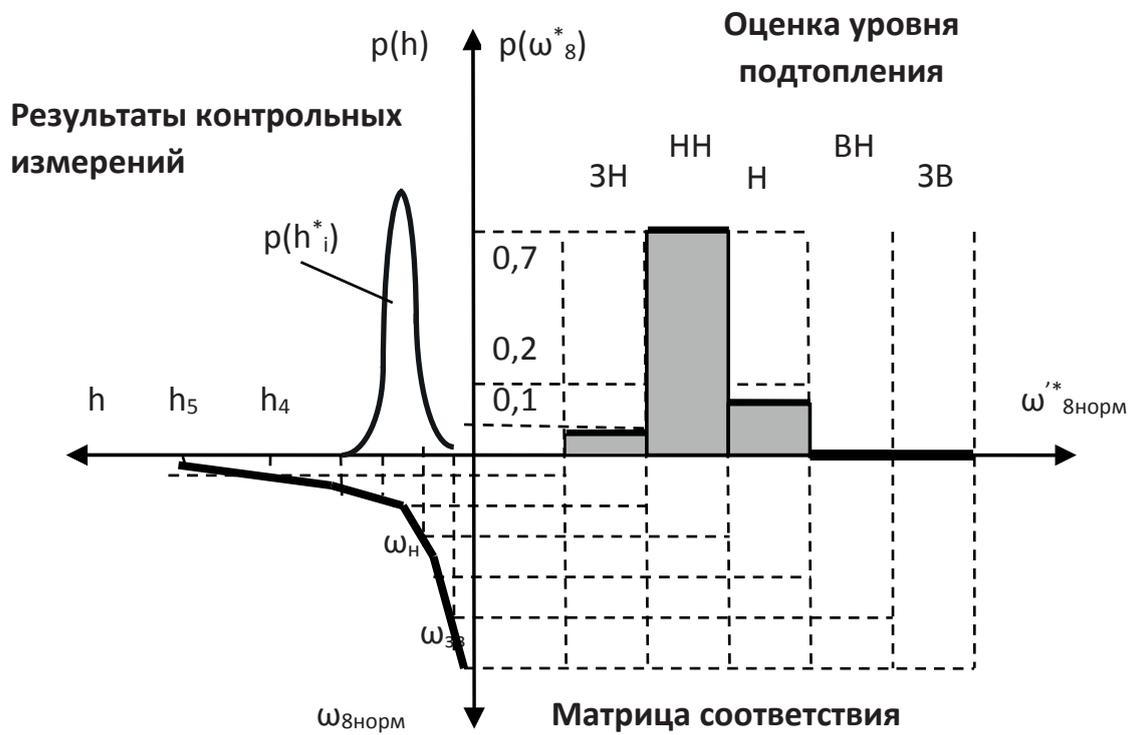


Рис. 5. Схема формирования оценки уровня подтопления территории по результатам контрольных измерений h_i^*

Получение оценок экологического состояния территорий по результатам контрольных измерений

Оценка экологического состояния территорий является важной составляющей в общей оценке, так как косвенно, интегрально указывает на регулирование водного баланса территории, состояние системы мелиорации и водоотведения с анализируемой территории. Экологическая оценка имеет свою специфику, которая заключается в том, что она формируется относительно нормативной базы допустимых значений содержания веществ в воде, почве, растениях и др.

Так же как и в предыдущем случае, результат измерения представляет собой числовое значение контролируемого параметра в единицах представления физической величины. Степень достоверности (неопределенности) полученного результата [22, 23, 40] зависит от погрешности средства измерения (инструментальная составляющая), от влияющих воздействий, метода измерения, неадекватности принятой модели процесса. Суммарная погрешность полученной оценки характеризуется математическим ожиданием (в случае смещенной оценки) и законом распределения случайной составляющей $p(x^*)$. Закон распределения погрешности в большинстве случаев имеет сим-

метричную форму. Поэтому доверительный интервал оценки может быть определен как $x^* \pm g\sigma_x$.

На практике применяют несколько способов построения нормированной шкалы для оценки результатов измерений [5].

Приведение контрольных измерений к нормированной качественной шкале оценок состояния природных объектов территориальной системы

Плоскость соответствия нормированных значений контрольных измерений и значений шкалы качественных оценок показана на рис. 6.

Концентрация вредного вещества, нормированная относительно предельно допустимой концентрации (ПДК), представлена в логарифмическом масштабе, так как благоприятная ситуация может быть только при малых концентрациях, то есть до ПДК, а опасная зависит от степени превышения ПДК в некоторое число раз.

Качественная оценка представлена в виде нормированной шкалы с равными отрезками и условными отношениями $x_{Т\Theta}^* = \{\text{Нет}, \text{ЗН}, \text{НН}, \text{Н}, \text{ВН}, \text{ЗВ}, \text{ЧВ}\}$: 0–1 – Нет, 1–2 – значительно ниже нормы (ЗН), 2–3 – ниже нормы (НН), 3–4 – норма (Н), 4–5 – выше нормы (ВН), 5–6 – значительно выше нормы (ЗВ), 6–7 – чрезвычайно высокая (ЧВ).

Значение контролируемой величины на нормированной шкале качественных отношений может быть

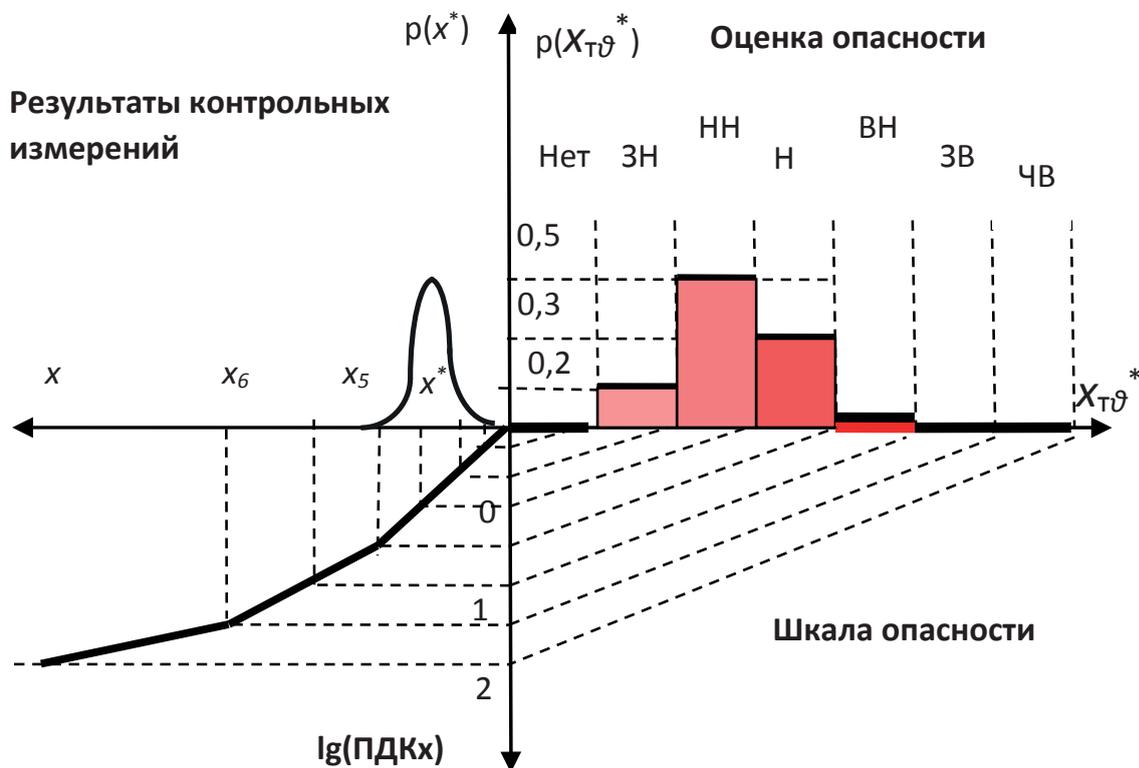


Рис. 6. Плоскость соответствия результата контрольных измерений и значений качественной оценки нормированной шкалы

определено как вероятность нахождения результата контрольного измерения в соответствующем интервале концентраций, как показано на рис. 6.

Вероятность принятия того или иного значения качества может быть определена как

$$p_i = \int_{x_{i-1}}^{x_i} p(x^*) dx, i = 1 \div 7.$$

Предположим, что результатом контрольных измерений стало $x^* = x_3 \pm k\sigma = x_3 \pm 0,5x_3$. Результаты интегрирования имеют значения (см. рис. 6):

$$p_1 = \int_{x_0}^{x_1} p(x^*) dx = 0,0, p_2 = \int_{x_1}^{x_2} p(x^*) dx = 0,19, p_3 = \int_{x_2}^{x_3} p(x^*) dx = 0,5,$$

$$p_4 = \int_{x_3}^{x_4} p(x^*) dx = 0,3, p_5 = \int_{x_4}^{x_5} p(x^*) dx = 0,01, p_6 = \int_{x_5}^{x_6} p(x^*) dx = 0,0,$$

$$p_7 = \int_{x_6}^{x_7} p(x^*) dx = 0,0.$$

Приведение шкалы нормированных значений измеряемой величины к качественной оценке. Например, для шкалы качественных оценок (рис. 6) вероятность принятия того или иного значения качественной оценки может быть определена как

$$p_i = \int_{x_{i-1,n}}^{x_{i,n}} p(x_n^*) dx_n, i = 1 \div 7$$

На рис. 7 показан пример формирования шкалы нормированных значений результатов измерений и сопоставления ее со шкалой качественных оценок значений измеряемой величины (оценки состояния территории) и разбиение ее на интервалы качественной оценки $x_{T\theta}^* = \{\text{Нет}, \text{ЗН}, \text{НН}, \text{Н}, \text{ВН}, \text{ЗВ}, \text{ЧВ}\}$. На рис. 7 матрица нормирования представляет собой диагональную матрицу, α – коэффициент нормирования.

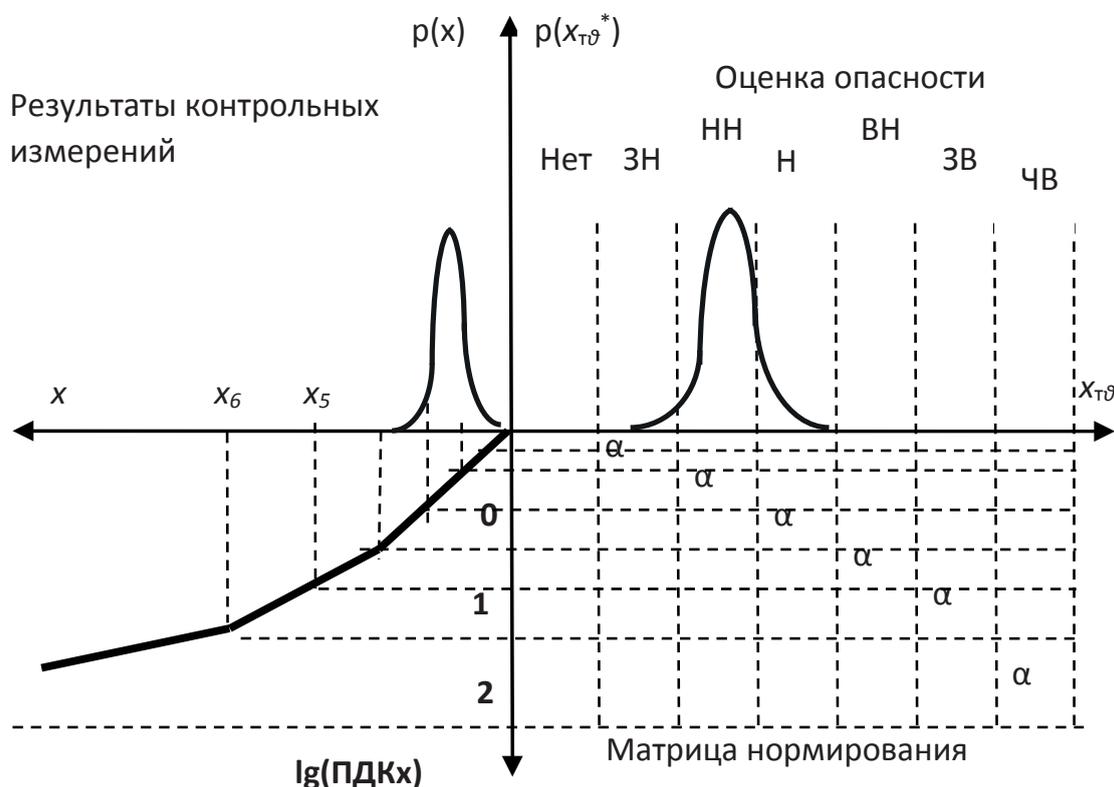


Рис. 7. Пример формирования шкалы нормированных значений результатов измерений и сопоставления ее со шкалой качественных оценок

Результаты значений качественной оценки по нормированной шкале измеряемой величины будут определяться следующим образом:

$$\begin{aligned}
 p_1 &= \int_{x_{0,н}}^{x_{1,н}} p(x_{н}^*) dx_{н} = 0,0, p_2 = \int_{x_{1,н}}^{x_{2,н}} p(x_{н}^*) dx_{н} = 0,1, p_3 = \\
 &= \int_{x_{2,н}}^{x_{3,н}} p(x_{н}^*) dx_{н} = 0,7, \\
 p_4 &= \int_{x_{3,н}}^{x_{4,н}} p(x_{н}^*) dx_{н} = 0,2, p_5 = \int_{x_{4,н}}^{x_{5,н}} p(x_{н}^*) dx_{н} = 0,0, p_6 = \\
 &= \int_{x_{5,н}}^{x_{6,н}} p(x_{н}^*) dx_{н} = 0,0, \\
 p_7 &= \int_{x_{6,н}}^{x_{7,н}} p(x_{н}^*) dx_{н} = 0,0.
 \end{aligned}$$

Однако при получении оценки природных объектов часто используют результат измерений не одного показателя, а нескольких – интегральную оценку.

Получение шкалы нормированных значений интегральных оценок возможно с помощью нескольких методик. Рассмотрим основные из них.

Нормирование путем деления на ПДК является стандартным для получения комплексных оценок в воздушной и водной средах [14, 33, 34] при объединении результатов измерений концентрации веществ:

$$C_{н} = \sum_{i=1}^N \frac{C_i}{ПДК_i}, \quad (2)$$

где: C_i – концентрация анализируемого вещества, ПДК_{*i*} – его предельно допустимая концентрация, N – количество контролируемых веществ.

Однако такой подход неприменим для характеристик, не имеющих значения ПДК.

Приведение каждого результата к нормированной шкале качественной оценки [6] позволяет формировать комплексную оценку, объединяя разные характеристики. При этом необходимо построение плоскости нормирования для каждого параметра и объединения параметров на уровне нормированной качественной шкалы:

$$p_k = \left(\sum_{i=1}^n x_{ki} \right) / \left(\sum_{k=1}^K \sum_{i=1}^n x_{ki} \right), \quad \sum_{k=1}^K p_k = 1, \quad (3)$$

где: i – номер контролируемого параметра; n – количество контролируемых параметров; k – номер коридора шкалы нормированного пространства; K – число коридоров; p_k – вероятность нахождения полученной

нормированной оценки в k -м коридоре, то есть вероятность нахождения контролируемого объекта в k -м состоянии (качестве).

Получение интегральной оценки может производиться путем суммирования взвешенных в соответствии с их значимостью нормированных параметров в соответствии с выражением:

$$\lambda_1 = \frac{1}{n} \sum_{k=1}^n a_k x_k, \quad (4)$$

где: a_k – коэффициент значимости суммируемого параметра, который должен удовлетворять требованию:

$$\frac{1}{n} \sum_{k=1}^n a_k = 1,$$

или выражением:

$$\lambda_1 = \left(\sum_{k=1}^n a_k \right)^{-1} \sum_{k=1}^n a_k x_k. \quad (5)$$

В последнем случае коэффициент a_k может быть любым положительным числом. Граничные значения качественной шкалы вычисляются по данному выражению соответственно значениям граничных значений параметров.

В процессе получения интегральной оценки λ_1 значения частных оценок суммируются, при этом суммируются их случайные составляющие погрешности:

$$\lambda_1^* = \frac{1}{n} \sum_{k=1}^n a_k (\lambda_k \pm g\sigma_x). \quad (6)$$

Таким образом, приведение каждого результата к нормированной шкале качественной оценки позволяет формировать интегральную оценку, объединяя разные характеристики, но при этом необходимо построение плоскости соответствия для каждого параметра для объединения параметров на уровне нормированной качественной шкалы. Для возможности объединения оценок необходимо при формировании шкал обеспечивать их одинаковую направленность и сравнимость – один порядок. Получение интегральной оценки может производиться путем суммирования взвешенных в соответствии с их значимостью нормированных параметров.

Получение шкалы нормированных значений измеряемой величины с масштабированием

Для оценивания состояния природных объектов относительно ПДК используются значения «ниже нормы» (ниже ПДК), «норма» и «выше нормы». Причем «выше нормы», как правило, имеют несколько градаций. «Ниже нормы» обычно представляется одним-двумя участками. В примере (рис. 6) допустимое значение концентрации представляется в виде уровней: нормальное (Н), ниже нормального (НН), значительно ниже нормального (ЗНН), отсутствует (Нет). Для

устранения этого несоответствия представим шкалу оценки результатов контроля в виде двух участков: нормальное состояние и ниже нормы (загрязненное). Участок нормального состояния будет нормироваться в соответствии с абсолютной шкалой, а участок загрязненного – в соответствии с логарифмической шкалой.

На первом участке нормированные значения шкалы вычисляются по выражению:

$$x_{in} = \left(\frac{x_i}{\text{ПДК}_{xi}}\right) 2^{-1}, \text{ при } x_i \leq \text{ПДК}_{xi}. \quad (7)$$

На втором участке нормированные значения шкалы вычисляются по выражению:

$$x_{in} = \left(\frac{1 + x_i}{x_{imax}}\right) 2^{-1} = \left(\frac{x_{imax} + x_i}{x_{imax}}\right) 2^{-1}, \text{ при } x_i > \text{ПДК}_{xi}. \quad (8)$$

В результате получается нормированная шкала, которая отражает весь диапазон событий [11]. При этом значения границ коридоров вычисляются в соответствии с приведенными выражениями, а ширина коридоров имеет значения одного порядка, что соот-

ветствует принятым требованиям. Преобразованная в соответствии с предложенным алгоритмом шкала показана на рис. 8.

На рис. 8: a_{11k} – коэффициент соответствия результата измерения нормированной шкале для допустимых концентраций.

Таким образом, полученная нормированная оценка имеет свою нормированную шкалу и может быть использована при формировании сложных оценок по рассмотренному выше алгоритму.

Рассмотренные алгоритмы обеспечивают получение нормированных значений оценок по результатам контрольных измерений. В результате будет получено множество простых и интегральных оценок состояния территории:

$$X_T = \{x_{T1}^*, x_{T2}^*, \dots, x_{T\Theta}^*, \dots, x_{T\Theta}^*, \lambda_{T1}^*, \lambda_{T2}^*, \dots, \lambda_{T\Theta 1}^*, \dots, \lambda_{T\Theta 1}^*\},$$

где $\Theta = 1$, Θ и $\Theta I = 1$, ΘI – индексы контролируемых простых и интегральных параметров (физические, гидрофизические, химические, биологические и др.).

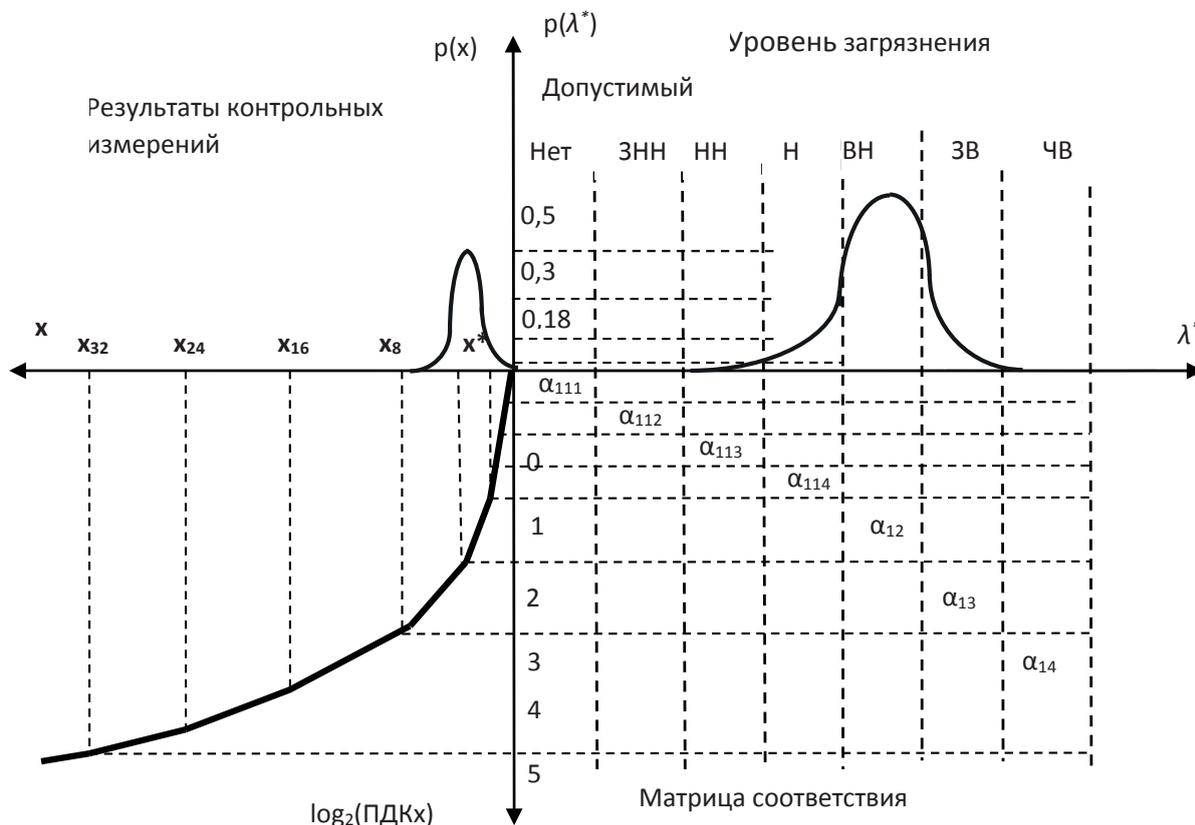


Рис. 8. Схема формирования нормированной шкалы загрязнения с масштабированием на разных участках

Получение оценок состояния ИС СЗТП по результатам контрольных измерений

Состояние ИС СЗТП характеризуется множеством физических величин. Результат контрольного измерения представляет собой числовое значение контролируемого параметра в единицах представления физической величины. Степень достоверности (неопределенности) полученного результата [22, 23] зависит от следующих факторов:

- погрешности средств измерения (инструментальная составляющая от влияющих воздействий);
- используемый метод измерений (методическая составляющая погрешности);
- принятая модель процесса (погрешности неадекватности, динамические и статистические свойства модели).

Суммарная погрешность полученной оценки характеризуется математическим ожиданием (в случае смещенной оценки) и законом распределения случайной составляющей $f(x^*, \sigma)$. Закон распределения погрешности в большинстве случаев имеет симметричную форму, поэтому доверительный интервал оценки может быть определен как $x^* \pm k\sigma$.

Рассмотрим возможный вариант нормирования контрольных измерений как оценки состояния ИС в виде качественной шкалы.

Качественные отношения представим в виде нормированной шкалы с равными отрезками и условными отношениями:

- 0–1 – повреждений нет (ПН);
- 1–2 – незначительные повреждения (НП);
- 2–3 – средние повреждения (СП);
- 3–4 – значительные повреждения (ЗП);
- 4–5 – большие повреждения (БП);
- 5–6 – канал разрушен (КР).

Значение контролируемой величины на нормированной шкале качественных отношений может быть определено как вероятность нахождения результата контрольного измерения в соответствующем интервале концентраций. На рис. 9 приведен пример представления результатов измерений x^* в качественной шкале для случая, когда результат контрольных измерений имеет следующие метрологические характеристики: $x^* = x^* \pm k\sigma = x^* \pm 0,5x^*$.

Вероятность принятия того или иного значения качества может быть определена как:

$$p_i = \int_{x_{i-1}}^{x_i} f(x^*) dx, i = 1 \div 6.$$

Результаты интегрирования имеют значения (см. рис. 9):

$$p_1 = \int_{x_0}^{x_1} f(x^*) dx = 0,01, p_2 = \int_{x_1}^{x_2} f(x^*) dx = 0,18,$$

$$p_3 = \int_{x_2}^{x_3} f(x^*) dx = 0,5,$$

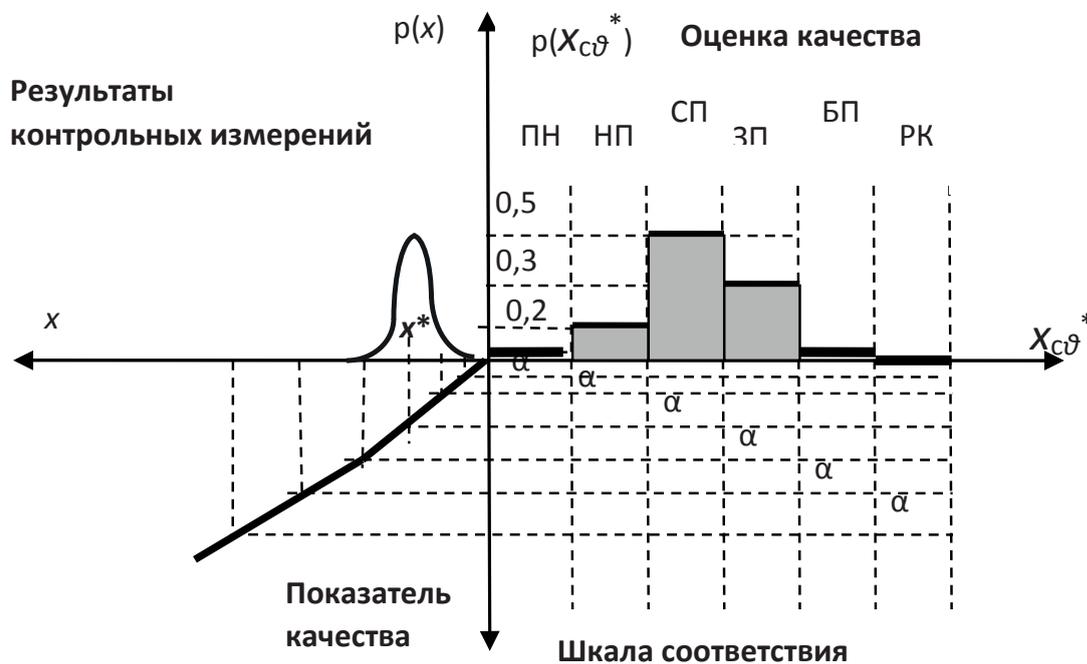


Рис. 9. Плоскость соответствия результата контрольных измерений (одно измерение с известными метрологическими характеристиками) и нормированных значений качественной оценки

$$p_4 = \int_{x_3}^{x_4} f(x^*) dx = 0,03, p_5 = \int_{x_4}^{x_5} f(x^*) dx = 0,01,$$

$$p_6 = \int_{x_5}^{x_6} f(x^*) dx = 0,0.$$

Таким образом, любой результат измерения может быть сведен к нормированной оценке состояния контролируемого объекта. В результате будет получено множество оценок контрольных измерений параметров состояния сооружений: $X_c = \{x_{c1}^*, x_{c2}^*, \dots, x_{c\theta}^*, \dots, x_{c\theta}^*\}$, где $\theta = 1, \theta$ – индексы контролируемых параметров (физические, гидрофизические, биологические и др.).

Получение экспертных оценок состояния территорий и ИС СЗТП на ГИС-основе

Результаты экспедиционных обследований имеют свою специфику, которая отличается присутствием большой доли субъективного фактора в оценке. Поэтому для получения такого рода информации много внимания должно быть уделено разработке методик проведения обследований, формированию вопросов для экспертов. Получаемые оценки имеют случайный характер и могут иметь довольно большое смещение в зависимости от многих субъективных причин.

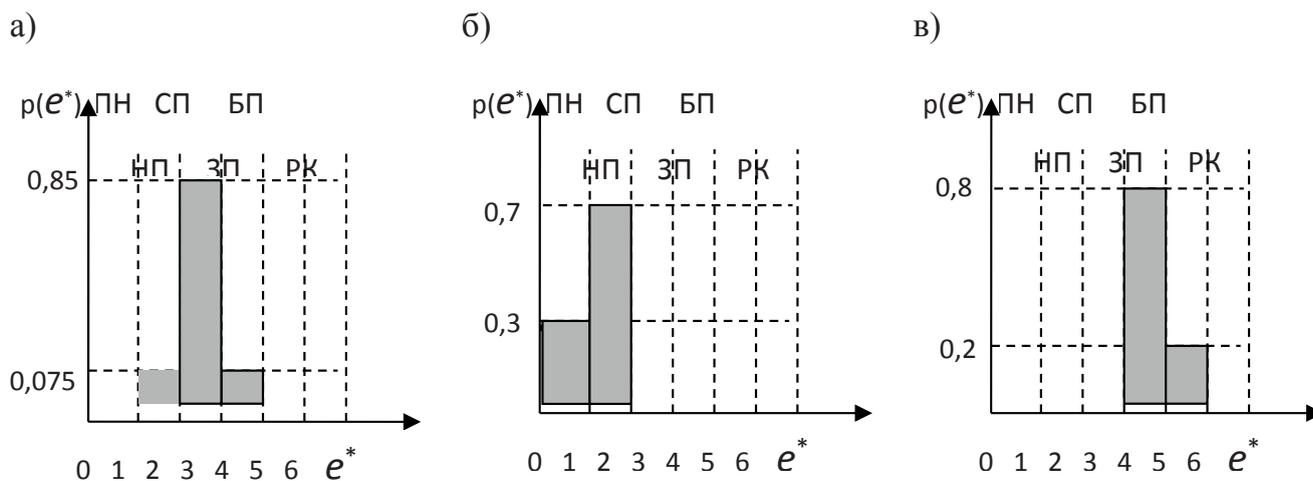


Рис. 10. Пример экспертной оценки: а) прямая оценка; б) оценки типа «не хуже»; в) оценки типа «не лучше»

Табл. 4

Экспертная оценка по заданным характеристикам

Состояние канала в заданном створе	Значения оценки состояния канала в заданном створе ($e_{c\theta}^*$), балл (из 100% от проектной пропускной способности)					
	ПН	НП	СП	ЗП	БП	КР
Повреждений нет	100					
Заросшее камышом и высокотравной растительностью		20	50	30		
Заросшее кустарником			30	70		
Заросшее травой	40	40	20			
Заросшее травой и кустарником						
Засыпанное (по степень засыпки)				10	30	60
Частично переустроенное			10	20	30	40
Удовлетворительное	30	70				

Экспертная оценка специалиста на основании проведенных обследований

Специалист высказывает свое мнение относительно интересующей характеристики в понятиях или отношениях, характеризующих ее значение. Например, относительно состояния ИС СЗТП: «средние повреждения» с вероятностью $0,85 - e^* = \{СП, 0,85\}$; не хуже чем «незначительные повреждения» с вероятностью $0,7 - e^* = \{НП, 0,7\}$; не лучше чем «значительные повреждения» с вероятностью $0,8 - e^* = \{ЗП, 0,8\}$. На рис. 10 приведен вид этих оценок.

В результате обследования эксперты оценивают состояние канала в заданном створе в соответствии с табл. 4

В результате получается оценка, указывающая на наиболее вероятные состояния канала в заданном створе.

Для объединения экспертных оценок необходимо провести их нормирование (в соответствии с методикой, рассмотренной выше). Для этого необходимо привести диапазон изменения к норме – вероятностной оценке, то есть каждое значение оценки, определенное экспертом, разделить на ее максимальное значение (100 баллов). В этом случае все оценки изменяются в диапазоне

от нуля до единицы и при необходимости могут быть объединены с другими оценками.

Экспертная оценка на основании опроса специалистов по списку признаков, каждый из которых измеряется в абсолютных или относительных единицах.

При этом для каждого признака должно быть определено отношение между значениями признака и интересующей характеристики (аналогично контрольным измерениям): $e_k^* = \{e_k^*, p_c\} \Rightarrow (ПН)$. Для получения более достоверного результата опрашиваемые не должны знать цель опроса.

Для получения оценки интересующей характеристики результаты опроса должны быть просуммированы в нормированном пространстве. При этом оценка, соответствующая каждому признаку, приводится к нормированной шкале характеристики так же, как в предыдущем случае.

Экспертная оценка по результатам обследования объекта по списку признаков

Например, рассмотрим описание признаков подтопления определенного района территории. При этом

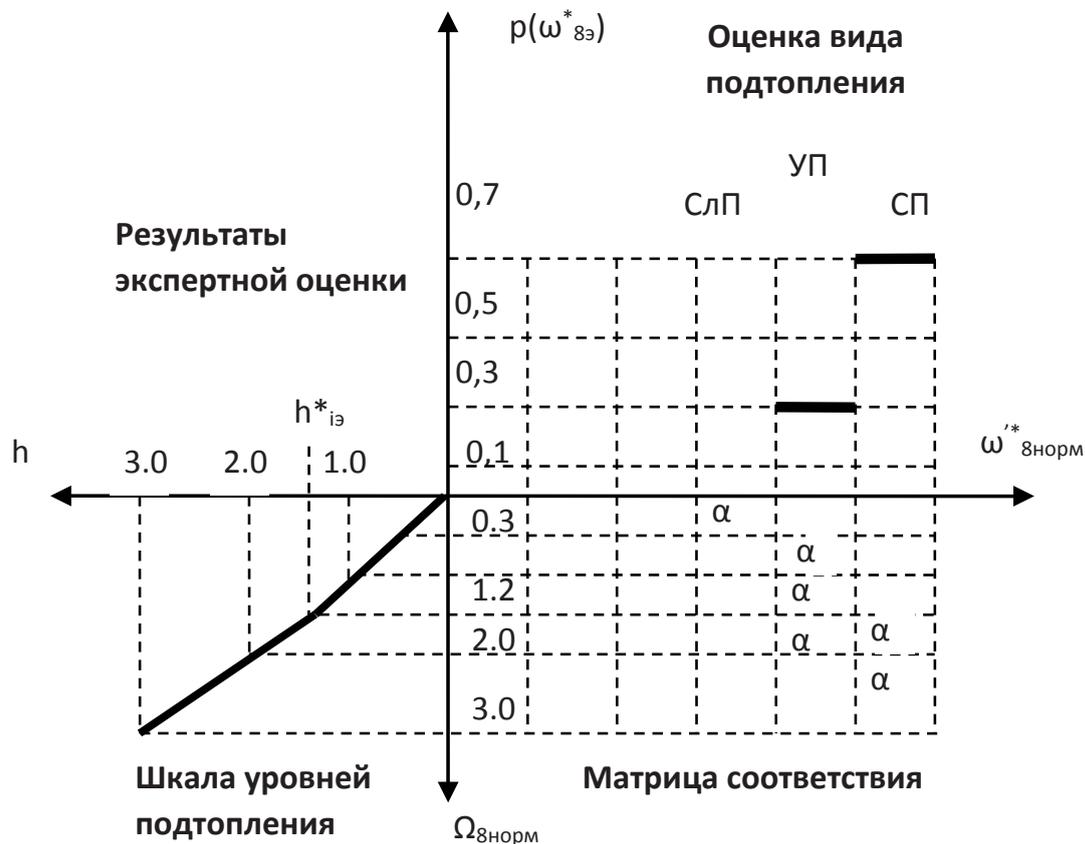


Рис. 11. Схема определения типа подтопления по результатам экспертной оценки $h_{iэ}^*$. На рисунке СлП – слабое подтопление; УП – умеренное подтопление; СП – сильное подтопление

регистрируются различные количественные величины. Значение каждой величины определяет степень подтопления объекта и может быть связано с нормированными значениями характеристики объекта, так же как и результаты контрольных измерений. Степень достоверности определяется как результат статистической обработки протоколов обследования каждого из участников или экспертом, как в предыдущем случае.

На рис. 11 приведен пример, когда эксперт определяет тип подтопления по результатам измерений, находящимся в граничной зоне, с заданной вероятностью в зависимости от своих соображений.

Экспертная оценка по результатам опроса жителей

Вопросы составлены таким образом, чтобы ответы могли быть сформулированы в понятиях нормированного пространства. Например, для оценки опасности на рис. 12 приведена плоскость соответствия результатов опроса и значений качественной шкалы.

На основании проведенных исследований можно утверждать, что экспертные оценки, полученные по

результатам обследований, экспертных или социологических опросов, носят случайный характер и могут иметь смещение, зависящее от различных факторов. Экспертные оценки являются простыми и формируются в нормированной качественной шкале. Неопределенность экспертной оценки определяется методом статистической обработки результатов опросов или назначается экспертом. Все рассмотренные способы обеспечивают получение оценок одного вида – представление результата в нормированной качественной шкале с определением степени доверия: $e_{\theta}^* = \{e_{\theta}, p_e\}$.

Таким образом, результаты обследования состояния территорий и ИС СЗТП могут быть представлены в нормированном виде и представляют собой множество экспертных оценок параметров состояния территории:

$$E_T = \{e_{T1}^*, e_{T2}^*, \dots, e_{T\theta}^*, \dots, e_{T\theta 1}^*\}, \text{ где } \theta = 1, \theta - \text{индексы контролируемых параметров, и сооружений}$$

$$E_c = \{e_{c1}^*, e_{c2}^*, \dots, e_{c\theta 1}^*, \dots, e_{c\theta 1}^*\}, \text{ где } \theta 1 = 1, \theta 1 - \text{индексы контролируемых параметров.}$$

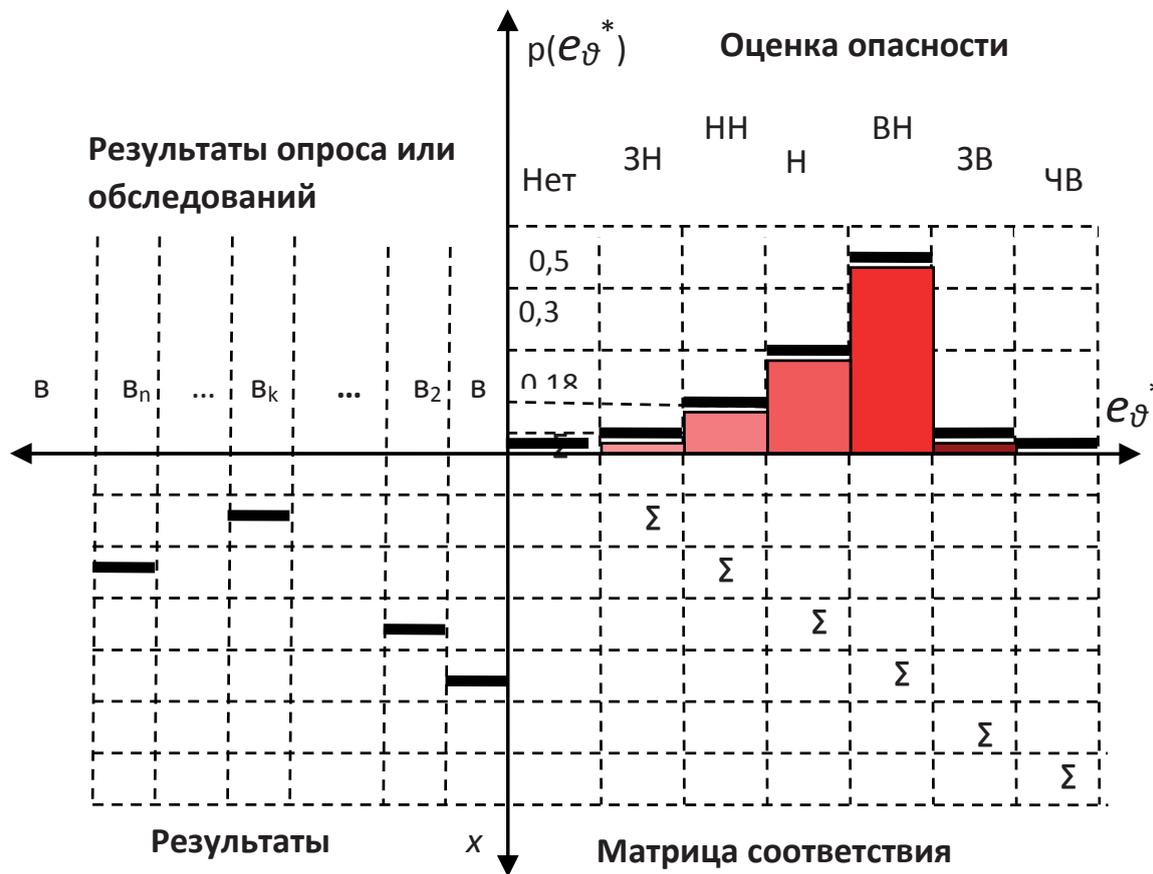


Рис. 12. Плоскость соответствия результатов обработки экспертизы и качественных оценок

Алгоритм формирования сложных и комплексных оценок состояния объекта на ГИС-основе

Реальные характеристики определяются на основе результатов измерений и экспертных оценок, полученных в процессе обследования.

Для получения результирующей оценки состояния территории, сооружения или всей системы в целом необходимо все результаты обследований представить в едином виде, обеспечивающем возможность их объединения. Это возможно, если к каждому частному результату предъявить требование заданной достоверности, то есть если все результаты будут удовлетворять требованиям единства измерений [8].

Будем считать, что простыми являются результаты единичных измерений или экспертных оценок. Сложные оценки – это оценки, полученные на основе объединения измерений разных величин, или экспертных оценок, характеризующих интересующее свойство объекта (в нашем случае это состояние канала). Комплексная оценка – это оценка, полученная на основе объединения простых и сложных оценок, то есть результатов измерений и экспертных оценок.

Рассмотрим вопросы, связанные с получением достоверной информации на основании контрольных измерений и экспертных оценок.

Территориальные системы и инженерные сооружения представляют собой сложные объекты, которые характеризуются большим числом параметров. Поэтому оценка состояния таких объектов также является сложной, базирующейся на простых частных оценках.

Сложная оценка представляет собой обобщенную характеристику, полученную путем суммирования простых оценок с учетом их свойств:

$$O_m^* = \text{SUM}_{j \in J_{sm}} \{x_j^*, e_j^*, p_{dj}, p_{yj}\}, \quad (9)$$

где m – номер сложной характеристики объекта в множестве сложных характеристик M ; $\text{SUM}_{j \in J_{sm}}$ – оператор суммирования; x_j^*, e_j^* – простые оценки, входящие в множество анализируемых характеристик J_{sm} ; p_{dj} – оценка степени доверия; p_{yj} – оценка степени участия x_j^* .

Степень доверия характеризует надежность используемой оценки, способа ее получения и представляет собой коэффициент, изменяющийся от 0,25 до 1,0. (Например, результаты экспертизы, на которые влияет эмоциональная обстановка в обследуемом районе, могут иметь доверие от 0,25 до 0,75, а результаты контрольных измерений установившегося состояния объекта – 1,0.) Значение коэффициента доверия меньше 0,25 говорит о несостоятельности оценки.

Степень участия определяет вес используемой характеристики при формировании сложной оценки качества объекта и назначается экспертом. Значения коэффициента участия изменяются от нуля до единицы.

Если все характеристики равноправны, $p_{yj} = 1$.

Например:

$$O^* = \{x_1^*, p_{d1}, p_{y1}\} + \{x_2^*, p_{d2}, p_{y2}\} + \{x_3^*, p_{d3}, p_{y3}\} = \\ = \{x_1^*, 0,8, 1\} + \{x_2^*, 1, 0,5\} + \{x_3^*, 1, 1\}$$

Результат суммирования определяется в виде значений нормированной шкалы качественных оценок:

$$P_{Ok} = \left(\sum_{j=1}^3 \{x_{kj}^*, p_{dj}, p_{yj}\} \right) / \sum_{k=1}^6 \sum_{j=1}^3 \{x_{kj}^*, p_{dj}, p_{yj}\}, \quad (10)$$

где k – номер участка нормированной шкалы, $k = 1, \dots, 6$,

$$\sum_{k=1}^6 P_{Ok} = 1,$$

j – номер параметра, $j = 1, \dots, 3$.

Сложная оценка является качественной и может быть использована для описания состояния как всего сооружения, так и его отдельных элементов. Например, оценка состояния канала в заданном створе: $O_c = \text{SUM}_k \{X_{ck}, E_{ck}\}$. Для оценки состояния сложного объекта также может быть использована комплексная оценка.

Комплексная оценка, формируемая на основе простых и сложных оценок по алгоритмам, определенным экспертами на основании физического, гидрофизического, экономического и другого смысла анализируемого процесса или объекта. Принципы формирования комплексной оценки удобно отобразить с помощью алгоритма получения оценок. Структура алгоритма показана на рис. 13.

Эксперт-профессионал определяет алгоритм формирования комплексной оценки, вкладывая в нее свои знания и опыт. Каждый вид оценки может быть представлен как слой ГИС, поддерживаемый соответствующей базой данных и программой ее формирования. Для каждого параметра определяется алгоритм его нормирования, существующая методическая база.

Логику получения оценок удобно записать в виде алгоритма:

$$\lambda^* = \text{SUM}_{j \in J_s, m \in M} \{x_j^*, e_j^*, o_m^*, p_{dj}, p_{yj}, p_{dm}, p_{ym}\}, \quad (11)$$

где множество сложных характеристик M является подмножеством анализируемых характеристик объекта $J_{s,j} \neq m$; $\text{SUM}_{j \in J_s, m \in M}$ – оператор суммирования простых x_j^*, e_j^* и сложных o_m^* оценок; p_{dj}, p_{dm} – коэффициенты степени доверия; p_{yj}, p_{ym} – степени участия соответствующих простых и сложных оценок.

Эксперт определяет коэффициент участия каждой оценки. В результате формируется множество оценок, определяющих значение интересующей характеристики, и множество коэффициентов, определяющих алгоритм формирования итоговой оценки.

Таким образом, результатом работы эксперта является алгоритм получения оценок состояния объек-

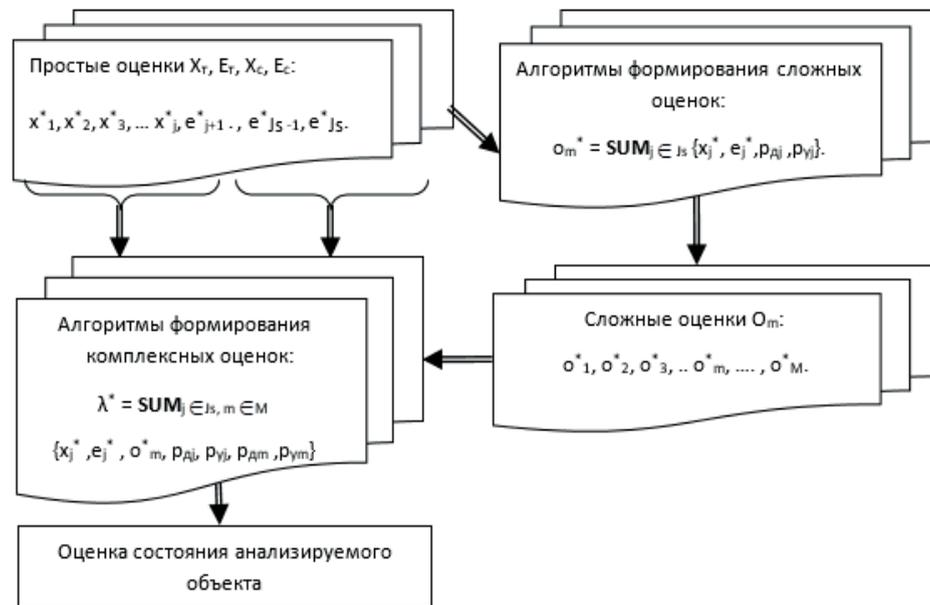


Рис. 13. Структура нормированного пространства оценок

та, которые рассчитаны на реализацию в виде ГИС-проектов: простые, сложные и комплексные оценки формируются в виде слоев ГИС, то есть на основании проведенных измерений, полученных экспертных оценок и имеющихся проектных данных в автоматическом режиме могут быть получены оценки состояния территорий или ИС СЗТП и оценки состояния их отдельных элементов на ГИС-основе в виде ГИС-проектов. При этом нижний уровень определяет перечень всех простых оценок, которые необходимо получить, проводя контрольные измерения, опрос экспертов, обследования и др. Достоверность простых оценок определяет качество результата. Остальные уровни обеспечивают получение соответствующих сложных или комплексных оценок.

Отметим, что сложная и комплексная оценки описываются множеством целевых функций, и они могут быть получены, только если ко всем данным и операциям над ними будут предъявлены требования единства измерений. Единство измерений достигается при организации множества оценок в виде нормированного параметрического пространства с обязательным формированием характеристик достоверности (неопределенности) для каждого значения контролируемых параметров.

Методика формирования ГИС-проекта получения оценки состояния территорий или ИС СЗТП

ГИС-технология позволяет автоматизировать процессы сбора, обработки и представления данных.

При этом появляется возможность создания систем мониторинга состояния объекта, оперативного анализа протекания процессов, прогнозирования развития ситуаций и поддержки принятия управленческих решений [19, 20, 21, 27–30].

Ниже в соответствии с рис. 14 рассмотрены основные этапы формирования ГИС-проекта, обеспечивающего автоматическое выполнение необходимых преобразований и алгоритмов, для решения поставленной задачи – оценки состояния территорий или ИС СЗТП.

1. Создание базовой информационной структуры ГИС для получения оценок.

Средствами стандартной геоинформационной системы формируется необходимая информационная основа:

- база карт, содержащая всю необходимую информацию об объекте (тематические карты объекта, схемы коммуникаций, схемы водопользования и др.);
- база данных: словарь параметров, содержащий перечень контролируемых параметров, описание физической сущности параметра, его единицы измерения, допустимые пределы; библиотека алгоритмов нормирования; база нормативных данных, содержащая значения нормативных величин для каждого параметра; библиотека функциональных преобразований, описывающих целевые функции различного вида.

В результате выполнения этапа создается геоинформационная основа для формирования ГИС-проекта.

2. Создание геоинформационной модели объекта – выделение ТС, определение ее целевых функций, определение структуры СЗТП.

Первым этапом является создание базы для системы анализа и оценки взаимодействия водных систем прилегающих территорий. Целью этапа является формирование слоев, описывающих основные географические, гидрофизические, технико-экономические характеристики территорий: рельеф местности системы, система водосбора, схема естественных водотоков и их характеристики, схемы зарастания территорий по типам растений, характеристики химического, биохимического состояния, схема коммуникаций (автодороги, железнодорожные магистрали, трубопроводы и др.), площадь и т. д.

В результате выполнения этапа формируется модель объекта, определяются целевые функции анализа, необходимые геоинформационные данные, обеспечивающие формирование оценок разного типа и возможности представления результатов анализа непосредственно на геоинформационной модели объекта.

3. Определение перечня контролируемых параметров, алгоритмов получения сложных и комплексных оценок.

В результате выполнения предыдущего этапа определяются структура объекта и целевые функции исследования – анализируемые характеристики. Список контролируемых величин включает как простые параметры x_i , так и величины, входящие в сложные показатели состояния объекта λ_i , v_i . В результате параметры выводятся в ранг рабочих параметров проекта:

- вектор контролируемых параметров территорий: результаты контрольных измерений –

$$X_T = \{x_{T1}, x_{T2}, \dots, x_{T\theta}, \dots, x_{T\theta}, \lambda_{T1}, \lambda_{T2}, \dots, \lambda_{T\theta1}, \dots, \lambda_{T\theta1}\};$$

результаты экспертизы –

$$E_T = \{e_{T1}, e_{T2}, \dots, e_{T\theta2}, \dots, e_{T\theta2}\};$$

- вектор контролируемых параметров технических сооружений:

результаты контрольных измерений –

$$X_c = \{x_{c1}, x_{c2}, \dots, x_{c\theta}, \dots, x_{c\theta}\},$$

где $\theta = 1, \theta$ – индексы контролируемых параметров. результаты экспертизы –

$$E_c = \{e_{c1}, e_{c2}, \dots, e_{c\theta2}, \dots, e_{c\theta2}\},$$

где $\theta = 1, \theta$ и $\theta1 = 1, \theta1$ – индексы контролируемых простых и интегральных параметров, определяемых с помощью контрольных измерений (физические, гидрофизические, химические, биологические и др.), $\theta2 = 1, \theta2$ – индексы контролируемых параметров, определяемых в результате экспертных оценок.

Все параметры выбираются из списка параметров в сформированной на первом этапе базе данных. Если параметр (контролируемая величина) не входит в соответствующую базу данных, необходимо добавить

недостающую информацию и перейти к следующему этапу.

4. Формирование базы алгоритмов получения простых и сложных нормированных оценок.

Этап посвящен созданию алгоритмов получения простых, сложных и комплексных оценок, формированию слоев, отражающих их структуру. На основании имеющихся данных классификации оценок по видам контролируемых величин (см. выше) определяется состав алгоритмов, обеспечивающих получение нормированных оценок для всех контролируемых величин

Для определения оценок состояния территории и ИС СЗТП в ГИС-проекте – это:

формирование слоев результатов определения нормированных простых оценок. Простая оценка – это или значение контролируемой физической величины – x^* , или значение экспертной оценки – e^* .

Последовательность получения нормированных значений оценок может быть сформулирована следующим образом.

Для каждого параметра из перечня измеряемых величин, определенного в п. 4:

$$X_T = \{x_{T1}, x_{T2}, \dots, x_{T\theta}, \dots, x_{T\theta}, \lambda_{T1}, \lambda_{T2}, \dots, \lambda_{T\theta1}, \dots, \lambda_{T\theta1}\};$$

$$E_T = \{e_{T1}, e_{T2}, \dots, e_{T\theta2}, \dots, e_{T\theta2}\};$$

$$X_c = \{x_{c1}, x_{c2}, \dots, x_{c\theta}, \dots, x_{c\theta}\};$$

$$E_c = \{e_{c1}, e_{c2}, \dots, e_{c\theta2}, \dots, e_{c\theta2}\},$$

с помощью словаря (классификатор контролируемых величин п. 1) определяются его физическая сущность (единицы измерения, возможный диапазон измерений и др.), шкала оценивания, нормативная база.

Для каждого параметра в соответствии с нормативной базой определяется алгоритм нормирования, который в виде процедуры нормирования используется при формировании вектора оценки данного параметра (геослой данных) в матрице нормированных оценок контролируемого объекта:

$$X_n = \{A_1(x_1), A_2(x_2), \dots, A_\theta(x_\theta), \dots, A_\theta(x_\theta)\} =$$

$$= \{x_{1n}, x_{2n}, \dots, x_{\theta n}, \dots, x_{\theta n}\},$$

$$E_n = \{A_{c1}(e_1), A_{c2}(e_2), \dots, A_{c\theta2}(e_{\theta2}), \dots, A_{c\theta2}(e_{\theta2})\} =$$

$$= \{e_{1n}, e_{2n}, \dots, e_{\theta2n}, \dots, e_{\theta2n}\},$$

где: A_1, A_2, \dots – алгоритмы нормирования соответствующих величин в зависимости от их нормативной функции.

Далее результаты определения нормированных оценок будем обозначать как $x_{\theta n} = x_{\theta}^*$ и $e_{\theta n} = e_{\theta}^*$, то есть результатами определения простых нормированных оценок будут вектора:

для контрольных измерений:

$$X_T^* = \{x_{T1}^*, x_{T2}^*, \dots, x_{T\theta}^*, \dots, x_{T\theta}^*, \lambda_{T1}^*, \lambda_{T2}^*, \dots, \lambda_{T\theta1}^*, \dots, \lambda_{T\theta1}^*\};$$

$$X_c^* = \{x_{c1}^*, x_{c2}^*, \dots, x_{c\theta}^*, \dots, x_{c\theta}^*\};$$

для результатов экспертизы:

$$E_T^* = \{e_{T1}^*, e_{T2}^*, \dots, e_{T\theta 2}^*, \dots, e_{T\theta 2}^*\};$$

$$E_c^* = \{e_{c1}^*, e_{c2}^*, \dots, e_{c\theta 2}^*, \dots, e_{c\theta 2}^*\}.$$

Формирование слоев результатов определения сложных оценок

Сложная оценка представляет собой обобщенную характеристику, полученную путем суммирования простых оценок с учетом их свойств:

$$O_m^* = \text{SUM}_{j \in J_{sm}} \{x_j^*, e_j^*, p_{dj}, p_{yj}\},$$

где: m – номер сложной характеристики объекта в множестве сложных характеристик M ; $\text{SUM}_{j \in J_{sm}}$ – оператор суммирования; x_j^*, e_j^* – простые оценки, входящие во множество анализируемых характеристик J_{sm} ; p_{dj} – оценка степени доверия; p_{yj} – оценка степени участия x_j^* .

Перечень сложных оценок формируется в результате анализа целевых функций на этапе 2, а состав и алгоритмы получения сложных характеристик – на этапе 3. В результате реализации алгоритмов определения сложных оценок формируются соответствующие слои ГИС-проекта.

Формирование слоев результатов определения комплексных оценок

Комплексная оценка формируется на основе простых и сложных оценок по алгоритмам, определенным экспертами на основании физического, гидрофизического, экономического и других смыслов по алгоритму, показанному на рис. 13. Каждый вид оценки представлен как слой ГИС, поддерживаемый соответствующей базой данных и программой ее формирования. Алгоритм получения комплексной оценки можно представить в следующем виде:

$$\lambda_1^* = \text{SUM}_{j \in J_{sl}, m \in M} \{x_j^*, e_j^*, o_m^*, p_{dj}, p_{yj}, p_{dm}, p_{ym}\}, \quad (12)$$

где: l – номер комплексной характеристики объекта в множестве комплексных характеристик L , при этом множество сложных характеристик M является подмножеством анализируемых характеристик объекта J_{sl} , $j \neq m$; $\text{SUM}_{j \in J_{sl}, m \in M}$ – оператор суммирования простых x_j^*, e_j^* и сложных o_m^* оценок; p_{dj}, p_{dm} – коэффициенты степени доверия; p_{yj}, p_{ym} – степени участия соответствующих простых и сложных оценок.

Перечень комплексных оценок формируется в результате анализа целевых функций на этапе 2, а состав и алгоритмы получения комплексных оценок – на этапе 3. В результате реализации алгоритмов определения комплексных оценок формируются соответствующие слои ГИС-проекта.

Если настоящий пункт не может быть выполнен по причине отсутствия в базе нормативных данных функций или алгоритмов, которые требуются эксперту (заказчику), необходимо перейти к п.2 и добавить эти алгоритмы в нормативную базу данных.

5. Ранжирование результатов анализа с целью проведения дальнейших обследований и поддержки принятия управляющих решений

Результатом выполнения предыдущих этапов является множество слоев нормированных простых, сложных и комплексных оценок, которые характеризуют состояние объекта в значениях качественной шкалы. Для удобства анализа состояния объектов и возможности принятия решений упорядочим результаты по неубыванию или неувеличению показателя состояния. Например, для оценки состояния створов это будут каналы $C_T^* = \{C_{T-1}, C_{T-2}, \dots, C_{T-k}, \dots, C_{T-K}\}$, где k – номер контролируемого створа, $k = 1, K$, K – число контролируемых створов канала. Алгоритм упорядочивания может быть записан следующим образом:

$$C_T^* = \uparrow_p (C_T = \{C_{T-k} = \{X_T, X_c, E_T, E_c, O_m^*, \lambda_1^*\}\}),$$

где: \uparrow_p – оператор упорядочивания створов канала по неубыванию анализируемой характеристики их состояния; p – оценка состояния канала, определенная как целевая функция обследования; C_T^* – вектор результата упорядочивания створов канала по неубыванию выбранной характеристики.

В результате выполнения этапа формируется вектор, который может быть отображен в виде ГИС-слоя, таблицы или графика, или может быть использован в ГИС-проекте следующего уровня.

6. Формирование алгоритмического обеспечения для вычисления оценок состояния территорий или ИС СЗТП – формирование структуры ГИС-проекта

ГИС-проект – это программная структура, в которой все алгоритмы, сформированные на предыдущих этапах, связываются в определенной последовательности, обеспечивающей решение поставленной задачи. Все уровни геоинформационной системы взаимодействуют через базу геоданных (БГД).

Результаты обследований X_T, X_c, E_T, E_c , привязанные к географическим координатам контролируемого объекта, записываются в БГД. Для каждого контролируемого параметра формируется слой геоданных (СГ). В БГД также входят: алгоритмы нормирования, алгоритмы получения сложных и комплексных оценок (алгоритмы суммирования), алгоритм упорядочивания. Каждый алгоритм, выполняющий операции над слоем геоданных, оформляется как процедура в ГИС-проекте. Структура ГИС-проекта реализует логику получения нормированных оценок, описанную выше (см. рис. 13): результаты обследования приводятся к нормированным шкалам – формируется слой нормированных простых оценок $X_T^*, X_c^*, E_T^*, E_c^*$. Далее для определенных сложных нормированных оценок (п. 3) на основании простых и на основании разрабатываемых алгоритмов (п. 4) формируются процедуры их получения. В результате реализации процедур формируются СГ сложных (O_m^*) и комплексных (λ_1^*) оценок. Каждый СГ является элементом БГД в ГИС-проекте.

Полученные оценки $X_T^*, X_C^*, E_T^*, E_C^*, O_m^*, \lambda_1^*$ являются характеристиками состояния ИС СЗТП. На основании определенной в п. 2 структуры анализируемых ИС и целевой функции формируется таблица – список ИС (например, список контролируемых створов анализируемого канала) и результатов контроля $C_{T-k} = \{X_T, X_C, E_T, E_C, O_m^*, \lambda_1^*\}$, представленных в нормированном виде. Данная таблица является основой для анализа и сравнения состояния ИС СЗТП. Для упрощения анализа в ГИС-проекте реализуется процедура упорядочивания, в результате которой формируется таблица, удобная для анализа и принятия управленческих решений:

$$C_T^* = \uparrow_p (C_T = \{C_{T-k} = \{X_T, X_C, E_T, E_C, O_m^*, \lambda_1^*\}\}).$$

Описанная последовательность процедур определяет структуру ГИС-проекта получения нормированных оценок (ГИСП НО) состояния ИС и ранжирования ИС по результатам анализа. Она показана на рис. 14.

В результате, в автоматическом режиме в виде ГИС-проекта решаются задачи получения простых и сложных нормированных оценок, анализа полученных

результатов стандартными средствами ГИС, представления результатов анализа в удобном виде для формирования управленческих решений.

7. Представление результатов анализа (ГИС-слои, таблицы, диаграммы, формы отчетности).

Результатом выполнения ГИС-проекта (рис. 14) являются сформированные стандартные для геоинформационной системы данные в виде геоинформационных слоев и таблиц. Поэтому для анализа результатов и их представления могут быть использованы все стандартные средства современных ГИС: представление на карте в виде полей, в виде диаграмм, таблиц, в виде документов, определенных пользователем, в виде отчетов.

Методика формирования ГИС-проекта ранжирования ИС по степени опасности и поддержке принятия эффективных решений

ГИС-технология позволяет автоматизировать процесс оценивания, систематизацию результатов анали-

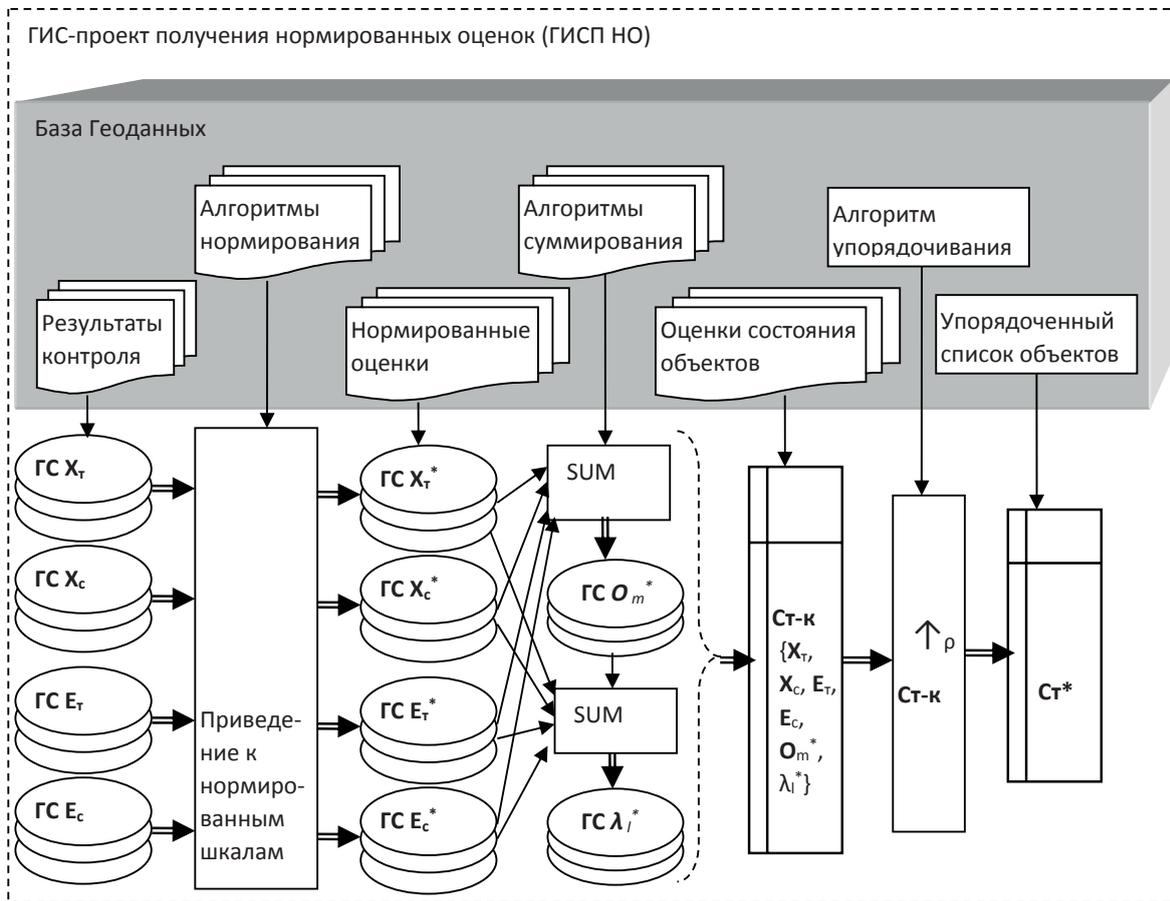


Рис. 14. Структура «ГИСП НО состояния ИС и ранжирования ИС по результатам анализа»

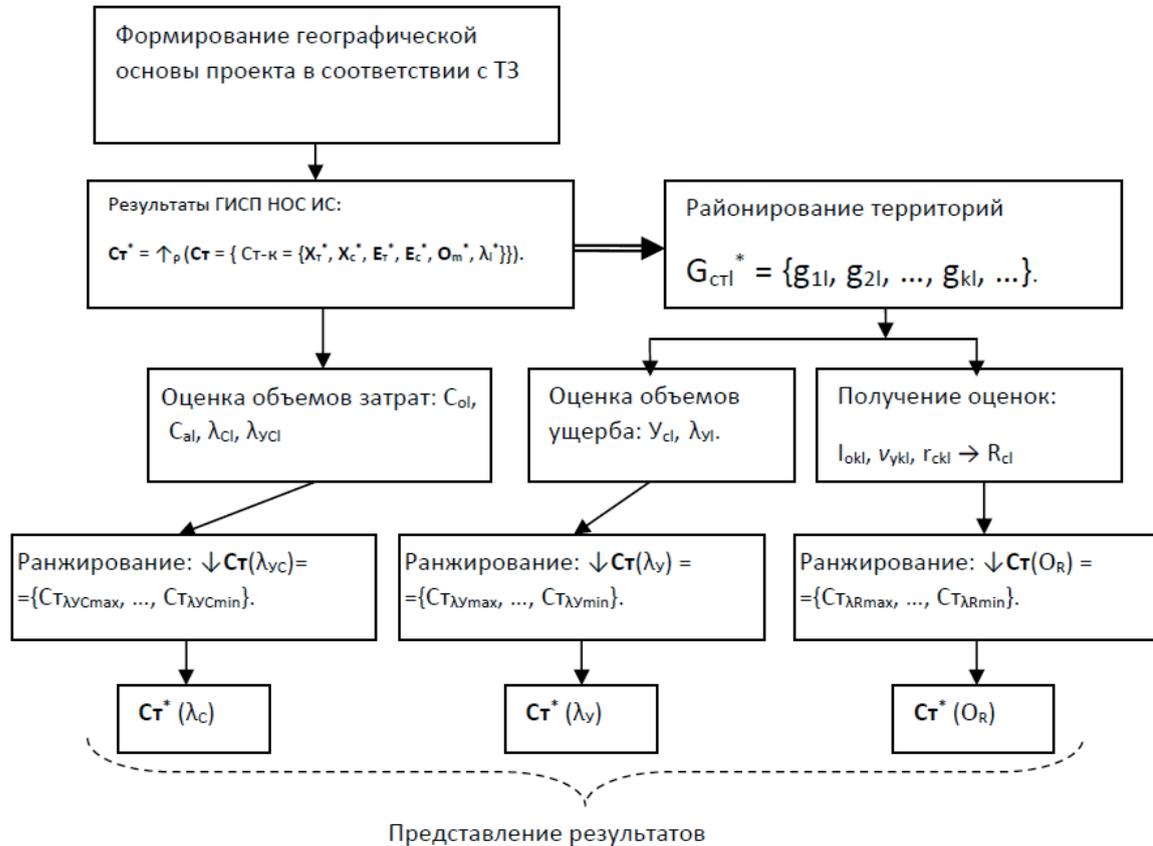


Рис. 15. Логика формирования ГИС-проекта РИС СО

за полученных оценок и представление этих результатов в удобном виде для специалиста, принимающего решение по дальнейшей эксплуатации ИС СЗТП³ [15].

Рассмотрим методику формирования ГИС-проекта, направленного на определение оценок и ранжирование ИС по степени опасности и поддержки принятия решений. Рассматриваемый ГИС-проект опирается на приведенные выше результаты (рис. 14), которые представляют собой таблицу створов, упорядоченных по степени опасности, то есть таблицу геоданных, которая может быть представлена в виде слоя ГИС.

ГИС-проект ранжирования ИС по степени опасности (РИС СО) должен реализовать логику, показанную в виде блок-схемы на рис. 15.

Рассмотрим содержание отдельных этапов.

1. Формирование географической основы для решения поставленной задачи.

В ГИС-проекте ранжирования ИС по степени опасности (РИС СО) указывается объект анализа: район, его

³ Методики оценки риска чрезвычайных ситуаций и нормативы приемлемого риска чрезвычайных ситуаций. URL: http://www.sra-russia.ru/e_docs/tekhnogennyye-chs/vzryvy/metodiki-otsenki-riskov-chrezvychaynykh-situatsiy-i-normativy-priemlego-riska-chrezvychaynykh-situatsiy

принадлежность, структура ИС СЗТП, проектные характеристики целевого применения территории и расчетные характеристики всех ИС СЗТП. На основании этих данных формируется географическая основа района, производится географическое и административное районирование ТС, формируется база геоданных описания ИС СЗТП на основании разработанной модели, в которой определяются контролируемые ИС (в рассматриваемом примере это список контролируемых створов мелиоративного канала или системы каналов).

2. Реализация ГИС-проекта «ГИСП НОС ИС и ранжирования ИС по результатам анализа» и использование в качестве базы его результатов.

На основании задания для обследования (список створов) проводятся обследования с целью получения реальных оценок состояния ИС $C_T - k = \{X_T^*, X_C^*, E_T^*, E_C^*\}$, которые являются базой для реализации ГИС-проекта «ГИСП НОС ИС и ранжирования ИС по результатам анализа». Результатом ГИС-проекта является таблица $C_T^* = \uparrow_p (C_T = \{C_{T-k} = \{X_T^*, X_C^*, E_T^*, E_C^*, O_m^*, \lambda_1^*\}\})$, в которой все створы (ИС) упорядочены по степени опасности своего состояния (соответствия своим расчетным характеристикам).

3. Определение для каждого опасного створа территории зоны подтопления и районирование территории подтопления по степеням опасности подтопления.

Для каждого опасного створа, имеющего повреждение, на ГИС-основе определяется территория подтопления, которая может включать несколько непересекающихся территориальных подсистем разного назначения (разной степени урбанизации) – $G_{ctl}^* = \{g_{1l}, g_{2l}, \dots, g_{kl}, \dots, g_{Kl}\}$, площадь которой равна сумме площадей этих территориальных подсистем:

$$S_{ctl} = \sum_{k=1}^K S_{gkl}.$$

Проведенное районирование является основой для определения оценок территорий по риску подтопления R_{cl} и оценок возможного нанесенного ущерба Y_{cl} .

4. Получение для каждого опасного створа оценок опасности подтопления, уязвимости по подтоплению и риска подтопления для соответствующих территорий.

Для каждой территориальной подсистемы g_{kl} может быть получена оценка риска подтопления $r_{ckl} = v_{ykl} I_{okl}$, где коэффициент опасности подтопления – I_{okl} , а коэффициент уязвимости подтопления – v_{ykl} . Оценка риска подтопления территорий G_{cml}^* , связанной с контролируемым створом l , в этом случае вычисляется по формуле

$$R_{cl} = \sum_{k=1}^K v_{ykl} I_{okl} \frac{S_{kl}}{S_{ol}},$$

где: S_{ol} – площадь территории, для которой определяется коэффициент R_{cl} ,

$$S_{ol} = \sum_{k=1}^K S_{kl},$$

K – число разбиений территории G_{cml}^* площадью S_{ol} на непересекающиеся территории g_{kl} площадью S_{kl} , для которых получены оценки коэффициента опасности подтопления I_{okl} и коэффициента уязвимости подтопления v_{ykl} .

Полученные оценки являются характеристиками анализируемых створов. Они формируются в виде геоинформационных слоев ГИС-проекта и отображаются в базе геоданных, также заносятся в соответствующие графы таблицы атрибутивных данных ИС.

5. Ранжирование створов по степени риска подтопления территорий, подпадающих под их воздействие.

Задача нахождения наиболее опасных поврежденных инженерных сооружений, приводящих к максимальному риску от подтопления, может быть решена в ГИС следующим образом. Для упрощения анализа

в ГИС-проекте реализуется процедура упорядочивания, в результате которой формируется таблица, удобная для анализа и принятия управляющих решений: $\downarrow C_T(O_R) = \{C_{clRmax}, \dots, C_{clRmin}\}$.

6. Оценка объема работ (затрат), необходимых для восстановления проектных характеристик канала и эффективности их проведения.

Оценка объемов работ по восстановлению канала определяется специалистами-экспертами в процессе обследований ИС СЗТП. Оценка может исчисляться в относительных (относительно первоначальной стоимости анализируемого инженерного сооружения или его части) или абсолютных единицах (стоимость работ). Однако для проведения анализа относительную оценку необходимо привести к абсолютной оценке C_{al} , так как абсолютная оценка объемов работ по восстановлению позволяет оценить эффективности принимаемых решений $\lambda_{ycla} = f(O_1, Y_{пстl}, C_{al}, P_{ol}, P_{yl}, P_{cl})$.

7. Оценка объемов возможного нанесенного ущерба в случае подтопления территории из-за нарушения функционирования канала.

Оценка объемов возможного нанесенного ущерба, так же как и оценка объемов работ по восстановлению канала, определяется специалистами-экспертами в процессе обследований ИС СЗТП. Оценка объемов возможного нанесенного ущерба измеряется в абсолютных единицах объема ущерба $Y_{пстl}$. Эта оценка также позволяет оценить эффективности принимаемых решений $\lambda_{ycla} = f(O_1, Y_{пстl}, C_{al}, P_{ol}, P_{yl}, P_{cl})$.

8. Ранжирование сооружений по степени опасности (возможному нанесенному ущербу от затопления территорий).

Так же как и в п. 5, задача нахождения наиболее опасных инженерных сооружений, приводящих к максимальному возможному нанесенному ущербу от подтопления, может быть решена в ГИС путем выполнения процедуры упорядочивания, в результате которой формируется таблица, удобная для анализа и принятия управляющих решений: $\downarrow C_T(\lambda_Y) = \{C_{TYmax}, \dots, C_{TYmin}\}$.

9. Решение задачи наиболее эффективного вложения средств на ремонт и реконструкцию инженерных сооружений.

Задача наиболее эффективного вложения средств на ремонт и реконструкцию инженерных сооружений может быть решена на основе сформированной оценки эффективности восстановления опасного створа, определяемой отношением $Y_{пстl}/C_{al} - \lambda_{ycla} = f(O_1, Y_{пстl}, C_{al}, P_{ol}, P_{yl}, P_{cl})$, или абсолютными значениями показателей ущерба и затрат: $Y_{пстl}, C_{al} - \lambda_{ycla} = f(O_1, Y_{пстl}, C_{al}, P_{ol}, P_{yl}, P_{cl})$. При этом

вариант наиболее эффективного вложения также может быть определен в ГИС путем выполнения процедуры упорядочивания, в результате которой формируется таблица, удобная для анализа и принятия управляющих решений: $\downarrow C_T(\lambda_{ycl}) = \{C_{Tyclmax}, \dots, C_{Tyclmin}\}$.

Данная информация является определяющей для принятия решений по ремонту или восстановлению технических сооружений, представляющих наибольшую опасность и приводящих к наибольшему ущербу в случае подтопления территории.

10. Предоставление результатов анализа в ранжированном виде.

При использовании стандартных средств ГИС все полученные результаты можно представить специалисту для принятия решений в удобном виде: таблицы, графики, гистограммы, тематические карты.

Структура ГИС-проекта показана на рис. 16.

Таким образом, разработанное алгоритмическое обеспечение мониторинга состояния территорий и ИС СИЗТП на базе геоинформационных технологий представляется эффективным инструментом для решения задач управления развивающимися территориями.

Представление территориальной системы в виде подсистем, характеристики которых организованы в виде слоев ГИС, создает базу для формирования ГИС-проектов, обеспечивающих автоматическое определение оценок состояния контролируемых объектов и анализ оценки степени риска подтопления территорий. Проведенное геоинформационное районирование позволяет определить степень воздействия системы водосбора каждой территории на ее природную систему и хозяйственную инфраструктуру и степень воздействия на прилегающие территории и их системы инженерной защиты от подтопления. Выбранные оценки степени риска подтопления для каждой территории позволяют оценить степень важности (экономической опасности) той или иной территории. Они обосновывают необходимость поддержания высокого (расчетного) уровня работоспособности инженерных сооружений защиты территории от подтопления. Ранжирование инженерных сооружений по степени опасности и решение задачи наиболее эффективного вложения средств на ремонт и реконструкцию инженерных сооружений обеспечивают поддержку принятия управляющих решений при планировании экономического развития территорий.

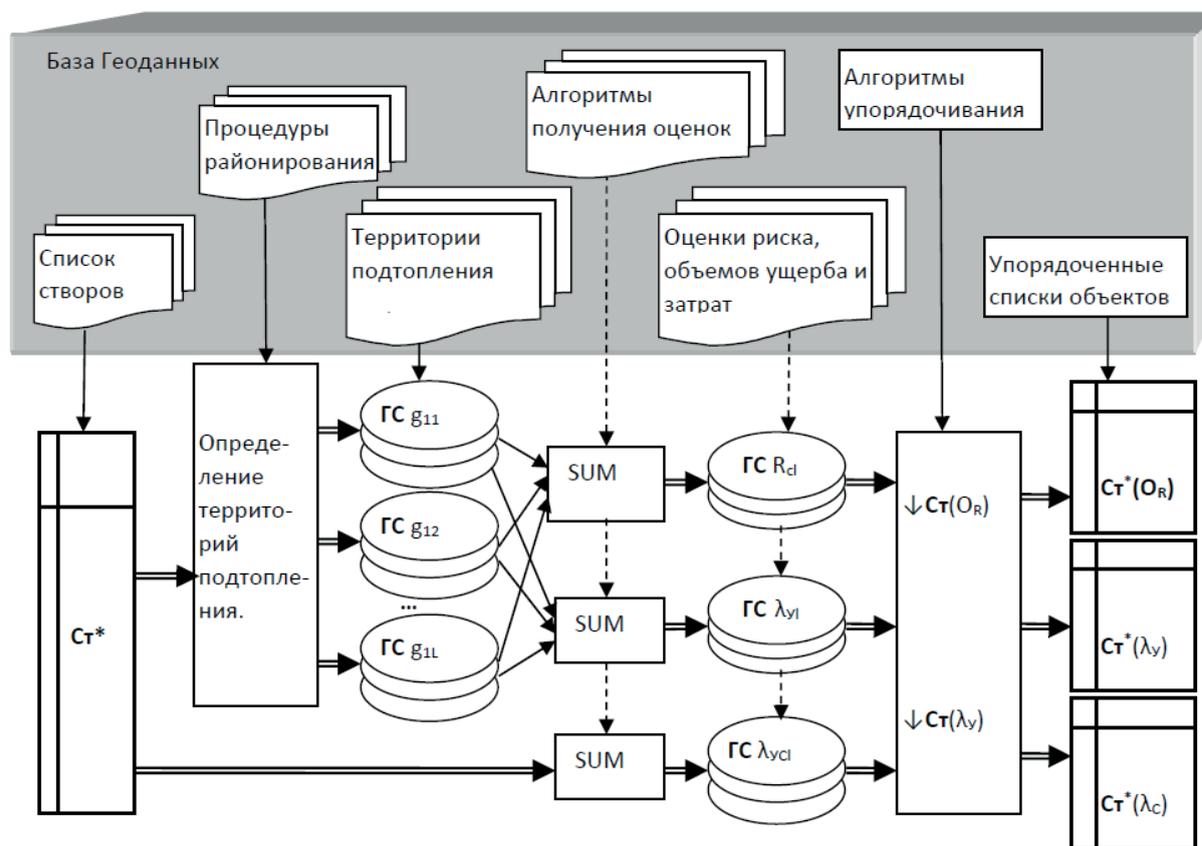


Рис. 16. Структура «ГИСП НО состояния ИС и ранжирования ИС по результатам анализа»

Литература

Список русскоязычной литературы

1. Алексеев ВВ. Информационные измерительные системы. Комплексная оценка состояния объектов окружающей природной среды на основе ГИС-технологий. Вестник образования и развития науки РАЕН. 2001;5(3):230-40.
2. Алексеев ВВ, Королев ПГ, Куракина НИ, Орлова НВ. Информационно-измерительные и управляющие системы мониторинга состояния распределенных технических и природных объектов. Приборы. 2009;(10):28-42.
3. Алексеев ВВ, Куракина НИ. Измерительные системы и ГИС-технологии. СПб.: Изд-во Эл-ор; 2007.
4. Алексеев ВВ, Куракина НИ. Информационно-измерительные системы мониторинга. Вопросы комплексной оценки состояния окружающей природной среды на базе ГИС-технологий. ГИС-обзор. 2000;(19):67-9.
5. Алексеев ВВ, Куракина НИ. Принципы построения нормированного пространства для формирования комплексных оценок о состоянии сложных объектов. СПб.: Санкт-Петербургский государственный электротехнический университет; 2000.
6. Алексеев ВВ, Орлова НВ. ИИС контроля состояния природных объектов. Обеспечение единства измерений при получении оценок на основе контрольных измерений. Приборы. 2010;(2):19-28.
7. Алексеев ВВ, Орлова НВ, Иващенко ОА. ИИС контроля состояния природных объектов на основе геоинформационных технологий. Формирование нормированных шкал для простых, сложных и комплексных оценок. СПб.: Изд-во ЛЭТИ; 2010.
8. Алексеев ВВ, Орлова НВ, Иващенко ОА. Методика формирования нормированных логарифмических шкал. Метрологический анализ. В кн.: Материалы XIII конференции по мягким вычислениям и измерениям. Санкт-Петербург; 2010.
9. Алексеев ВВ, Орлова НВ, Шишкин ИА, Гусева ЕС, Жигновская АС. ГИС мониторинга состояния инженерных сооружений защиты территории от подтопления. СПб.: Из-во ЛЭТИ; 2012.
10. Алексеев ВВ, Орлова НВ, Шишкин ИА. ГИС «Мелиорация развивающихся территорий». ГИС-проект «Оценка состояния инженерных сооружений системы защиты территорий от подтопления». СПб.: ООО «ПИФ.com»; 2012. с. 52-7.
11. Алексеев ВВ, Орлова НВ, Шишкин ИА. ГИС «Мелиорация развивающихся территорий». Методика формирования ГИС-проекта «Оценка риска и возможного нанесенного ущерба от подтопления территории». СПб.: ООО «ПИФ.com»; 2012. с. 57-62.
12. Алексеев ВВ, Орлова НА, Шишкин ИА. ГИС «Мелиорация». Получение оценок состояния объекта на основе контрольных измерений. В кн.: Материалы VI Международного конгресса «Цели развития тысячелетия и инновационные принципы устойчивого развития Арктических регионов». Санкт-Петербург; 2013. с. 69-74.
13. Алексеев ВВ, Шишкин ИА. ИИС мониторинга состояния системы инженерной защиты территории от подтопления на базе ГИС. Часть 2. Получение оценок, поддержка принятия управляющих решений. Приборы. 2012;(6):28-37.
14. Алексеев ВВ, Шишкин ИА. Геоинформационная система оценки состояния технических сооружений защиты территории от подтопления. Вестник Тихоокеанского государственного университета; 2012;4(27):69-78.
15. Алексеев ВВ, Орлова НВ, Шишкин ИА, Жигновская АС, Гусева ЕС. ГИС «Мелиорация развивающихся территорий». Реализация ГИС-проекта «Оценка риска и возможного нанесенного ущерба от подтопления территории». СПб.: ООО «ПИФ.com»; 2012. с. 63-70.
16. Антонов ИВ, Шишкин ИА, Епифанов АВ. Использование удельных показателей для оценки техногенной нагрузки с использованием геоинформационных систем. В кн.: Материалы XVI межотраслевой международной конференции «Допустимое воздействие на окружающую среду и совершенствование системы экологической безопасности». СПб.; 2008. с. 105-8.
17. Арефьев НВ. Основы формирования природно-аграрных систем. Теория и практика. СПб.: Изд-во Политехнического университета; 2011.
18. Арефьева ЕВ, Мухин ВИ, Мирмович ЭГ. Подтопление как потенциальный источник ЧС. Технологии гражданской безопасности. 2007;4(14).
19. Бескид ПП, Куракина НИ, Орлова НВ. Геоинформационные системы и технологии. СПб.: РГГМУ; 2010.
20. Дзекцер ЕС, Пырченко ВА. Технология обеспечения устойчивого развития урбанизированных территорий в условиях воздействия природных опасностей. М.: ДАР/ВОДГЕО; 2004.
21. Дружинин НИ, Шишкин АИ. Математическое моделирование и прогнозирование загрязнения вод суши. Л.: Гидрометеиздат; 1989.

22. Жильникова НА, Алексеев ВВ, Шишкин ИА. Информационно-измерительная система мониторинга защиты территории топливно-энергетического комплекса от подтопления на основе геоинформационной технологии. Информационно-управляющие системы. 2015;(6):93-5.
23. Жуков КГ. Модельное проектирование встраиваемых систем в LabVIEW. М.: ДМК Пресс; 2011.
24. Исаев ЛК. Контроль химических и биологических параметров окружающей среды. СПб.: Эколого-аналитический информационный центр «Союз»; 1998.
25. Кондратьев СА, Фруммин ГТ. Водные объекты Санкт-Петербурга. СПб.: Символ; 2002.
26. Куранов ПН. Обоснование критериев уровня риска при подтоплении градопромышленных территорий. Экология урбанизированных территорий. 2011;(3)70-4.
27. Серов АВ. Базы данных и геоинформационные системы. Атрибутивная информация. Пространственные данные. <http://www.gisa.ru/52133.html>
28. Серов АВ. Базы данных и геоинформационные системы. Сферы применения моделей данных в ГИС. Пространственные данные. <http://www.gisa.ru/54694.html>.
29. Слепян ЭИ, ред. Безопасность большого города. СПб.: Изд-во Сергея Ходова; 2007.
30. Трифонова ТА, Мищенко НВ, Краснотекоев АН. Геоинформационные системы и дистанционное зондирование в экологических исследованиях. М.: Академический проект; 2005.
31. Федоров МП. Экологические основы управления природно-техническими системами. СПб.: Изд-во Политехнического университета; 2007.
32. Шитиков ВК, Розенберг ГС, Зинченко ТД. Количественная гидроэкология: методы системной идентификации. Тольятти: ИЭВБ РАН; 2003.
33. Шишкин АИ. Управление качеством окружающей среды с применением геоинформационных систем. СПб.: Изд-во Политехнического университета; 2011.
34. Шишкин АИ, Епифанов АВ, Антонов ИВ. Геоинформационная моделирующая система нормирования допустимых сбросов для целлюлозно-бумажных комплексов. В кн.: Сборник материалов XII Международного экологического форума «День Балтийского моря». СПб.: ООО «Цветпринт»; 2011. с. 31-2.
35. Шишкин АИ, Епифанов АВ, Антонов ИВ. Нормирование сброса сточных вод при производстве целлюлозы и продуктов ее переработки с применением ГИС-технологий. Целлюлоза Бумага Картон. 2012;(1):66-73.
36. Шишкин АИ, Епифанов АВ, Антонов ИВ. Интегрированное нормирование допустимых сбросов для водопользователей бассейна Балтийского моря. В кн.: Сборник материалов XI Международного экологического форума «День Балтийского моря». СПб.: ООО «Макси-Принт»; 2010. с. 206-7.
37. Шишкин ИА. Оценка состояния подтопляемых территорий на ГИС-основе. В кн.: Сборник материалов Биос-форума. СПб.; 2012. с. 301-5.
38. Шишкин ИА, Кондрашкова ГА, Луканин ПВ. Управление и контроль параметров водохозяйственного комплекса с применением ГИС-технологий. В кн.: Сборник докладов и сообщений научно-практической конференции «Молодые ученые университета – ЛПК России». СПб.; 2006. с. 117-20.
39. Шишкин ИА. Представление системы инженерной защиты территории от подтопления в ГИС с целью автоматизации оценки их состояния. СПб.: МНТК «Научкоемкие и инновационные технологии в решении проблем прогнозирования и предотвращения чрезвычайных ситуаций и их последствий»; 2011. с. 47-52.

Общий список литературы/Reference list

1. Alekseyev VV. [Informational measuring systems. Integral assessment of environmental objects based on geo-information system technologies]. Vestnik Obrazovaniya i Razvitiya Nauki Rossiyskoy Akademii Yestestvennykh Nauk. 2001;5(3):230-40. (In Russ.)
2. Alekseyev VV, Korolev PG, Kurakina NI, Orlova NV. [Informational measuring and control system for monitoring the conditions of distributed technical and natural objects]. Pribory. 2009;(10):28-42. (In Russ.)
3. Alekseyev VV, Kurakina NI. Izmeritel'nye Sistemy i GIS-Tekhnologii. [Measuring Systems and GIS-Technology]. Saint Petersburg: Izdatel'stvo El-Or; 2007. (In Russ.)
4. Alekseyev VV, Kurakina NI. [Informational measuring systems for monitoring. Issues of integral assessments of the environment using geoinformation technologies]. GIS-Obozreniye. 2000;(19):67-9. (In Russ.)
5. Alekseyev VV, Kurakina NI. [Principles of normalized space construction for integral assessments of complex object conditions]. Saint Petersburg: Izdatel'stvo LETI; 2000. (In Russ.)
6. Alekseyev VV, Orlova NV. [Informational measuring systems for natural objects control using

- geoinformation technologies. Ensuring the uniformity of estimates in assessments based on control measurements]. *Pribory*. 2010;(2):19-28. (In Russ.)
7. Alekseyev VV, Orlova NV, Ivashhenko OA. [Informational measuring systems for natural objects control using geoinformation technologies]. Saint Petersburg; Izdatel'stvo LETI; 2010. (In Russ.)
 8. Alekseyev VV, Orlova NV, Ivaschenko OA. [Methodology of construction of normalized logarithmic scale]. In: *Metrologicheskiy Analiz Materialy XIII Konferentsii po Miagkim Vychisleniyam i Izmereniyam*. Saint Petersburg; 2010. (In Russ.)
 9. Alekseyev VV, Orlova NV, Shishkin IA, Guseva ES, Zhignovskaja AS. [GIS for monitoring the conditions of engineering means of protection from flooding]. Saint Petersburg: Izdatel'stvo LETI; 2012. (In Russ.)
 10. Alekseyev VV, Orlova NV, Shishkin IA. [GIS «Melioration of Developing Territories». GIS project «Evaluation of Engineering Constructions for Protecting from Flooding»]. Saint Petersburg: OOO «PIF.com»; 2012. P. 52-7. (In Russ.)
 11. Alekseyev VV, Orlova NV, Shishkin IA. [GIS «Melioration of Developing Territories» Methodology of the GIS project «Risk Assessment and Possible Damage Caused by Flooding»]. Saint Petersburg: OOO «PIF.com»; 2012. P. 57-62. (In Russ.)
 12. Alekseyev VV, Orlova NA, Shishkin IA. [GIS «Melioration». Assessments of objet conditions based on control measurements]. In: *Materialy VI Mezhdunarodnogo Kongressa «Tseli Razvitiya Tysiacheletiya i Innovatsionnye Printsipy Ustoychivogo Razvitiya Arkticheskikh Regionov»*. Saint Petersburg; 2013. P. 69-74. (In Russ.)
 13. Alekseyev VV, Shishkin IA. [GIS-based informational measuring system for monitoring the conditions of engineering means of protection from flooding. Part 2: Making assessments and supporting management decision-making]. *Pribory*. 2012;(6):28-37. (In Russ.)
 14. Alekseyev VV, Shishkin IA. [Geographic informational system for assessing the conditions of technical constructions for territory protection from flooding]. *Vestnik Tikhookeanskogo Gosugarstvennogo Universiteta*. 2012;4(27):69-78. (In Russ.)
 15. Alekseyev VV, Orlova NV, Shishkin IA, Zhignovskaja AS, Guseva ES. [GIS «Melioration of Developing Territories». The implementation of the GIS project «Risk Assessment and Possible Damage Caused by Flooding»]. Saint Petersburg: OOO «PIF.com»; 2012. P. 63-70. (In Russ.)
 16. Antonov IV, Shishkin IA, Yepifanov AV. [Employing specific indicators in assessing anthropogenic loads using geoinformation systems]. In: *Materialy XVI Mezhotraslevoy Mezhdunarodnoy Konferentsii «Dopustimoye Vozdeystviye na Okruzhayushhuyu Sredu i Sovershenstvovaniye Sistemy Ekologicheskoy Bezopasnosti»*. Saint Petersburg; 2008. P. 105-8. (In Russ.)
 17. Arefyev NV. *Osnovy Formirovaniya Prirodno-Tekhnicheskikh Sistem. Teoriya i Praktika*. [Foundations of Natural-Agrarian Systems Development. Theory and Practice]. Saint Petersburg: Izdatel'stvo Politehnicheskogo Universiteta; 2011. (In Russ.)
 18. ArefyevaYeV, Mukhin VI, Mirmovich JeG. [Flooding as a potential source of emergency]. *Tekhnologii Grazhdanskoj Bezopasnosti*. 2007;4(14):69-73. (In Russ.)
 19. Beskid PP, Kurakina NI, Orlova NV. *Geoinformatsionnye Sistemy i Tekhnologii*. [Geoinformation Systems and Technologies]. Saint Petersburg: Izdatel'stvo RGGMU; 2010. (In Russ.)
 20. Dzektser ES, Pyrchenko VA. *Tekhnologiya Obespecheniya Ustoychivogo Razvitiya Urbanizirovannykh Territoriy v Usloviyakh Vozdeystviya Prirodnykh Opasnostey*. [Technology for sustainable development of urban areas in the face of natural hazards]. Moscow; DAR/VODGEO; 2004. (In Russ.)
 21. Druzhinin NI, Shishkin AI. *Matematicheskoye Modelirovaniye i Prognozirovaniye Zagriazneniya Vod Sushi*. [Mathematic Simulation and Forecasting of Surface Water Pollution]. Leningrad: Gidrometeoizdat; 1989. (In Russ.)
 22. Zhil'nikova NA, Alekseyev VV, Shishkin IA. [Geoinformation Technology-Based Informational Measuring System for Monitoring the Protection of a Fuel-Power Complex from Flooding]. *Informatsionno-Upravliayuschiye Sistemy*. 2015;(6):93-7. (In Russ.)
 23. Zhukov KG. [Modelling-Based Designing of Add-In Systems Using LabVIEW]. Moscow: DMK Press; 2011. (In Russ.)
 24. Isayev LK. *Kontrol' Khimicheskikh i Biologicheskikh Parametrov Okrushayushey Sredy*. [Control of Chemical and Biological Parameters of the Environment]. Saint-Petersburg.: *Ekologo-Analiticheskiy Informatsionnyi Tsentr «Soyuz»*; 1998. (In Russ.)
 25. Kondratyev SA, Frumin GT. *Vodnye Obyekty Santk-Peterburga*. [Water Bodies of Saint Petersburg]. Saint Petersburg; 2002. (In Russ.)
 26. Kuranov PN. [Substantiation of criteria of the risk of flooding of urbanized industrial territories]. *Ekologiya Urbanizirovannykh Territoriy*. 2011;(3):70-4. (In Russ.)
 27. Serov AV. [Databases and GIS: Attributive information]. *Prostranstvennye Dannye*. 2008;(4). <http://www.gisa.ru/52133.html>. (In Russ.)

28. Serov AV. [Databases and GIS: Application areas of data models in GIS]. Prostranstvennyye Dannyye. 2009;(1). <http://www.gisa.ru/54694.html>. (In Russ.)
29. Slepyan EI., ed. Bezopasnost Bolshogo Goroda. [The Safety of a Big City]. SPB: Izdatel'stvo Sergeya Khodova; 2007. (In Russ.)
30. Trifonova TA, Mischenko NV, Krasnotekov AN. Geoinformatsionnyye Sistemy i Distsionnoye Zondirovaniye v Ekologicheskikh Issledovaniyakh. [Geographic Information Systems and Remote Sensing in Environmental Studies]. Moscow: Akademicheskii Proyekt; 2005. (In Russ.)
31. Fedorov MP. [The Ecological Foundations Techno-Natural Systems Management]. Saint Petersburg: Izdatel'stvo Politekhnikheskogo Universiteta; 2007. (In Russ.)
32. Shitikov VK, Rozenberg GS, Zinchenko TD. Kolichestvennaya Hidroekologiya: Metody Sistemnoy Identifikatsii. [Quantitative Hydroecology: System Identification Methods]. Tolyatti: IEVB RAN; 2003. (In Russ.)
33. Shishkin AI. Upravleniye Kachestvom Okruzhayushchey Sredy s Primeneniyem Geoinformatsionnykh Sistem. [Environment Quality Management with Geoinformation Systems]. Saint-Petersburg.: Izdatel'stvo Politekhnikheskogo Universiteta; 2011. (In Russ.)
34. Shishkin AI, Yepifanov AV, Antonov IV. [A geoinformation modelling system for rate setting of permissible discharges from pulp-and-paper industry complexes]. In: Sbornik Materialov XII Mezhdunarodnogo Ekologicheskogo Foruma «Den' Baltiyskogo Moria». Saint Petersburg: OOO Tsvetprint; 2011. P. 31-2. (In Russ.)
35. Shishkin AI, Yepifanov AV, Antonov IV. [Using geoinformation technologies for rate setting of wastewater discharge at pulp-and-paper plants]. Tselluloza Bumaga Karton. 2012;(1):66-73. (In Russ.)
36. Shishkin AI, Yepifanov AV, Antonov IV. [Integrated rate setting of permissible discharges to water for water users of the Baltic Sea basin]. In: Sbornik Materialov XI Mezhdunarodnogo Ekologicheskogo Foruma «Den' Baltiyskogo moria». Saint Petersburg: OOO «Maksi-Print»; 2010: 206-207. (In Russ.)
37. Shishkin IA. [GIS-based assessment of flooded territory conditions]. In: Sbornik Materialov Bios-Foruma. Saint Petersburg; 2012: 301-5. (In Russ.)
38. Shishkin IA, Kondrashkova GA, Lukanin PV. [Management and control of water complex parameters using GIS technology]. In: Sbornik Dokladov i Soobshheniy Nauchno-Prakticheskoy Konferentsii «Molodye Uchenye Universiteta – LPK Rossii». Saint Petersburg; 2006:117-20. (In Russ.)
39. Shishkin IA. [Using GIS to automatize assessing the conditions of engineering means for territory protection from flooding]. Saint-Petersburg: MNTK «Naukoyemkiye i Innovatsionnyye Tehnologii v Reshenii Problem Prognozirovaniya i Predotvrashheniya Chrezvychaynykh Situatsiy i Ikh Posledstviy»; 2011. P. 47-52. (In Russ.)
40. Hardisty J, Taylor DM, Metcalfe SE. Computerized Environmental Modeling: A Practical Introduction. New York: John Wiley & Sons, Inc.; 1993.



ПРИОРИТЕТНЫЕ ЗАДАЧИ СОВЕРШЕНСТВОВАНИЯ ОНКОЛОГИЧЕСКОЙ СТАТИСТИКИ В РОССИИ

В.М. Мерабишвили

ФГБУ «НМИЦ онкологии им. Н.Н. Петрова» Минздрава России, 197758, Санкт-Петербург, Россия

Эл. почта: mvm@nioncologii.ru; bogdanova.k@mail.ru

Статья поступила в редакцию 04.06.2018; принята к печати 29.06.2018

Экологические факторы оказывают значительное влияние на заболеваемость злокачественными новообразованиями. Для адекватного учета этого влияния, обоснованных прогнозов и сравнения между регионами и странами необходимо совершенствовать как экологический, так и онкологический учет. Настоящая статья посвящена анализу второй стороны этой взаимосвязи. Актуальность такого анализа обусловлена в частности тем, что до настоящего времени порядок сводки данных и проведения расчета аналитических показателей в России и за рубежом существенно различаются, что не позволяет получить объективную характеристику деятельности онкологической службы. Прежде всего это связано с установленными сроками обобщения данных. По рекомендации Международной Ассоциации раковых регистров (МАРР), обобщение данных должно быть представлено не ранее чем через год по окончании анализируемого календарного года, после тщательного контроля всех параметров первичного учетного документа, исключения дублей, поиска всех возможных случаев смерти учетных больных. В России на это дается 20 дней (из них 10 – каникулы). Свод отчета за прошедший год определен на 20 января текущего, когда значительное число врачебных свидетельств о смерти еще не поступило в комитеты ЗАГС. С 2011 г. в России установлен закон, запрещающий врачам выкопировку «Врачебных свидетельств о смерти», хотя персональными данными на заболевших они уже располагают. Многие территории добились допуска к этим документам (но не все). Те, кто добился допуска после 2011 г., на протяжении ряда лет не могли сделать отметку даты смерти больного. В онкологических контингентах накопился огромный пласт «мертвых душ». Численность контингентов онкологических больных возросла до 3,5 млн, что не соответствует реальному состоянию. Практически в 2 раза занижен показатель летальности онкологических больных по сравнению с реальным состоянием. Административное давление привело к существенному искажению удельного веса ранних стадий. После создания нами в 1993 г. первого в России Популяционного ракового регистра (ПРР) и, позднее, проведения анализа баз данных 12 ПРР, работающих по нашим программам, подготовленных совместно с ООО «Новел», стали очевидными необходимость внесения коррекции в систему сбора данных на онкологических больных и переход на международный стандарт сводки данных.

Ключевые слова: злокачественные новообразования, ведение баз данных, аналитические показатели, реформа государственной отчетности, контингенты больных, показатель запущенности, ранние стадии, одногодичная летальность, выживаемость больных.

PRIORITY TASKS OF IMPROVING CANCER REGISTRY IN RUSSIA

V.M. Merabishvili

N.N. Petrov National Medical Research Center of Oncology, 197758, Saint Petersburg, Russia Federation

E-mail: mvm@nioncologii.ru; bogdanova.k@mail.ru

Cancer incidence is significantly influenced by environmental factors. An adequate account for this is required to make prognoses and cross-country comparisons. Both environmental and medical statistics must be accurate enough for this. The present paper analyses the latter aspect. The topicality of this analysis follows in particular from the fact that procedures for cancer data collection and treatment are drastically different in Russia and abroad. First, the established terms of annual accounting are different. According to recommendations suggested by International Association of Cancer Registries (IACR), summed data should be presented in one year since the end of the accountable calendar year after careful monitoring of all parameters of primary records, elimination of duplicates, and accounting for all possible causes of death of registered patients. In Russia, this must be done during 20 days (of which 10 are vacations). The summary of all reports related to the past year must be submitted on January 20, when a significant number of medical certificates of death have not yet been submitted to registrar committees. Since 2011, it is prohibited by law in Russia for doctors to extract information from "Medical certificates of death", although they have personal data about the respective cases. In many but not all territories, admission to these documents is still possible. Those who have gained this possibility after 2011 still could not over years make notes of the dates of death of their patients. As a result, a huge layer of «dead souls» has accumulated in oncological contingents. The number of contingents of cancer patients has increased to 3.5 million, which is inconsistent with the real situation. Reported cancer-related death rate is almost two times lower than in the reality. Administrative pressure has led to a significant distortion of the proportion of early stages. After the establishment in 1993 of the first Russian Population-based Cancer Registry (PCR) and, later on, after analysis of 12 PRC databases using software tools developed by the present author in collaboration with Novel Ltd., it became clear that it is necessary to reorganize cancer registry in Russia and harmonize it internationally recognized standards.

Key words: cancer, databases, statistical parameters, reformation of public accounting, patient contingents, neglect rate, early stages, one-year lethality, survival rate.

В глобальной экосистеме планеты, в которую человек входит в качестве одного из видов, злокачественные опухоли распространены по всему филогенетическому дереву. Они встречаются не только у человека, но и у животных всех таксономических групп [1].

Эпидемиология злокачественных новообразований (ЗНО) в первую очередь направлена на изучение факторов риска возникновения опухолей.

Ведущим фактором в распространенности ЗНО, как мы полагаем, является уровень экономического состояния государств. При должном уровне экономики развивается и система здравоохранения, в том числе онкологическая служба, меняется возрастной состав населения, повышается средняя продолжительность жизни, увеличивается удельный вес пожилых. Между тем известно, что возраст является одним из наиболее существенных факторов риска раковых заболеваний. Ярким примером этого является Сингапур.

В 70-х гг. XX столетия это была бедная аграрная страна, сейчас – высокоиндустриальная с достойным уровнем жизни граждан. В томе VI монографии МАИР «Рак на пяти континентах» Сингапур характеризуется еще как страна с низкими уровнями онкологической заболеваемости со своей специфической структурой: на первом месте у мужчин был рак легкого, на втором – рак печени, на третьем – рак желудка; у женщин на первом месте – рак молочной железы, на втором – рак яичников, на третьем – рак желудка [18]. Через 30 лет (том X монографии МАИР) у мужчин на первом месте остался рак легкого, но при уровне заболеваемости в 1,5 раза выше прежнего, на второе место вышел рак предстательной железы (как и в Европе), на третье – колоректальный рак; у женщин рак молочной железы остался на первом месте, но показатель заболеваемости стал в 3 раза выше, на второе место, тоже практически утроив заболеваемость, продвинулся рак легкого, на третьем оказался колоректальный рак [19].

Главным объектом изучения факторов риска раковых заболеваний является человек. Излюбленной темой исследователей стало влияние курения на риск возникновения рака легкого; кроме того, подробно изучены такие факторы, как питание, инфекции (*Helicobacter pylori*), вирусы (вирус папилломы, цитомегаловирус, вирусы гепатита), профессиональные канцерогены, загрязнение воздуха, ультрафиолетовое излучение, ионизирующее излучение, в том числе от радионуклидов [13].

Тщательно проводились исследования по оценке влияния аварии на Чернобыльской АЭС после 1986 г. Мы к началу 2000-х гг. выявили безусловное влияние этой аварии на рост ЗНО щитовидной железы не только на территориях, близких к Чернобылю, но и на многих других [4]. Мы также приняли участие в Европейской программе по изучению влияния Чернобыльской аварии на заболеваемость детей лейко-

зами. В исследовании приняли участие 34 европейских страны. За нами было закреплено 6 территорий России. Изучение заболеваемости лейкозами детей по всем странам не выявило какого бы то ни было влияния Чернобыльской аварии [21].

Вместе с тем, хотелось бы обратить внимание на то, что при исследованиях связей между факторами среды и раковыми заболеваниями даже ученые с именем приходят к невероятным выводам. Так, например, в книге «Осторожно! Водопроводная вода!» [14] утверждается, что «согласно статистике по раковым заболеваниям (в расчете на 100 тыс. человек) Ленинград-Петербург превосходит Россию на 25%, что связано с хлорированием воды». Такие выводы по «грубым» показателям недопустимы, так как по стандартизованным показателям, устраняющим различия по возрастному составу населения, уровни заболеваемости злокачественными новообразованиями в Санкт-Петербурге и в России в целом близки. Минимальный уровень онкологической заболеваемости (стандартизованный показатель) тогда был в Республике Чувашия ($143\%_{0000}$), максимальный – в Самарской области ($240,6\%_{0000}$) [16]. Вряд ли при такой разнице можно связывать с Самарской областью (лучшей по учету больных) какие-либо неблагоприятные факторы окружающей среды.

Есть и еще одна проблема – первичный учет больных ЗНО. Санкт-Петербург предоставлял базу данных ракового регистра в серию монографий МАИР «Рак на пяти континентах» с VI по X том. В ранговом распределении ЗНО в мире Санкт-Петербург по данным 400 раковых регистров находится на 324 месте среди мужчин и на 315 месте среди женщин [19]. Между тем, многие учреждения страны, в первую очередь федеральные, не пересылают выписки из истории болезни в территориальные раковые регистры.

Для правильной оценки онкологической ситуации вообще и в связи с изучением влияния экологических факторов на заболеваемость ЗНО необходимо располагать надежной базой онкологических данных. Именно проблеме совершенствования информационных систем для научно обоснованного проведения эпидемиологических и организационных исследований и принятия решений посвящена настоящая статья.

Обязательная и повсеместная регистрация онкологических больных на всей территории СССР была введена в 1953 г.

Решение о переводе на автоматизированную систему обработки данных в СССР было принято Коллегией Минздрава СССР в 1975 г. Отраслевая экспериментальная автоматизированная система обработки информации (АСОИ) об онкологических больных, подготовленная нами совместно с сотрудниками НИИ онкологии им. Н.Н. Петрова МЗ СССР, **была принята в эксплуатацию в декабре 1985 г.**

Мы полагали, что после разработки АСОИ страна перейдет на формирование государственной отчетности по мировым стандартам, но этого не произошло, и в результате мы накопили комплекс проблем, в связи с которыми многие аналитические показатели не отражают реальной онкологической ситуации.

При этом за последние десятилетия наметились серьезные успехи в работе онкологической службы. Существенно увеличился коечный фонд, многие онкологические диспансеры обновили диагностическое оборудование, в том числе лучевой диагностики и лечения. Значительно возрос профессиональный уровень клиницистов, внедрены в практику новые эффективные лекарственные препараты. В итоге существенно снизилась смертность населения от ЗНО (в стандартизованных показателях, устраняющих различия возрастного состава населения). Однако порядок сбора информации и многие критерии оценки деятельности онкологической службы остались прежние. **Необходима радикальная перестройка системы с учетом того, какие показатели можно считать надежными, а какие – нет.**

Перечень основных аналитических показателей, которым нельзя доверять:

- 1) удельный вес ранних стадий;
- 2) показатель запущенности (IV стадия);
- 3) годовая летальность;
- 4) контингенты онкологических больных;
- 5) контингенты онкологических больных, состоящих на учете 5 лет и более;
- 6) показатель активно выявленных больных.

Перечень аналитических показателей, на которые следует опираться при оценке деятельности онкологической службы и проведении эпидемиологических исследований:

- 1) показатель заболеваемости;
- 2) показатель смертности;
- 3) индекс достоверности учета (ИДУ);
- 4) показатель выживаемости больных ЗНО (при условии тщательного прослеживания судеб больных);
- 5) динамика стандартизованных показателей смертности населения от ЗНО.

В мире существуют две системы учета ЗНО: мировая (рис. 1) и принятая в Российской Федерации (рис. 2).

Порядок сбора данных о ЗНО по международным стандартам (МАИР-МАРР) предусматривает сбор данных строго за календарный год. Например, при осуществлении сбора данных за 2015 г. включаются все случаи ЗНО, выявленные с 01.01.2015 по 31.12.2015. Весь следующий 2016 г. данные уточняются и дополняются, а материалы могут быть обобщены и изданы не ранее 2017–2018 гг.

Сбор данных о деятельности онкослужбы в СССР и РФ (для государственного отчета по форме № 7) за 2015 г. включает неполный 2015 г. + «хвосты» за предыдущий год, не вошедшие в отчет 2014 г.

Отчет за прошедший год должен быть утвержден в местных органах самоуправления не позднее 20 января. Естественно, что формирование сводного отчета осуществляется не после 31.12, а намного раньше, с учетом объема первичных данных.



Рис. 1. Схема формирования данных о ЗНО по международным стандартам

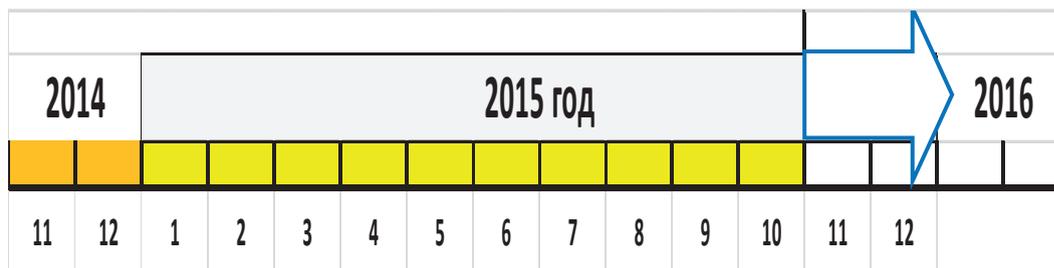


Рис. 2. Схема формирования данных о ЗНО в России

Если для показателя заболеваемости населения ЗНО потери относительно невелики, и вполне допустимо осуществлять анализ динамики процесса, то на ряд аналитических показателей такой порядок оказывает катастрофическое воздействие. Это связано с тем, что регистрация первичных случаев ЗНО осуществляется, а данные об умерших за последний период сводки первичных случаев ЗНО отсутствуют. Не случайно Госкомстат осуществляет не только ежемесячную сводку, но и в феврале следующего года добавляет к числу умерших еще так называемый «13-й месяц года». Реально же сводные таблицы об умерших можно получить в системе Госкомстата только осенью.

Спешка в обобщении данных о заболевших для расчета заболеваемости и ряда аналитических показателей приводит к искажению реального состояния онкологической службы, еще дополняемую колоссальным административным давлением всех вышестоящих структур.

До настоящего времени за последние 30 лет от России данные о заболеваемости населения ЗНО в монографиях МАИР «Рак на пяти континентах» был представлен только от Санкт-Петербурга (Ленинграда) [19].

Ниже будет проведено сравнение официальных данных государственной отчетности с реальными показателями из баз данных 8 раковых регистров, работающих по нашим программам, которые подготовлены к включению в очередной XI том МАИР «Рак на пяти континентах».

Причины, по которым нельзя доверять указанным выше основным шести аналитическим показателям государственной отчетности онкологической службы, следующие.

I. Аналитических показатели, которым нельзя доверять

1. Удельный вес ранних стадий

В 2016 г. удельный вес ранних стадий ЗНО (I + II) по России составил 53,7%, а по некоторым административным территориям – более 60% (Воронежская, Мурманская, Самарская области и Республика Крым) [12]. В этом случае 5-летняя выживаемость больных (по всем ЗНО C00-96) должна была бы составлять для стадии I – не менее 90% и для стадии II – не менее 80%, а реально этот показатель, исчисленный по базам данных отмеченных раковых регистров, существенно ниже. Причем удельный вес ранних стадий исчисляется на основе отчета по форме № 7 на оба

пола, тогда как в структуре онкопатологии имеются существенные гендерные различия. По материалам БД ПРР СПб видно, что в первый год погибает 45% мужчин и 32% женщин из числа первично учтенных больных ЗНО. Более низкий уровень умерших может быть связан с ограничением доступа к базе данных умерших.

На рис. 3 мы представляем расчеты 5-летней выживаемости мужчин, больных ЗНО, по стадиям заболевания. Совершенно очевидно, нигде I стадия не превысила 80%, а вторая – 60%. Мы располагаем базами данных 8 административных территорий, но приводим только 4, так как распределение показателей 5-летней выживаемости по стадиям однотипно, в чем наши коллеги могут убедиться по материалам своих раковых регистров.

Основными локализациями ЗНО являются желудок и легкие. По отчетным данным, удельный вес ранних стадий по раку желудка в среднем по России составляет 31,9% [3], а по некоторым территориям – более 40% (Камчатский край, Магаданская, Мурманская, Самарская области и Приморский край [3]), а реально он не превышает 10% (в Википедии указано 7%). На рис. 4 мы видим, что больные с установленной стадией I заболевания погибают в течение 5 лет в 25–40% случаев, со стадией II – в 65–70%, не говоря уже о больных со стадиями III и IV.

Относительно рака легкого официальные данные по удельному весу стадий I и II – 27,3% (Россия), на ряде территорий – более 30 и даже 40% [12]. Реальные данные, исчисленные на основе баз данных ПРР, показывают, что их опять же не более 10% (рис. 5). Рак желудка и рак легкого – ведущие локализации: они оказывают основное влияние на структуру онкопатологии.

Совсем плохо с этими данными по раку печени: в среднем по России удельный вес стадий I и II равен 9,8%, в Липецкой области – 25,8, в Рязанской – 28,0, в Северной Осетии – 37,5% [3]. Реально должно быть 0%. Об этом четко свидетельствуют данные по 9 административным территориям России. Причем, как это видно на рис. 6, практически все больные в любой стадии заболевания в 80–90% случаев погибают в первый год наблюдения [3]. Медиана выживаемости для этой группы больных составляет 3 месяца [4–5, 9–12].

Такая же закономерность прослеживается и в случае рака поджелудочной железы (рис. 7).

Важно отметить, что не по всем локализациям ЗНО картина столь печальна. Вполне приемлемы уровни постадийной 5-летней выживаемости больных раком молочной железы (рис. 8) и раком предстательной железы (не показано).

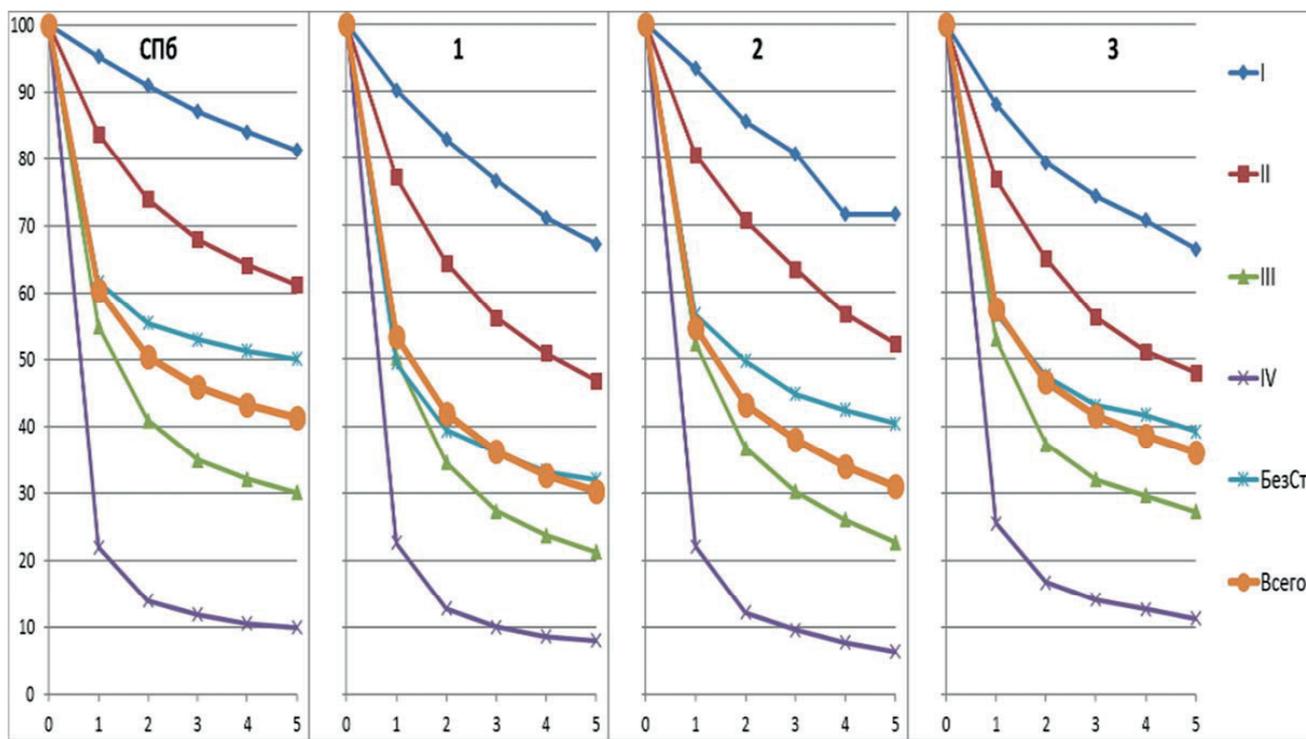


Рис. 3. Пятилетняя выживаемость мужчин, больных ЗНО, по стадиям заболевания в Санкт-Петербурге и некоторых территориях СЗФО РФ. С00-96

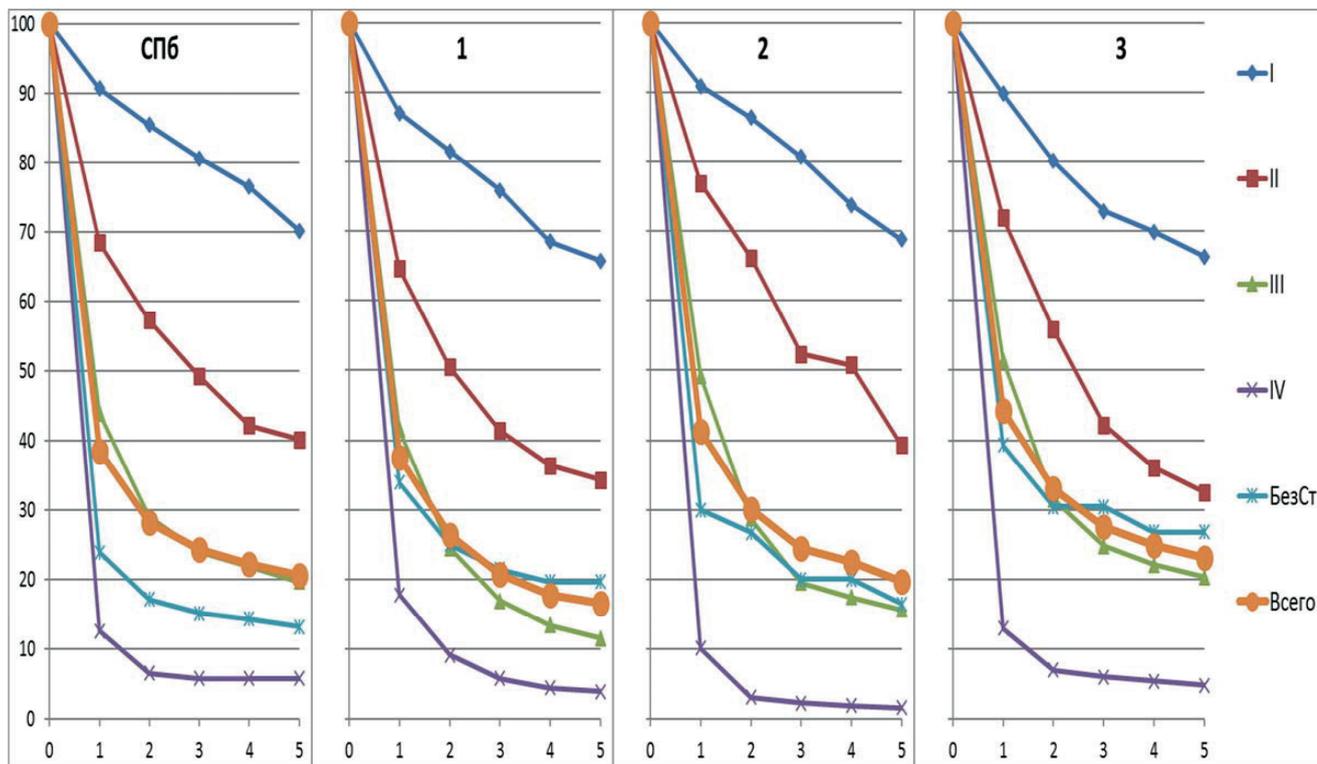


Рис. 4. Пятилетняя выживаемость мужчин, больных раком желудка, в Санкт-Петербурге и некоторых территориях СЗФО РФ. С16

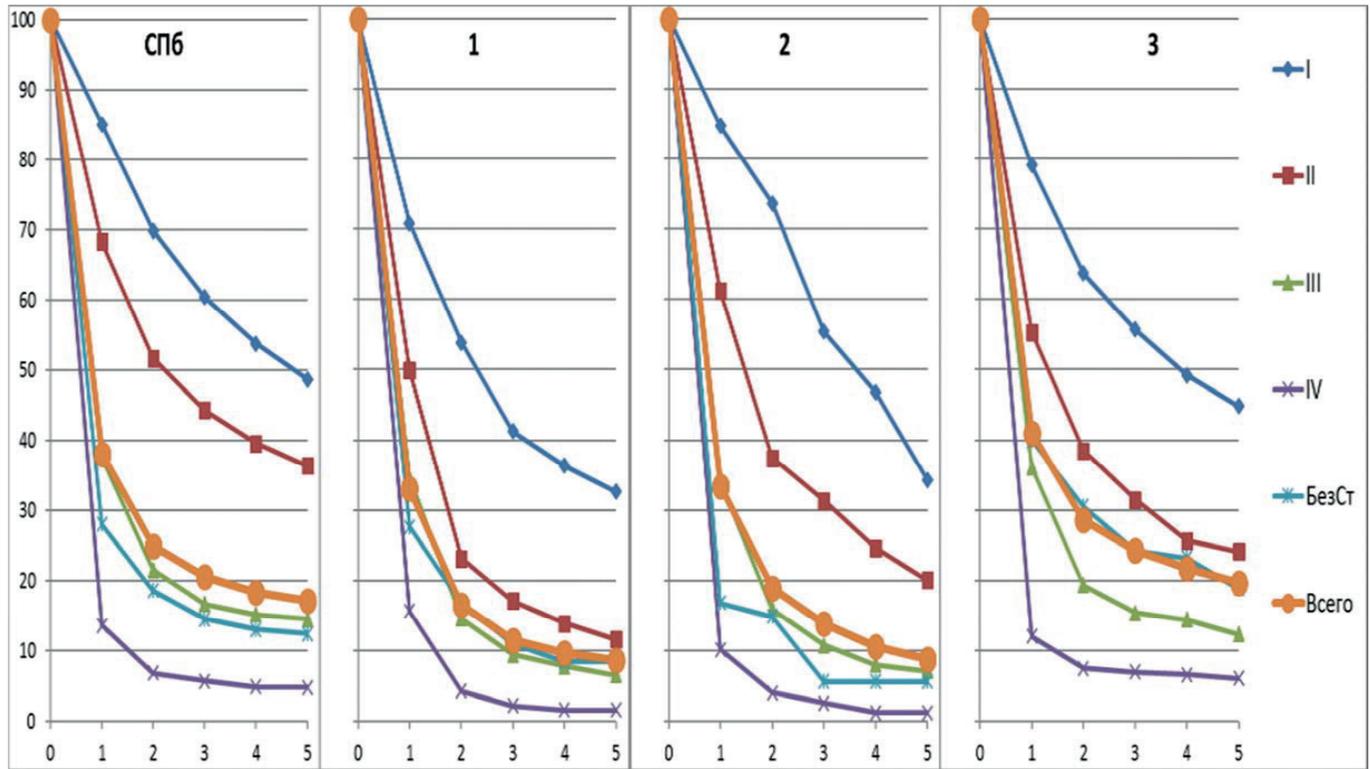


Рис. 5. Пятилетняя выживаемость мужчин, больных раком легких, в Санкт-Петербурге и некоторых территориях СЗФО РФ. С33, 34

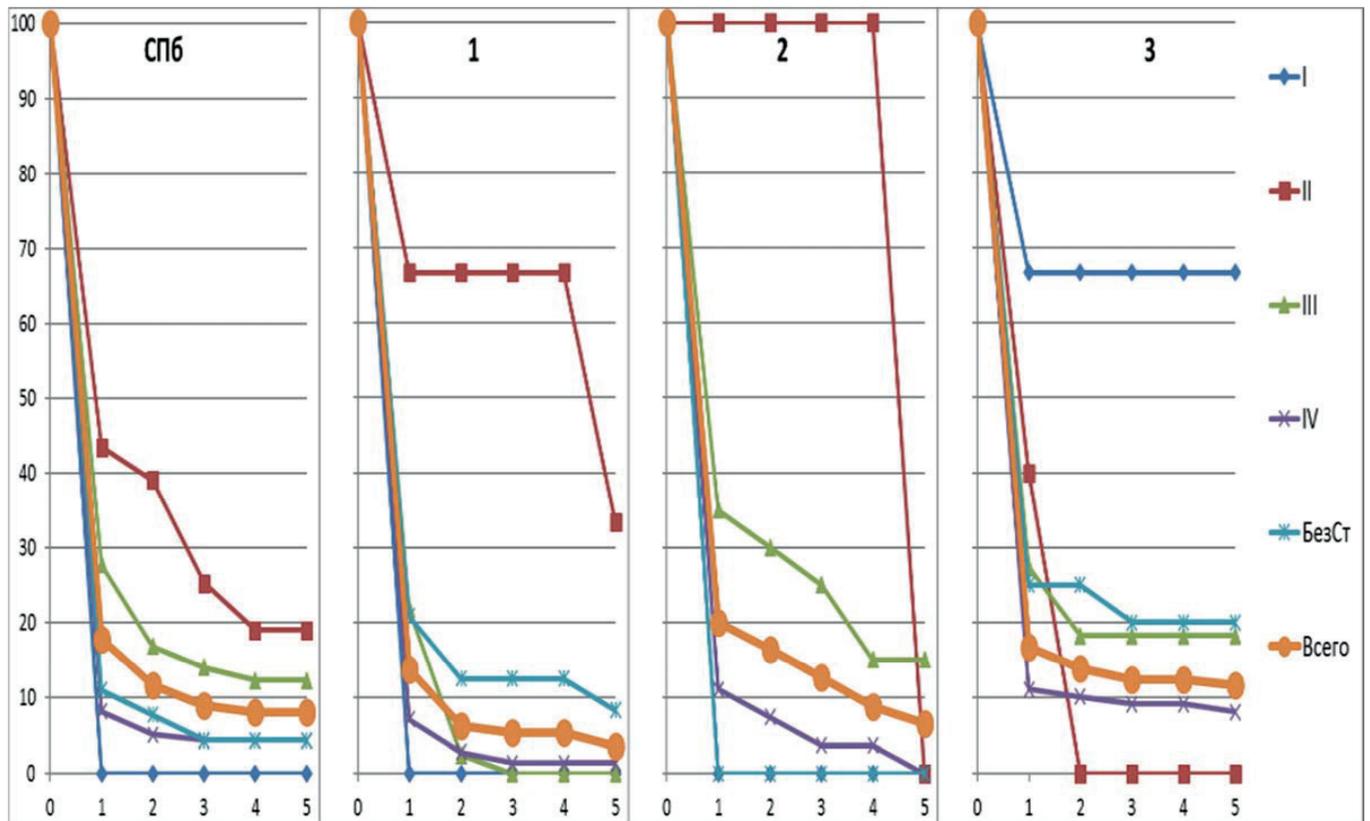


Рис. 6. Пятилетняя выживаемость мужчин, больных раком печени, в Санкт-Петербурге и некоторых территориях СЗФО РФ. С22

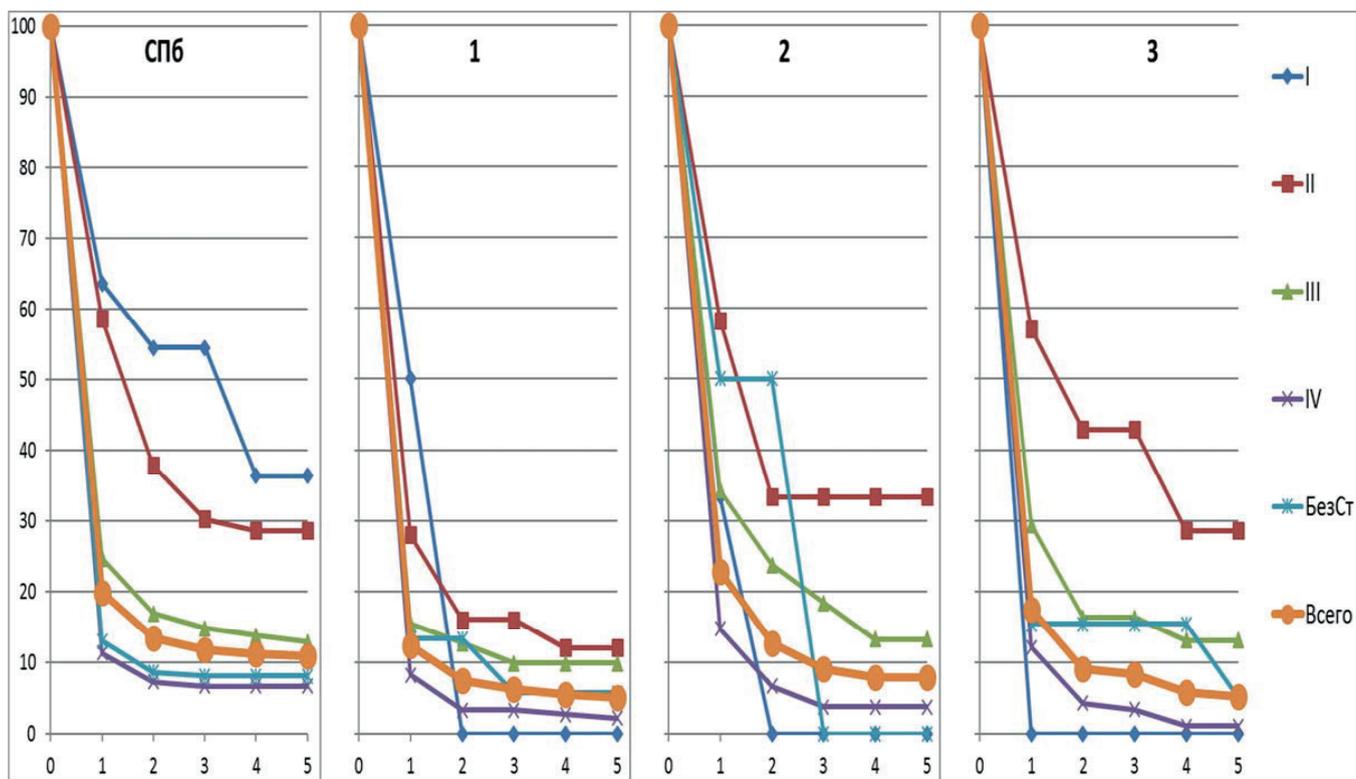


Рис. 7. Пятилетняя выживаемость мужчин, больных раком поджелудочной железы, в Санкт-Петербурге и некоторых территориях СЗФО РФ. С25

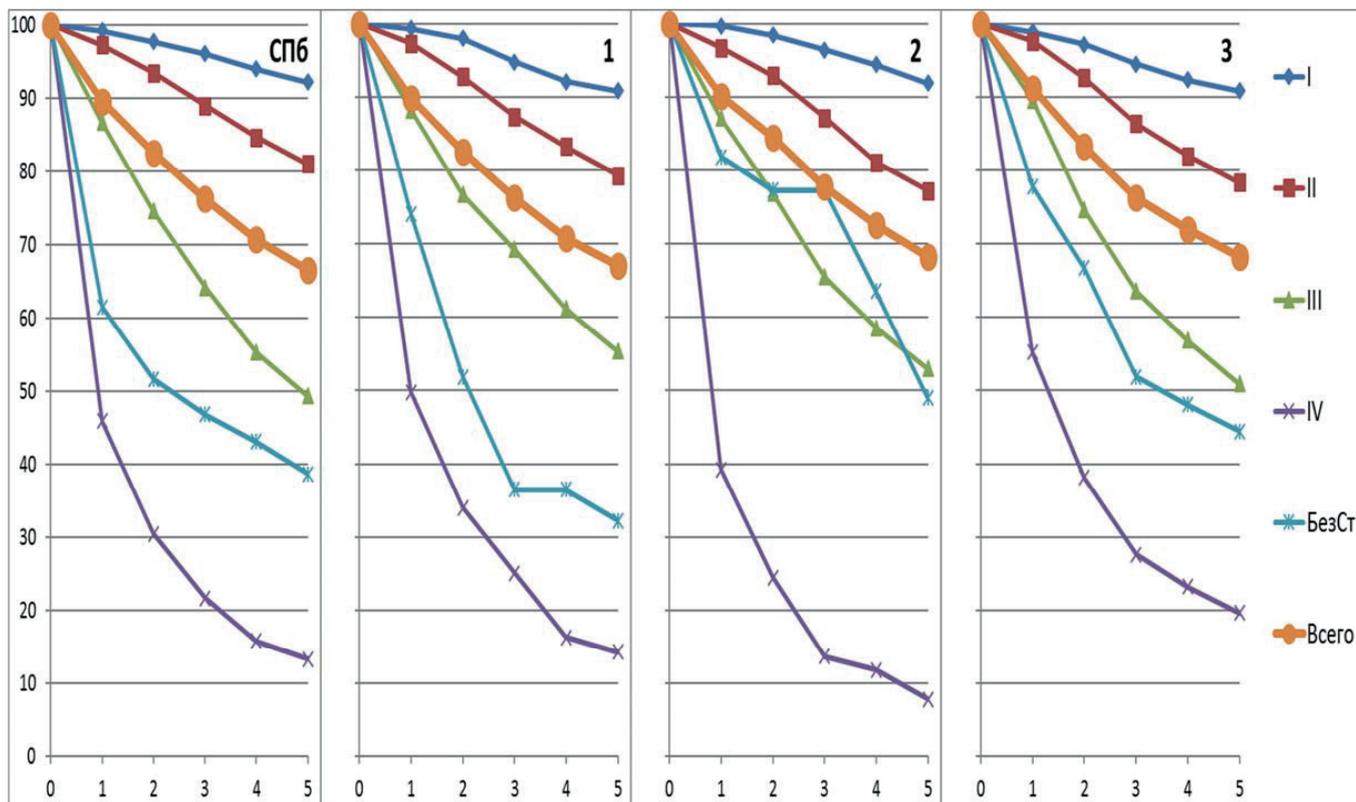


Рис. 8. Пятилетняя выживаемость женщин, больных раком молочной железы, в Санкт-Петербурге и некоторых территориях СЗФО РФ. С50

2. Показатель запущенности (IV стадия)

Показатель запущенности (удельный вес больных, выявленных на стадии IV заболевания) в связи с сильным административным давлением формируется на местах нередко в угоду вышестоящей организации. Можно проследить динамику этого процесса. При увеличении претензий руководства всех уровней к большой величине удельного веса IV стадии **часть больных в последующий год перебрасывается в стадию III или группу больных без указания стадии**. В любом случае, этот показатель не может быть меньше показателя одногодичной летальности, который, как мы видим, собирает всех больных, умерших на любой стадии заболевания, а их также немало.

3. Одногодичная летальность

Одногодичная летальность и удельный вес больных, выявленных со стадией IV заболевания, **находятся в одной связке недостоверных показателей деятельности онкологической службы**.

Достаточно рассмотреть их уровень на фоне реальных удельных весов гибели больных, исчисленных

на основе баз данных популяционных раковых регистров (рис. 9) [3].

Как видно из рисунка, реально на первом году наблюдения погибает не 20–25%, а значительно больше пациентов, особенно мужчин (учитывая специфику локализационной структуры) [5, 10, 12].

Длительное время мы могли опираться только на базу данных ПРР Санкт-Петербурга. После того как мы помогли ряду административных территорий привести в порядок базы данных для включения в очередное издание МАИР «Рак на пяти континентах» т. XI и проанализировали эту ситуацию по другим регистрам, оказалось, что **везде удельный вес умерших в первый год наблюдения существенно выше аналитических показателей государственной отчетности (рис. 10)**.

Совершенно очевидно, что одногодичная летальность, исчисленная из форм государственной отчетности, не соответствует реальности, **причем данные по России из отчета (форма № 7) можно получить только на оба пола и только при расчете наблюдаемой выживаемости**. Но среднее есть среднее, рассмотрим этот показатель по отдельным странам (табл. 1–3).

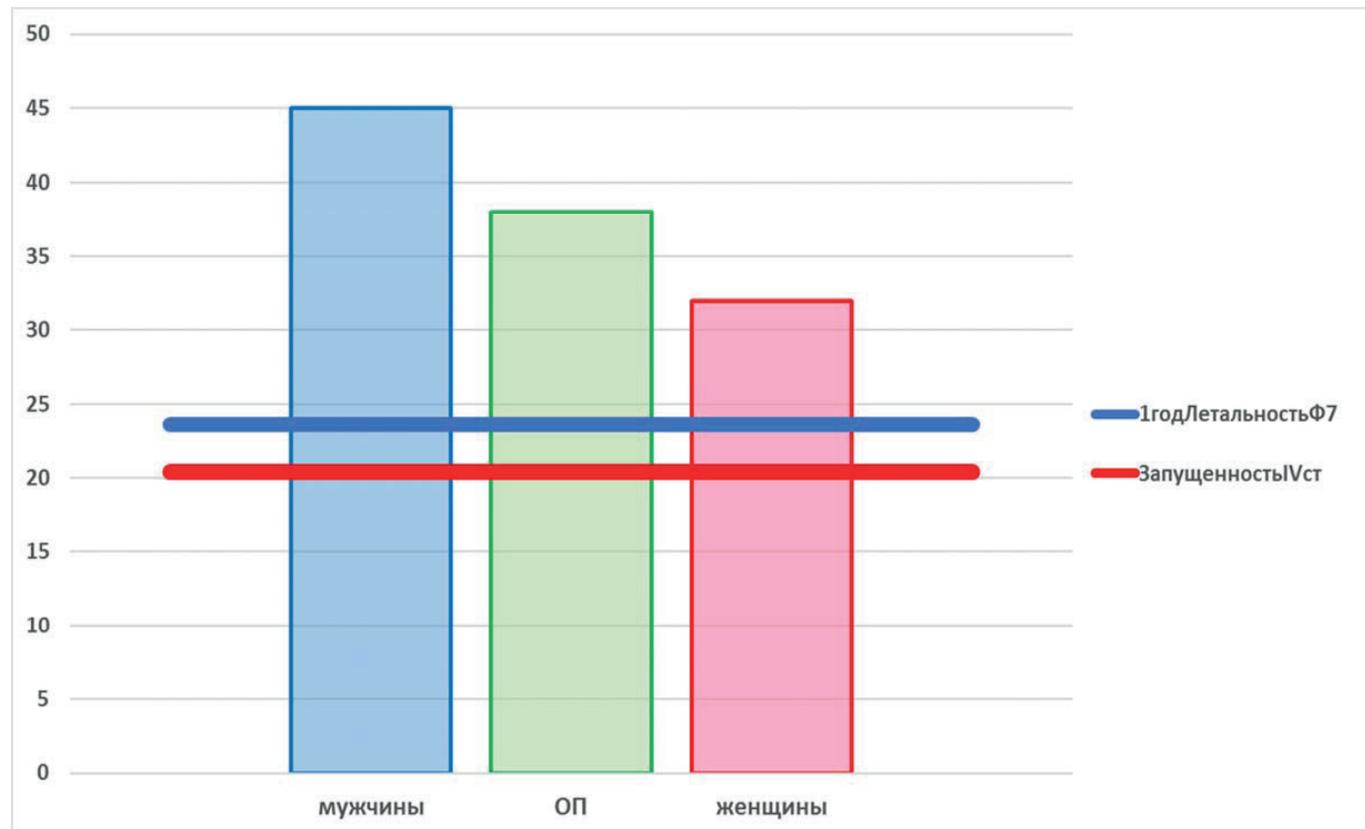


Рис. 9. Одногодичная летальность, запущенность (форма 7) и летальность больных ЗНО на первом году наблюдения. БД ПРР Санкт-Петербург

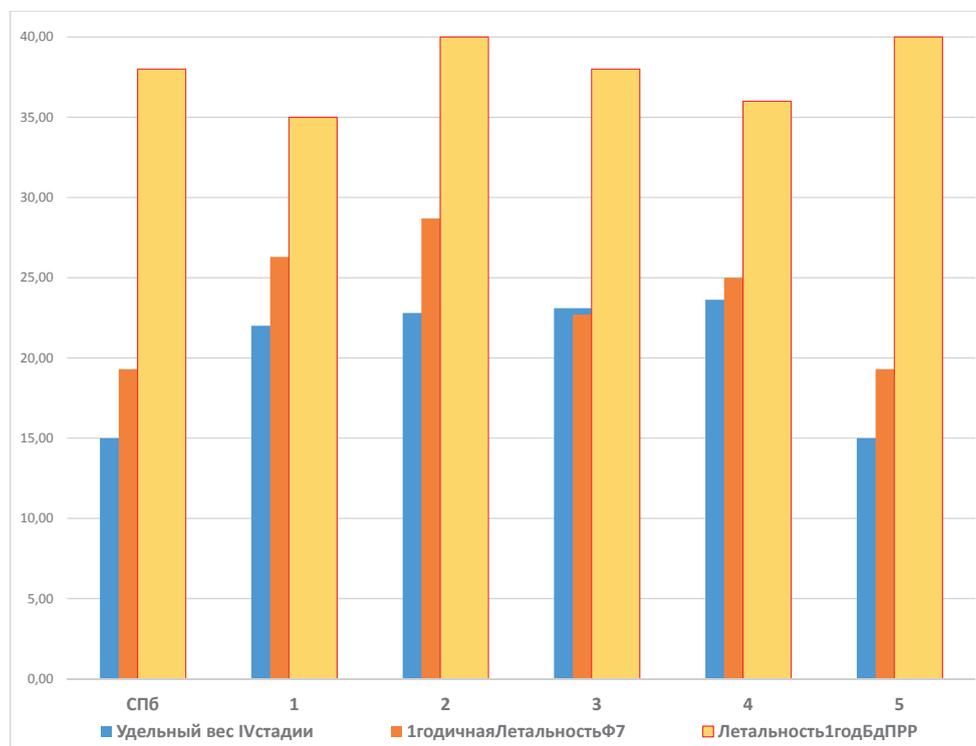


Рис. 10. Сравнительная характеристика удельного веса IV стадии с одногодичной летальностью (БД ПРР и форма № 7 государственной отчетности) [2, 6]

Табл. 1

Одногодичная летальность больных ЗНО в России и европейских странах (Eurocare 4) (%)

Всего (С00-96)	Наблюдаемая	Относительная
Европа (оба пола)	37	35
мужчины	42	39,6
женщины	31	30,8
Россия (оба пола) форма № 7 (2016)	23,2	–

Табл. 2

Летальность мужчин, заболевших ЗНО, на первом году наблюдения (%) в европейских странах

Страна	%	Страна	%
Польша	60,0	Италия	40,0
Чехия	56,0	Германия	40,0
Эстония	56,0	Финляндия	40,0
Дания	55,0	Норвегия	35,0
Уэльс	55,0	Австрия	31,0
Англия	50,0	Франция	30,0
Европа	42,0	Швеция	30,0

Летальность по ЗНО в 2016 г.
на первом году наблюдения (%)

Табл. 3

Европа, женщины	
Страна	%
Дания	43,0
Польша	42,0
Англия	40,0
Чехия	40,0
Эстония	38,0
Норвегия	28,0
Финляндия	28,0
Австрия	25,0
Италия	25,0
Франция	25,0
Швеция	24,0
В среднем по Европе	31,0
Россия, оба пола, по форме № 7	
Регион	%
Ленинградская область	18,2
Московская область	15,9
Ямало-Ненецкий а. о.	15,0
Ростовская область	14,7
г. Севастополь	11,8
В среднем по России	23,2

Напрашивается вопрос: почему многие больные из России стремятся лечиться в Германии и Англии, где в течение года погибает 40–50% больных, и не едут в Ростовскую и Московскую области, где этот показатель в разы меньше?

Представленные материалы тщательного прослеживания судеб больных по европейским странам показывает, что данные формы № 7 не соответствуют реальному состоянию онкологической службы России. Официальный показатель одногодичной летальности практически в два раза ниже реального, что **подтверждается и нашими материалами 8 лучших раковых регистров России**, чьи материалы отобраны в очередной XI том МАИР «Рак на пяти континентах».

4. КОНТИНГЕНТЫ ОНКОЛОГИЧЕСКИХ БОЛЬНЫХ

При подготовке школы онкологов ВОЗ-МАИР, которая была проведена в 2015 г. по инициативе директора

НИИ онкологии им. Н.Н. Петрова, проф. А.М. Беляева, мы опросили наших коллег из раковых регистров всех административных территорий России, желающих бесплатно принять участие в этом мероприятии, а после обучения предложили представить данные в МАИР. Нам нужно было решить, где более качественно осуществляется работа с базой данных ПРР. Анализируя полученные данные, мы установили, что **с 2011 г. на 22 административных территориях России у врачей раковых регистров не было доступа к базе данных умерших** на своей территории, следовательно, в значительной мере исключалась возможность проследить судьбу больных ЗНО, состоящих на учете. На многих территориях, вернувших себе это право, некоторое время тоже было невозможно отметить дату смерти больных. Поэтому **официальные данные о том, что в России контингенты больных составляют 3,5 млн человек, не соответствует истине**. По нашему мнению, их реальное число на 30–35% меньше, но большее значение имеет следующий аналитический показатель.

5. КОНТИНГЕНТЫ ОНКОЛОГИЧЕСКИХ БОЛЬНЫХ, СОСТОЯЩИХ НА УЧЕТЕ 5 ЛЕТ И БОЛЕЕ

Контингенты онкологических больных, состоящих под наблюдением 5 лет и более, составляют в России, по официальным данным [3], немногим более 50% от всех ЗНО, состоящих на учете, **и этот показатель часто выдают за величину 5-летней выживаемости онкологических больных, никакого отношения к этому не имеющий**. Именно среди этой группы больных наиболее искажены аналитические параметры. Так, например, на ряде административных территорий контингенты больных, состоящих под наблюдением 5 лет и более, составляют по раку желудка (С-16) более 65% (при 5-летней относительной выживаемости больных (Eurocare 4,5) – 25,0%); по раку печени (С-22) – более 40 и 50% (при 5-летней выживаемости больных (Eurocare 4,5) – 8–9%); по раку поджелудочной железы – более 40 и до 50% (Eurocare 4,5 – 5,0%); по раку легкого – 40–50% (Eurocare 4,5 – 12–13%) и т. д. [17, 20, 22].

Именно в этой группе концентрируется наибольшее количество «мертвых душ», что связано не только с отсутствием доступа врачей к базе данных, но и с потерей связи с пациентами, их возможным переездом в другие места и многими другими причинами. Недаром для большинства раковых регистров мира прослеживание больных осуществляется в течение 5 лет, а численный состав сотрудников ПРР **многokrаtно** выше любого ракового регистра России. Показатели распространенности (prevalence rate) находятся у них в пределах 1000–1200^{0/0000}, а не в 2500–3000^{0/0000}. Индекс накопления контингента больных не 6–7, а 2–3.

6. Показатель активно выявленных больных

Данный признак очень сложно отследить и включить в регистрационную карту, на основе которой формируется БД ПРР. То есть те, кто его включил в комплекс аналитических показателей, вероятно, не представляют, каким образом **врач стационара, онкодиспансера или института** может в выписке указать факт, что данный больной выявлен активно. Если даже больной выявлен при проведении массовых обследований или программ скрининга, информация об этом не может дойти до лечащего врача в стационаре с формулировкой: «Я выявлен активно». Пройдя ряд обследований на районном или областном уровне, причем многократно, больной в подавляющем числе случаев вряд ли сможет представить такую формулировку. Благо, хотя бы убрана более детальная характеристика этого признака, предусмотренная в предыдущих отчетных формах (активно выявлен у дерматолога, гинеколога, стоматолога и т. д.). Включение в государственный отчет признака «выявлен активно» зависит от настроения врача и не имеет под собой никакой надежной основы. Активность выявления надо формулировать на качественно проводимых профилактических обследованиях и создании специальных подразделений в онкологических диспансерах. Обычно лечащие врачи направляют больных к онкологам с подозрением на ЗНО.

II. Аналитические показатели, на которые можно опираться при оценке деятельности онкологической службы

1. Показатель заболеваемости

Хотя не все первичные случаи ЗНО удается учесть, вполне возможно получить представление о характере тренда, структуре заболеваемости и динамике по возрастных показателей по России и административным территориям. **Ни один раковый регистр в мире не способен учесть все первичные случаи ЗНО, особенно по смертно выявленные случаи рака.** Однако при должном кадровом обеспечении и профессиональном уровне можно получить более качественную базу данных.

2. Показатель смертности

Более качественная характеристика распространенности рака может быть получена на строго регламентированном первичном документе «Врачебное свидетельство о смерти», хотя и здесь есть слабые места:

- а) точность диагноза, особенно при заполнении этого документа на пожилых и старческих лиц (большой процент без вскрытия умерших);
- б) сводная ведомость на умерших ограничена перечнем локализаций ЗНО;

в) регистрация умерших по месту смерти больного искажает статистику по регионам, особенно по редким локализациям и детству. Например, поскольку лечение детей осуществляется в крупных центрах, и часть из них умирают, **в Санкт-Петербурге по официальным данным смертность детей от ЗНО в 5 раз выше**, чем на отдельных территориях СЗФО РФ.

Целесообразно осуществлять разработку динамики данных смертности от ЗНО не в «грубых», а обязательно в стандартизованных показателях, анализировать структуру смертности и динамику смертности по возрастным показателям.

3. Индекс достоверности учета (ИДУ)

Индекс достоверности учета (ИДУ) – один из важнейших и наиболее объективных показателей оценки состояния онкологической помощи населению [10]. Именно по этому показателю осуществляется отбор баз данных в серии монографий МАИР «Рак на пяти континентах». Принцип простой: число умерших не должно быть больше, чем число первично учтенных случаев заболеваний. Его величина исчисляется предельно просто: число умерших делится на число случаев первичных больных, учтенных в календарный год [6, 11].

Рассмотрим необходимость широкого использования ИДУ более детально.

Высокий уровень ИДУ раскрывает реальное состояние организации системы учета первичных случаев ЗНО.

Данные литературы свидетельствуют о том, что величина ИДУ тесно связана со структурой онкологической заболеваемости и реальным удельным весом ранних стадий. **По данным США величина ИДУ у них составляет 0,2, в Европе – 0,5, по последним данным в России – тоже 0,5**, но имеются существенные колебания по регионам [7, 9].

Основные причины высокого уровня ИДУ таковы:

1. Невыполнение многими лечебно-профилактическими учреждениями (ЛПУ), особенно НИИ, исследовательскими центрами и частными ЛПУ, порядка документооборота, а проще – нежелание передавать выписки из истории болезни на онкологических больных по месту их постоянного жительства. Эти потери значительны.

2. Многие онкологические больные, в том числе дети и взрослые, осуществляющие лечение в специализированных клиниках (гематологических, офтальмологических, церебральных и других), находятся под наблюдением в этих клиниках, и к районному онкологу они не обращаются даже в том случае, ког-

да выписка из истории болезни передавалась по месту жительства. В этих условиях районный онколог не включает эти случаи ЗНО в госотчетность. Потери относительно невелики.

Представим распределение ИДУ по административным территориям России отдельно для мужчин и женщин по всем ЗНО (С00-96).

Индекс достоверности учета онкологических больных (все ЗНО)

ИДУ выше 0,7 исчислен для мужчин Кемеровской и Ленинградской областей и для г. Москва при среднероссийском показателе 0,58. Для женщин этот по-

казатель существенно ниже – 0,42, а максимальные уровни (более 0,5) зафиксированы в Ленинградской и Кемеровской областях, а также в г. Москва (табл. 4, 5) [2].

Средние величины ИДУ скрывают реальное состояние проблемы, прежде всего, по ведущим ЗНО с высоким уровнем летальности – это рак желудка (РЖ) и рак легкого (РЛ), чей удельный вес в структуре онкологической заболеваемости солиден – 16,3%. В 2016 г. число учтенных случаев ЗНО по этим локализациям составило 97602, реальное же число больных и удельный вес этой группы ЗНО существенно выше [2].

По локализациям с высоким уровнем летальности ИДУ нередко превышает 1,0. Безусловно, нас не мо-

Табл. 4

Ранжирование ИДУ ЗНО для мужского населения по административным территориям России (С 00-96), 2016 г. [2]

Территория	ИДУ	Территория	ИДУ
Кемеровская область	0,78	Республика Коми	0,60
Ленинградская область	0,72	Смоленская область	0,59
г. Москва	0,70	...	
Республика Калмыкия	0,69	Калининградская область	0,59
Чукотский авт. округ	0,69	...	
Тульская область	0,67	Кировская область	0,58
Вологодская область	0,67	Россия в целом	0,58
Костромская область	0,67	...	
г. Севастополь	0,67	г. Санкт-Петербург	0,58
...		Респ. Кабардино-Балкария	0,57
Астраханская область	0,63	...	
Республика Карелия	0,62	Республика Дагестан	0,55
Республика Хакасия	0,62	Архангельская обл. (б/а.о)	0,55
Челябинская область	0,62	Респ. Северная Осетия	0,55
Свердловская область	0,62	...	
...		Ставропольский край	0,53
Псковская область	0,61	Мурманская область	0,53
...		Магаданская область	0,53
Еврейская авт. область	0,60	...	
Волгоградская область	0,60	Нижегородская область	0,49
Республика Башкортостан	0,60	Новгородская область	0,49
Ростовская область	0,60	Омская область	0,48
...		...	
Ульяновская область	0,60	Республика Ингушетия	0,37

**Ранжирование ИДУ ЗНО для женского населения по административным территориям России
(С 00-96), 2016 г. [2]**

Территория	ИДУ	Территория	ИДУ
Ленинградская область	0,57	Россия в целом	0,42
г. Москва	0,55	Архангельская обл. (б/а.о)	0,42
Кемеровская область	0,52	...	
Республика Калмыкия	0,48	Курская область	0,40
Владимирская область	0,48	Мурманская область	0,40
Республика Бурятия	0,47	Новосибирская область	0,40
Тверская область	0,47	Псковская область	0,39
Еврейская авт. область	0,47	Брянская область	0,39
Республика Крым	0,47	Рязанская область	0,39
г. Санкт-Петербург	0,47	Смоленская область	0,39
Тульская область	0,47	...	
...		Магаданская область	0,34
г. Севастополь	0,43	Ивановская область	0,34
Калининградская область	0,43	Новгородская область	0,34
Республика Коми	0,43	Саратовская область	0,33
Вологодская область	0,43	...	
Республика Карелия	0,43	Республика Мордовия	0,27
...		Республика Ингушетия	0,24
Калужская область	0,42		

жет удовлетворить и уровень ИДУ и 0,9, и 0,8. Здесь мы тоже имеем существенные потери из-за недоучета первичных случаев ЗНО. Вероятно, более или менее удовлетворительным можно считать величину ИДУ в пределах 0,7, но не в целом для всех ЗНО, а для опухолей с высоким уровнем летальности.

Этот показатель достаточно нагляден **при анализе данных по локализациям ЗНО с высоким уровнем летальности**. Весь недоучет первичных больных мог бы дополнить число вновь выявленных больных (табл. 6) [3, 7]. Рассмотрим эти показатели по СЗФО РФ.

Еще одним дополнением могло бы быть сравнение этого показателя по возрастным группам: таким образом мы могли бы увеличить абсолютное число первичных случаев заболеваний на 15–20% [3, 7].

Величина ИДУ тесно связана со структурой заболеваемости: чем больше удельный вес ЗНО с высоким уровнем летальности, тем выше ИДУ. В 2016 г. в России ИДУ по ряду локализаций был выше 1,0. Так обстоит дело для рака легкого на 7 территориях (плюс выше 0,9 на 17 территориях). Для рака желудка – на

3 территориях (Карачаево-Черкесия – 1,1, Республика Адыгея – 1,03, Северная Осетия – 1,01) плюс выше 0,9 на 10 территориях. Для рака печени – на 49 территориях (плюс более 0,9 – 21 территория), для рака поджелудочной железы – на 52 территориях (на 18 территориях 0,9 и более). Только на 16 территориях величина ИДУ менее 0,9. ИДУ существенно отличается при сравнении по возрастным группам (чем старше возраст больных, тем его величина больше, даже при локализациях с невысоким уровнем летальности) [2].

Величина ИДУ несколько лет назад составляла для Чеченской республики 0,2 – замечательный показатель, но это не были объективные данные, просто в Чечне по официально представляемым данным практически никто не умирал. Сейчас ИДУ равен 0,5. Данные об умерших скрывались, возможно, по меркантильным соображениям [2].

Россия – огромная страна. Не на всех административных территориях имеется возможность обеспечить должный уровень кадрового обеспечения, профессиональную подготовку врачей, необходимый

**Индекс достоверности учета по некоторым локализациям ЗНО
в Северо-Западном федеральном округе**

Территория	С15	С22	С25	С33, 34
Россия	0,88	1,22	1,00	0,87
Северо-Западный ФО	0,89	1,14	0,96	0,89
Архангельская область	0,81	0,81	0,92	0,86
Вологодская область	1,16	1,37	1,11	0,94
Калининградская область	0,97	1,26	1,06	0,96
г. Санкт-Петербург	0,87	1,01	0,95	0,85
Ленинградская область	1,12	1,71	1,14	1,10
Мурманская область	0,69	1,00	0,85	0,72
Новгородская область	0,67	1,50	0,85	0,81
Псковская область	0,90	0,81	0,95	0,91
Республика Карелия	0,92	1,55	0,85	0,89
Республика Коми	0,78	0,82	0,78	0,85

уровень диагностики и лечения больных, тем более современную систему сбора, накопления и анализа данных деятельности онкологической службы. Даже в крупных городах многие должности районных онкологов пустуют. Работа сотрудников раковых регистров оплачивается по остаточному принципу. Для получения надежных данных нужны профессионалы, современное оборудование, достойная заработная плата.

Индекс достоверности учета онкологических больных раком желудка (С16)

По официальным данным, ежегодно в России регистрируется более 37000 первичных случаев РЖ (31135 в 2016 г.) и более 29000 умерших (29549 в 2016 г.). Реальное число первичных случаев РЖ в России значительно выше, о чем свидетельствуют расчеты ИДУ [2].

В целом **на оба пола** ИДУ более 1,0 отмечен на административных территориях трех автономных республик: Карачаево-Черкесии, Адыгеи и Северной Осетии. **У мужчин** к этому добавляются Курганская, Кемеровская области и г. Москва. **У женщин** ИДУ больше 1,0 еще и в Еврейской а. о., Забайкальском крае и г. Севастополь. На картограмме (рис. 11) представлено распределение ИДУ по РЖ.

ИДУ по РЖ **на оба пола** более 0,9 отмечен на 10 административных территориях России, **у мужчин** – на 11, **у женщин** – на 7. С учетом установленного порядка регистрации смерти можно предположить, что в Москве высокий уровень ИДУ может быть связан со стремлением онкологических больных лечиться в

столичных центрах. Там и фиксируется факт смерти больного, но все равно величина ИДУ превышает разумные пределы, так как она не должна превышать 0,8. Число территорий, где ИДУ по РЖ 0,8 и больше – 41, то есть почти половина страны (табл. 7). В среднем по России ИДУ больных РЖ (оба пола) равен 0,8, в Москве его величина – 0,99, в Санкт-Петербурге – 0,75 [5, 7, 9].

Следовательно, недоучет первичных случаев РЖ составляет не менее 20–25%, а это плюс **7–10 тыс.** больных. В мировом сообществе при ранговом распределении стандартизованных уровней онкологической заболеваемости (все ЗНО) Россия, как и Санкт-Петербург, находятся на 315–324 месте. Более тщательный учет первичных случаев ЗНО мог бы переместить нас на двухсотые места. В Санкт-Петербурге ИДУ по РЖ составляет 0,75, что тоже немало. Однако при рассмотрении этого индекса по возрастно-половым группам выясняется, что в старших возрастных группах ИДУ существенно выше названной величины. Это же относится ко многим административным территориям и, в среднем, по России [2].

Индекс достоверности по больным раком легкого

Ежегодно в России регистрируется более 60000 (60467 в 2016 г.) первичных случаев РЛ, в том числе 48058 среди мужчин и 12409 среди женщин. Число умерших – более 50000 (51476 в 2016 г.).

Исследование показало, что в 2016 г. на 7 административных территориях России ИДУ по РЛ был выше 1,0 (**на оба пола**), наиболее высокий ИДУ исчислен



Рис. 11. Индекс достоверности учета по раку желудка [12]. Картограмма подготовлена д.м.н. И.А. Красильниковым

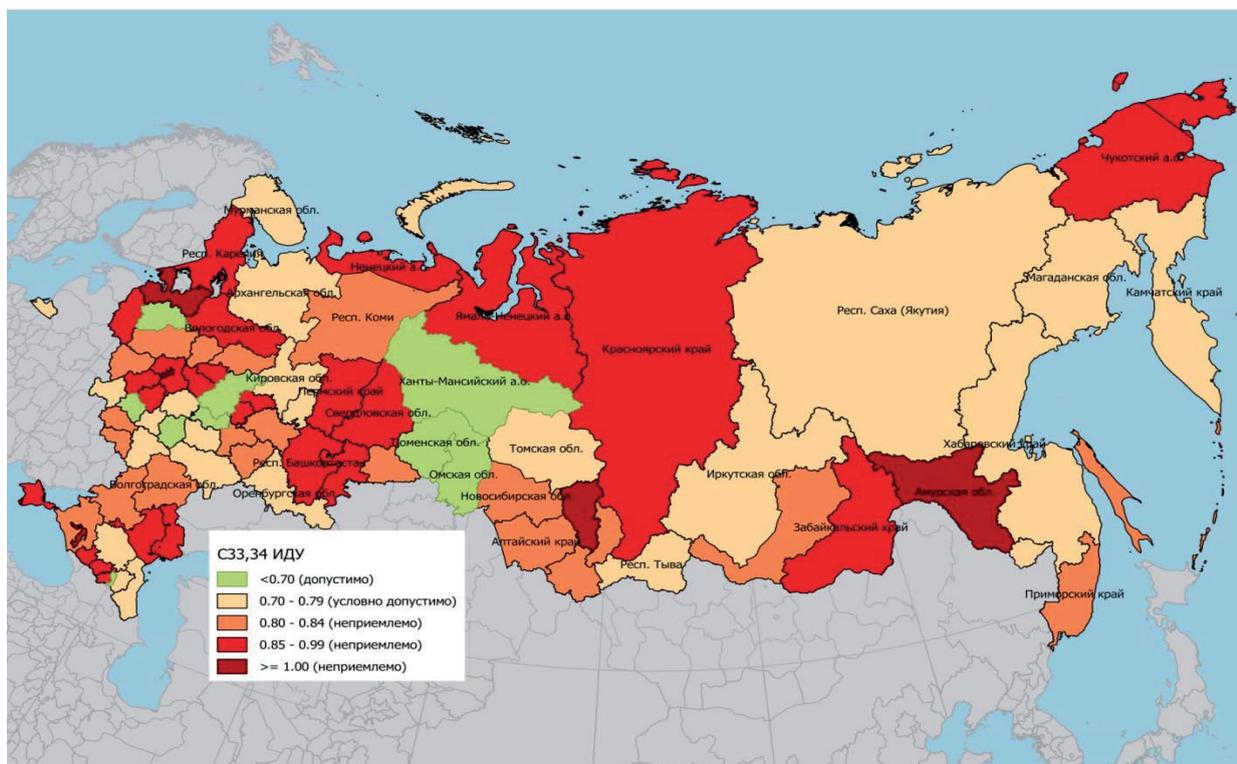


Рис. 12. Индекс достоверности учета по раку легких [1]

**Индекс достоверности учета больных раком желудка по административным территориям России
(оба пола, 2016 г.)**

Территория	ИДУ	Территория	ИДУ
Республика Карачаево-Черкесия	1,11	Ставропольский край	0,79
Республика Адыгея	1,03	...	
Респ. Северная Осетия	1,01	Самарская область	0,75
г. Москва	0,99	г. Санкт-Петербург	0,75
Кемеровская область	0,99	...	
Город Севастополь	0,97	Республика Коми	0,72
Курганская область	0,97	Воронежская область	0,72
Забайкальский край	0,93	Краснодарский край	0,72
Ленинградская область	0,93	Мурманская область	0,72
Республика Саха (Якутия)	0,91	...	
Московская область	0,90	Архангельская обл. (б/а.о)	0,69
Псковская область	0,90	...	
Тверская область	0,90	Новгородская область	0,65
...		...	
Челябинская область	0,80	Пензенская область	0,62
Россия	0,80	Республика Мордовия	0,61
Оренбургская область	0,80	Тюменская обл. (б/а.о)	0,58
...		Магаданская область	0,56
Республика Карелия	0,79	...	

для г. Севастополь (1,23), еще на 17 территориях его величина составляла более 0,9. На рис. 12 представлена картограмма с распределением ИДУ по уровню. Выявлены территории с величиной ИДУ более 1,0 и с неприемлемыми уровнями 0,9 и 0,8.

Среди **мужчин** ИДУ по РЛ больше 1,0 зафиксирован на **12** территориях. Максимальная величина 1,2 исчислена для г. Москва; на 14 территориях ИДУ составил более 0,9. У **женщин** ИДУ по РЛ больше 1,0 определен для **7** территорий, максимальная величина для Севастополя (1,35), больше 0,9 величина ИДУ выявлена на 7 территориях. Наибольшие величины ИДУ регистрируются в Севастополе, Москве, Ленинградской области (табл. 8).

С учетом порядка выдачи врачебных свидетельств о смерти можно предположить, что высокий ИДУ по РЛ и других новообразований в Москве в большей степени может быть связан с тем, что больные, леченные и умершие в Московских ЛПУ, регистрируются умершими не по месту постоянного проживания, а по ме-

сту смерти, тогда как по другим административным территориям высокий уровень ИДУ свидетельствует о существенном недоучете больных. Анализ **ИДУ по РЛ в динамике в целом в России по возрастным группам** показал, что с 2000 по 2016 г. у мужчин по всем возрастным группам ИДУ снизился, а у женщин, начиная с 35-летнего возраста, существенно возрос. В Санкт-Петербурге эти закономерности можно проследить с 1985 г. Выявлены практически те же тенденции. Важно обратить внимание на то, что на большинстве административных территорий, как и в целом по России, стандартизованные показатели **заболеваемости и смертности среди мужского населения** от РЛ за последние 10 лет снизились соответственно на 15 и 19%, **среди женского населения заболеваемость возросла на 13%, смертность осталась практически на прежнем уровне**, а ее колебания находятся в пределах статистической погрешности.

Таким образом, проведенный анализ динамики ИДУ по РЛ показал, что в целом за последние 10 лет

**Индекс достоверности учета больных раком легкого по административным территориям России
(оба пола, 2016 г.) [2]**

Территория	ИДУ	Территория	ИДУ
Город Севастополь	1,23	Республика Карелия	0,86
Республика Адыгея	1,18	...	
г. Москва	1,17	Россия в целом	0,85
Ленинградская область	1,11	...	
Кемеровская область	1,10	Приморский край	0,85
Амурская область	1,02	г. Санкт-Петербург	0,84
Красноярский край	1,00	Республика Бурятия	0,84
Вологодская область	0,98	...	
Челябинская область	0,98	Архангельская обл. (б/а.о)	0,80
Ивановская область	0,97	Мурманская область	0,80
Республика Крым	0,97	Калининградская область	0,79
Респ. Карачаево-Черкесия	0,97	Томская область	0,79
Респ. Северная Осетия	0,97	...	
Республика Калмыкия	0,95	Нижегородская область	0,65
Московская область	0,95	Новгородская область	0,65
...		Тамбовская область	0,63
Псковская область	0,87	...	

его величина улучшилась, но сохраняется существенный недоучет первичных больных на многих территориях, что снижает сводный показатель заболеваемости населения России и ряда административных территорий. Установлены закономерности динамики и по возрастных показателей ИДУ РЛ. Потери первичных случаев РЛ по России могут составлять 15–20%, или 9–12 тыс. случаев ежегодно.

Индекс достоверности учета больных раком печени и поджелудочной железы

Рак печени (РП) имеет относительно небольшой удельный вес в структуре ЗНО – 1,4% (2016 г.). Ежегодно в России регистрируется менее 10000 первичных случаев РП (8320 в 2016 г.), что совершенно не отражает реальную картину [2]. Вместе с тем, как и по раку поджелудочной железы (РПЖ), здесь наихудшие показатели. В среднем по России ИДУ по РП составляет на оба пола 1,18, в Москве этот показатель еще больше – 1,74, в СПб. – 1,01. Практически в два раза число умерших превышает число первично учтенных случаев РП в г. Севастополь, Костромской, Воронежской областях, Забайкальском крае (табл. 9) (рис. 13) [2].

РП – тяжелейшая патология. Медиана выживаемости составляет около 3 месяцев [3, 8]. Вместе с тем, на многих административных территориях в формах государственной отчетности продолжается оценка деятельности по уровню удельных весов ранних стадий. В последние годы на некоторых территориях удельный вес ранних стадий по РП достигал 40–60%. Ради объективности можно отметить, что в 2016 г. на 9 административных территориях удельный вес ранних стадий отмечен нулевым значением. Проведенное нами исследование по базам данных 8 раковых регистров показало, как и во всем мире: в первый год наблюдения погибают практически все больные РП, 5-летняя **относительная** выживаемость составляет не более 5–7% [4, 5, 7].

Таким образом можно заключить, что в России реальное число первичных случаев РП составляет не менее 20000 в год. Эти же закономерности характерны для рака поджелудочной железы (РПЖ). В 2016 г. по официальным данным учтено 18517 случаев, ИДУ по России – 1,18. Максимальные величины ИДУ в Севастополе – 2,95, то есть число зарегистрированных умерших в 3 раза выше первично учтенных заболевших, в Ненецком а. о. – 2,0, в Костромской области – 1,8, в Москве – 1,74 (табл. 10) [2].



Рис. 13. Индекс достоверности учета по раку печени [1]. Картограмма подготовлена д.м.н. И.А. Красильниковым

Табл. 9

Индекс достоверности учета больных раком печени по административным территориям России (оба пола, 2016 г.) [2]



Территория	ИДУ	Территория	ИДУ
Город Севастополь	2,95	Орловская область	1,17
Ненецкий а.о.	2,00	...	
Костромская область	1,80	Сахалинская область	1,02
г. Москва	1,74	Ульяновская область	1,02
Воронежская область	1,73	г. Санкт-Петербург	1,01
Ростовская область	1,73	Республика Чувашия	1,00
Московская область	1,70	Курганская область	1,00
Амурская область	1,63	Камчатский край	1,00
Краснодарский край	1,61	...	
Ленинградская область	1,59	Республика Карелия	0,98
Вологодская область	1,59	...	
...		Новгородская область	0,97
Псковская область	1,36	Кировская область	0,97
...		Архангельская обл. (б/а.о)	0,95
Калининградская область	1,30	...	
...		Республика Коми	0,89
Белгородская область	1,19	...	
Челябинская область	1,19	Мурманская область	0,76
Россия в целом	1,18	Республика Ингушетия	0,75
Владимирская область	1,17	Республика Тыва	0,59

Индекс достоверности учета больных раком поджелудочной железы по административным территориям России (оба пола, 2016 г.) [2]

Территория	ИДУ	Территория	ИДУ
г. Севастополь	2,95	Россия в целом	1,18
Ненецкий а. о.	2,00	Владимирская область	1,17
Костромская область	1,80	...	
г. Москва	1,74	Сахалинская область	1,02
Воронежская область	1,73	Ульяновская область	1,02
Ростовская область	1,73	г. Санкт-Петербург	1,01
Московская область	1,70	Республика Чувашия	1,00
Амурская область	1,63	Курганская область	1,00
Краснодарский край	1,61	Камчатский край	1,00
Ленинградская область	1,59	...	
Вологодская область	1,59	Новгородская область	0,97
...		...	
Волгоградская область	1,33	Респ. Кабардино-Балкария	0,78
Калининградская область	1,30	Мурманская область	0,76
Хабаровский край	1,27	Республика Ингушетия	0,75
...		...	
Челябинская область	1,19		

ИДУ по РПЖ **выше 1,0 на 48** административных территориях, выше 0,9 – на 21 территории, выше 0,8 – на 11. В результате неприемлемый уровень ИДУ по РП выявлен на 80 из 85 административных территориях, то есть практически на всех. Можно только полагать, что реальное число ежегодно возникающих случаев РПЖ в 2 раза больше и составляет не менее 40000.

Таким образом, проведенное исследование показало, что, используя один из самых объективных показателей, мы имеем возможность получить более точную характеристику распространенности ЗНО, что обязательно нужно учитывать не только при проведении онкоэпидемиологических исследований, но и анализе связей между состоянием среды и онкозаболеваемостью и при планировании противораковых мероприятий. Важно отметить **динамику постоянного снижения ИДУ**, что говорит об улучшении учета больных ЗНО. Недоучет некоторой части больных может быть связан со спецификой ранних сроков подачи отчетных данных раковыми регистрами. Во всем мире подведение итогов деятельности раковых регистров производится не ранее чем через год после отчетного года.

4. Расчет показателей выживаемости больных ЗНО (при условии тщательного прослеживания судеб больных)

Расчеты наблюдаемой и относительной выживаемости представляют наиболее объективную оценку состояния онкологической службы при условии тщательного динамического наблюдения за онкологическими больными и соблюдения международных требований к проведению анализа данных. Расчет показателей наблюдаемой, скорректированной и **относительной выживаемости по международным стандартам должен быть внедрен во все раковые регистры в России**. Тем более что **программное обеспечение в привязке к Российским условиям нами создано**.

Рассмотрим уровни 5-летней относительной выживаемости по основным локализациям ЗНО по программе Eurocare-4 и близкие к этому периоду материалы по Санкт-Петербургу (табл. 11, 12).

В целом по всем ЗНО уровень 5-летней относительной выживаемости больных Санкт-Петербурга ниже средневропейского уровня, однако по ряду основных

Табл. 11

Сравнительные данные 5-летней относительной выживаемости больных ЗНО по программе Eurocare-4 и Санкт-Петербургу

МУЖЧИНЫ		
Локализация	Eurocare-4	Санкт-Петербург
ВСЕГО (C00-43, C45-96)	45,9	34,5
Пищевод (C15)	11,3	7,0
Желудок (C16)	22,9	23,6
Ободочная кишка (C18)	53,9	46,3
Прямая кишка (C19-21)	52,8	44,4
Печень (C22)	8,9	3,6
Поджелудочная железа (C25)	5,0	6,9
Трахея, бронхи, легкое (C33, 34)	11,6	15,8
Меланома кожи (C43)	77,7	55,6
Предстательная железа (C61)	77,7	72,6
Головной мозг (C71)	17,4	25,7
Болезнь Ходжкина (C81)	82,5	77,9
Неходжинские лимфомы (C82-85)	54,1	45,4
Все лейкозы (C91-95)	44,6	41,4

Табл. 12

Сравнительные данные 5-летней относительной выживаемости больных ЗНО по программе Eurocare-4 и Санкт-Петербургу

ЖЕНЩИНЫ		
Локализация	Eurocare-4	Санкт-Петербург
ВСЕГО (C00-43, C45-96)	58,2	49,9
Пищевод (C15)	12,8	9,9
Желудок (C16)	25,8	23,8
Ободочная кишка (C18)	54,6	42,3
Прямая кишка (C19-21)	54,6	44,1
Печень (C22)	8,4	8,6
Поджелудочная железа (C25)	5,1	7,3
Трахея, бронхи, легкое (C33, 34)	14,2	20,2
Меланома кожи (C43)	87,2	69,5
Молочная железа (C50)	81,6	74,2
Шейка матки (C53)	66,7	53,6
Тело матки (C54)	78,6	73,4
Яичник (C56)	41,8	40,6
Головной мозг (C71)	18,6	24,6
Щитовидная железа (C73)	89,6	81,3
Болезнь Ходжкина (C81)	84,0	81,1
Неходжинские лимфомы (C82-85)	55,9	43,8
Все лейкозы (C91-95)	42,1	49,3

локализаций опухолей он выше (рак желудка у мужчин и рак легкого – оба пола).

Нами проведена работа по расчету показателей наблюдаемой и относительной выживаемости по 8 административным территориям СЗФО РФ и 5 административным территориям, работающим по нашим программам. В табл. 13 представлен перечень абсолютных чисел баз данных по СЗФО РФ, в табл. 14 – по другим административным территориям России.

В 2012 г. после смены руководства ПРР было нарушено ведение и формирование базы данных регистра. Представленная в 2018 г. БД не может быть принята для расчета аналитических показателей. Например: данные за 2014 г. показывают, что в 5-миллионном городе от ЗНО не умер ни один пациент, а в 2015 г. летальность на первом году наблюдения составила всего 12%. Имеется и ряд других несоответствий. БД ПРР, переданная в Москву в Федеральный раковый регистр и МАИР, не принята. На протяжении 30 лет

БД ПРР СПб была единственной представляемой нами в монографиях МАИР «Рак на пяти континентах» (тома с VI по X).

В 2015 г. после проведения Школы онкологов совместно с ВОЗ, МАИР, осуществленной по инициативе директора ФГБУ «НИИ онкологии им. Н.Н. Петрова» Минздрава России проф. А.М. Беляевым, мы оказали необходимую консультативную помощь 7 административным территориям, четыре из которых (Архангельская область, Республика Карелия, Самарская и Челябинская области) включены в следующий XI том монографии МАИР «Рак на пяти континентах».

Общее число учтенных больных в БД ПРР по СЗФО РФ составляет 952292.

Научная лаборатория онкологической статистики НМИЦ онкологии им. Н.Н. Петрова курирует работу ПРР и ряда других административных территорий России, работающих по нашим программам и ООО «Новел».

Табл. 13

Административные территории СЗФО РФ, представившие БД ПРР для расчета показателей выживаемости онкологических больных

Территория	БД ПРР на 1.01.2018 (абсолютное число)
Архангельская область	93624
Вологодская область	49297
Калининградская область	88629
Республика Карелия	61428
Республика Коми	71499
Мурманская область	67038
Псковская область	60988
Санкт-Петербург*	459789
ИТОГО	952292

* Данные по Санкт-Петербургу ограничены 1994–2012 гг.

Табл. 14

Другие раковые регистры административных территорий России, работающих по программам, разработанным сотрудниками лаборатории онкологической статистики НИИ онкологии им. Н.Н. Петрова и ООО «Новел»

Территория	БД ПРР на 1.01.2018 (абсолютное число)
Калужская область	100879
Краснодарский край	341263
Самарская область	252577
Смоленская область	95991
Челябинская область	248934
ИТОГО	1039644

Однолетняя и пятилетняя наблюдаемая и относительная выживаемость больных ЗНО по указанным административным территориям. Данные БД ПРР 2006–2010 гг. (без учета С44 – новообразования кожи, кроме меланомы)

Территория	Абсолютное число	Выживаемость			
		наблюдаемая		относительная	
		1-летняя	5-летняя	1-летняя	5-летняя
Мужчины					
Eurocare-4*					45,9
Архангельская	10232	53,8 ± 0,5	30,1 ± 0,5	56,1 ± 0,5	37,4 ± 0,6
Вологодская	8976	56,6 ± 0,5	40,2 ± 0,5	60,0 ± 0,5	54,3 ± 0,5
Калининградская	6577	58,7 ± 0,6	34,9 ± 0,6	62,2 ± 0,6	47,1 ± 0,6
Карелия	5473	54,0 ± 0,7	29,1 ± 0,6	56,5 ± 0,7	36,2 ± 0,8
Коми	6084	57,7 ± 0,6	31,0 ± 0,6	59,9 ± 0,7	37,1 ± 0,7
Мурманская	5895	58,8 ± 0,6	36,7 ± 0,6	61,0 ± 0,7	44,0 ± 0,8
Псковская	5849	52,7 ± 0,7	28,9 ± 0,6	55,1 ± 0,7	36,4 ± 0,8
Санкт-Петербург	34673	60,2 ± 0,3	41,2 ± 0,3	63,9 ± 0,3	55,7 ± 0,3
Другие территории					
Калужская	8736	56,0 ± 0,5	30,3 ± 0,5	58,5 ± 0,6	38,2 ± 0,7
Краснодарская	44228	62,6 ± 0,2	42,8 ± 0,2	66,4 ± 0,2	57,8 ± 0,2
Самарская	30097	58,7 ± 0,3	34,3 ± 0,3	62,2 ± 0,3	46,3 ± 0,3
Смоленская	7398	55,8 ± 0,6	29,8 ± 0,5	58,3 ± 0,6	36,9 ± 0,7
Челябинская	30811	57,1 ± 0,3	23,0 ± 0,3	59,9 ± 0,3	29,8 ± 0,4
Женщины					
Eurocare-4*					58,2
Архангельская	11324	69,1 ± 0,4	49,4 ± 0,5	71,1 ± 0,4	56,3 ± 0,5
Волгоградская	10665	74,7 ± 0,4	61,3 ± 0,5	77,7 ± 0,4	59,3 ± 0,4
Калининградская	8426	73,9 ± 0,5	51,4 ± 0,5	76,8 ± 0,5	68,4 ± 0,5
Карелия	6583	72,1 ± 0,6	51,9 ± 0,6	74,0 ± 0,6	58,3 ± 0,7
Коми	6937	76,9 ± 0,5	52,9 ± 0,6	78,7 ± 0,5	58,6 ± 0,7
Мурманская	7637	74,6 ± 0,5	55,7 ± 0,6	76,3 ± 0,5	61,7 ± 0,6
Псковская	7174	73,5 ± 0,5	53,2 ± 0,6	75,8 ± 0,5	61,6 ± 0,7
Санкт-Петербург	49024	72,9 ± 0,2	55,7 ± 0,2	75,9 ± 0,2	74,0 ± 0,2
Другие территории					
Калужская	9933	71,9 ± 0,5	50,1 ± 0,5	74,2 ± 0,5	57,5 ± 0,6
Краснодарская	53098	78,8 ± 0,2	62,1 ± 0,2	81,9 ± 0,2	82,6 ± 0,2
Самарская	36017	74,9 ± 0,2	54,2 ± 0,3	77,9 ± 0,2	72,0 ± 0,2
Смоленская	9271	75,8 ± 0,4	53,3 ± 0,5	78,0 ± 0,5	61,0 ± 0,6
Челябинская	36573	71,1 ± 0,3	37,3 ± 0,3	73,2 ± 0,3	44,5 ± 0,4

Таким образом, на 01.01.2018 БД ПРР по СЗФО составляет **952292** наблюдения, по другим административным территориям – **1039644**. Сумма наблюдений для проведения кооперативных исследовательских работ составляет **1991936**. Это достаточно выверенные, готовые для проведения эпидемиологических и организационных работ качественные материалы, на которые можно без сомнения опираться, в том числе и для расчета показателей 1- и 5-летней наблюдаемой и относительной выживаемости.

Для каждой из перечисленных территорий мы исчислили индексы достоверности учета (ИДУ) и рассчитали показатели 1- и 5-летней наблюдаемой и относительной выживаемости больных ЗНО по основным локализациям опухолей отдельно для мужчин и женщин.

Приведем сводные данные по всем ЗНО (C00–96) для нижеперечисленных административных территорий (табл. 15).

Представленные материалы свидетельствуют о должном уровне организации онкологической помощи на представленных территориях. Сравнение показателей выживаемости больных ЗНО (в целом по всем локализациям опухолей) должно проводиться с учетом структуры онкопатологии; в частности, более высокие показатели по Краснодарскому краю могут быть связаны со спецификой структуры заболеваемости. Удельный вес локализаций с высоким уровнем летальности в Краснодарском крае на 9% меньше, чем в среднем по России.

Детальная характеристика наблюдаемой и относительной 1- и 5-летней выживаемости онкологических больных по каждой из указанных территорий (отдельно для мужчин и женщин по основным локализациям ЗНО) впервые в России будет представлена в наших последующих публикациях. Рассмотрим эти показатели на примере данных по Санкт-Петербургу (рис. 14, табл. 16, 17).

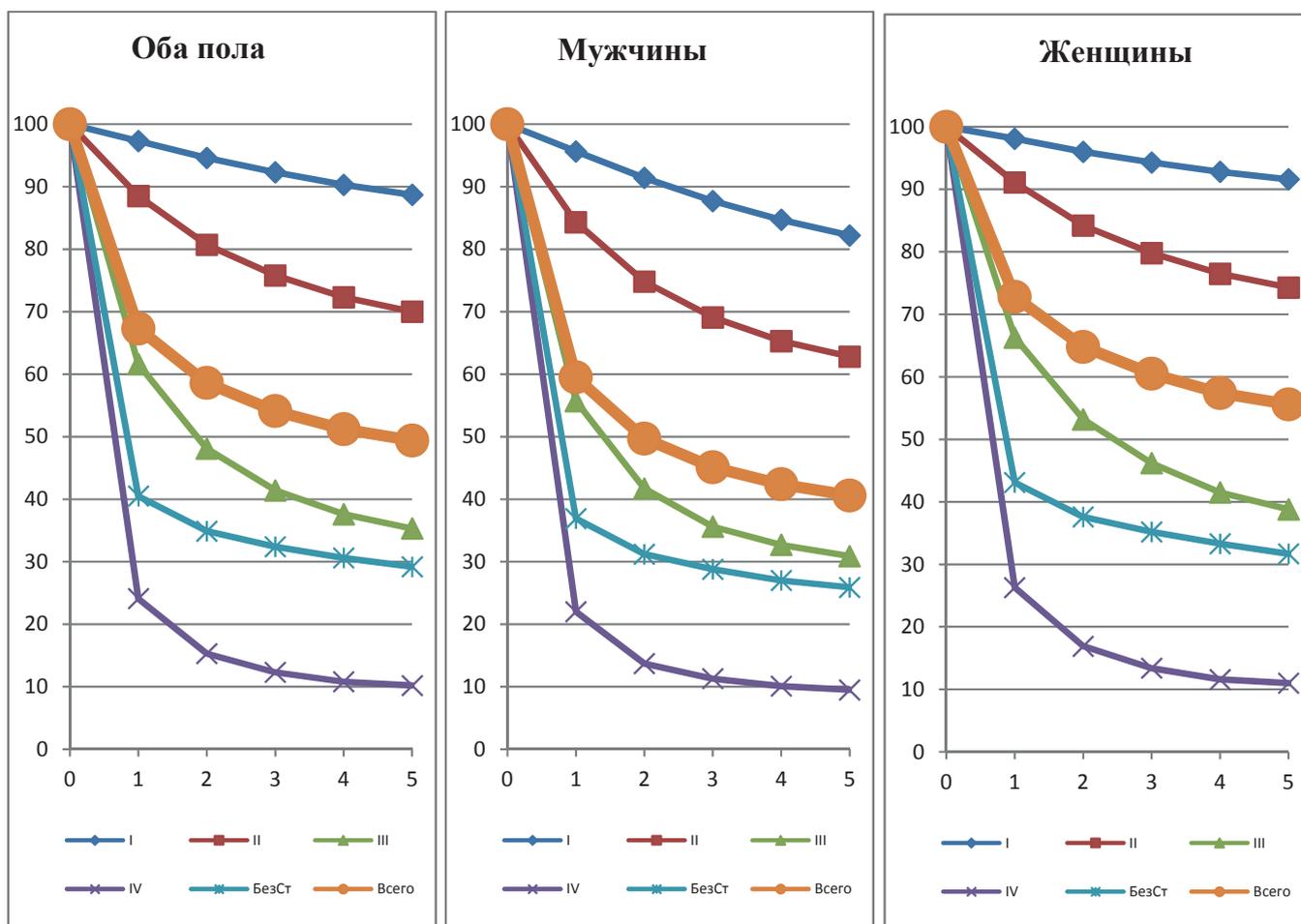


Рис. 14. Наблюдаемая 5-летняя выживаемость больных злокачественными новообразованиями в Санкт-Петербурге с учетом стадии заболевания (2006–2010 гг.). БД ПРР C00–96

Наблюдаемая (нв) и относительная (ов) 5-летняя выживаемость больных злокачественными новообразованиями в Санкт-Петербурге с учетом стадии заболевания (2006–2010 гг., БД ПРР, С00–96)

Период	Стадии										Всего	
	I		II		III		IV		Без стадии			
	13819		21445		25456		12203		7367		80290	
	нв	ов										
ОБА ПОЛА												
1	97,3 ± 0,1	99,3 ± 0,1	88,5 ± 0,2	92,1 ± 0,2	61,6 ± 0,3	64,6 ± 0,4	24,1 ± 0,4	25,5 ± 0,8	40,5 ± 0,6	42,9 ± 0,9	67,3 ± 0,2	70,6 ± 0,2
2	94,6 ± 0,2	99,6 ± 0,2	80,7 ± 0,3	88,7 ± 0,2	48,1 ± 0,3	53,3 ± 0,5	15,3 ± 0,3	17,1 ± 0,9	34,9 ± 0,6	40,4 ± 1,0	58,6 ± 0,2	64,4 ± 0,2
3	92,3 ± 0,2	99,3 ± 0,2	75,8 ± 0,3	86,4 ± 0,3	41,4 ± 0,3	47,7 ± 0,5	12,3 ± 0,3	14,3 ± 0,9	32,4 ± 0,5	40,5 ± 1,0	54,1 ± 0,2	62,2 ± 0,2
4	90,3 ± 0,3	99,3 ± 0,3	72,3 ± 0,3	86,1 ± 0,3	37,6 ± 0,3	45,8 ± 0,5	10,8 ± 0,3	13,3 ± 0,9	30,6 ± 0,5	38,5 ± 1,0	51,2 ± 0,2	62,5 ± 0,2
5	88,7 ± 0,3	99,7 ± 0,3	70,0 ± 0,3	87,4 ± 0,3	35,3 ± 0,3	45,1 ± 0,5	10,2 ± 0,3	13,3 ± 1,0	29,2 ± 0,5	38,6 ± 1,0	49,4 ± 0,2	63,2 ± 0,2
МУЖЧИНЫ												
	4189		8040		11418		6301		3167		33115	
1	95,6 ± 0,3	99,6 ± 0,3	84,3 ± 0,4	89,3 ± 0,4	55,7 ± 0,5	59,0 ± 0,6	22,0 ± 0,5	23,3 ± 1,1	36,9 ± 0,9	39,5 ± 1,4	59,5 ± 0,3	63,0 ± 0,3
2	91,4 ± 0,4	99,4 ± 0,4	74,8 ± 0,5	83,7 ± 0,5	41,7 ± 0,5	47,1 ± 0,7	13,7 ± 0,4	15,5 ± 1,2	31,2 ± 0,8	37,7 ± 1,5	49,7 ± 0,3	55,6 ± 0,4
3	87,7 ± 0,5	99,7 ± 0,5	69,1 ± 0,5	81,6 ± 0,5	35,6 ± 0,4	42,4 ± 0,8	11,3 ± 0,4	13,4 ± 1,3	28,8 ± 0,8	38,8 ± 1,6	45,1 ± 0,3	53,2 ± 0,4
4	84,7 ± 0,6	99,7 ± 0,6	65,3 ± 0,5	81,0 ± 0,5	32,7 ± 0,4	41,5 ± 0,8	10,1 ± 0,4	12,8 ± 1,3	27,0 ± 0,8	36,4 ± 1,6	42,4 ± 0,3	53,4 ± 0,4
5	82,2 ± 0,6	99,2 ± 0,6	62,8 ± 0,5	81,6 ± 0,5	30,9 ± 0,4	41,7 ± 0,8	09,5 ± 0,4	12,8 ± 1,4	25,9 ± 0,8	35,2 ± 1,7	40,6 ± 0,3	54,8 ± 0,4
ЖЕНЩИНЫ												
	9630		13405		14038		5902		4200		47175	
1	98,1 ± 0,1	99,1 ± 0,1	91,1 ± 0,2	93,8 ± 0,2	66,3 ± 0,4	69,0 ± 0,5	26,3 ± 0,6	27,6 ± 1,1	43,1 ± 0,8	45,7 ± 1,2	72,8 ± 0,2	75,7 ± 0,2
2	96,0 ± 0,2	99,0 ± 0,2	84,2 ± 0,3	90,1 ± 0,3	53,2 ± 0,4	57,5 ± 0,6	16,9 ± 0,5	18,6 ± 1,2	37,6 ± 0,7	41,8 ± 1,2	64,8 ± 0,2	70,0 ± 0,3
3	94,3 ± 0,2	99,3 ± 0,2	79,8 ± 0,3	87,8 ± 0,3	46,2 ± 0,4	51,7 ± 0,6	13,4 ± 0,4	15,3 ± 1,3	35,2 ± 0,7	40,8 ± 1,3	60,5 ± 0,2	67,7 ± 0,3
4	92,8 ± 0,3	99,8 ± 0,3	76,5 ± 0,4	88,0 ± 0,3	41,5 ± 0,4	48,6 ± 0,7	11,6 ± 0,4	13,9 ± 1,3	33,3 ± 0,7	40,6 ± 1,3	57,4 ± 0,2	67,2 ± 0,3
5	91,6 ± 0,3	99,6 ± 0,3	74,3 ± 0,4	89,1 ± 0,3	38,8 ± 0,4	47,4 ± 0,7	11,0 ± 0,4	13,7 ± 1,4	31,7 ± 0,7	40,6 ± 1,3	55,6 ± 0,2	67,8 ± 0,3

5. Динамика стандартизованных показателей смертности населения от ЗНО

Ежегодно Минздрав информирует население о характере динамики смертности населения страны от ЗНО (в «грубых» показателях). Причем, когда показатель смертности увеличивается, то информация об этом замалчивается. В последний год смертность («грубый» показатель) от ЗНО снизилась, и это отмечено как заслуга работы службы здравоохранения.

Что же происходит на самом деле? В стране, как и во всем мире, происходит процесс старения населения, соответственно увеличивается и доля лиц в пожилых и старческих возрастах, где регистрируются максимальные уровни смертности. Вполне естественно, что величина «грубого» показателя, несмотря на все усилия противораковых мероприятий, может возрасти, **но никто в мире не осуществляет оценку динамики смертности от рака и вообще от всех причин по «грубому показателю».** Оценка закономерности

Однолетняя и пятилетняя наблюдаемая и относительная выживаемость больных в Санкт-Петербурге по основным локализациям ЗНО (2006–2010 гг., БДД ПРР, С00–96) в порядке убывания относительной 5-летней выживаемости

Локализация	Число наблюдений	Выживаемость			
		1-летняя		5-летняя	
		нв	ов	нв	ов
МУЖЧИНЫ					
С62. Яичко	257	89,9 ± 1,9	95,3 ± 1,3	82,5 ± 2,4	99,5 ± 2,4
С44. ЗНО кожи без меланомы	2331	96,4 ± 0,4	99,4 ± 0,4	88,2 ± 0,7	99,2 ± 0,7
С73. Щитовидная железа	210	81,0 ± 2,7	85,8 ± 2,4	71,9 ± 3,1	97,1 ± 1,2
С61. Предстательная железа	4111	83,9 ± 0,6	89,0 ± 0,5	63,9 ± 0,7	86,3 ± 0,5
С60. Половой член	87	71,3 ± 4,9	75,5 ± 4,6	58,6 ± 5,3	79,1 ± 4,4
С81–96. Лимфатическая и кроветворная ткань	2083	76,1 ± 0,9	80,7 ± 0,9	57,7 ± 1,1	77,8 ± 0,9
С67. Мочевой пузырь	1710	75,0 ± 1,0	79,5 ± 1,0	56,5 ± 1,2	76,3 ± 1,0
С64. Почка	1731	71,9 ± 1,1	76,2 ± 1,0	55,5 ± 1,2	74,9 ± 1,0
С43. Меланома кожи	710	79,7 ± 1,5	84,5 ± 1,4	52,0 ± 1,9	70,2 ± 1,7
С32. Горгань	802	72,4 ± 1,6	76,8 ± 1,5	48,3 ± 1,8	65,1 ± 1,7
С18. Ободочная кишка	2852	64,1 ± 0,9	67,9 ± 0,9	41,6 ± 0,9	56,1 ± 0,9
С19–21. Прямая кишка	2259	66,9 ± 1,0	70,9 ± 1,0	39,0 ± 1,0	52,7 ± 1,1
С70–72. ЗНО мозга	613	50,4 ± 2,0	53,4 ± 2,0	32,5 ± 1,9	43,8 ± 2,0
С01, 02. Язык	362	50,8 ± 2,6	53,9 ± 2,6	25,7 ± 2,3	34,7 ± 2,5
С16. Желудок	3441	40,1 ± 0,8	42,5 ± 0,8	21,5 ± 0,7	29,0 ± 0,8
С33, 34. Легкое	5611	37,9 ± 0,6	40,2 ± 0,7	17,9 ± 0,5	24,2 ± 0,6
С25. Поджелудочная железа	1203	19,5 ± 1,1	20,6 ± 1,2	10,3 ± 0,9	13,9 ± 1,0
С15. Пищевод	912	26,2 ± 1,5	27,8 ± 1,5	10,1 ± 1,0	13,6 ± 1,1
С22. Печень	430	18,8 ± 1,9	20,0 ± 1,9	08,4 ± 1,3	11,3 ± 1,5
С00–96. ВСЕГО	34673	60,2 ± 0,3	63,9 ± 0,3	41,2 ± 0,3	55,7 ± 0,3
ЖЕНЩИНЫ					
С73. Щитовидная железа	1332	92,6 ± 0,7	96,3 ± 0,5	89,6 ± 0,8	99,6 ± 0,8
С44. ЗНО кожи без меланомы	4506	97,7 ± 0,2	99,7 ± 0,2	93,0 ± 0,4	99,0 ± 0,4
С54. Тело матки	3423	85,5 ± 0,6	88,9 ± 0,5	71,2 ± 0,8	94,7 ± 0,4
С50. Молочная железа	10705	89,9 ± 0,3	93,4 ± 0,2	69,1 ± 0,4	91,9 ± 0,3
С43. Меланома	1369	87,7 ± 0,9	91,2 ± 0,8	68,9 ± 1,3	91,6 ± 0,7
С64. Почка	1571	75,7 ± 1,1	78,7 ± 1,0	63,5 ± 1,2	84,5 ± 0,9
С81–96. Лимфатическая и кроветворная ткань	2635	75,7 ± 0,8	78,8 ± 0,8	60,8 ± 1,0	80,9 ± 0,8
С67. Мочевой пузырь	665	71,4 ± 1,8	74,3 ± 1,7	57,7 ± 1,9	76,8 ± 1,6
С32. Горгань	74	74,3 ± 5,1	77,3 ± 4,9	52,7 ± 5,8	70,1 ± 5,3
С53. Шейка матки	1909	75,2 ± 1,0	78,2 ± 0,9	51,4 ± 1,1	68,4 ± 1,1
С56. Яичник	2544	69,9 ± 0,9	72,7 ± 0,9	44,4 ± 1,0	59,1 ± 1,0
С19–21. Прямая кишка	2573	69,5 ± 0,9	72,3 ± 0,9	43,8 ± 1,0	58,3 ± 1,0
С18. Ободочная кишка	4708	63,7 ± 0,7	66,3 ± 0,7	41,9 ± 0,7	55,7 ± 0,7
С70–72. ЗНО мозга	707	55,7 ± 1,9	58,0 ± 1,9	38,2 ± 1,8	50,8 ± 1,9
С16. Желудок	3252	41,4 ± 0,9	43,0 ± 0,9	24,3 ± 0,8	32,3 ± 0,8
С33, 34. Трахея, бронхи, легкое	1840	45,4 ± 1,2	47,2 ± 1,2	24,2 ± 1,0	32,2 ± 1,1
С15. Пищевод	343	32,9 ± 2,5	34,3 ± 2,6	18,1 ± 2,1	24,0 ± 2,3
С22. Печень	377	14,6 ± 1,8	15,2 ± 1,8	10,1 ± 1,6	13,4 ± 1,8
С25. Поджелудочная железа	1512	17,9 ± 1,0	18,6 ± 1,0	08,3 ± 0,7	11,1 ± 0,8
С00–96. ВСЕГО	49024	72,9 ± 0,2	75,9 ± 0,2	55,7 ± 0,2	74,0 ± 0,2

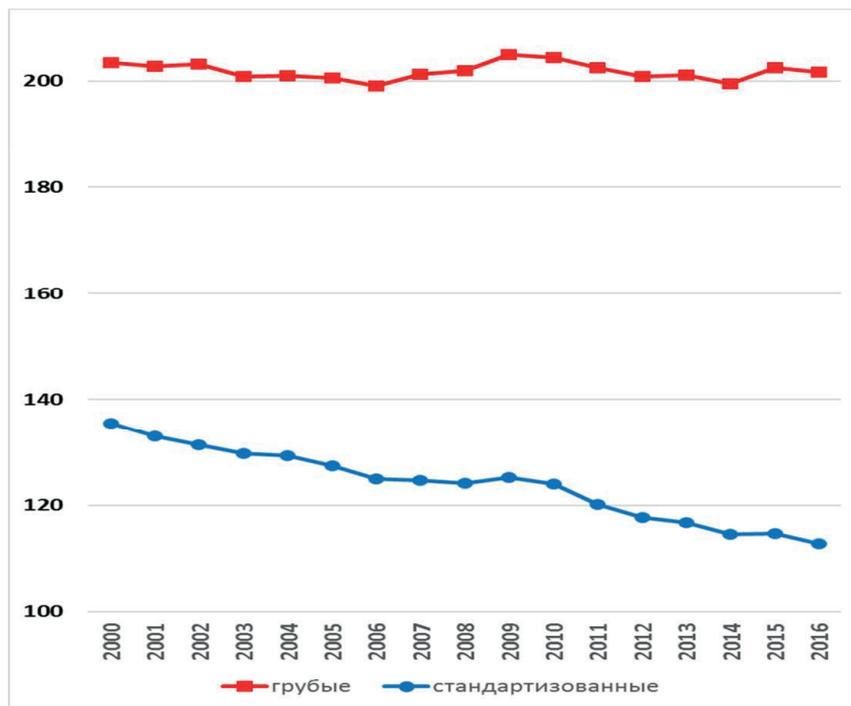


Рис. 15. Динамика «грубых» и стандартизованных показателей смертности населения России злокачественными новообразованиями (оба пола) [1]

стей смертности проводится только по стандартизованным показателям, устраняющим различия по возрастному составу населения сравниваемых групп населения и периодов наблюдения. Причем сотрудникам Минздрава не надо проводить эти расчеты, потому что Российский центр информационных технологий МНИОИ им. П.А. Герцена МЗ РФ ежегодно издает справочники по заболеваемости и смертности населения России и исчисляет эти показатели по всем административным территориям России и всем локализациям опухолей [2, 3].

Надо иметь в виду, что в среднем по России и практически по всем административным территориям все последние десятилетия стандартизованный показатель смертности населения от ЗНО снижается (рис. 15).

КАКИЕ ПРОБЛЕМЫ НУЖНО СРОЧНО РЕШИТЬ?

1. Прежде всего, признать, как во всем мире, что популяционный раковый регистр – это высококласное научно-исследовательское подразделение.

2. Перейти на международный принцип обобщения данных (условно, отчет за 2015 г. предоставлять не ранее чем в 2017–2018 гг.). В конце года можно получать экспресс-информацию с минимальным числом аналитических показателей. Для отбора показателей создать рабочую группу из ведущих со-

трудников ПРР, но не административного персонала.

3. Обеспечить доступ всех врачей раковых регистров к базам данных умерших на своей территории (можно в порядке работы в условиях «для служебного пользования»). Лучшим выходом явилось бы сопоставление компьютерных баз данных ПРР и баз данных умерших от всех причин смерти, что могло бы существенно повысить уровень информации об онкологических больных, погибших от других причин смерти, и уменьшить величину удельного веса контингента «мертвых душ».

4. Ввести строгий контроль за исполнительской дисциплиной врачей, поставивших диагноз ЗНО. Это в первую очередь касается федеральных специализированных ЛПУ, осуществляющих уникальное лечение, но не пересылающих выписки по месту жительства больного на другие территории, как этого требуют приказы МЗ еще с 50-х гг. XX столетия. Это один из главных резервов повышения уровня онкологической заболеваемости и приближения к средневропейским показателям.

5. Осуществить тщательный контроль за соответствием кадрового и технического обеспечения раковых регистров. В настоящее время подавляющее число ПРР не обеспечены необходимым профессиональным уровнем кадрового состава. Российский центр информационных технологий должен иметь возможность самостоятельно осуществлять свод данных на первичном уровне (можно закрепить любой

район Москвы или другие территории) и иметь достойное кадровое обеспечение.

6. Исключить бессмысленный поквартальный свод данных онколужб.

7. **Посмертно учтенные случаи ЗНО**, явившиеся основной причиной смерти, регистрировать, **как это положено, два раза**: как заболевших и, этой же датой, как умерших, что в комплексе с остальными действиями может позволить перейти России с 300-х мест в мировом ранговом перечне по уровню онкологической заболеваемости [17] хотя бы на 200-е. **Без достаточного кадрового обеспечения ПРР в РФ будут вынуждены всю энергию направлять только на формирование красивого годового отчета.**

8. Первым шагом к построению системы объективной характеристики онкологической службы могло быть **создание опорных центров Минздрава** – одного полноценного популяционного ракового регистра **в каждом федеральном округе**, непосредственно подчиненном Минздраву России, **с полным кадровым и финансовым обеспечением** и необходимым профессиональным уровнем его сотрудников.

9. Созданные опорные пункты ПРР МЗ РФ должны осуществлять углубленную разработку **своих баз данных (не гос. отчетность!) и периодически издавать обзоры с характеристикой своей деятельности**. В настоящее время такой анализ проведен нами

в России всего 1 раз. В 2015 г. был представлен анализ базы данных популяционного ракового регистра Санкт-Петербурга с расчетами показателей выживаемости онкологических больных, по международным стандартам [6]. Ранее изданные нами серии книг включали из базы данных только расчеты показателей наблюдаемой и относительной выживаемости больных ЗНО. Данные о заболеваемости и контингентах учтенных онкологических больных формировались на основе формы № 7 государственной отчетности.

Важно отметить, что в развитии онкологической службы России достигнуты существенные успехи. Но необходимо отказаться от регулируемых вручную (по запросу свыше) аналитических показателей и **перейти к организации работ в соответствии с международными стандартами**. Необходимо усилить кадровое обеспечение ПРР профессионалами в области онкологической статистики. Необходимо строго соблюдать порядок ведения и анализа баз данных раковых регистров.

В заключение хотелось бы еще раз обратить внимание на тесную связь окружающей среды и человека со всеми его проблемами и на зависимость риска возникновения злокачественных опухолей от экологических факторов. Этот риск необходимо оценивать по объективным показателям онкологической статистики.

Литература

Список русскоязычной литературы

1. Верещинский А. Опухоли. В кн.: Большая медицинская энциклопедия. Т. 22. М.: Советская энциклопедия; 1932. С. 445-88.
2. Каприн АД, Старинский ВВ, Петрова ГВ, ред. Злокачественные новообразования в России в 2016 году (заболеваемость и смертность). М.: МНИОИ им. П.А. Герцена; 2018.
3. Каприн АД, Старинский ВВ, Петрова ГВ, ред. Состояние онкологической помощи населению России в 2016 году. М.: МНИОИ им. П.А. Герцена; 2017.
4. Мерабишвили ВМ. Выживаемость онкологических больных. Выпуск второй. Часть I. СПб.: ООО Издательско-полиграфическая компания «КОСТА»; 2011.
5. Мерабишвили ВМ. Выживаемость онкологических больных. Выпуск второй. Часть II. СПб.: ООО Издательско-полиграфическая компания «КОСТА»; 2011.
6. Мерабишвили ВМ. Злокачественные новообразования в Санкт-Петербурге (анализ базы данных ракового регистра по международным стандартам: заболеваемость, смертность, выживаемость). СПб.: Ладога; 2015.
7. Мерабишвили ВМ. Злокачественные новообразования в Северо-Западном федеральном округе России (заболеваемость, смертность, контингенты, выживаемость больных). Экспресс-информация. Выпуск третий. СПб.: Издательские технологии; 2017.
8. Мерабишвили ВМ. Медико-статистический терминологический словарь [методическое пособие для врачей, ординаторов, аспирантов и научных сотрудников]. М.: Книга по требованию; 2018.
9. Мерабишвили ВМ. Онкологическая статистика (традиционные методы, новые информационные технологии) [руководство для врачей]. Часть I. СПб.: ООО Издательско-полиграфическая компания «КОСТА»; 2011.
10. Мерабишвили ВМ. Онкологическая статистика (традиционные методы, новые информационные технологии) [руководство для врачей]. Часть II. СПб.: ООО Издательско-полиграфическая компания «КОСТА»; 2011.

11. Мерабишвили ВМ. Онкологическая статистика. Часть I. Второе изд., доп. Saarbrüchen: Lambert Academic Publishing; 2015.
12. Мерабишвили ВМ. Онкологическая статистика. Часть II. Второе изд., доп. Saarbrüchen: Lambert Academic Publishing; 2015.
13. Сафронникова НР. Превентивная онкогинекология. СПб.: ООО Издательско-полиграфическая компания «КОСТА»; 2008.
14. Скоробогатов ГА, Калинин АИ. Осторожно! Водопроводная вода! (Ее химические загрязнения и способы доочистки в домашних условиях). СПб.: Изд-во СПбГУ; 2003.
15. Хмельницкий ОК, Крулевский ВА, Мерабишвили ВМ, Кипич АВ. Морфоэкологическая характеристика заболеваний щитовидной железы у жителей Санкт-Петербурга. Экология. 2002;3:35-8.
16. Чиссов ВИ, Старинский ВВ, ред. Злокачественные новообразования в России в 2000 году (заболеваемость и смертность). М.: МНИОИ им. П.А. Герцена; 2002.
8. Merabishvili VM. Mediko-Statisticheskiy Terminologicheskiy Slovar. [Metodicheskoye Posobiye dlya Vrachey, Ordinators, Aspirantov i Nauchnykh Sotrudnikov]. Moscow: Kniga po Trebovaniyu; 2018. (In Russ.)
9. Merabishvili VM. Onkologicheskaya Statistika (Traditsionnye Metody, Novye Informatsionnye Tekhnologii). [Rukovodstvo dlia Vrachey]. Pt I. Saint Petersburg: ООО Izdatelsko-Poligraficheskaya Kompaniya «KOSTA»; 2011. (In Russ.)
10. Merabishvili VM. Onkologicheskaya Statistika (Traditsionnye Metody, Novye Informatsionnye Tekhnologii). [Rukovodstvo dlia Vrachey]. Pt II. Saint Petersburg: ООО Izdatelsko-Poligraficheskaya Kompaniya «KOSTA»; 2011. (In Russ.)
11. Merabishvili VM. Onkologicheskaya Statistika. Pt I. 2nd ed. Saarbrüchen: Lambert Academic Publishing; 2015. (In Russ.)
12. Merabishvili VM. Onkologicheskaya Statistika. Pt II. 2nd ed. Saarbrüchen: Lambert Academic Publishing; 2015. (In Russ.)
13. Safronnikova NR. Preventivnaya Onkoginekologiya. Saint Petersburg: ООО Izdatelsko-Poligraficheskaya Kompaniya «KOSTA»; 2008. (In Russ.)

Общий список литературы/Reference List

1. Vereshchinskiy A. Opukholi. In: Bolshaya Meditsinskaya Entsiklopediya. T. 22. Moscow: Sovetskaya Entsiklopediya; 1932. p. 445-88. (In Russ.)
2. Kaprin AD, Starinskiy VV, Petrova GV, edss. Zlokachestvennye Novoobrazovaniya v Rossii v 2016 Godu (Zabolevayemost i Smertnost). Moscow: MNIОI im. P.A. Gertsena; 2018. (In Russ.)
3. Kaprin AD, Starinskiy VV, Petrova GV, eds. Sostoyaniye Onkologicheskoy Pomoshchi Nasele niyu Rossii v 2016 Godu. Moscow: MNIОI im. P.A. Gertsena; 2017. (In Russ.)
4. Merabishvili VM. Vyzhivayemost Onkologicheskikh Bolnykh. Vypusk Vtoroy. Chast I. Saint Petersburg: ООО Izdatelsko-Poligraficheskaya Kompaniya «KOSTA»; 2011. (In Russ.)
5. Merabishvili VM. Vyzhivayemost Onkologicheskikh Bolnykh. Vypusk Vtoroy. Chast II. Saint Petersburg: ООО Izdatelsko-Poligraficheskaya Kompaniya «KOSTA»; 2011. (In Russ.)
6. Merabishvili VM. Zlokachestvennye Novoobrazovaniya v Sankt-Peterburge. (Analiz Bazy Danykh Rakovogo Registra po Mezhdunarodnym Standartam: Zabolevayemost, Smertnost, Vyzhivayemost). Saint Petersburg: Ladoga; 2015. (In Russ.)
7. Merabishvili VM. Zlokachestvennye Novoobrazovaniya v Severo-Zapadnom Federalnom Okruge Rossii (Zabolevayemost, Smertnost, Kontingenty, Vyzhivayemost Bolnykh). Ekspress-Informatsiya. Vypusk Tretiy. Saint Petersburg: Izdatelskiye Tekhnologii; 2017. (In Russ.)
14. Skorobogatov GA, Kalinin AI. Ostorozhno! Vodoprovodnaya Voda! (Yeye Khimicheskiye Zagryazneniya i Sposoby Doochistki v Domashnikh Usloviyakh). Saint Petersburg: Izdatelstvo SPBGU; 2003. (In Russ.)
15. Khmelnitskiy OK, Krulevskiy VA, Merabishvili VM, Kipich AV. [Morpho-ecological characterization of thyroid diseases in Saint-Petersburg population]. Ekologiya. 2002;3:35-8. (In Russ.)
16. Chissov VI, Starinskiy VV, Petrova GV, eds. Zlokachestvennye Novoobrazovaniya v Rossii v 2000 Godu (Zabolevayemost i Smertnost). Moscow: MNIОI im. P.A. Gertsena; 2002. (In Russ.)
17. Angelis R, Sant M, Coleman MP, Francisci S, Baili P, Pierannunzio D, Trama A, Visser O, Brenner H, Ardanaz E, Bielska-Lasota M, Engholm G, Nennecke A, Siesling S, Berrino F, Capocaccia R. Cancer survival in Europe 1999–2007 by country and age: results of Eurocare-5 – a population-based study. Lancet Oncology. 2014;15:23-34. DOI: 10.1016/S1470-2045(13)70546-1
18. Cancer incidence in five continents Lyon: IARC Publ. Vol. 1 – Vol. IX <http://www.c15.iarc.fr/>.
19. Forman D, Bray F, Brewster DH, Gombe Mbalawa C, Kohler B, Piñeros M, Steliarova-Foucher E, Swaminathan R, Ferlay J, eds. Cancer Incidence in Five Continents. Vol. X. IARC Scientific Publication No 164. Lyon; 2014.
20. Minicozzi P, Innos K, Sanchez M-J, Trama A, Walsh PM, Marcos-Gragera R, Dimitrova N, Botta L, Viss-

- er O, Rossi S, Tavilla A, Sant M, Hackl M, Zielonke N, Van Eycken E, Henau K, Valerianova Z, Sekerija M, Dušek L, Zvolský M, Mägi M, Aareleid T, Malila N, Seppä K, Bouvier AM, Faivre J, Bossard N, Uhry Z, Gatta G, Sant M, Amash H, Amati C, Baili P, Berrino F, Bonfarnuzzo S, Botta L, Di Salvo F, Foschi R, Margutti C, Meneghini E, Minicozzi P, Trama A, Serraino D, Dal Maso L, Rossi S, Filiberti RA, Fusco M, Falcini F, Tognazzo S. Quality analysis of population-based information on cancer stage at diagnosis across Europe, with presentation of stage-specific cancer survival estimates: A EUROCORE-5 study. *Eur J Cancer*. 2017;84:335-53. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ejca.2017.07.015>.
21. Parkin DM, Clayton D, Black RJ, Masuyer E, Friedl HP, Ivanov E, Sinnaeve J, Tzvetansky CG, Geryk E, Storm HH, Rahu M, Pukkala E, Bernard JL, Carli PM, L'Huillier MC, Ménégos F, Schaffer P, Schraub S, Kaatsch P, Michaelis J, Apjok E, Schuler D, Crognani P, Magnani C, Terracini B, Stengrevics A, Kriauciunas R, Coebergh JW, Langmark F, Zatonski W, Tulbure R, Boukhny A, Merabishvili V, Plesko I, Kramárová E, Pompe-Kirn V, Barlow L, Enderlin F, Levi F, Raymond L, Schüler G, Torhorst J, Stiller CA, Sharp L, Bennett BG. Childhood leukaemia in Europe after Chernobyl: 5 year follow-up. *Brit J Cancer*. 1996;73(8):1006-12. DOI: 10.1038/bjc.1996.197.
22. Sant M, Allemani C, Santaquilani M, Knijn A, Marchesi F, Capocaccia R. Eurocare-4. Survival of Cancer patients diagnosed in 1995-1999. Results and commentary. *Eur J Cancer*. 2009;45:931-91. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ejca.2008.11.018>.



ПАМЯТИ АНАТОЛИЯ ГРИГОРЬЕВИЧА ИСАЧЕНКО

Э.И. Слепян

Главный редактор журнала «Биосфера»



А.Г. Исаченко (в центре),
Э.И. Слепян (справа) и Г.А. Исаченко (слева), Санкт-Петербург, 2006 г.

2 марта 2018 г. на девяносто шестом году со дня рождения ушел из жизни один из крупнейших географов-ландшафтоведов мира, почетный член Русского географического общества, доктор географических наук, профессор Анатолий Григорьевич Исаченко, родившийся в городе Гомель (Белоруссия) 28 мая 1922 г.

После себя Анатолий Григорьевич оставил 440 опубликованных сочинений, в том числе – научные монографии, учебники, карты, научно-аналитические, критические, мемориальные статьи, обзоры, рецензии, тезисы выступлений. Основное в научном наследии Анатолия Григорьевича – около 40 книг и уникальные картографические произведения. Более 50 работ А.Г. Исаченко опубликованы в Австралии, Болгарии, Вьетнаме, Германии, Китае, Польше, Румынии, США и других странах.

А.Г. Исаченко окончил Ленинградский (ныне Санкт-Петербургский) государственный университет в 1947 г. и проработал в нем более 70 лет – случай очень редкий в современной науке. Анатолий Григорьевич – продолжатель естественно-географических традиций В.В. Докучаева. Учителями А.Г. Исаченко были академики Л.С. Берг и С.В. Калесник. На научные интересы и взгляды ученого большое влияние оказали также В.Ю. Визе, А.В. Граур, С.В. Обручев, В.Б. Сочава, С.П. Сулов, Я.С. Эдельштейн.

Первая монография А.Г. Исаченко «Основные вопросы физической географии», опубликованная в 1953 г. на основе кандидатской диссертации¹, стала крупным событием в советском ландшафтоведении, которое в середине XX в. оформлялось в самостоятельное научное направление. Монография вызвала большой резонанс, рецензировалась в печати и широко обсуждалась в научных коллективах.

¹ Исаченко А.Г. Основные вопросы физической географии. Л.: Изд-во ЛГУ, 1953. 351 с.

В 1955 г. по инициативе А.Г. Исаченко было создано первое Всесоюзное совещание по ландшафтоведению, где он сформулировал ряд важных задач, стоявших перед ландшафтоведами: разработка методики полевых ландшафтных исследований, создание ландшафтных карт, ландшафтное (физико-географическое) районирование. Можно сказать, что в те годы были заложены основы ленинградской ландшафтной школы, которую до сих пор называют «школой Исаченко».

В течение 30 лет А.Г. Исаченко проводил полевые исследования на Северо-Западе и Севере Европейской России (от Ненецкого автономного округа и Коми АССР до Новгородской области), в Прибалтике, на Украине, в тропических районах Китая. В этих экспедициях были разработаны принципы и методы полевого изучения и картографирования ландшафтных единиц различного таксономического ранга. Исследования ландшафтов различных зональных типов позволили ученому перейти к региональным ландшафтно-географическим обобщениям и формулированию представлений о закономерностях физико-географической дифференциации на локальном, региональном и глобальном уровнях. Эти идеи были сформулированы в первом в СССР вузовском учебнике по ландшафтоведению и физико-географическому районированию².

В конце 1980-х – начале 1990-х гг. выходят в свет фундаментальные обобщающие работы А.Г. Исаченко: «Ландшафты СССР»³, Ландшафтная карта СССР в масштабе 1:4 000 000⁴, первая сводка по ландшафтам земного шара

² Исаченко А.Г. Основы ландшафтоведения и физико-географическое районирование. М.: Высш. школа, 1965. 327 с.

³ Исаченко А.Г. Ландшафты СССР. Л.: Изд-во ЛГУ, 1985. 320 с.

⁴ Ландшафтная карта СССР для высших учебных заведений. Масштаб 1: 4 000 000 / научн. ред. А.Г. Исаченко. М.: ГУГК, 1988. 4 л.

(при участии А.А. Шляпникова)⁵ и вузовский учебник нового поколения «Ландшафтоведение и физико-географическое районирование»⁶, подводящий итоги разработки теории ландшафтоведения к тому времени.

Непреходящее значение имеет обоснование Анатолием Григорьевичем на рубеже XX и XXI столетий новой научной дисциплины, которой ее автор дал наименование «экологическая география». Впервые Анатолий Григорьевич упомянул о принципиальной важности связи экологии и географии в статье, опубликованной в 1971 г.⁷ В 1990 г. он вновь обратился к этой теме в статье «Экологические проблемы и эколого-географическое картографирование СССР»⁸. В 1990-х гг. Анатолий Григорьевич опубликовал немало работ, в которых обосновал решающую роль комплексной физической географии и ландшафтного подхода в решении региональных и глобальных проблем взаимодействия природы и общества, разработал показатели ресурсного и экологического потенциала ландшафта, экологической емкости ландшафта и др.

Обобщение колоссальных массивов разнородных данных на ландшафтной основе позволило А.Г. Исаченко выполнить анализ современного состояния природной среды Северо-Запада Европейской России и всей России, результаты которого опубликованы соответственно в монографиях 1995⁹ и 2001 г.¹⁰ В 2008 г. ученый выпустил монографию «Ландшафтная структура Земли, расселение, природопользование»¹¹, где обобщены результаты многолетних исследований по оценке влияния ландшафтной структуры на территориальные различия в расселении и хозяйственной деятельности человека, в особенности в сельском хозяйстве.

А.Г. Исаченко – автор уникальных природно-ресурсных и ландшафтно-экологических карт Северо-Запада Европейской России и бассейна Ладожского озера; он участвовал в создании первой «Эколого-географической карты России» (1996)¹², атласа «Природа и ресурсы Земли» (1998)¹³. За участие в создании первого «Экологиче-

ского атласа России» (2002)¹⁴ ученый в 2005 г. был удостоен премии Правительства Российской Федерации в области науки и техники.

На протяжении всего периода научной деятельности А.Г. Исаченко интересовали вопросы истории географической науки, особенно вклад школы В.В. Докучаева в физическую географию. Анатолий Григорьевич опубликовал статьи и небольшие монографии о географических идеях самого В.В. Докучаева, его выдающихся учеников Г.Н. Высоцкого, Г.Ф. Морозова, С.С. Неуструева. Неоднократно он писал о работах своих старших современников: Л.С. Берга, С.В. Калесника, В.Б. Сочавы, Д.Л. Арманда, И.П. Герасимова, К.И. Геренчука, К.К. Маркова, В.В. Покшишевского, К.Г. Рамана, К.А. Салищева, О.П. Чижова.

Формирование географии в течение нескольких тысячелетий А.Г. Исаченко обобщил в капитальном труде «Развитие географических идей», выпущенном в 1971 г. и до сих пор не имеющем аналогов¹⁵. С начала XXI в. А.Г. Исаченко публикует в журнале «Известия РГО» цикл статей о развитии отечественного ландшафтоведения за 100 лет, некоторых острых эпизодах из истории советской географии, петербургской-ленинградской школе в ландшафтоведении.

Поражает творческая активность ученого: только за последние 6 лет своей жизни он опубликовал 22 статьи (большую часть – в журнале «Известия Русского географического общества», с которым был связан 66 лет своей жизни), тематика которых охватывает историческую географию, историю отечественного и зарубежного ландшафтоведения, географические аспекты жизнеобеспечения малочисленных народов Севера России, проблемы взаимоотношений географии и государства. Пять статей написано в жанре дискуссии по поводу публикаций различных авторов о страноведении, геоэкологии, необходимости ревизии ландшафтоведения, кризисе географии человека и интеграции географии.

В семье Анатолия Григорьевича все географы: жена – Татьяна Иосифовна Исаченко (1922–2016) была известным геоботаником-картографом, дочь – Елена Анатольевна Волкова (Исаченко) – ботанико-географ и картограф, сын – Григорий Анатольевич Исаченко – ландшафтовед и соавтор отца по многим работам.

Оценивая деятельность профессора Анатолия Григорьевича Исаченко, в первую очередь необходимо отметить, что он был истинным российским интеллектуалом и интеллигентом в самом высоком смысле этого слова. Он болел за отечественную науку и отечественных ученых. Его работы будут востребованы не только географами, но и всеми учеными, кому безразличны сложные проблемы взаимодействия природы и общества.

⁵ Исаченко А.Г., Шляпников А.А. Ландшафты (серия «Природа Мира»). М.: Мысль, 1989. 505 с.

⁶ Исаченко А.Г. Ландшафтоведение и физико-географическое районирование. М.: Высш. школа, 1991. 365 с.

⁷ Исаченко А.Г. Экологический подход в географии // Доклады Института географии Сибири и Дальнего Востока. 1971. Вып. 29. С. 62–65.

⁸ Исаченко А.Г. Экологические проблемы и эколого-географическое картографирование СССР // Известия ВГО. 1990. Т. 122, вып. 4. С. 289–301.

⁹ Исаченко А.Г. Экологическая география Северо-Запада России. СПб.: РГО, 1995. Ч. I. 206 с.; Ч. II. 97 с.

¹⁰ Исаченко А.Г. Экологическая география России. СПб.: Изд-во СПбГУ, 2001. 328 с.

¹¹ Исаченко А.Г. Ландшафтная структура Земли, расселение, природопользование. СПб.: Изд-во СПбГУ, 2008. 320 с.

¹² Эколого-географическая карта России. Масштаб 1:4 000 000. М.: Федеральная служба геодезии и картографии России, 1996. 4 л.

¹³ Resources and Environment. World Atlas (Атлас: Природа и ресурсы Земли. Институт географии РАН). Vienna, Ed. Holz, 1998.

¹⁴ Экологический атлас России. Министерство природных ресурсов РФ, Федеральный экологический фонд РФ, Географический факультет МГУ. СПб.: ИД «Карта», 2002.

¹⁵ Исаченко А.Г. Развитие географических идей. М.: Мысль, 1971. 416 с.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ

АЛЕШИНА ДИНА ГИЛЬМИТДИНОВНА,

в 2009 г. окончила естественно-географический факультет Ульяновского государственного педагогического университета им. И.Н. Ульянова. В 2014 г. окончила аспирантуру в Институте озероведения РАН (Санкт-Петербург) по специальности «Экология». Область научных интересов: пресноводный зоопланктон и влияние на него факторов среды. Автор и соавтор 6 научных статей.



БАРБАШОВА МАРИНА АЛЕКСАНДРОВНА,

кандидат биологических наук. В 1985 г. окончила биолого-почвенный факультет Ленинградского государственного университета имени А.А. Жданова. С 1982 г. по настоящее время работает в Институте озероведения РАН (Санкт-Петербург), с 2016 г. – в должности старшего научного сотрудника. Область научных интересов: структурно-функциональные характеристики сообщества макрозообентоса, влияние антропогенных и естественных факторов на беспозвоночных, инвазии чужеродных видов амфипод. Автор и соавтор более 70 научных работ.



ДУДАКОВА ДИНА СЕРГЕЕВНА,

кандидат биологических наук, научный сотрудник лаборатории гидробиологии Института озероведения РАН (Санкт-Петербург). Окончила Петрозаводский государственный университет в 1998 г. Область научных интересов: мейобентология, экология, подводное ландшафтоведение, биогеохимия. Автор и соавтор более 70 научных работ.



ЖИЛЬНИКОВА НАТАЛЬЯ АЛЕКСАНДРОВНА,

кандидат технических наук, доцент кафедры инноватики и интегрированных систем качества Санкт-Петербург-

ского государственного университета аэрокосмического приборостроения, директор научно-образовательного центра экологической и техносферной безопасности, научный руководитель магистратуры по направлению «Техносферная безопасность». В 1992 г. окончила Ленинградский технологический институт целлюлозно-бумажной промышленности по специальности «Охрана окружающей среды и рациональное использование природных ресурсов». Область научных интересов: эколого-технологическое нормирование, экологическая экспертиза строящихся и реконструирующихся объектов, инновационные технологии и эколого-экономическая оценка безопасности в природно-технических системах. Лауреат премии Правительства Санкт-Петербурга за выдающиеся научные достижения в области среднего профессионального и высшего образования.



ИОФИНА ИРИНА ВИКТОРОВНА,

окончила биолого-почвенный факультет Ленинградского государственного университета в 1982 г. Работает в лаборатории Комплексных проблем лимнологии Института озероведения РАН. Специалист в области микологии.



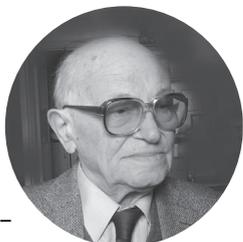
КАПУСТИНА ЛАРИСА ЛЕОНИДОВНА,

кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории гидробиологии Института озероведения РАН (Санкт-Петербург). В 1974 г. окончила биологический факультет Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова. С 1976 по 1981 г. аспирантка Института озероведения РАН, с 1981 г. по настоящее время – сотрудник института. Область научных интересов: водная микробиология, в том числе санитарная микробиология, экология. Основной объект исследований – Ладожское озеро. Автор и соавтор более 80 научных публикаций, в том числе 5 монографий и атласа Ладожского озера.



КОМИССАРЧИК ЯН ЮДОВИЧ,

физик по образованию (окончил Ленинградский институт точной механики и оптики), является одним из первых электронных микроскопистов в России. В настоящее время – главный научный сотрудник Института цитологии РАН, где возглавляет группу по изучению ультраструктуры клеточных мембран. Он является профессором Санкт-Петербургского университета, где в течение многих лет читает на кафедре биофизики курс лекций по ультраструктурным коррелятам клеточных функций. Большое внимание Я.Ю. Комиссарчик уделяет методическим вопросам. Им впервые в России были проведены исследования с использованием низкотемпературных электронно-микроскопических методов и рентгеноструктурного анализа плазматических мембран. Благодаря этим работам ему удалось получить уникальные данные по ультраструктуре клеточных мембран. Результаты сравнительных электронно-микроскопических, рентгеноструктурных, иммуноцитохимических и физиологических исследований позволили пересмотреть некоторые положения клеточной биологии, касающиеся механизмов транспорта веществ через эпителиальные слои. Дважды Я.Ю. Комиссарчик был приглашен в зарубежные лаборатории (Англия, США) для проведения совместных исследований. Начиная с 1959 г. – участник всех всероссийских электронно-микроскопических конференций, школ, симпозиумов. Автор 3 монографий, ряда глав в монографиях и сборниках, около 200 статей в русских и зарубежных журналах, в том числе в 1964 г. в Nature.



КУРАШОВ ЕВГЕНИЙ АЛЕКСАНДРОВИЧ,

доктор биологических наук, профессор, член-корреспондент Российской академии естествознания. Один из ведущих гидробиологов, лимнологов и специалистов в области водной экологии в России. В 1982 г. окончил Ленинградский государственный университет с присвоением квалификации биолога-зоолога. С 1979 г. научная работа связана с Институтом озероведения РАН (Санкт-Петербург), где в настоящее время занимает должность заведующего лабораторией гидробиологии, является также профессором кафедры экологии и техносферной безопасности Университета информатики, точной механики и оптики (Санкт-Петербург). Основные направления исследований: пресноводная гидробиология, лимнология, метаболизм водных растений, инвазионная биология, экологический мониторинг, хромато-масс-спектрометрия природных соединений, систематика пресноводных Ostracoda. Член редколлегии журналов: «Вода: химия и экология» и «Труды Карельского научного центра Российской академии наук. Серия Лимнология». Член диссертационного совета при ЗИН РАН Д 002.223.03. Автор и соавтор более 230 научных публикаций и 12 монографий, в том числе двух личных «Мейобентос как



компонент озерной экосистемы» и «Определительные ключи остракод внутренних водоемов Европейской части России».

МЕРАБИШВИЛИ ВАХТАНГ МИХАЙЛОВИЧ,

доктор медицинских наук, профессор, руководитель отдела организации противораковой борьбы НМИЦ онкологии им. Н.Н. Петрова, руководитель Популяционного ракового регистра Санкт-Петербурга, Председатель научно-методического Совета по развитию информационных систем онкологической службы Северо-Западного Федерального округа России. В.М. Мерабишвили родился в 1941 г. в Москве в семье преподавателей. После окончания Ленинградского санитарно-гигиенического института был оставлен в ординатуре и переведен на должность ассистента кафедры социальной гигиены и организации здравоохранения. В 1972 г. В.М. Мерабишвили защитил в Военно-медицинской академии кандидатскую диссертацию, а в 1975 г. был приглашен на должность старшего научного сотрудника в НИИ онкологии им. проф. Н.Н. Петрова для проведения работ по онкологической статистике и разработке автоматизированных систем онкологической службы страны. С его именем связано развитие методологических основ отечественной онкологической статистики, выведение ее на международный уровень и создание единой системы популяционных и госпитальных раковых регистров России. Автор 1230 опубликованных работ, в том числе 43 монографий и 19 книг по медицинской и онкологической статистике, демографии, планированию и финансированию здравоохранения, геронтологии и истории медицины. В.М. Мерабишвили является членом проблемной комиссии «Организация противораковой борьбы и профилактика злокачественных опухолей», членом координационного Совета «Европейской ассоциации раковых регистров». Награжден медалью ордена «За заслуги перед Отечеством» II степени.



ПРОТОПОВА ЕЛЕНА ВИКТОРОВНА,

научный сотрудник лаборатории гидробиологии Института озероведения РАН. Родилась в 1960 г. в Ленинграде, окончила биолого-почвенный факультет Ленинградского университета. Занимается изучением фитоплankтона, главным образом, в Ладожском озере. Автор и соавтор более 50 научных работ.



РОДИОНОВА НАТАЛИЯ ВЛАДИМИРОВНА,

научный сотрудник Института озероведения РАН. В 1972 г. окончила Рижский государственный университет им. П. Стучке. Объект изучения – пресноводный зоопланктон. Основные



направления исследований: экология зоопланктона, биологическая продуктивность, вертикальные миграции, антропогенное влияние на гидробионтов, биологические инвазии. Опубликовано более 50 научных работ.

РУСАНОВ

АЛЕКСАНДР ГЕННАДЬЕВИЧ,

кандидат биологических наук. В 2002 г. окончил биологический факультет Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова. Основное направление работ: оценка качества водной среды по видовой структуре растительных сообществ. Автор более 70 научных публикаций.



СНИГИРЕВСКАЯ

ЕКАТЕРИНА СЕРГЕЕВНА,

доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник Института цитологии РАН. В 1963 г. окончила биолого-почвенный факультет Ленинградского государственного университета, защитив на кафедре зоологии беспозвоночных первую на факультете дипломную работу по электронной микроскопии. В Институте цитологии РАН работает с 1963 г. В 1967 г. защитила кандидатскую диссертацию по ультраструктуре паразитических простейших. Дальнейшая работа была связана с исследованием структурных основ внутриклеточного транспорта воды в осморегулирующих эпителиях. Основное внимание было уделено изучению изменений структуры плазматической мембраны, элементов цитоскелета и аппарата Гольджи. В 1997 г. защитила докторскую диссертацию «Ультраструктурные основы трансэпителиальной проницаемости». С 1992 по 2003 г. неоднократно принимала участие в совместных работах с зарубежными учеными (Мичиганский и Калифорнийский Университеты, США; Бернский Университет, Швейцария) по изучению ультраструктурных особенностей рецептор-опосредованного эндоцитоза. В последние годы научные интересы связаны с изучением ультраструктуры протеасом и участия убиквитин-протеасомной системы в регуляции апоптоза. Е.С. Снигиревская – автор более 130 работ.



ТРИФОНОВА

МАРИЯ СЕРГЕЕВНА,

окончила факультет географии и геоэкологии Санкт-Петербургского государственного университета в 2012 г. В 2012–2016 гг. обучалась в аспирантуре Института озераведения РАН, где работает в настоящее время младшим научным сотрудником. Область интересов: инвазионная биология, пресноводный макрозообентос, амфиподы.



ШИШКИН

АЛЕКСАНДР ИЛЬИЧ,

профессор Высшей школы технологии и энергетики (ВШТЭ) Санкт-Петербургского государственного университета промышленных технологий и дизайна, академик Международной академии наук экологии и безопасности (МАНЭБ). Основатель и руководитель научной школы и отраслевой научно-исследовательской лаборатории экологического нормирования методами математического моделирования и прогнозирования. Автор более 300 научных публикаций, в том числе монографий, учебников и учебных пособий. Основная область исследований связана в последние два десятилетия с созданием и применением современных программно-технических средств на геоинформационной основе, позволяющих строить крупномасштабные регионально бассейновые межотраслевые имитационные модели в рамках действующего экологического законодательства для разработки бассейновых проектов «Схемы комплексного использования и охраны водных объектов (СКИОВО)» и «Нормы допустимых воздействий (НДВ)», а также научно обосновывать выбор нормативов путем сопоставления динамики природных и производственных энергетических потоков с целевыми нормативами в масштабе территориальных природно-производственных комплексов. В 2013 г. НТС комитета по науке и высшей школе включил возглавляемую профессором А.И. Шишкиным научную школу в реестр ведущих научных и научно-педагогических школ Санкт-Петербурга.



ШИШКИН

ИЛЬЯ АЛЕКСАНДРОВИЧ,

кандидат технических наук, доцент кафедры инноватики и интегрированных систем качества Санкт-Петербургского государственного университета аэрокосмического приборостроения. В 2001 г. окончил Санкт-Петербургский государственный технический университет (Технологический институт) по специальности «Автоматизация процессов и производств». Область научных интересов: создание и развитие автоматизированных средств на геоинформационной основе, методов и алгоритмов управления территориально-производственными комплексами с обеспечением безопасности функционирования гидротехнических сооружений и водных объектов, представление структуры инженерных сооружений в виде дерева или сети для однозначного представления средствами ГИС-технологии, обеспечивающего автоматизацию анализа их характеристик. Имеет дипломы о профессиональной переподготовке по программам «Государственное и муниципальное управление» и «Охрана окружающей среды и рациональное использование природных ресурсов». Научные исследования и разработки ориентированы на практическое внедрение результатов на региональном бассейновом и муниципальном уровнях. В российских и зарубежных периодических изданиях опубликовано 47 печатных работ.





Подписано в печать **29.06.2018.**
Отпечатано в типографии «Лпринт»:
197374, Санкт-Петербург, ул. Сабировская, 37,
Тел.: **+7(812) 430-91-55.**
Заказ № **1807376.** Тираж **700 экз.**
Цена свободная